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

Tuexenia 25: 387–405. Göttingen 2005.

Zwischen Estland und Portugal – Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Phytodiversitätsmuster europäischer Trockenrasen

– Jürgen Dengler –

Zusammenfassung

Trockenrasen (v. a. Klassen *Koelerio-Corynephoretea* und *Festuco-Brometea*) gehören zu den auf kleinen Flächen artenreichsten Pflanzengesellschaften überhaupt und stellen ideale Modellsysteme für die Analyse von Phytodiversitätsmustern und deren Ursachen dar. Ich gebe einen Überblick der in verschiedenen Trockenrasentypen Europas auftretenden Durchschnitts- und Maximalwerte der Artenzahlen von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten auf unterschiedlichen Flächengrößen zwischen 1 mm² und 100 m². Gesellschaften der *Festuco-Brometea* sind generell artenreicher als jene der *Koelerio-Corynephoretea*. Die bislang höchsten publizierten Artendichten stammen jedoch aus dem *Gypsophilo fastigiatae-Globularietum vulgaris*, einer basiphilen Felsgrusflur der schwedischen Insel Öland (Ordnung *Alysso alyssoidis-Sedetalia*, *Koelerio-Corynephoretea*). Sie betragen auf 4 m² durchschnittlich 53,6 und maximal 80 Arten. Die geringsten Artendichten unter den Trockenrasen weisen das *Caricetum arenariae* und das *Corniculario-Corynephoretum* (beide Ordnung *Corynephoretalia canescentis*, *Koelerio-Corynephoretea*) mit durchschnittlich weniger als 10 Arten auf 4 m² auf. Die Artenzahl-Areal-Beziehung von Trockenrasen lässt sich über den ganzen betrachteten Dimensionsbereich exzellent durch eine Potenzfunktion $S = c \cdot A^z$ beschreiben. Dabei unterscheiden sich die z-Werte verschiedener Trockenrasentypen nur geringfügig und betragen im Mittel 0,21. Das führt dazu, dass die Reihung verschiedener Trockenrasengesellschaften hinsichtlich ihrer Artenzahl auf unterschiedlichen Skalenebenen nahezu unverändert bleibt, und eröffnet die Möglichkeit, Artenzahlen auf andere Flächengrößen zu extrapolieren.

Es folgt eine Erörterung der wichtigsten Faktoren, welche die Verteilung der Phytodiversität in Trockenrasen beeinflussen. Die größte Bedeutung hat hier die Bodenreaktion. Im Allgemeinen wurden stark steigende Artendichten mit zunehmendem pH-Wert, teilweise auch ein erneuter leichter Abfall oberhalb des Neutralpunktes gefunden. Eine Abnahme der Artendichte mit zunehmender Höhenlage im Gebirge konnte zumindest in zwei Fällen auch für Probeflächen gleicher Größe nachgewiesen werden.

Abschließend diskutiere ich die Gründe für den überdurchschnittlichen Artenreichtum von Trockenrasen, weise auf Forschungsdefizite hin und unterbreite Empfehlungen für die Konzeption und Durchführung künftiger Studien der Biodiversitätsforschung wie auch der pflanzensoziologischen Datenerhebung allgemein. Als vordringliche Qualitätskriterien erachte ich die Arbeit mit standardisierten Probeflächengrößen und die sorgfältige Berücksichtigung von Moosen und Flechten.

Abstract: From Estonia to Portugal – Common properties and differences of phytodiversity patterns in dry grassland communities of Europe

