©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 26: 121–143. Göttingen 2006.

Beiträge zur Typisierung der vertikalen Vegetationsstruktur am Beispiel von Sukzessionsserien in primär basenreichen Binnendünen

– Andreas Zehm –

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird eine Methode zur Quantifizierung der vertikalen Vegetationsstruktur vorgestellt, die auf der Analyse von Digitalfotos beruht, die mit der VESTA-Methode (VErtical vegetation STructure Analysis) aufgenommen und der Software SIDELOOK bearbeitet werden. Dabei können zahlreiche Parameter anhand von Bildpixeln quantifiziert werden. Statistische Analysen und multivariate Ordinationen lassen sich mit den gewonnenen Daten durchführen.
Die Methode wird modellartig auf verschiedene Pflanzengesellschaften von Sukzessionsserien in Sand-Ökosystemen in der nördlichen Oberrheinebene nahe Darmstadt angewendet (*Filagini-Vulpietum, Corynephoretalia*-Basalgesellschaft, *Jurineo cyanoidis-Koelerietum glaucae, Allio sphaerocephali-Stipetum capillatae, Armerio-Festucetum trachyphyllae, Cynodon dactylon*-Bestände, *Calamagrostis epigeios*-Bestände). Hierbei zeigt sich, dass die vertikalen Strukturen die Sukzessionsserien mit den erarbeiteten Parametern quantifizierbar machen. Durch die Erstellung von Strukturkurven (Vegetationshöhe gegen Phytomasse-Menge) lassen sich Pflanzengesellschaften aufgrund der spezifischen Eigenschaften von Höhenstraten klassifizieren. Verschiedene Pioniergesellschaften, wie z.B. die *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft und das *Filagini-Vulpietum*, haben vollkommen verschiedene Struktureigenschaften, obwohl sie sich auf einem ähnlichen Niveau der Sukzession und der soziologischen Progression befinden. Der Begriff der „Bestandes-Obergrenze" ist bei den hier behandelten Gesellschaften prinzipiell zu hinterfragen, da es große, kontinuierliche Übergangsbereiche zwischen Vegetationsschicht und freiem Luftraum gibt. Parameter zur Beschreibung des Bereiches werden vorgeschlagen. Die Quantifizierung von Struktur-Parametern ermöglicht es, diese mit abiotischen und biotischen Charakteristika zu korrelieren.

Absract: Typifying vertical vegetation structure: the example of successional series in base-rich inland dune areas

In this study a method to quantify the vertical vegetation structure is proposed based on the analysis of digital photos. These photos are elaborated in the field with the VESTA method (VErtical vegetation STructure Analysis) and are processed by the software SIDELOOK. Different parameters can be quantified by pixel-based analysis. Statistical analysis and multivariate ordination are carried out with the different data sets.

The method is applied – as a model – for different plant communities of successional stages in sand ecosystems in the northern upper Rhine valley near Darmstadt (*Filagini-Vulpietum, Corynephoretalia* basal community, *Jurineo cyanoidis-Koelerietum glaucae, Allio sphaerocephali-Stipetum capillatae, Armerio-Festucetum trachyphyllae, Cynodon dactylon* stands, *Calamagrostis epigejos* stands). The successional series can be quantified with the proposed parameters of vertical vegetation structure. By producing "structural curves" (plotting vegetation height versus phytomass) it is possible to classify plant communities according to the structure of vertical layers. Different pioneer communities which reflect nearly the same level of succession and sociological progression, e.g., *Corynephoretalia* basal community and *Filagini-Vulpietum*, show considerable differences with respect to their vertical structure. The term "upper stand surface" has to be reconsidered in the case of the studied communities. There are broad transition zones between this stratum and the open air. Parameters describing the upper stand surface are suggested. Quantification of structural parameters makes it possible to correlate these data with abiotic and biotic characteristics.

Keywords: classification, plant community analysis, sand vegetation, SIDELOOK, vertical vegetation structure, vertical layers, VESTA.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

1. Einleitung

1.1. Struktur von Vegetationsbeständen

Die Struktur von Vegetationsbeständen ist von grundlegender Bedeutung für eine Vielzahl von Eigenschaften von Lebensgemeinschaften und darin ablaufende ökologische Prozesse, so beispielsweise für Konkurrenzbeziehungen zwischen Pflanzenarten, modifikatorische Anpassung an Umweltbedingungen oder die auftretenden Zoozönosen. Trotz dieser hohen Relevanz für ein weites Feld ökologischer Fragestellungen liegen wenige Untersuchungen zur vertikalen Struktur insbesondere von krautig-grasigen Beständen vor (ZEHM 2003). Einzelne Beispiele für Untersuchungen der vertikalen Vegetationsstruktur finden sich zu den Themengebieten:

1. Analyse von Vegetationsbeständen (z.B. LOTZ & OLFF 1987, SEAVERS & WRIGHT 1999, SMITH et al. 1995, SUNDERMEIER 1999).
2. Konnexe zu abiotischen Standortbedingungen (z.B. BARKMAN & STOUTJESDIJK 1987, CERNUSCA 1977, OLIVER et al. 1987, MOTTERSHEAD 1971, PARTON 1984, PÜMPEL 1977).
3. Koinzidenz mit Tiervorkommen (z.B. JOERN 1982, KRATOCHWIL & SCHWABE 2001, MARTÍN & LÓPEZ 1998, MEISSNER 1997, MOREIRA 1999, UETZ 1991).
4. Beeinflussung durch Naturschutzmaßnahmen und Landwirtschaft (z.B. LIIRA & ZOBEL 2000, MITCHLEY 1994, MITCHLEY & WILLEMS 1995).
5. Beweidung und Weidemanagement (z.B. BLACK & KENNEY 1984, BURLISON et al. 1991, PENNING 1986, WOODWARD 1998).

Vergleichbar den Arbeiten in Themengebiet 1 analysiert diese Publikation die Struktur am Beispiel von sieben Vegetationstypen mit einer vielschichtigen Erfassungsmethode, die bei ZEHM et al. (2003) und ZEHM (2003) dokumentiert ist. Die sieben Typen umfassen nahezu die gesamte Strukturserie der Sandvegetation von schütteren Pionierfluren (z.B. *Jurineo-Koelerietum*) bis hin zu vier Mal so hohen, stark ruderalisierten Beständen (*Calamagrostis epigejos*-Bestände) (vgl. SCHWABE et al. 2002, SCHWABE et al. 2004b, SÜSS et al. 2004). Der Schwerpunkt liegt auf der Analyse der Vegetationsstruktur von definierten Pflanzengesellschaften unter besonderer Berücksichtigung der wichtigsten Charakteristika. In einem ersten Schritt werden die typisierten Bestände einzeln dargestellt und folgend in Beziehung zueinander gesetzt.

Bei ZEHM (1996, 1997) wurde die pflanzensoziologische Klassifizierung der hier zu Grunde gelegten Bestände erörtert, die weitgehend der Einteilung von OBERDORFER (1993) folgt. Die Vegetation des dieser Arbeit zugrundeliegenden Untersuchungsgebietes wird bei PAETZ (1999), SCHWABE et. al (2004b), und ZEHM (1996, 1997) näher vorgestellt.

Zentrale Fragestellungen des Artikels sind:

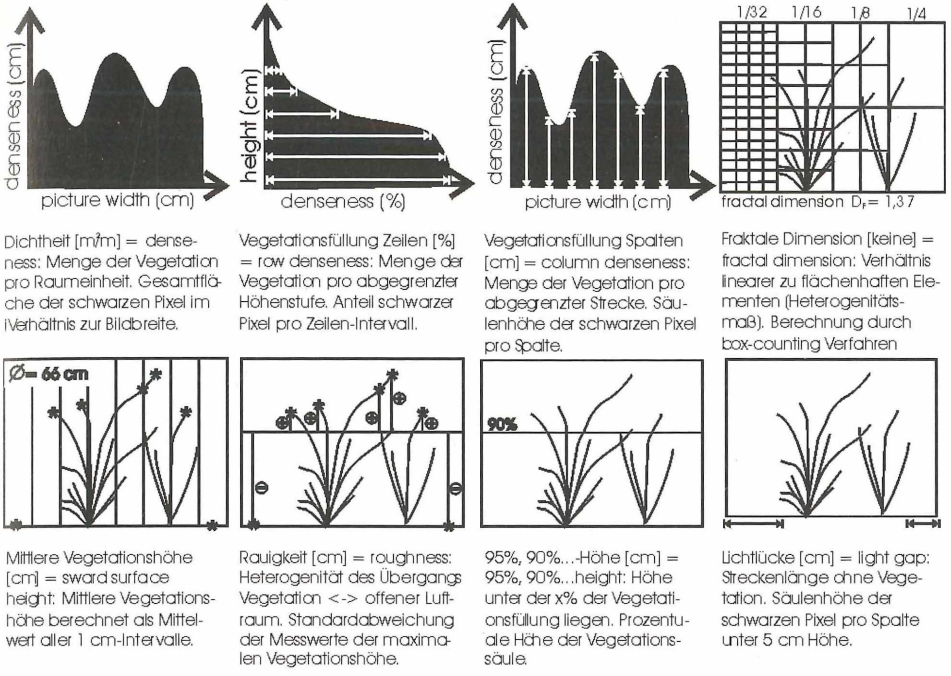
1. Wie lässt sich Vegetationsstruktur objektiv beschreiben?
2. Welche Gliederungen lassen sich anhand der Vegetationsstruktur aufstellen und welche Beziehungen haben sie zur floristischen Zusammensetzung der Bestände?
3. Welche Strukturparameter sind bedeutend für die Differenzierung der Vegetation?
4. Welche strukturellen Besonderheiten sind für die verschiedenen untersuchten Bestände festzustellen?

1.2. Definition der die Vegetationsstruktur beschreibenden Parameter

„Struktur" bezeichnet die räumliche Anordnung von Vegetationselementen. Davon abgegrenzt wird die Textur im Sinne von BARKMAN (1979) als Beschreibung einzelner Elemente von Vegetationsbeständen, z.B. Artenzusammensetzung, morphologische Merkmale, Lebensformtypen usw.

Bei der räumlichen Komposition von Pflanzenbeständen ist zwischen dem horizontalen Vegetationsmuster („pattern"; vgl. z.B. AGUIAR & SALA 1999, VER HOEF et al. 1989 u.a.) und der vertikalen Anordnung der Vegetation zu trennen. Die vorliegende Untersuchung betrachtet vertikale Parameter der Vegetationsstruktur, wie sie bei Projektion (= Seitenansicht) gegen einen senkrecht gestellten Hintergrund feststellbar sind. Wesentlich ist dabei die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Dichtheit [m²/m] = denseness: Menge der Vegetation pro Raumeinheit. Gesamtfläche der schwarzen Pixel im Verhältnis zur Bildbreite.

Vegetationsfüllung Zeilen [%] = row denseness: Menge der Vegetation pro abgegrenzter Höhenstufe. Anteil schwarzer Pixel pro Zeilen-Intervall.

Vegetationsfüllung Spalten [cm] = column denseness: Menge der Vegetation pro abgegrenzter Strecke. Säulenhöhe der schwarzen Pixel pro Spalte.

Fraktale Dimension [keine] = fractal dimension: Verhältnis linearer zu flächenhaften Elementen (Heterogenitätsmaß). Berechnung durch box-counting Verfahren

Mittlere Vegetationshöhe [cm] = sward surface height: Mittlere Vegetationshöhe berechnet als Mittelwert aller 1 cm-Intervalle.

Rauigkeit [cm] = roughness: Heterogenität des Übergangs Vegetation <-> offener Luftraum. Standardabweichung der Messwerte der maximalen Vegetationshöhe.

95%, 90%...-Höhe [cm] = 95%, 90%...height: Höhe unter der x% der Vegetationsfüllung liegen. Prozentuale Höhe der Vegetationssäule.

Lichtlücke [cm] = light gap: Streckenlänge ohne Vegetation. Säulenhöhe der schwarzen Pixel pro Spalte unter 5 cm Höhe.

Abb. 1: Name, Beschreibung und Maßeinheit der VESTA-Parameter und ggf. deren Berechnung (verändert nach ZEHM et al. 2003).