Dry grasslands (especially of the phytosociological classes *Koelerio-Corynephoretea* and *Festuco-Brometea*) are among the species-richest of plant communities. At the same time they are ideal model systems for the analysis of phytodiversity patterns and their causes. Here I give an overview of the species densities (means and maxima) of European dry grassland communities, considering relevé sizes between 1 mm² and 100 m². Generally speaking, *Festuco-Brometea* communities exhibit higher phytodiversity than *Koelerio-Corynephoretea* communities. However, the highest species densities are known from the *Gypsophilo fastigiatae-Globularietum vulgaris* (order *Alysso alyssoidis-Sedetalia*, *Koelerio-Corynephoretea*), a basiphilous rock outcrop community of the Swedish island of Öland. Species densities in this community can be as high as 80 species per 4 m², with a mean of 53.6. The lowest species densities within dry grasslands can be found in the *Caricetum arenariae* and the *Corniculario-Corynephoretum* (both belonging to the order *Corynephoretalia canescentis*, *Koelerio-Corynephoretea*), with less than 10 species on 4 m². The species-area relations of dry grasslands can be conveniently described by an exponential function ($S = c \quad A^z$) over all assessed relevé sizes. The z-values of different dry grassland types

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

vary only marginally and show a mean of 0.21. On the one hand, this leads to the fact that the ranking of dry grassland communities according to their species richness remains more or less unaltered for very different relevé sizes. On the other hand it enables the extrapolation of species numbers for different relevé sizes.

Subsequently, I discuss some major factors influencing the distribution of phytodiversity within dry grasslands. Of these, soil reaction seems to be most important. Many studies have shown a great increase of species densities with higher pH values, sometimes accompanied by a slight decrease above the neutral point. In at least two cases, the decrease of species densities per standard area with increasing altitude could be demonstrated.

Finally, I present an explanation for the extraordinarily high species densities of dry grasslands. I point out research gaps and provide recommendations for future biodiversity studies as well as for phytosociological research in general. In my opinion, both the use of standardised relevé areas and the careful consideration of bryophytes and lichens in such studies are crucial.

Keywords: Altitude, bryophytes, exponential function, *Festuco-Brometea, Koelerio-Corynephoretea*, latitude, lichens, relevé size, soil pH, species-area curve, species richness, vascular plants.

1. Einleitung

Trockenrasen gehören innerhalb Europas zu den pflanzenartenreichsten Vegetationstypen. Dies gilt gleichermaßen für die Artendichte (= Artenzahl auf einer bestimmten Flächengröße; z. B. HOBOHM 1998, HOBOHM et al. 2003, BERG & DENGLER 2004) wie auch für die Gesamtzahl der in ihnen vorkommenden Arten innerhalb eines größeren Gebietes (z. B. PÄRTEL et al. 1996, KORNECK et al. 1998).

Dies ist vermutlich auch der Hauptgrund dafür, dass zahlreiche Autoren Phytodiversitätsmuster und ihre Ursachen beispielhaft anhand von Trockenrasengesellschaften untersucht haben. Dabei wurden vor allem die folgenden Aspekte betrachtet: räumliche und zeitliche Variabilität der Artendichte (z. B. VAN DER MAAREL & SYKES 1993, PÄRTEL & ZOBEL 1995, ROSÉN 1995, WILSON et al. 1995, KAMMER 1997, OTSUS & ZOBEL 2002) sowie Einflüsse des Artenpools (z. B. PÄRTEL & ZOBEL 1999), der räumlichen Isolation der Habitate (z. B. KRAUSS et al. 2004), von Habitatkontinuität (z. B. PÄRTEL & ZOBEL 1999), unterschiedlichen Nutzungsregimes (z. B. MORTIMER et al. 1998, POSCHLOD et al. 1998, HUBER 1999, DUPRÉ & DIEKMANN 2001), Renaturierungsmaßnahmen (z. B. PÄRTEL et al. 1998, THORMANN et al. 2003, KIEHL & JESCHKE 2005), Sukzession (z. B. REJMÁNEK & ROSÉN 1992, POSCHLOD et al. 1998), kleinräumigen Störungen (z. B. ZOBEL et al. 2000, JENTSCH 2004), Bodenreaktion (z. B. TYLER 1996, DENGLER 2004a), Nährstoffversorgung (z. B. WILLEMS 1980, BOBBINK 1991, WILLEMS et al. 1993, HUBER 1994, 1999), Diasporenverfügbarkeit (PÄRTEL et al. 1998, POSCHLOD et al. 1998, WILLEMS & BIK 1998, ZOBEL et al. 2000) und interspezifischer Konkurrenz (z. B. PÄRTEL & ZOBEL 1999) auf die Artendichte. Die meisten Studien beschränken sich allerdings auf einen oder wenige Trockenrasentypen innerhalb eines geografisch eng begrenzten Gebietes, so dass ihre Aussagekraft und Übertragbarkeit eingeschränkt ist. Zugleich variieren die in den genannten Arbeiten untersuchten Flächengrößen in einem weiten Bereich, womit kein unmittelbarer Vergleich ihrer Ergebnisse möglich ist.

Unzweifelhaft sind Trockenrasen (im weiten Sinne) ein interessantes und geeignetes Modellsystem zur Untersuchung von Phytodiversitätmustern und deren Ursachen. Dies resultiert vor allem aus den folgenden Aspekten, die in ihrer Gesamtheit in kaum einem andereren Vegetationstyp Europas realisiert sind:

- Die Artendichte variiert zwischen verschiedenen Trockenrasentypen stark.
- Trockenrasen haben eine weite geografische Verbreitung (meridionale – boreale Zone, ozeanische und kontinentale Regionen).
- Trockenrasen kommen in allen Höhenstufen von der planaren bis in die alpine Stufe vor.
- Trockenrasen besiedeln Böden mit extrem unterschiedlichen pH-Werten.
- Es gibt gleichermaßen natürliche und anthropogene Trockenrasen, wobei letztere unterschiedlichsten Nutzungsregimes unterliegen bzw. unterlagen.

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

- Gefäßpflanzen, Moose und Flechten sind meist vorhanden – so lassen sich Unterschiede und Wechselwirkungen zwischen diesen drei Artengruppen analysieren.
- Trockenrasen sind in der Landschaft fast immer räumlich klar abgegrenzt – so lässt sich die Auswirkung von geografischer Isolation gut studieren.

Um diese Vorzüge und Analyseoptionen ausnutzen zu können, ist aber die Betrachtung eines großen geografischen Raumes und eines weiten Standortsgradienten erforderlich. In der vorliegenden Studie unternehme ich aus Anlass der Tagung „Trockenrasen als Biodiversitätshotspots" einen Schritt in diese Richtung.

Ziel ist es vor allem, Antworten auf die folgenden drei Fragenkomplexe zu finden:

- In welchen Wertebereichen bewegen sich die Artendichten europäischer Trockenrasen? Wo sind sie besonders hoch, wo besonders niedrig? Wie verhält sich der Anteil verschiedener taxonomischer Gruppen (Gefäßpflanzen, Moose, Flechten)?
- In welchem Zusammenhang stehen Artenzahl und Flächengröße? Ist eine Extrapolation zwischen Artendichten verschieden großer Flächen möglich?
- Welche wesentlichen Faktoren beeinflussen die Artendichte?

Abschließend werden die zusammengetragenen Ergebnisse diskutiert, offene Fragen thematisiert und ein Ausblick auf künftige Arbeiten gegeben.

2. Ausgewertete Daten

Unter Trockenrasen im engen Sinne verstehe ich die Klassen *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika & V. Novák 1941 und *Festuco-Brometea* Br.-Bl. & Tx. ex Klika & Hadač 1944. Eingeschlossen werden in vorliegender Studie ferner die floristisch, strukturell und standörtlich ähnlichen Vegetationstypen der Hochgebirge (z. B. *Elyno-Seslerietea* Br.-Bl. 1948, *Festucetea indigestae* Rivas Goday & Rivas-Martínez in Rivas Goday & Mayor 1966) und des Mediterranraumes (z. B. *Thero-Brachypodietea* Br.-Bl. ex A. de Bolòs 1950), zumal die Grenzziehung zu diesen alles andere als gesichert ist (= Trockenrasen im weiten Sinne). Die Namen und die Abgrenzung der Vegetationsklassen orientieren sich an MUCINA (1997) sowie BERG et al. (2004); für alle rangniedrigeren Syntaxa sei auf die jeweils zitierten Quellen verwiesen.