Fig. 1: Name, description and scale of parameters of VESTA and their calculation (modified according to ZEHM et al. 2003).

Unterteilung in horizontale Schichten (Zeilenanalysen), vertikale Intervalle (Spaltenanalysen) und Untersuchungen des Gesamtbildes.

Die „Dichtheit" („denseness") bezeichnet dabei die Vegetationsmenge pro Raumeinheit (vgl. BARKMAN 1988). Das Maximum der Lückenanzahl (row-hole count = „Schichthöhe") beschreibt den Übergangsbereich zwischen der bodennahen dichten Vegetationsschicht und dem Bereich, in dem die Vegetationsschicht stark ausdünnt. Abb. 1 stellt wesentliche Strukturparameter des Artikels vor (weitere Details siehe ZEHM et al. 2003).

2. Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen erfolgten im Binnendünengebiet zwischen Griesheim-Darmstadt und Seeheim-Jugenheim (Naturraum Hessische Oberreinebene, KLAUSING 1967), das geomorphologisch durch anthropogen überprägte Flugsandfelder und Binnendünengebiete geprägt ist. Geologisch liegen die Flächen auf pleistozänen Ablagerungen des Urrheins im nördlichen Teil des Oberrhein-Grabenbruchs (vgl. AMBOS & KANDLER 1987, HÜTTNER 1991, PFLUG 1982). Neben den Gebieten bei Mainz (vgl. z.B. HECKER 1987, KORNECK 1987), Karlsruhe (vgl. z.B. BREUNIG 1995) und Nürnberg-Erlangen (vgl. z.B. QUINGER & MEYER 1995) handelt es sich um die bedeutendsten Sandgebiete in Süddeutschland.

Durch die umliegenden Mittelgebirge entsteht ein subkontinental getöntes Regionalklima (AMBOS & KANDLER 1987). Die Jahresmitteltemperatur beträgt 9–10 °C, die Niederschlagsmengen liegen bei 650 mm/Jahr (HESSISCHES LANDSAMT FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND LANDENTWICKLUNG 1981). Das Jahr der Datenerfassung (1998) zeichnete sich durch weitgehend den langjährigen Mittelwerten entsprechende Wetterbedingungen aus (vgl. ZEHM & ZIMMERMANN 2004).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Haupt-Untersuchungsflächen sind die FFH-Gebiete NSG „Griesheimer Düne und Eichwäldchen" und NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz von Darmstadt", die beide durch langjährige militärische Nutzung offen gehalten wurden. Es handelt sich um Offenland-Sand-Ökosysteme auf primär basenreichen Böden mit Sandrasen, z.T. ruderal beeinflussten Grasbeständen, bis hin zu lückigen Kiefernwäldern. Weitergehende Informationen finden sich bei SCHWABE et al. (2004b), ZEHM (2003) und ZEHM & ZIMMERMANN (2004).

3. Material und Methoden

3.1. Mit VESTA analysierte Vegetationsbestände

Die Vegetationsstruktur wurde mit der Methode VESTA (= VErtical Vegetation STructure Analysis) analysiert (vgl. ZEHM et al. 2003). Dazu wurden isolierte 30 x 100 cm große Vegetationsausschnitte digital gegen eine schwarze Rückwand fotografiert und mit dem Programm „SIDELOOK" (NOBIS 2002) die wesentlichen Vegetationsparameter pixelbasiert analysiert.

Untersucht wurden das *Jurineo cyanoidis-Koelerietum glaucae*, die *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft (Initialstadien der primären Sukzession) sowie die Folgestadien *Bromo tectorum-Phleetum arenarii* und *Filagini-Vulpietum myuridis*. Als Modelle mittlerer Sukzessionsstadien wurden das *Allio-Stipetum capillatae* und das *Armerio elongatae-Festucetum trachyphyllae* bearbeitet. Als lang persistierende Stadien der Sukzession konnten Dominanzbestände von *Calamagrostis epigejos* und *Cynodon dactylon* untersucht werden (siehe auch SÜSS et al. 2004).

Jede Pflanzengesellschaft wurde durch Vegetationsaufnahmen belegt, die nach einem Vergleich mit weiterem Aufnahmematerial typisiert werden konnten. Anschließend wurde jeder Typ durch jeweils neun Strukturfotos erfasst. Bei der Auswahl fanden sowohl die floristische Ausstattung als auch die strukturelle Homogenität innerhalb der einzelnen Teilausschnitte Beachtung.

Die verwendete Nomenklatur richtet sich nach: Höhere Pflanzen (WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998), Pflanzengesellschaften (OBERDORFER 2001).

3.2. Analyse der horizontalen Verteilung der maximalen Vegetationshöhen

Mittels zehn Strukturfotos wurde eine zusammenhängenden Fläche (100 x 300 cm) der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft in 30 cm breite Streifen unterteilt und in einer Reihe hintereinander fotografiert. Aus den SIDELOOK-Daten eines Rasters von 10 x 30 cm wurde das Höhenprofil der Vegetation berechnet und mit dem Programm „Sigma-Plot" zwischen den Rasterpunkten interpoliert. Zur Bestimmung der Flächenanteile der Höhenstufen wurde das Bild entsprechend den Höhenklassen in Tab. 1 in sechs Graustufen umgewandelt und in Photoshop 5.5 mittels der Histogramm-Funktion die Pixelzahl der Farbwerte ausgezählt und in Prozentwerte umgerechnet.

3.3. Messung von Blütenstandshöhen

Beim *Armerio-Festucetum* wurden beispielhaft die Höhen der Blütenstände verschiedener Arten ausgemessen. Dazu erfolgte in SIDELOOK die Berechnung der Koordinaten der Blütenstandshöhen aus den Bildern. Für *Armeria elongata* und *Koeleria macrantha* wurde der Schwerpunkt eines jeden einzelnen Blütenstandes durch „anklicken auf dem Bildschirm" vermessen, bei *Potentilla argentea* wurden exemplarisch mehrere Einzelblüten des auf mehrere Verzweigungen verteilten Blütenstandes analysiert.

3.4. Vertikale Anordnung der Phytomasse (Strukturkurven)

Zur Analyse der vertikalen Verteilung der Phytomasse wurden Strukturkurven erstellt, bei denen die „Vegetationsfüllung Zeilen" gegen die Höhe aufgetragen wird. Dabei lassen sich charakteristische Kurvenverläufe bzw. Kurvenabschnitte herausarbeiten, die in dieser Arbeit typisiert werden. Neben theoretischen Überlegungen wurden für rund 400 Datensätze verschiedenster Vegetationsbestände der Sandvegetation die „Vegetationsfüllung Zeilen" gegen die Höhe aufgetragen und die charakteristischen Kurvenverläufe schematisiert. Anhand der Abschnitte werden die Vegetationsbestände beschrieben.

3.5. Multivariate Auswertung

Zur multivariaten Analyse der Struktur der Sandrasen-Bestände wurde eine PCA-Ordination (correlation matrix) mit dem Programm PC-ORD 4.25 basierend auf 25 SIDELOOK-Strukturparametern

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

(u.a. Parameter für Höhe, Heterogenität, Dichtheit) durchgeführt. Die wesentlichen genutzten Strukturparameter für die Ordination sind in Abb. 12 dargestellt.

Mittels „Joint Plots" wurde z.B. die Korrelation von Vegetationsstruktur und Umweltfaktoren ohne die Beeinflussung der Berechnung durch Umweltparameter untersucht. Die gewählten Einstellungen sind bei den einzelnen Ordinationen angegeben. Weitere statistische Berechnungen wurden mit SAS durchgeführt. Regressionsanalysen erfolgten mit der „Analyse-Funktion" von Excel.

4. Ergebnisse

4.1. Vertikale Vegetationsstruktur der untersuchten Bestände

4.1.1 *Filagini-Vulpietum* myuridis Oberd. 1938
Federschwingel-Gesellschaft

Das *Filagini-Vulpietum* ist durch eine, einem konsolidierten Sandrasen vom Typ des *Armerio-Festucetum* ähnliche, hohe „Dichtheit" (0,23 ±0,05 m²/m S_E) und „Vegetationsfüllung Spalten" (23 ±1 cm S_E) gekennzeichnet. Durch die geringe Wuchshöhe der Therophyten (v.a. *Vulpia myuros)* bleiben die Höhenparameter allerdings deutlich unter denen später Sukzessions-Bestände und entsprechen etwa den Pionierfluren der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft und des *Jurineo-Koelerietum*. Die im Vergleich zu anderen Beständen geringen Standardfehler der Struktur-Parameter belegen eine recht gleichförmige horizontale Struktur der Gesellschaft (vgl. Abb. 2). Auch innerhalb der Strukturbilder zeigt sich eine geringe Heterogenität der Bestände. So ist die „Rauigkeit" mit 4 ±0 cm S_E die niedrigste aller untersuchten Bestände und die „fraktale Dimension" ist nur in *Cynodon dactylon*-Beständen höher, was auf eine sehr gleichmäßige Höhenverteilung der Elemente hinweist. Das *Filagini-Vulpietum* zeigt im Jahresverlauf sehr deutliche phänologische Veränderungen (ZEHM et al. 2003, ZEHM 2003), ausgehend von einer Frühlings-Therophyten-Phase zu Sommer- bzw. Spätsommer-Therophyten, die sich auch in der Struktur widerspiegeln. Zu allen Zeiten ist die Gesellschaft aber durch das Vorkommen vieler kleinwüchsiger, dicht stehender Individuen gekennzeichnet und unterscheidet sich dadurch sehr deutlich von langlebigeren Pionierfluren.

4.1.2. *Corynephoretalia canescentis*-Basalgesellschaft Klika 1934
Silbergras-Gesellschaft

Dominierendes Strukturelement sind die in einem ersten Entwicklungsstadium lückig auftretenden *Corynephorus canescens*-Horste (vgl. Abb. 3). Es treten „Lichtlücken" (3 ±1 cm S_E) auf, die auf Bestandesebene in der Untersuchung vergleichbar nur noch im *Jurineo-Koelerietum* zu finden sind. Daher ist die Bodenoberfläche entweder der vollen Besonnung ausgesetzt und erhitzt sich stark (VOLK 1931) oder wird durch *Corynephorus*-Horste über einen Zeitraum des Tages entsprechend dem Sonnenstand beschattet (STOUTJESDIJK 1977). Von dem strukturell ähnlichen *Jurineo-Koelerietum* unterscheidet sich die *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft durch eine „igelig" vom Boden abstehende Struktur der Blätter von *Corynephorus canescens*, während bei *Koeleria glauca* die Blätter mehr oder minder dem Boden anliegen und nur die Blütenstände senkrecht ausgerichtet sind.

Zur Analyse der horizontalen Verteilung der *Corynephorus*-Horste wurde der Parameter „Vegetationsfüllung Spalten" genutzt, so dass nahezu nur die zentralen Bereiche der Horste hervortreten, während der nur leicht durch einzelne Blätter oder Blütenstände überdeckte Teil einer niedrigen Höhenklasse angehört. In Abb. 4 wird exemplarisch der Verlauf der „Vegetationsfüllung Spalten" für die in Abb. 3 dargestellte Ausprägung der Bestände analysiert. *Corynephorus*-Exemplare finden sich bei 15 cm und von 60 cm an bis zum rechten Rand der Graphik.

Wie im Kap. 3.1 beschrieben, wurde die horizontale Verteilung der Vegetationselemente untersucht. Im wesentlichen treten zwei Kategorien in Erscheinung (Tab. 1): Eine „Vegetationsfüllung Spalten" unter 10 cm beschreibt den Anteil nahezu vegetationsfreier Bereiche

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Abb. 2: Aspekt eines *Filagini-Vulpietum*: NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz", 15.6.99, max. Höhe 32 cm. 18 Arten, *Medicago minima* 5 %, *Ononis repens* 15 %, *Phleum arenarium* 10 %, *Poa bulbosa* 5 %, *Vulpia myuros* 60 %. Von den auf 0,3 m² vorkommenden Spezies sind nur Arten mit einem Artenanteil > 5 % angegeben. Artenanteil beschreibt die prozentuale Deckung einer Art in der dargestellten Projektion. Summe aller Artenanteile = 100%. Das Maßband am linken Bildrand zeigt 10 cm-Intervalle.

Fig. 2: *Filagini-Vulpietum* aspect: nature reserve "former August Euler airfield", 15.6.99, max. height 32 cm. 18 species; *Medicago minima* 5 %, *Ononis repens* 15 %, *Phleum arenarium* 10 %, *Poa bulbosa* 5 %, *Vulpia myuros* 60 %. Only species with a species share of more than 5 % vertical cover (on 0.3 m²) are listed. Species share describes the cover of a species (%) in the shown projection. Sum of all species = 100 %. The scale on the left hand side indicates 10 cm-intervals.



Abb. 3: Aspekt der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft: NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz", 3.7.98, max. Höhe 45 cm. 13 Arten; *Corynephorus canescens* 90 %. Vgl. Abb. 2.

Fig. 3: *Corynephoretalia* basal community aspect: nature reserve "former August Euler airfield", 3.7.98, max. height 45 cm. 13 species; *Corynephorus canescens* 90 %. See Fig. 2.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

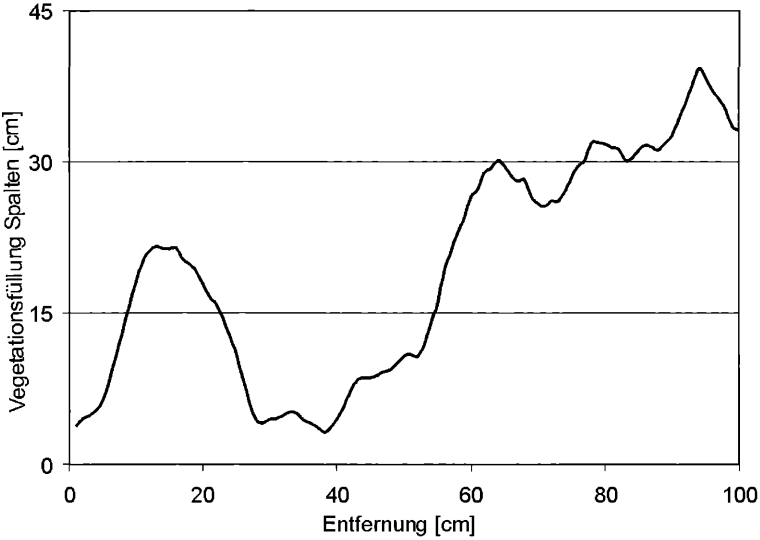


Abb. 4: Horizontales Höhenprofil der „Vegetationsfüllung Spalten" des *Corynephoretalia*-Bestandes aus Abb. 3.

Fig. 4: Horizontal height profile of "column denseness" of a *Corynephoretalia* basal community displayed in Fig. 3.

(Flächenanteil 44 %), der Anteil über 15 cm Höhe beschreibt die Bereiche mit *Corynephorus*-Horsten (Flächenanteil 49 %), getrennt durch eine „Übergangshöhe" im Bereich zwischen 10 und 15 cm Höhe.

Der Flächenanteil von *Corynephorus*-Horsten und den großen, weitgehend vegetationsfreien Lücken zwischen den *Corynephorus*-Horsten auf der Aufnahmefläche ist nahezu gleichgroß.

Tab. 1: Prozentualer Anteil der verschiedenen Höhenklassen der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft.

Tab. 1: Proportion of height classes of the *Corynephoretalia* basal community in percent.

Höhenstufen-Klasse	Flächenanteil [%]
<5 cm	23,8
5-9 cm	19,8
10-14 cm	7,4
15-19 cm	14,5
20-25 cm	15,4
>25 cm	19,0

4.1.3. *Jurineo cyanoidis-Koelerietum glaucae* Volk 1931
Filzscharten-Blauschillergras-Gesellschaft

Die Struktur des *Jurineo-Koelerietum* ist durch Horstgräser (*Koeleria glauca*) und niedrige Kräuter (*Helichrysum arenarium*) geprägt, während die Moosschicht und die Therophyten strukturell eine untergeordnete Rolle spielen. Insgesamt handelt es sich beim *Jurineo-Koelerietum* um die niedrigwüchsigste Struktur der untersuchten Vegetationstypen („mittlere Vegetationshöhe" 18 ±1 cm S_E, „90 %-Höhe" 17 ±1 cm S_E). Die Höhenparameter fallen etwa um den Faktor 1,5 niedriger aus als bei der von ihrer Ökologie recht ähnlichen *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft. Mit durchschnittlich 17 ±3 cm S_E großen „Lichtlücken" ist die Gesellschaft bezogen auf die vertikale Struktur die offenste der untersuchte Vegetationstypen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4.1.4. *Allio-Stipetum capillatae* (Knapp 1944) Korneck 1974
Kopflauch-Pfriemengras-Gesellschaft

Im untersuchten *Allio-Stipetum* sind die *Stipa capillata*-Horste im Vergleich zu Initialstadien der Gesellschaft, wo *Stipa* in niedrigwüchsige Sandrasen eindringt (vgl. Abb. 9 in ZEHM 1997), wenig dominant ausgebildet und zeichnen sich auf den Fotos nicht als klar abgrenzbare Einzelstrukturen ab. Insgesamt zählt das *Allio-Stipetum* zu den hochwüchsigen Gesellschaften und ist von den Struktureigenschaften her den *Calamagrostis epigejos*-Beständen sehr ähnlich (z.B. „90 %-Höhe", „mittlere Vegetationshöhe"), auch wenn die beiden strukturentscheidenden Arten (*Stipa* und *Calamagrostis*) sich morphologisch sehr deutlich unterscheiden. So zeigt der Rhizom-Geophyt *Calamagrostis* ein flächiges klonales Wachstum, hat deutlich breitere Blätter (die jedoch bei Trockenheit eingerollt werden) und positioniert kompakte, voluminöse Blütenstände in eine Höhe von über 80 cm. Dagegen bildet *Stipa* dichte Horste mit fein verzweigten Blütenständen in einer Höhe zwischen 60–80 cm und ist durch die eingerollten, langen Blätter gut an xerotherme Standorte angepasst. Trotz der Ähnlichkeit treten recht deutliche Unterschiede in der „Dichtheit" und „Vegetationsfüllung Spalten" auf, die beim *Allio-Stipetum* etwa 30 % geringer ausfallen als bei *Calamagrostis epigejos*-Beständen. Vor allem die geringe „Dichtheit" verdeutlicht die enge Beziehung der Gesellschaft zu den Sandrasen.

4.1.5. *Armerio-Festucetum trachyphyllae* Knapp 1948 ex Hohenester 1960
Grasnelken-Schwingelgras-Gesellschaft

Das *Armerio-Festucetum* ist durch eine niedrigwüchsige Vegetationsschicht bei einer Bodenüberdeckung von 90–100 % gekennzeichnet. Die Parameter „Vegetationsfüllung Spalten", die „Schichthöhe" sowie die „Dichtheit" zeigen geringe Werte, die jeweils den Werten der Pionierfluren entsprechen. Die Höhenparameter liegen im mittleren Bereich, was vor allem durch einen über die Blattschicht erhobenen Blütenhorizont (vgl. Abb. 5) verursacht wird.

Den visuellen Aspekt und die Struktur der untersuchten Bestände bestimmen *Koeleria macrantha, Armeria maritima* ssp. *elongata* (je nach Blühintensität) und *Potentilla argentea*. Diese drei Arten stellen zusammen durchschnittlich 62 % (±3 % S_E) des Artenanteils. In der Regel sind zwei bis drei Blühhorizonte zu beobachten, die nicht über den Parameter „Schichthöhe" nachweisbar sind, sich also rein strukturell nicht absetzen, sondern sich direkt an den Blatthorizont anschließen. Den niedrigsten Horizont bildet *Potentilla argentea* zusammen mit einzelnen Therophytenarten (z.B. *Geranium molle*). In geringer Höhe folgten die Blütenstände von *Agrostis capillaris* und als obere Schicht *Koeleria macrantha* sowie *Poa angustifolia*. Weitgehend über diese Schichten erhoben folgen die durch lange Stiele herausgehoben Blütenstände von *Armeria maritima* ssp. *elongata*. Abb. 6 zeigt exemplarisch die Höhen der Blütenstände von drei wesentlichen Arten.

Die geklumpt angeordneten Blütenstände von *Potentilla argentea* schließen in geringer Höhe im Bereich des oberen Blatt-Horizontes ab (auf Höhe der „Schichthöhe" = Höhe der maximalen Lückenanzahl; in der Regel Wechsel der dichten Blattschicht zur Schicht der Blütenstände), während die Infloreszenzen der anderen Arten einen eigenen Horizont über der Blattschicht bilden und für die Höhenparameter des Bestandes verantwortlich sind.

Entsprechend Tab. 2 überwachsen allein die Blütenstände von *Armeria maritima* ssp. *elongata* auch diesen Horizont. Im Mittel sind die Blüten etwa 5 cm oberhalb der restlichen Vegetation positioniert („90 %-Höhe" bei 35 cm).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Abb. 5: Aspekt des *Armerio-Festucetum*: NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz", 6.7.98, max. Höhe 48 cm. 10 Arten; *Armeria maritima* ssp. *elongata* 30 %, *Festuca ovina* agg. 10 %, *Koeleria macrantha* 10 %, *Poa angustifolia* 30 %, *Potentilla argentea* agg. 20 %. Vgl. Abb. 2.

Fig. 5: *Armerio-Festucetum* aspect: nature reserve "former August Euler airfield", 6.7.98, max. height 48 cm. 10 species; *Armeria maritima* subsp. *elongata* 30 %, *Festuca ovina* agg. 10 %, *Koeleria macrantha* 10 %, *Poa angustifolia* 30 %, *Potentilla argentea* agg. 20 %. See Fig. 2.

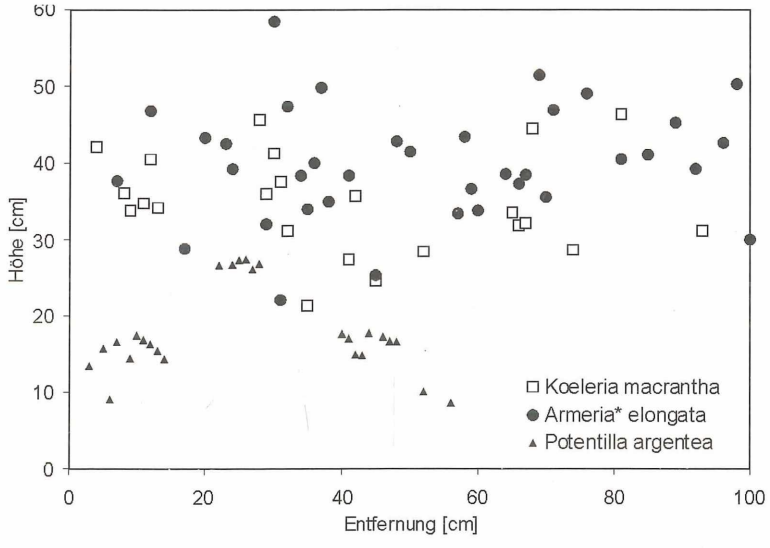


Abb. 6: Analyse der Blütenstandshöhen von *Koeleria macrantha, Armeria maritima* ssp. *elongata* und *Potentilla argentea* in einem 0,3 m² großen Beispielausschnitt eines *Armerio-Festucetum.*

Fig. 6: Inflorescence heights of *Koeleria macrantha, Armeria maritima* subsp. *elongata* and *Potentilla argentea* within an area of 0.3 m² of an *Armerio-Festucetum.*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: Mittlere Höhe der Blütenstände ausgewählter, häufiger Arten im *Armerio-Festucetum* (± Standardfehler des Mittelwertes). n = 9 Bestände.

Tab. 2: Average inflorescence height of selected frequent species of the *Armerio-Festucetum* (± standard error of the average). n = 9 plots.