In Europa gibt es eine fast unüberschaubare Fülle an Publikationen zu Trockenrasen, meist mit pflanzensoziologischem oder naturschutzbiologischem Schwerpunkt. Für die oben skizzierten Fragen sind diese aber oftmals nicht oder nur unter erheblichem Zusatzaufwand verwertbar, da in der Pflanzensoziologie bislang meist nicht mit einheitlich großen Probeflächen gearbeitet wird (vgl. CHYTRÝ & OTYPKOVÁ 2003, DENGLER 2003: 68 ff.). Auch die unvollständige Berücksichtigung von Moosen und Flechten in zahlreichen Untersuchungen ist problematisch. Um mit vertretbarem Aufwand zu dem gewünschten Überblick zu gelangen, wurde im Folgenden vor allem auf eigene Studien zurückgegriffen, da diese die Kriterien einheitliche Probeflächengröße und sorgfältige Kryptogamenbearbeitung (einschließlich epiphytischer, epixyler und epilithischer Arten) erfüllen, doch wurden verfügbare „Fremddaten" ähnlicher Qualität ebenfalls berücksichtigt (vgl. Tab. 1). Da die meisten derartigen Daten aus geografisch weit auseinander liegenden Regionen für 4 m²-Probeflächen vorlagen, habe ich diese Flächengröße für den europaweiten Vergleich der Artendichten in Tabelle 1 zugrunde gelegt. Die ausgewerteten Daten stammen aus den Ländern Estland, Schweden, Norwegen, Deutschland, Schweiz, Italien, Frankreich und Portugal (Tab. 1).

Bei den eigenen Erhebungen wurden nicht nur die in einer Fläche „wurzelnden" Arten, sondern auch jene erfasst, die in sie hineinragten (vgl. DENGLER 2003: 128). Wie die Autoren der anderen ausgewerteten Arbeiten vorgegangen sind, ist nicht immer klar; doch machen sich die Unterschiede beider Erfassungsmethoden meist nur bei ganz kleinen Flächen deutlich bemerkbar. Die Datenerhebung in der Uckermark erfolgte für Flächengrößen zwischen 1 mm² und 9 cm² mit einem eigens dafür konstruierten Kleinstflächenmessgerät (vgl. DENGLER et al. 2004). Auf größeren Flächen und in allen anderen Untersuchungen wurden die Aufnahmeflächen mit Rahmen aus Plexiglas bzw. Holz sowie mit Meterstäben oder Maßbändern abgegrenzt.

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

3. Artendichten

3.1. Gesamtartendichten europäischer Trockenrasen

Auf 4 m² variieren die Gesamtartendichten europäischer Trockenrasen in einem weiten Bereich (Tab. 1). Die Artenzahlen der Aufnahmen reichen von 1 bis 80, die Mittelwerte der ausgewerteten Gesellschaften (meist auf Assoziationsebene) von 8,0 bis 53,6.

Die höchsten Artenzahlen erreicht das *Gypsophilo fastigiatae-Globularietum vulgaris* Krahulec et al. ex Dengler & Löbel (Foto 1), eine basiphile Felsgrusgesellschaft des Großen Alvars der schwedischen Insel Öland (*Alysso alyssoidis-Sedetalia* Moravec 1967, *Sedo-Scleranthenea* [Br.-Bl. 1955] Dengler in Dengler et al. 2003; vgl. DENGLER & LÖBEL eingereicht). Sehr hohe Artendichten von durchschnittlich mehr als 35 Sippen auf 4 m² weisen auch die übrigen fünf Assoziationen des Verbandes *Tortello tortuosae-Sedion albi* Hallberg ex Dengler & Löbel, den basiphilen Felsgrusgesellschaften Nordeuropas, auf (vgl. DENGLER & LÖBEL eingereicht). Einen vergleichbar hohen Artenreichtum auf kleiner Fläche erreichen unter den betrachteten Gesellschaften nur noch einige Kalkhalbtrockenrasen (*Brachypodietalia pinnati* Korneck 1974, *Festuco-Brometea*), ebenfalls auf Öland (vgl. Foto 2).