Pflanzenart	Messungen [n]	mittlere Höhe [cm]
Armeria maritima ssp. *elongata*	308	40,1 ± 0,4
Koeleria macrantha	120	35,5 ± 0,7
Agrostis capillaris	12	34,5 ± 1,9
Potentilla argentea	370	18,6 ± 0,3

4.1.6. *Cynodon dactylon*-Bestände
Dominanzbestände des Hundszahngrases

Die Bestände werden von *Cynodon dactylon* und dem hochsteten Moos *Hypnum lacunosum* dominiert. Letzteres baut eine dicht deckende, bis zu 6 cm hohe Moosdecke auf. Die Bestände haben trotz der relativ geringen Höhe eine sehr hohe „Dichtheit" (vgl. Abb. 7), die zwischen der von *Calamagrostis epigejos*-Beständen und der des *Allio-Stipetum* liegt. Bis knapp über 30 cm Höhe findet sich eine geschlossene homogene Vegetationsdecke mit einer „Vegetationsfüllung Zeilen" von 80–90 %. Die hohe Homogenität des Bestandes und der abrupte Übergang der Vegetation zum offenen Luftraum wird vor allem durch eine „fraktale Dimension" nahe 2 dokumentiert, was nur erreicht wird, wenn ein sehr kompakter Vegetationsköper vorherrscht.

4.1.7. *Calamagrostis epigejos*-Bestände
Dominanzbestände des Landreitgrases

Die im Rahmen dieser Untersuchung erfassten *Calamagrostis*-Stellen lassen sich sowohl von der Vegetationsstruktur, der Monodominanz einer Art, als auch der Artenzahl zu den fortgeschrittenen Sukzessionsstadien zählen. Es handelt sich unter den untersuchten Beständen um die höchsten und dichtesten Bestände, die sich u.a. durch eine „Vegetationsfüllung Zeilen" von etwa 90 % bis in eine Höhe von 20 cm und eine maximale „Dichtheit" von 0,46 ±0,01 m²/m S_E auszeichnen. Ab einer Höhe von etwa 20 cm lichtet sich dabei der Bestand kontinuierlich auf, bis in einer Höhe oberhalb von 60–80 cm die voluminösen Blütenstände für einen kurzzeitigen Wiederanstieg der „Vegetationsfüllung" sorgen. Den kontinuierlichen Übergang der Struktur in den freien Luftraum dokumentiert die Auftragung der Anzahl von Lücken zwischen Vegetationselementen gegen die Vegetationshöhe (Abb. 8).

4.2. Vergleich der untersuchten Bestände

Die Vegetationsstruktur-Parameter nehmen vom *Jurineo-Koelerietum* bis zu den *Calamagrostis epigejos*-Beständen mehr oder minder kontinuierlich zu (Tab. 3). So steigt z.B. die „Dichtheit" von 0,1 ±0,01 m²/m (*Jurineo-Koelerietum*) auf 0,46 ±0,01 m²/m (*C. epigejos*-Bestände). Auffällig ist in dieser Reihe die geringe „Dichtheit" des *Armerio-Festucetum*, die trotz einer geschlossenen Vegetationsdecke eher zu den Pioniergesellschaften vermittelt, als zu den der Stellung der Gesellschaft entsprechenden späteren Sukzessionsstadien. Die „mittlere Vegetationshöhe" und die „90 %-Höhe" steigen zu den Beständen späterer Sukzessionsstadien deutlich an, wobei das *Allio-Stipetum* einen Endpunkt der Sandvegetation darstellt, der direkt zu hochwüchsigen Ruderalbeständen vermittelt. „Lichtlücken" treten nur in frühen Sukzessionsstadien (*Jurineo-Koelerietum, Corynephoretalia*-Basalgesellschaft) auf. Der niedrige Wert der „Fraktalen Dimension" in der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft weist auf ein zugunsten der linearen Elemente verschobenes Spektrum von Strukturelementen hin (z.B. igelige Struktur der *Corynephorus canescens*-Horste), während in *Cynodon dactylon*-Beständen und im *Filagini-Vulpietum* eine homogene Vegetationsschicht auffällt (hohe „Fraktale Dimension").

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Abb. 7: Aspekt eines *Cynodon dactylon*-Bestandes: NSG „Ehemaliger August Euler Flugplatz" 6.7.98, max. Höhe 54 cm. 3 Arten; *Cynodon dactylon* 95 %, *Hypnum lacunosum* 5 %. Vgl. Abb. 2.

Fig. 7: *Cynodon dactylon* plot aspect: nature reserve "former August Euler airfield" 6.7.98, max. height 54 cm. 3 species; *Cynodon dactylon* 95 %, *Hypnum lacunosum* 5 %. See Fig. 2.

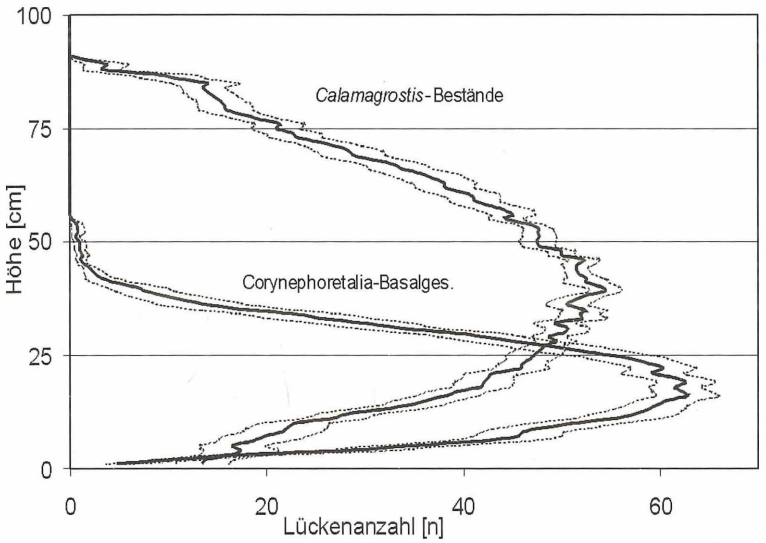


Abb. 8: „Mittlere Lückenzahl" in 1 cm-Intervallen exemplarisch für die zwei beobachteten Typen der Ausbildung der „Schichthöhe" in den untersuchten Vegetationstypen (siehe Text). Durchgezogene Linie = Mittelwert von neun Stellen, gestrichelte Linien = Standardfehler des Mittelwertes.

Fig. 8: „Average rowhole count" (using 1 cm height intervals) as examples for two typical formations within the analysed vegetation types (see text). Solid line = average of nine plots, dotted line = standard error of the average.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 3: Charakterisierung der Vegetationsstruktur der untersuchten Vegetationstypen anhand ausgewählter Strukturparameter (jeweils n = 9; ± Standardfehler des Mittelwertes). Abkürzungen vgl. Abb. 12.

Tab. 3: Characteristics of vegetation structure parameters from different vegetation types (each n = 9; ± standard error of the average). Abbreviations see. Fig. 12.

	JK	Co	FV	AS	AF	Cy	Ca
Lichtlücken [cm]	17 ±3	3 ±1	0	0	0	0	0
Dichtheit [m_/m]	0,10 ±0,01	0,15 ±0,02	0,23 ±0,01	0,36 ±0,02	0,24 ±0,01	0,40 ±0,02	0,46 ±0,01
Mittlere Vegetationshöhe [cm]	18 ±1	28 ±3	28 ±0	71 ±2	42 ±1	50 ±2	78 ±1
Rauigkeit [cm]	7 ±0	6 ±1	4 ±0	9 ±1	7 ±0	6 ±0	9 ±1
Maximale Vegetationshöhe [cm]	33 ±1	39 ±5	37 ±1	82 ±2	57 ±1	66 ±3	86 ±1
90%-Höhe [cm]	17 ±1	25 ±3	23 ±0	56 ±2	35 ±1	41 ±2	59 ±1
Fraktale Dimension	1,73 ±0,0	1,57 ±0,2	1,89 ±0,0	1,75 ±0,0	1,80 ±0,0	1,90 ±0,0	1,82 ±0,0

4.2.1. Vertikale Anordnung der Phytomasse

Strukturkurven stellen die vertikale Verteilung der Phytomasse dar und zeigen charakteristische Kurvenabschnitte, durch die die Bestände beschrieben werden können. Es ließen sich die folgenden Kurvencharakteristika typisieren (vgl. Abb. 9):

1) Steiler Kurvenverlauf in Bodennähe: Sehr dichte Vegetationsdecke mit vollständiger vertikaler „Vegetationsfüllung" und horizontaler Bodenabdeckung (z.B. in dichten *Cynodon dactylon*-Beständen).
2) Flacher bis waagerechter Verlauf der Kurve: Sehr gleichmäßiger Vegetationsaufbau aus nahezu gleich hohen Vegetationselementen (z.B. *Vulpia myuros* im *Filagini-Vulpietum*).
3) Relativ flache Kurvenverläufe am terminalen Ende des Graphen: Vorkommen vieler hoher Elemente im oberen Bereich eines Bestandes (z.B. Blütenstands-Horizont von *Calamagrostis epigejos*).
4) Flacher Kurvenverlauf im untersten Drittel und weniger als 100 % „Vegetationsfüllung": Lückige Pioniervegetation mit „Lichtlücken" bis zum Bodenniveau (z.B. in initialen Beständen des *Jurineo-Koelerietum*).
5) Kontinuierlich relativ gleichmäßiger Kurvenverlauf: Starke Höhen-Heterogenität, d.h. Vorliegen vieler unterschiedlich hoher Vegetetationselemente (z.B. im *Bromo-Phleetum* auf gestörten Stellen mit z.B. *Conyza canadensis* und Therophyten).
6) Lokales Maximum der Dichtheit in einer mittleren Höhe: Auftreten eines vom Blatthorizont abgehobenen, dichten Blütenhorizontes (z.B. in lückigen *Calamagrostis epigejos*-Beständen).
7) Steiler Kurvenverlauf im oberen Drittel: Wenige Einzelstrukturen überragen eine mehr oder minder geschlossene Vegetationsschicht (z.B. Auftreten von *Verbascum* spec. in einem homogenen Bestand) (vgl. Typ 3).
8) (Nicht dargestellt) Ähnlicher Verlauf wie bei Typ 6, aber mit einer geringen „Vegetationsfüllung" im unteren Drittel und einem abrupten Absinken der „Vegetationsfüllung": Auftreten von großen solitären Einzelpflanzen (z.B. Einzelindividuen von *Chenopodium album* s.l. auf ansonsten unbewachsenem Boden).

Bei Auftragung der „Vegetationsfüllung Zeilen" der untersuchten Vegetationstypen (vgl. ZEHM 2003 und Abb. 10) konnten charakteristische Kombinationen der oben typisierten Kurvenverläufe festgestellt werden. Die Pioniergesellschaften *Jurineo-Koelerietum* und die *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft zeigen eine insgesamt geringe „Vegetationsfüllung", in Bodennähe, Flächenteile mit einer nur sehr geringen Zunahme der „Dichtheit" und das Auftreten von ausgeprägten „Lichtlücken" Die beiden Bestände sind durch die Kurventypen 4 und 5 zu charakterisieren, wobei der *Corynephoretalia*-Bestand in etwa 20 cm Höhe den Ansatz eines Blütenhorizontes (Typ 6) zeigt, der allerdings in seiner Höhenverteilung recht inhomogen ist.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

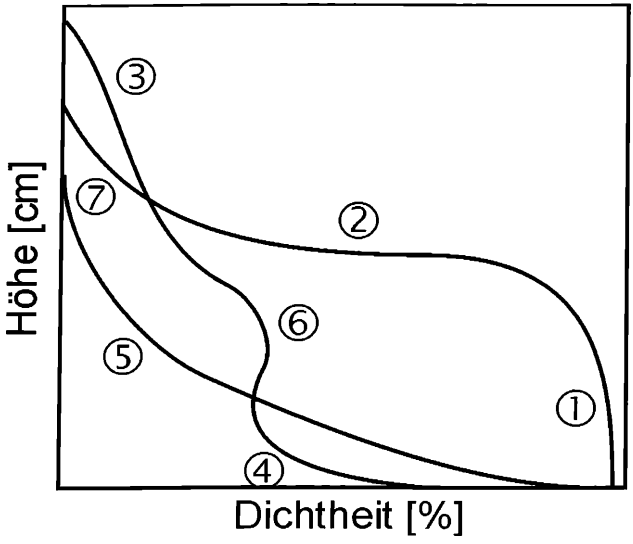


Abb. 9: Schematische Darstellung charakteristischer Abschnitte von Strukturkurven. Erläuterung siehe Text.

Fig. 9: Scheme of typical sections of structure graphs. Explanation see text.

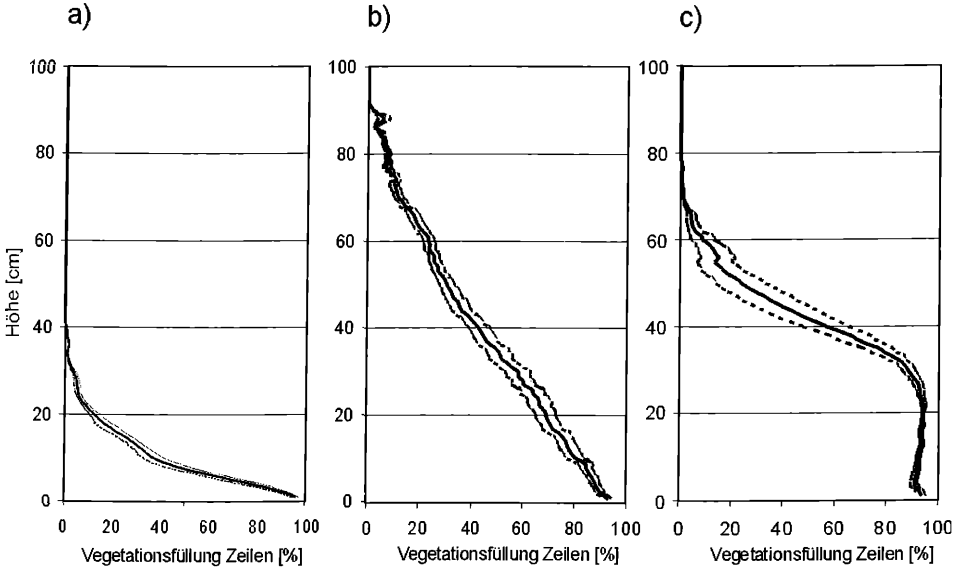


Abb. 10: Exemplarische Darstellung der „Vegetationsfüllung Zeilen" für 1 cm-Intervalle (Strukturkurven) verschiedener Bestände der Sandvegetation: a) *Jurineo-Koelerietum* (Typ 5), b) *Allio-Stipetum* (Typen 3 & 5), c) *Cynodon dactylon*-Bestände (Typen 1 & 2). Jeweils n = 9. Durchgezogene Linie = Mittelwert von neun Stellen, gestrichelte Linien = Standardfehler des Mittelwertes.

Fig. 10: Characteristic examples of structure graphs of different vegetation types (using 1 cm-intervals): a) *Jurineo-Koelerietum* (type 5), b) *Allio-Stipetum* (types 3 & 5), c) *Cynodon dactylon* stands (types 1 & 2). Each n = 9. Solid line = average of nine plots, dotted line = standard error of the average.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Struktur des *Filagini-Vulpietum* ähnelt, trotz anderer Artenkombination und ökologischen Bedingungen, der von *Cynodon dactylon*-Beständen (Typ 1). Beide besitzen eine gleichmäßige obere Vegetationsgrenze, bestimmt durch *Vulpia myuros* bzw. *Cynodon dactylon*. Dabei ist die „Vegetationsfüllung Zeilen" bei *Cynodon dactylon*-Beständen so hoch, dass unterhalb von 20 cm Höhe bereits Ausdunkelungseffekte auftreten und die „Vegetationsfüllung" wieder absinkt. Die Zunahme der Varianz (als Standardfehler) im oberen Bereich der Bestände von *Cynodon dactylon* zeigt ein unregelmäßiges „Auflösen" des Vegetationsbestandes zum offenen Luftraum durch einige überdurchschnittlich große *Cynodon*-Sprosse.

Sowohl das *Allio-Stipetum* als auch *Calamagrostis epigejos*-Bestände zählen zu den hochwüchsigsten Beständen der (gehölzfreien) Sandvegetation und zeigen einen sehr heterogenen Höhenaufbau über die gesamte Höhenspanne (Kurventyp 5). Dabei ist weniger das Ausfallen bestimmter Arten oberhalb einer Höhenstufe (wie die abrupte Höhenlimitierung von *Vulpia myuros* im *Filagini-Vulpietum*) typisch, sondern eine sehr unterschiedliche Wuchshöhe der dominierenden Arten *Stipa capillata* und *Calamagrostis epigejos*. Bei *Calamagrostis epigejos*-Beständen ist zusätzlich ein ausgeprägter Blütenstands-Horizont oberhalb 80 cm Höhe zu beobachten (Kurventyp 3). Die Strukturkurve des *Armerio-Festucetum* ist der des *Jurineo-Koelerietum* sehr ähnlich, verläuft aber auf einem höheren Niveau. Dabei spielen oberhalb von 20 cm nahezu nur noch die Blütenstände eine bedeutendere Rolle (vgl. Kap. 4.1.5).

4.2.2. Phytomasse-Konzentration

Für eine genauere Analyse der Vegetationsstruktur eignet sich ist die Phytomasse-Konzentration, d.h. die Menge Phytomasse, die (im Falle dieser Methode) pro cm² Vegetationsdeckung festgestellt werden kann. Vergleichbar zum Vorgehen von McNAUGHTON (1984) wurde dieser Parameter definiert als das Produkt der Phytomasse-Menge (Phytomasse = „Vegetationsfüllung Spalten") dividiert durch die Vegetationshöhe („canopy height" = „mittlere Vegetationshöhe").

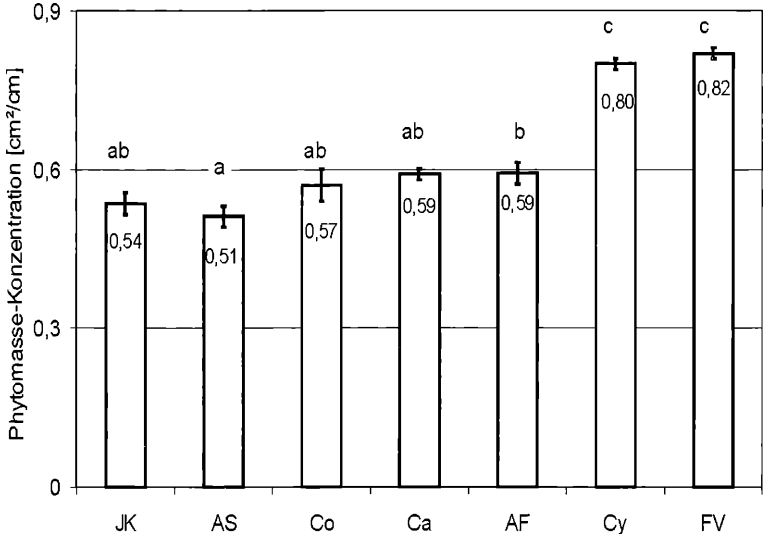


Abb. 11: Oberirdische Phytomasse-Konzentration („Vegetationsfüllung Spalten"/ „mittlere Vegetationshöhe") der untersuchten Vegetationstypen (n = 9; Fehler = Standardfehler des Mittelwertes). Abkürzungen siehe Abb. 12.

Fig. 11: Above ground phytomass concentration („column denseness"/ „average vegetation height") of the analysed vegetation stands (n = 9; error = standard error of the average). Abbreviations see. Fig. 12.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Es zeigen sich signifikante Unterschiede in der Phytomasse-Konzentration der verschiedenen Gesellschaften (Kruskal-Wallis: p = 0,0000) (Abb. 11). Die niedrigste Phytomasse-Konzentration kann im *Allio-Stipetum* (a) festgestellt werden, im *Armerio-Festucetum* (b) ist eine signifikant höhere Phytomasse-Konzentration nachweisbar. Das *Filagini-Vulpietum* und die *Cynodon dactylon*-Bestände (c) unterscheiden sich durch maximale Konzentrationen von den anderen untersuchten Vegetationstypen. Die anderen Bestände zeigen Zwischenzustände zwischen den Gesellschaften a und b (Tukey`s HSD Test, $p < 0,05$; vgl. Abb. 11). Beide Bestände der Gruppe c zeichnen sich durch eine relativ niedrige, homogene und dichte Vegetation aus. Die restlichen Vegetationstypen sind zum freien Luftraum hin weniger deutlich abgegrenzt als die Bestände der ersten Gruppe und nehmen vielmehr kontinuierlich nach oben ab.

4.2.3. Multivariate Ordination der Vegetationsstrukturen von Sandrasen

Die PCA-Ordination der Vegetationstypen zeigt relativ deutlich voneinander abgegrenzte Aggregationen der einzelnen Vegetationstypen (vgl. Abb. 12). Die Punktewolken können zwei Gruppen zugeordnet werden: zum einen die beiden hochwüchsigen Vegetationstypen *Allio-Stipetum* und *Calamagrostis epigejos*-Dominanzbestände und zum anderen einen Struktur-Gradienten ausgehend vom *Jurineo-Koelerietum* bis zu den *Cynodon dactylon*-Beständen.

Im „Joint Plot" der Anordnung der Probepunkte und der für die Ordination wesentlichen Strukturparameter (Abb. 13) zeigen die Haupt-Ordinationsachsen eine Korrelation zu einer Zunahme der Vegetationshöhen und der „Dichtheit" sowie zum anderen zur Heterogenität (vgl. Abb. 13, hoch signifikante Korrelation der Parameter „fraktale Dimension" und „Rauigkeit" von $r > 0,85$ zur 2. Achse). Die Parameter „90 %-Höhe", „mittlere Vegetationshöhe" und „Dichtheit" differenzieren den Datensatz entlang der 1. PCA-Achse (hoch signifikante Korrelation von $r > 0,9$). Dabei sind die Höhenparameter hoch signifikant positiv mit der „Dichtheit" der Vegetationsbestände korreliert ($r^2 = 0,80$; $p < 0,001$; $n = 65$; $y = 1,481x + 3,995$), d.h. in der Regel ist ein dichter Vegetationsbestand auch durch eine große Vegetationshöhe ausgezeichnet. Abweichungen von der Regel zeigen *Cynodon dactylon*-Bestände und das *Allio-Stipetum*, deren Höhen im Vergleich zur „Dichtheit" unterdurchschnittlich bzw. zu hoch sind. Der Struktur-Gradient zwischen dem *Jurineo-Koelerietum* und den *Cynodon dactylon*-Beständen entspricht vor allem der Zunahme der „Dichtheit" in den untersten 20 cm, die mit einem Verschwinden der „Lichtlücken" einhergeht. Im Verlauf dieses Gradienten steigt zum einen die „Dichtheit" leicht an und die Heterogenität der Bestände nimmt geringfügig ab. Die Lage der Probeflächen des *Filagini-Vulpietum* erklärt sich durch eine geringe Gesamt-Phytomasse und eine starke Homogenität der Gesellschaft, die das *Filagini-Vulpietum* aus dem beschriebenen Gradienten heraus nach oben verschiebt. Insgesamt nimmt die „Rauigkeit" in Richtung des *Allio-Stipetum* und der *Calamagrostis epigejos-Bestände* deutlich zu und bestimmt neben der maximalen Photomassemenge die Lage dieser beiden Bestände.