Die geringsten mittleren Artendichten auf 4 m² weist das *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* Steffen 1931 nom. invers. propos. (Foto 3) auf, eine Sandtrockenrasen-Pioniergesellschaft der Ordnung *Corynephoretalia canescentis* Klika 1934 (*Koelerio-Corynephorenea* [Klika in Klika & V. Novák 1941] Dengler in Dengler et al. 2003). Sie betrugen auf 4 m² 8,0 (Öland) bzw. 12,5 Arten (Uckermark). Ähnlich artenarm ist mit durchschnittlich 9,5 Sippen auch das *Polytricho piliferi-Sedetum pedicellati* Rivas-Martínez 1977 nom. inval. (*Thero-Airetalia* Rivas Goday 1964, *Koelerio-Corynephorenea*) der iberischen Gebirge.

Unter den Trockenrasenklassen sind jene basenreicher Standorte (*Festuco-Brometea*, *Elyno-Seslerietea*) im Allgemeinen deutlich artenreicher als die schwerpunktmäßig saure Gesteine besiedelnden (*Koelerio-Corynephoretea*, *Thero-Brachypodietea*, *Festucetea indigestae*). Eine Ausnahme bilden die basiphilen Felsgrusfluren der Ordnung *Alysso alyssoidis-Sedetalia* (*Sedo-Scleranthenea*, *Koelerio-Corynephoretea*). Während die Artendichte in Beständen des mitteleuropäischen Verbandes *Alysso alyssoidis-Sedion* Oberd. & T. Müller in T. Müller 1961 mit 17,7 sogar leicht unter vielen *Koelerio-Corynephorenea*-Assoziationen liegt, übertreffen die Assoziationen des nordischen Verbandes *Tortello tortuosae-Sedion albi* mit durchschnittlich 35,6–53,6 Arten auf 4 m² sogar die meisten *Festuco-Brometea*-Gesellschaften.

Für gängige Flächengrößen von Biodiversitätsuntersuchungen sind die nachgewiesenen Artenzahlen in Tabelle 2 überblicksartig zusammengestellt. Da nicht alle Quellen Daten zu allen Flächengrößen liefern, können hier mitunter die Maxima der Artendichte auf kleineren Flächen jene auf größeren Flächen übertreffen.

3.2. Artendichten in verschiedenen Gesellschaften

Die Artendichten der verschiedenen Trockenrasensyntaxa zeigt Abbildung 1 beispielhaft für die in Brandenburg und Mecklenburg-Vorpommern vorkommenden Gesellschaften. Die *Festuco-Brometea*-Assoziationen sind bezogen auf 10 m² signifikant artenreicher als jene der *Koelerio-Corynephoretea* (DENGLER 2004a). Dabei erreichen die Kalkhalbtrockenrasen der Ordnung *Brachypodietalia pinnati* (Foto 4) die höchsten Artendichten (31,1–36,0 auf 10 m²), welche jene der xerophytischen Ordnung *Festucetalia valesiacae* noch übertreffen. Innerhalb der *Koelerio-Corynephoretea* weist die Ordnung der Silbergras-Pionierrasen (*Corynephoretalia canescentis*) die niedrigsten Artendichten auf, wobei das *Caricetum arenariae* Christiansen 1927 mit durchschnittlich nur 8,4 Arten auf 10 m² die artenärmste Assoziation ist. Innerhalb der Klasse sind die Gesellschaften mit geschlossenen Rasen auf basenreichen Sanden, welche standörtlich und floristisch zu den *Festuco-Brometea* überleiten, am artenreichsten, namentlich das *Sileno otitae-Festucetum brevipilae* Libbert 1933 corr. Kratzert & Dengler 1999 nom. invers. propos. mit durchschnittlich 27,2 Arten.