Abb. 14 zeigt die Korrelation von Arten der Sandvegetation zur Anordnung der Flächen anhand von Strukturparametern. Die dargestellten Arten haben eine große strukturelle Bedeutung insbesondere für die in Abb. 12 randlich angeordneten Bestände, d.h. sie zeigen einen deutlichen Schwerpunkt Ihres Vorkommens in einem der betrachteten Vegetationstypen. So sind *Vulpia myuros* und *Phleum arenarium* typisch für das *Filagini-Vulpietum*. *Cynodon dactylon* und *Hypnum lacunosum* dominieren die *Cynodon dactylon*-Bestände, *Helichrysum arenarium* und *Koeleria glauca* bestimmen die Struktur des *Jurineo-Koelerietum*. Die strukturbestimmenden Arten des *Allio-Stipetum*, der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft und des *Armerio-Festucetum* werden aufgrund der zentralen Lage der Bestände im Ordinationsdiagramm nicht dargestellt; sie zeigen zu der Anordnung der Flächen keine lineare Korrelation.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

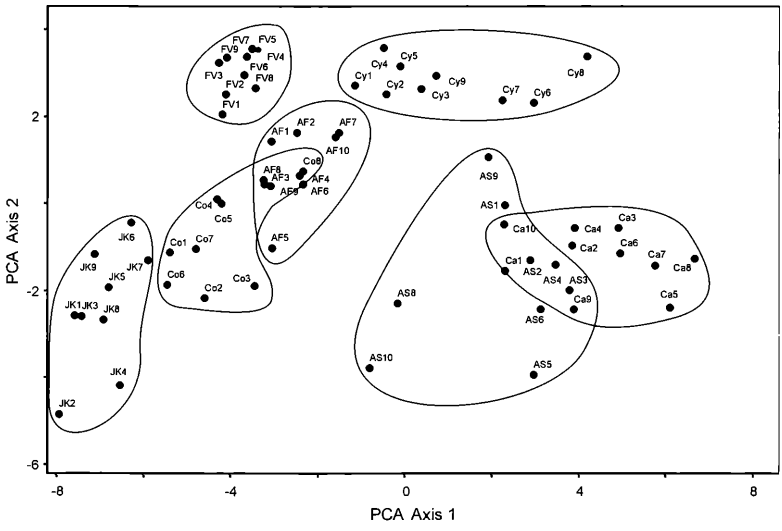


Abb. 12: PCA der untersuchten Vegetationstypen basierend auf Daten zur vertikalen Struktur (λ1 = 15,5; λ2 = 5,1; λ3 = 1,1 [= 62, 20, 4 % erklärte Varianz]). AF = *Armerio-Festucetum*, AS = *Allio-Stipetum*, Ca = *Calamagrostis epigejos*-Bestände, Co = *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft, Cy = *Cynodon dactylon*-Bestände, FV = *Filagini-Vulpietum*, JK = *Jurineo-Koelerietum*.

Fig. 12: PCA of the selected vegetation stands based upon vertical vegetation structure data (λ1 = 15.5; λ2 = 5.1; λ3 = 1.1 [= 62, 20, 4 % variance explained]). AF = *Armerio-Festucetum*, AS = *Allio-Stipetum*, Ca = *Calamagrostis epigejos*-stands, Co = *Corynephoretalia* basal community, Cy = *Cynodon dactylon* stands, FV = *Filagini-Vulpietum*, JK = *Jurineo-Koelerietum*.

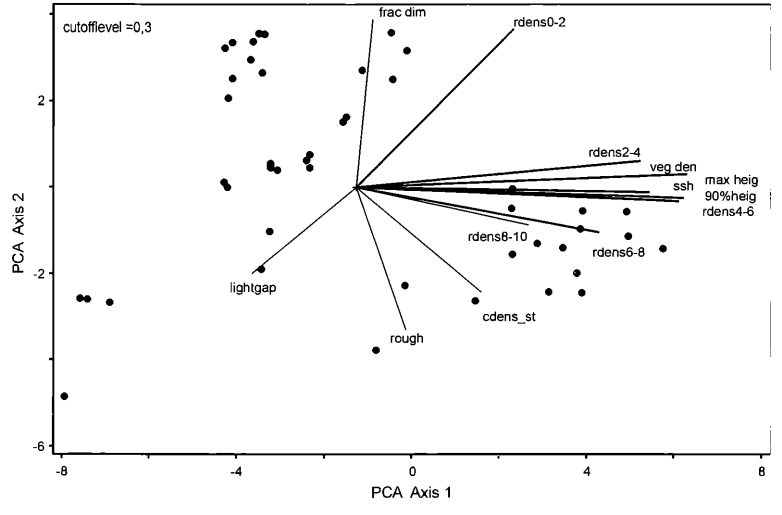


Abb. 13: PCA der Vegetationstypen basierend auf Daten zur vertikalen Struktur. Korrelation der Flächen (vgl. Abb. 12) mit den einzelnen Struktur-Parametern. Abkürzungen der Parameter: 90 % heig = 90 %-Höhe, cdens = Vegetationsfüllung Spalten, frac dim = Fraktale Dimension, lightgap = Lichtlücke, max heig = Vegetationshöhe, rdens = Vegetationsfüllung Zeilen, rough = Rauigkeit, ssh = mittlere Vegetationshöhe, veg den = Dichtheit, 2–4 usw. = Höhenstufen [x*10 cm].

Fig. 13: PCA: Correlation of plots (see Fig. 12) with the structure parameters used based upon data of vertical structure. Abbreviations of the parameters: 90 % heig = 90 %-height, cdens = column denseness, frac dim = fractal dimension, max heig = maximum height, rdens = row denseness, rough = roughness, ssh = sward surface height, veg den = denseness, 2–4 etc. = height levels [x*10 cm].

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

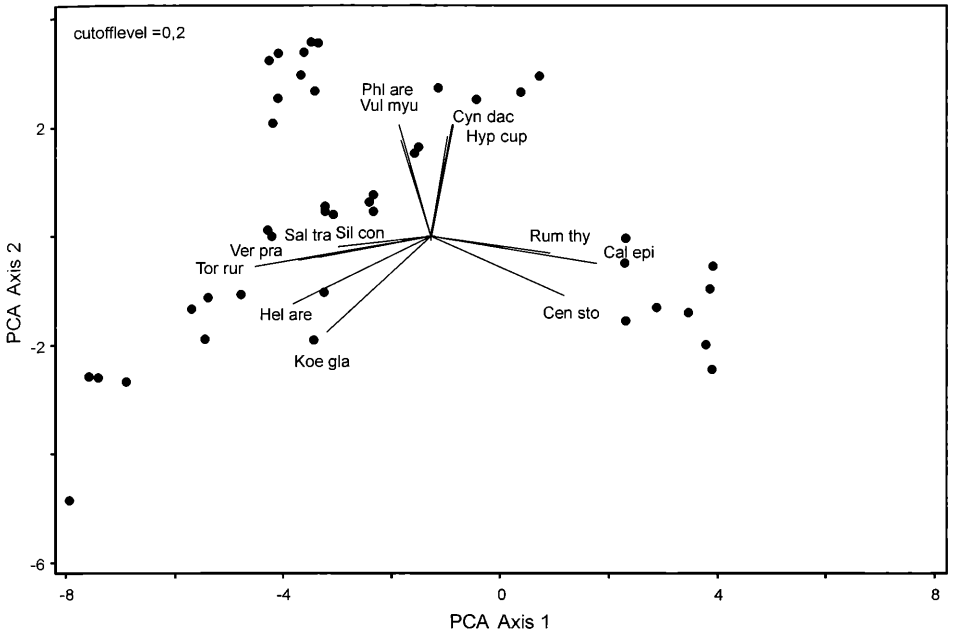


Abb. 14: PCA der Vegetationstypen basierend auf Daten zur vertikalen Struktur (vgl. Abb. 12). Korrelation der Flächen mit den Artenanteilen. Cal epi = *Calamagrostis epigejos*, Cen sto = *Centaurea stoebe*, Cyn dac = *Cynodon dactylon*, Hel are = *Helichrysum arenarium*, Hyp cup = *Hypnum cupressiforme*, Koe gla = *Koeleria glauca*, Phl are = *Phleum arenarium*, Rum thy = *Rumex thyrsiflorus*, Sal tra = *Salsola tragus*, Sil con = *Silene conica*, Tor rur = *Tortula ruraliformis*, Ver pra = *Veronica praecox*, Vul myu = *Vulpia myuros*.

Fig. 14: PCA: Correlation of plots (see Fig. 12) with the species share based on data of vertical structure. Cal epi = *Calamagrostis epigejos*, Cen sto = *Centaurea stoebe*, Cyn dac = *Cynodon dactylon*, Hel are = *Helichrysum arenarium*, Hyp cup = *Hypnum cupressiforme*, Koe gla = *Koeleria glauca*, Phl are = *Phleum arenarium*, Rum thy = *Rumex thyrsiflorus*, Sal tra = *Salsola kali* subsp. *tragus*, Sil con = *Silene conica*, Tor rur = *Tortula ruraliformis*, Ver pra = *Veronica praecox*, Vul myu = *Vulpia myuros*.

5. Diskussion

5.1. Unterschiede zwischen pflanzensoziologischer und struktureller Kategorisierung von Vegetationsbeständen

Vegetationsstruktur und Artenkombination sind verschiedene Beschreibungsmethoden für Vegetationsbestände, die zu unterschiedlichen Einteilungen und Gruppierungen führen können. Allerdings lassen sich unter den untersuchten Beständen sowohl Beispiele für vergleichbare Ergebnisse beider Methoden als auch deutliche Unterschiede finden.

Grundlage für die wesentlichen Strukturcharakteristika der Vegetationstypen sind die dominierenden Pflanzenarten, so dass ein direkter Zusammenhang zwischen der floristischen Artenkombination und der vertikalen Vegetationsstruktur des Pflanzenbestandes zwangsläufig gegeben ist und die Artenkombination den Rahmen für mögliche Strukturvarianten aufzieht. Die hier untersuchten Bestände lassen sich in den Grenzen ihrer Variabilität durch eine definierte Struktur charakterisieren (vgl. z.B. Abb. 11).

Beim *Jurineo-Koelerietum* können allerdings unterschiedliche Ausprägungen einer Gesellschaft sehr unterschiedliche vertikale Vegetationsstrukturen ausbilden. So ist der hier bearbeitete Typ charakteristisch für ein frühes Stadium der primären Sukzession in großflächigen Sandgebieten, während der Typ mit Vorkommen von *Jurinea cyanoides* zumeist deutlich hochwüchsiger ist, da gleichzeitig mit *Jurinea* Arten wie *Phleum phleoides*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

oder *Artemisia campestris* hinzutreten. Strukturell treten damit ökologisch relevante Untergliederungen von Beständen hervor (z.B. für netzbauende Spinnen UETZ 1991, oder Heuschrecken [Ensifera, Caelifera] CHAPPELL & WHITMAN 1990), die sich pflanzensoziologisch oft kaum niederschlagen.

Es treten auch Modifikationen der Gesellschaftsstruktur durch biotische Faktoren auf, die die Struktur ohne Artenveränderung verändern, z.B. Beweidung. So sind *Cynodon dactylon*-Bestände im fortgeschrittenen Sukzessionsstadium sehr artenarme Pflanzenbestände mit einer gleichmäßigen Wuchshöhe. Die untersuchten *Cynodon dactylon*-Bestände erweisen sich mit 50 cm „mittlerer Vegetationshöhe" als deutlich hochwüchsiger als (wohl ähnliche) *C. dactylon*-Dominanzbestände der Serengeti (MCNAUGHTON 1984), die 14 cm „mean foliage height" erreichten. Selbst der Blütenstands-Horizont war mit 39 cm Höhe niedriger ausgebildet als im Untersuchungsgebiet. In der Serengeti hat die Beweidung einen entscheidenden Einfluss auf die Höhenstruktur der Arten, indem sie durch Beeinflussung (Verkürzung) der Internodien-Länge die Wuchsform deutlich verändert. Im Verlauf der einsetzenden Schaf-Beweidung nach dem Untersuchungsjahr 1999 zeigte sich auch auf den hessischen Untersuchungsflächen eine Modifikation der *Cynodon*-Bestände. So nahm die „mittlere Vegetationshöhe" (visuell abgeschätzt) deutlich ab und die im unbeweideten Zustand in der Regel komplett sterilen Bestände bildeten im beweideten Zustand zunehmend Blütenstände aus, wie auch auf der Abbildung in MCNAUGHTON (1984) zu erkennen. Deutliche Modifikationen durch Beweidung lassen sich auch auf Ebene der Individuen feststellen, so tritt eine Verzweigung bei *Oenothera biennis* agg. bereits bei einmaliger Beweidung auf bzw. nimmt deutlich zu.

Andererseits sind pflanzensoziologisch unterschiedliche Vegetationstypen (z.B. unterschiedlichen Klassen zugeordnet) oft strukturell sehr ähnlich, was die Beispielpaare *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft – *Festuca ovina* agg.-Bestände oder *Calamagrostis epigejos*-Bestand – *Allio-Stipetum* trotz stark unterschiedlicher Artenkombinationen und Dominanzverhältnissen belegen. Zudem zeigen Bestände vergleichbarer Standorte eine große strukturelle Ähnlichkeit, z.B. als Pionierfluren der primären Sukzession die *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft und das *Jurineo-Koelerietum*, die beide durch horstige Pflanzenarten charakterisiert werden. Dagegen ist das *Filagini-Vulpietum* durch eine dichte Vegetationsschicht vieler kleinwüchsiger Arten strukturell gekennzeichnet. Bei beiden erstgenannten ist eine Trennung in bewachsene Bereiche (Horste) und wenig bewachsene Stellen auffällig, die allerdings bei der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft besonders stark ausgeprägt ist. Auch das *Allio-Stipetum* und die *Calamagrostis epigejos*-Bestände haben trotz geringer morphologischer Ähnlichkeit der prägenden Arten (*Stipa* und *Calamagrostis*) eine ähnliche vertikale Vegetationsstruktur. Damit bewirken die ökologisch wirksamen Faktoren eine bestimmte, an den Standort angepasste Vegetationsstruktur, die durch verschiedene Pflanzenarten(kombinationen) erzeugt werden kann.

5.2. Struktur-Gradient: Phytomasse-Konzentration

Für eine Einteilung der Bestände in Kategorien sind Strukturkurven (vgl. Kap. 4.2.1) der Bestände hilfreich. So zeichnen sich in der Untersuchung zum einen hochwüchsige Bestände (z.B. *Allio-Stipetum*) mit unterschiedlich hohen Bestandteilen und andererseits die Pioniergesellschaften, die *Cynodon dactylon*-Bestände und das *Armerio-Festucetum* mit zahlreichen ähnlich hohen Vegetationsbestandteilen ab. Das *Armerio-Festucetum* ist trotz seiner Stellung im mittleren Bereich des Sukzessionsgradienten der Sandrasen (SCHWABE et al. 2002) durch eine niedrigwüchsige Vegetationsschicht und eine hohe Bodenüberdeckung von den Strukturparametern den Pionierfluren ähnlicher als den fortgeschritteneren Sukzessionsstadien. Die Strukturkurven der hochwüchsigen Bestände zeigen nahezu kontinuierliche Kurvenanstiege, während die restlichen Gesellschaften durch eine Kombination von Kurvenabschnitten von mehr oder minder flachen bzw. steilen Kurvenabschnitten gekennzeichnet sind.

Der Phytomasse-Konzentration (vgl. Kap. 4.2.2) wird z.B. in Bezug auf das Nahrungsaufnahmeverhalten von Weidetieren eine Bedeutung zugeschrieben. So beeinflusst sie z.B.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

bei Beweidung die Aufnahmemenge an Phytomasse pro Biss des Weidetiers (BURLISON et al. 1991, STOBBS 1973), wobei das Weidetier durch den Verbiss wiederum zu einer Erhöhung der Phytomasse-Konzentration beitragen kann („grazing optimisation hypothesis"; MCNAUGHTON 1984). In der betrachteten Sandvegetation spielt die Phytomasse-Konzentration allerdings für die Beweidung eine eher geringe Rolle. Vielmehr ist die Selektionsfähigkeit des Weidetieres für nährstoffreiche bzw. sklerenchymarme Pflanzen(-bestandteile) (vgl. PORZIG & SAMBRAUS 1991, STROH et al. 2002, ZEHM 2003) entscheidend, da innerhalb der hoch diversen Vegetation (SCHWABE et al. 2004b) gute Wahlmöglichkeiten bei einer insgesamt schlechten Futterqualität bestehen (MÄHRLEIN 2004). Zudem werden viele Pflanzen, die für eine hohe Phytomasse-Konzentration sorgen (z.B. *Cynodon dactylon*, Therophyten wie *Vulpia myuros)* nur im kurzen Zeitfenster des Aufwuchses gefressen. Dagegen kann auf eher frischen, niedrigen Intensivweiden z.B. des *Lolio-Cynosuretum*-Typs, die „großflächig" eine mehr oder minder gute Futterqualität bieten, eine hohe Phytomasse-Konzentration wesentlich für eine schnelle Gewichtszunahme sein. Im Rahmen dieser Untersuchung bietet der Parameter eine gute Möglichkeit zur Beschreibung der Vegetation anhand von Strukturdaten. Die gleich hohe Konzentration in den *Cynodon dactylon*-Beständen und im *Filagini-Vulpietum* zeigt die Unabhängigkeit des Parameters sowohl von der Vegetationshöhe als auch der auf der Fläche stehenden Phytomasse.

5.3. Vegetationslücken und Diskussion der Definition von Bestandsobergrenzen

Ein weiterer Ansatz zur strukturellen Definition von Vegetationsbeständen sind Vegetationslücken. Lücken in der Vegetation treten in vertikaler als auch horizontaler Richtung auf. Als „Lichtlücken", sind sie relevant für die Keimung und Etablierung von Pflanzen (RYSER 1990, SCHÜTZ & RAVE 1999) oder das Mikroklima-pattern (PIERSON & WIGHT 1991), das z.B. für Insekten von Relevanz ist (CHAPPELL & WHITMAN 1990, CRAWFORD 1988). Lichtlücken lassen sich in größerem Umfang nur in den Pionierbeständen der *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft und des *Jurineo-Koelerietum* feststellen, so dass allein in diesen Gesellschaften ein ausgeprägtes Mikroklima-pattern zu vermuten ist. Bereits beim *Filagini-Vulpietum* herrscht ein weitgehend homogenes „Bestandsklima". In Bezug auf die Keimung und Etablierung spielen in den betrachteten Beständen weitgehend die einwirkenden Wetterbedingungen (z.B. Hitze, Trockenheit) eine entscheidende Rolle, da große Lücken, wie sie im *Jurineo-Koelerietum* auftreten wegen der extremen Standortbedingen nur von wenigen Arten (z.B. Frühlings-Therophyten) genutzt werden können. Für die Keimlings-Etablierung relevante Lichtlücken in den „geschlosseneren" Beständen fallen aufgrund des zufälligen Charakters nur bei Betrachtung von Einzelfotos auf und treten daher bei der hier zusammenfassenden Betrachtung nicht in Erscheinung.

Horizontale Lücken zwischen Vegetationselementen treten in allen Höhenbereichen in unterschiedlicher Anzahl und Größe auf. Bei Betrachtung der Lückenanzahl ergibt sich in den meisten untersuchten Beständen ein mehr oder minder scharfes Maximum der Lückenzahl (= „Schichthöhe"), wie es in Abb. 10 exemplarisch für die *Corynephoretalia*-Basalgesellschaft dargestellt ist. Die „Schichthöhe" zeigt den in der Regel eng begrenzten Bereich, in dem der bodennahe Blatthorizont ausdünnt oder ein Blütenstands-Horizont der Gesellschaft auftritt. Das *Allio-Stipetum* und die *Calamagrostis epigejos*-Bestände dagegen zeigen einen deutlich flachen Kurvenverlauf mit breitem Maximum (exemplarisch dargestellt: *Calamagrostis epigejos-Bestand*). In den *Calamagrostis epigejos*-Beständen fehlt aufgrund der großen, senkrecht orientierten Blätter ein derartiger scharfer Übergang. Daher ist eine einheitliche Bestandsobergrenze („aktive Oberfläche", „canopy" u.ä.), wie in manchen Publikationen beschrieben, für diesen Vegetationstyp nicht festzustellen. Da ein derartig großer Übergangsbereich zwischen der Vegetationsschicht und dem freiem Luftraum bei hochwüchsigen, von aufrecht wachsenden Grasarten häufiger auftritt (s. auch *Allio-Stipetum*), ist die Definition einer Bestands-Obergrenze prinzipiell zu hinterfragen und ggf. gerade in derartigen Beständen z.B. durch die Parameter „90 %-Höhe" und „mittlere Vegetationshöhe" (inkl. „Rauigkeit") oder eben die „Schichthöhe" als eindeutig definiertes Höhenmaß zu beschreiben.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Problematisch bleiben in diesem Zusammenhang Streuschichten, die in vielen betrachteten Beständen bis in 10 cm Höhe zu erkennen sind. In Beständen am Rand des Untersuchungsgebietes traten sogar dichte Streuschichten bis in 20 cm Höhe mit über 50 % horizontaler Deckung auf, die nach Angaben von WILMANNS & SENDTKO (1995) einen starken Einfluss auf die bodennahen Temperaturschwankungen haben und offensichtlich stark verdämmend auf andere Pflanzenarten wirken. Diese Schichten sind durch den Parameter „Lückenanzahl" gut zu erkennen.

5.4. Multivariate Auftrennung der Bestände – pflanzensoziologische Progression

In der Anordnung der Gesellschaften in der PCA-Ordination aufgrund struktureller Parameter spiegelt sich die pflanzensoziologische Progression (WILMANNS 1998) wider, die mit dem Sukzessionsgradienten der Sandvegetation einhergeht (vgl. SCHWABE et al. 2004b). Es ergeben sich zwei Gradienten, jeweils ausgehend vom *Jurineo-Koelerietum*. Zum einen in Richtung der *Calamagrostis epigejos*-Bestände und zum anderen hin zu *Cynodon dactylon*-Beständen, beides lang persistierende Zwischenstadien der Sukzession von Sandrasen, bevor eine Verbuschung einsetzt. Aus dieser Sukzessionsreihe fällt bei alleiniger Betrachtung der Struktur das *Filagini-Vulpietum* heraus, da es als reine Therophytenflur am Anfang der Sukzessionsreihe steht, aber strukturell eine geschlossene Vegetationsschicht zeigt. Entscheidend für die Anordnung der Flächen (vgl. Abb. 14) ist die Kombination der Zunahme der Vegetationshöhe und -„dichtheit" (besonders in den unteren 20 cm über dem Boden). In der Regel ist ein dichter Vegetationsbestand auch durch eine große Vegetationshöhe ausgezeichnet. Zudem ist eine Abnahme der Heterogenität („Rauigkeit") bei der Entwicklung in Richtung der *Cynodon dactylon-Bestände* entscheidend.

Somit eignet sich die Ordination gut für die Darstellung eines Vergleichs der Flächen, aber nur bedingt für das Aufzeigen von Pflanzenarten, die für die Strukturen der Bestände verantwortlich sind. Arten, die die zentralen Bestände charakterisieren, finden beim „Joint-Plot" keine Darstellung.

5.5. Ausblick

Insgesamt ist die Erforschung der Vegetationsstruktur und deren ökologischer Relevanz noch nicht fest etabliert, so dass dieser Artikel anhand des Beispiels Sandvegetation Impulse für eine weitere Bearbeitung geben möchte und eine Methode darstellt, quantifizierbare Strukturdaten zu erheben. Interessant wären Strukturuntersuchungen über einen deutlich vergrößerten Standort-Gradienten hinweg. Dabei wäre damit zu rechnen, dass sich Strukturen finden lassen, die exklusiv für einen Standorttyp sind, während andere vertikale Vegetationsstrukturen in ähnlicher Ausprägung in sehr unterschiedlichen Biotopen zu finden sein werden, z.B. welche Standortbedingungen lizensieren welche Strukturen? Interessant wäre auch die Untersuchung einer Korrelation der Vegetationsstruktur-Daten zur kleinräumigen Variabilität abiotischer Faktoren oder der Mikrohabitatnutzung von Arthropoden. Anbieten würde sich z.B. die Korrelation des Mikro-pattern einer *Corynephoretalia*-Gesellschaft mit der Bodentemperatur oder dem Vorkommen bestimmter Insektenarten (z.B. Wanzen, Heuschrecken, Ameisen und ihren Nestern). Ein Beispiel für derartige Untersuchungen ist in SCHWABE et al. (2004a) aufgeführt (Struktur, Temperatur, Heuschreckenvorkommen).

Danksagung

Die Arbeit wurde durch ein Graduiertenstipendium des Landes Hessen und das BMBF-Projekt „Sand-Ökosysteme im Binnenland" (FKZ 003LN001) unterstützt. Der Artikel ist Teil einer von Prof. Dr. A. Schwabe-Kratochwil betreuten Dissertation. Ihr und einem anonymen Gutachter danke ich herzlich für Hinweise zur Verbesserung des Manuskriptes. Dr. M. Nobis programmierte das Software-Tool SIDELOOK (download unter www.appleco.ch). Für die Erteilung der notwendigen Betretungsgenehmigungen danke ich dem Regierungspräsidium Darmstadt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Literatur

AGUIAR, M. R. & SALA, O. E. (1999): Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. – TREE 14(7): 273–277.

AMBOS, R. & KANDLER, O. (1987): Einführung in die Naturlandschaft. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 25: 1–28. Mainz.

BARKMAN, J. J. (1979): The investigation of vegetation texture and structure. – In: WERGER, M. J. A. (Edit.): The study of vegetation: 125–160, The Hague, Boston, London.

– (1988): A new method to determine some characters of vegetation structure. – Vegetatio 78: 81–90. Dordrecht (u.a.).

– & STOUTJESDIJK, P. (1987): Microklimaat, vegetatie en fauna. – Pudoc, Wageningen: 223 S.

BLACK, J. L. & KENNEY, P. A. (1984): Factors affecting diet selection by sheep. 2. Height and density of pasture. – Australian Journal of Agricultural Research 35: 565–578.

BREUNIG, T. (1995): Flora und Vegetation der Sandhausener Dünen „Pferdstrieb" und Pflege Schönau – Galgenbuckel. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg, Beiheft 80: 29–95. Karlsruhe.

BURLISON, A. K., HODGSON, J. & ILLIUS, A. W. (1991): Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. – Grass and Forage Science 46: 29–38. Oxford.

CERNUSCA, A. (1977): Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandsklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. Erste Ergebnisse der Projektstudie 1976. – In: CERNUSCA, A. (Ed.): Alpine Grasheide Hohe Tauern, Veröff. Österreichischen MaB Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 1: 25–45. Innsbruck.

CHAPPELL, M. A. & WHITMAN, D. W. (1990): Grasshopper thermoregulation. – In: CHAPMAN & JOERN: Biology of Grasshoppers, Wiley Interscience: 143–172, New York.

CRAWFORD, C. S. (1988): Surface-active arthropods in a desert landscape: influence of microclimate, vegetation, and soil texture on assemblage structure. – Pedobiologia 32(5–6): 373–385.

HECKER, U. (1987): Die Farn- und Blütenpflanzen des Mainzer Sandes. – Mainzer Naturwiss. Archiv 25: 85–133. Mainz.

HESSISCHES LANDSAMT FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND LANDENTWICKLUNG (1981): Das Klima von Hessen. – Atlas, Wiesbaden: 115 S.

HÜTTNER, R. (1991): Bau und Entwicklung des Oberrheingrabens – Ein Überblick mit historischer Rückschau. – Geol. Jahrb. E 48: 17–42. Hannover.

JOERN, A. (1982): Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). – The Southwestern Naturalist 27(2): 197–210. Austin, Texas.

KLAUSING, O. (1967): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 151 Darmstadt. – Bundesforschungsanstalt für Landeskunde und Raumordnung, Bad Godesberg: 61 S.

KORNECK, D. (1987): Die Pflanzengesellschaften des Mainzer Sandgebietes. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 25: 135–200. Mainz.

KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart: 756 S.

LIIRA, J. & ZOBEL, K. (2000): Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilisation and mowing. – Plant Ecology 146(2): 183–194. Dordrecht [u.a.].

LOTZ, L. A. P. & OLFF, H. (1987): Variation in biomass and architecture of plants due to small-scale environmental heterogeneity. – In: WERGER et al. (Edit.): Plant form and vegetation structure: 109–119.

MÄHRLEIN, A. (2004): Agrarwirtschaftliche Untersuchungen in „neuen Hudelandschaften" bei naturschutzkonformer Extensivbeweidung mit Rindern und Schafen. – In: NNA (Hrsg.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? NNA-Berichte 17(1): 191–203. Schneverdingen.

MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1998): Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. – Copeia (3): 780–786. Washington DC.

MCNAUGHTON, S. J. (1984): Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. – The American Naturalist 124: 863–886.

MITCHLEY, J. (1994): Sward structure with regard to conservation. – In: JOHN, R. (Edit.): Grassland Management and Nature Conservation: 43–53. Abersystzyth.

MITCHLEY, J. & WILLEMS, J. H. (1995): Vertical canopy structure of Dutch chalk grasslands in relation to their management. – Vegetatio 117: 17–27. Dordrecht (u.a.).

MOREIRA, F. (1999): Relationships between vegetation structure and breeding bird densities in fallow cereal steppes in Castro Verde, Portugal. – Bird study 46(3): 309–318. Beech Grove.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

MOTTERSHEAD, B. E. (1971): Soil temperature at various depths under pasture and bare soil at Armidale, New South Wales. – Australian Commonwealth Sci. and Industrial Res. Organisation, Field Station Record 10(1): 5–12.

NOBIS, M. (2002): SIDELOOK 1.0. – Application Design & Software Engineering, ApplEco-Applications for Ecology, www.appleco.ch.

OBERDORFER, E. (1993): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil 3. – Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York: 455 S.

– (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. 8. Auflage. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart: 1051 S.

OLIVER, A., OLIVER, H. R., WALLACE, J. S. & ROBERTS, A. M. (1987): Soil heat flux and temperature variation with vegetation, soil type and climate. – Agricultural and Forest Meteorology 39(2–3): 257–269.

PAETZ, U. (1999): Das Vegetationsmosaik des NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz" unter Berücksichtigung der Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*)-Brutgebiete. – Diplomarbeit an der TU Darmstadt, FB Biologie, Darmstadt: 55 S. + Anhang +Karten.

PARTON, W. J. (1984): Predicting soil temperatures in a shortgrass steppe. – Soil Sci. 138(2): 93–101.

PENNING, P. D. (1986): Some effects of sward conditions on grazing behaviour and intake by sheep. – In: GUDMUNDSSON, O. (Edit.): Proceed. NATO Advanced Res. Workshop, Grazing Research at Northern Latitudes: 219–226. New York.

PFLUG, R. (1982): Bau und Entwicklung des Oberrheingrabens. – Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 145 S.

PIERSON, F.B. & WIGHT, J.R. (1991): Variability of near-surface soil temperature on sagebrush rangeland. – Journal of Range Management, 44(5): 491–497.

PORZIG, E. & SAMBRAUS, H. H. (1991): Nahrungsaufnahmeverhalten. – Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin: 404 S.

PÜMPEL, B. (1977): Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. – Alpine Grasheide Hohe Tauern, Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976: 83–101. Innsbruck.

QUINGER, B. & MEYER, N. (1995): Lebensraumtyp Sandrasen. – Landschaftspflegekonzept Bayern 2(4), München: 253 S.

RYSER, P. (1990): Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 104: 71 S., Zürich.

SCHÜTZ, W. & RAVE, G. (1999): The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. – Plant Ecology 144: 215–230.

SCHWABE, A., ZEHM, A., EICHBERG, C., STROH, M., STORM, C. & KRATOCHWIL,. A. (2004a): Extensive Beweidungssysteme als Mittel zur Erhaltung und Restitution von Sand-Ökosystemen und ihre naturschutzfachliche Bedeutung. – Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz, 78: 63–93. Bonn.

SCHWABE, A., ZEHM, A., NOBIS, M., STORM, C., SÜSS, K. (2004b): Auswirkungen von Schaf-Erstbeweidung auf die Vegetation primär basenreicher Sand-Ökosysteme. – In: NNA (Hrsg.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? – NNA-Berichte 17(1): 39–54. Schneverdingen.

SCHWABE, A., ZEHM, A., SÜSS, K., KRAFT, S. & STORM, C. (2002): Grazing versus spontaneous succession: lessons from sand ecosystems. – Verh. Ges. Ökologie 32, Cottbus 2002: 109. Cottbus.

SEAVERS, G. P. & WRIGHT, K. J. (1999): Crop canopy development and structure influence weed suppression. – Weed Research 39(4): 319–328. Oxford.

SMITH, B., MARK, A. F. & WILSON, J. B. (1995): A functional analysis of New Zealand alpine vegetation: Variation in canopy roughness and functional diversity in response to an experimental wind barrier. – Functional Ecology 9(6): 904–912. Oxford.

STOBBS, T. H. (1973): The effect of plant structure on the uptake on tropical pastures. II. Differences in sward structure, nutrition value, and bite size of animals grazing *Setaria anceps* and *Chloris gayana* at various stages of growth. – Australian Journ. of Agricultural Res. 24: 821–829. Melbourne.

STOUTJESDIJK, P. (1977): On the range of micrometeorological differentiation in the vegetation. – In: DIERSCHKE, H. (Edit.): Vegetation und Klima, Ber. Internat. Sympos. IVV 1976: 21–34. Vaduz.

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(4): 595–625. Berlin.

SÜSS, K., STORM, C., ZEHM, A. & SCHWABE, A. (2004): Successional traits in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L.? – Plant Biology 6: 465–476, Stuttgart, New York.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

SUNDERMEIER, A. (1999): Zur Vegetationsdichte der Xerothermrasen nordwestlich von Halle/Saale – Erfassungsmethoden, strukturelle Vegetationstypen und der Einfluß der Vegetationsdichte auf das reproduktive Potential von Xerothermrasenarten. – Diss. Bot. 316, Berlin, Stuttgart: 192 S. + Tabellen.

UETZ, G. W. (1991): Habitat structure and spider foraging. – In: BELL, S. S., MCCOY, E. D., MUSHINKY, H. R. (Edit.): Habitat structure: The physical arrangement of objects in space. Chapman & Hall: 325–348. London.

VER HOEF, J. M., GLENN-LEWIN, D. C. & WERGER, M. J. A. (1989): Relationship between horizontal pattern and vertical structure in a chalk grassland. – Vegetatio 83: 147–155. Dordrecht.

VOLK, O. H. (1931): Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. – Zeitschrift für Botanik 24: 81–185. Jena.

WILMANNS, O. (1998): Ökologische Pflanzensoziologie. 6. Auflage. – Quelle & Meyer, Wiesbaden: 405 S.

– & SENDTKO, A. (1995): Sukzessionslinien in Kalkmagerrasen unter besonderer Berücksichtigung der Schwäbischen Alb. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg, Beihefte 83: 275–282. Karlsruhe.

WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart: 765 S.

WOODWARD, S. J. R. (1998): Bite mechanics of cattle and sheep grazing in grass-dominant swards. – Applied Animal Behaviour Science 56: 203–222. Amsterdam, New York.

ZEHM, A. (1996): Untersuchungen zur Koinzidenz von Sandvegetation und Heuschreckengemeinschaften. – Diplomarbeit an der Technischen Hochschule Darmstadt: 189 S.

– (1997): Zur Koinzidenz von Sandvegetation, ihrer Struktur und Heuschrecken-Zönosen (Orthoptera) in der hessischen Oberrheinebene. – Tuexenia 17: 193–222. Göttingen.

– (2003): Analyse der vertikalen Vegetationsstruktur: Methodenentwicklung und Beziehungen zu Pflanzengesellschaften, Mikroklima, Beweidung und Heuschrecken-Gemeinschaften. – Dissertation FB Biologie, TU Darmstadt: 319 S.

– NOBIS, M. & SCHWABE, A. (2003): Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. – Flora 198: 142–160. Stuttgart.

– & ZIMMERMANN, K. (2004): Sandgebiete in der hessischen Oberrheinebene: Untersuchungsflächen und Untersuchungsansatz des BMBF-Projektes „Sand-Ökosysteme im Binnenland" – In: NNA (Edit.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? – NNA-Berichte 17(1): 15–26. Schneverdingen.

Dr. Andreas Zehm
TU Darmstadt
Geobotanik / Vegetationsökologie
Schnittspahnstraße 4
D-64287 Darmstadt

derzeit: Koordinationssekretariat BMBF-Förderschwerpunkt
„Sozial-ökologische Forschung", Kühbachstraße 11, D-81543 München,
andreas.zehm@gsf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: NS_26

Autor(en)/Author(s): Zehm Andreas

Artikel/Article: Beiträge zur Typisierung der vertikalen Vegetationsstruktur am Beispiel von Sukzessionsserien in primär basenreichen Binnendünen 121-143