Tab. 1: Pflanzenartendichten verschiedener europäischer Trockenrasentypen auf 4 m². Die ermittelten Extremwerte sind fett gesetzt. Die Untersuchungsergebnisse sind von Nord nach Süd angeordnet und jeweils zu (Unter-) Klassen zusammengefasst. Die Herkunftsländer sind mit den jeweiligen Autokennzeichen angegeben. Es wurden die folgenden Quellen ausgewertet: A = DENGLER & LÖBEL (eingereicht), B = BOCH & DENGLER (2004), C = LÖBEL (2002) bzw. LÖBEL et al. (2004), D = C. Dolnik (unveröff., vgl. DOLNIK 2003), E = DREWS & DENGLER (2004), F = DENGLER et al. (2004), G = M. Jeschke (unveröff., vgl. KIEHL & JESCHKE 2005), H = KAMMER (1997), I = BEDALL et al. (2004), J = DENGLER (2004b).

Land und Region	Geografische Länge und Breite	Quelle	Erfasste Arten	Syntaxon			Artenzahl auf 4 m²				
							Min. (Aufn.)	Min. (Ges.)	Mittel (Ges.)	Max. (Ges.)	Max. (Aufn.)
Skandinavien ohne Alvare (N, S)	div.	A	*3	Sedo-Scleranthenea: Tortello tortuosae-Sedenion albi	2	20	18	36,0	38,7	41,4	55
Temperates Europa (D, F, I)	div.	A	*4	Sedo-Scleranthenea: Alysso alyssoidis-Sedion	1	35	4	-	17,7		38
EE: Saaremaa	58° N, 22° O	B	*1	Koelerio-Corynephorenea: div.	2	66	**1**	22,3	22,5	22,6	39
				Sedo-Scleranthenea: Tortello tortuosae-Sedion albi	2	67	15	35,6	39,9	44,2	65
				Festuco-Brometea: Filipendulo-Helictotrichion pratensis	1	76	21	-	38,0	-	54
S: Öland	57° N, 17° O	C	*2	Koelerio-Corynephorenea: div.	6	152	7	**8,0**	27,5	34,3	59
				Sedo-Scleranthenea: Tortello tortuosae-Sedion albi	5	182	9	39,0	47,3	**53,6**	**80**
				Festuco-Brometea: Filipendulo-Helictotrichion pratensis	4	135	17	30,8	38,6	43,9	78
RUS: Kurische Nehrung	55° N, 21° O	D	alle	Koelerio-Corynephorenea: Koelerion glaucae	1	18	**1**		24,7	-	37
D: Schleswig-Holstein: Ostseeküste	54° N, 11° O	E	alle	Festuco-Brometea: Filipendulo-Helictotrichion pratensis	1	3	26	-	30,3	-	38
D: Brandenburg: Uckermark	53° N, 14° O	F	alle	Koelerio-Corynephorenea: div.	3	28	10	12,5	21,4	26,5	33
				Festuco-Brometea: div.	2	19	20	28,5	31,8	35,0	38
D: Bayern: Garchinger Heide	48° N, 12° O	G	alle	Festuco-Brometea: Cirsio-Brachypodion pinnati	1	20	20	-	30,6	-	36
CH: Kanton Bern	47° N, 8° O	H	*6	Festuco-Brometea: Mesobromion	1	10	22	-	24,7		29
I: Trentino	46° N, 11° O	I	*5	Festuco-Brometea: Brachypodietalia pinnati	1	8	29		33,0		39
				Elyno-Seslerietea: Caricion austroalpinae	1	5	26	-	28,0		33
P: Serra da Estrela	40° N, 8° W	J	*4	Übergang Thero-Brachypodietea/Koelerio-Corynephorenea	1	4	15		18,3		21
				Koelerio-Corynephorenea: div.	4	29	7	9,5	15,4	21,5	25
				Festucetea indigestae: Minuartio-Festucion indigestae	1	2	14	-	14,5	-	15

*1: prinzipiell alle Arten, aber kleine/kritische Kryptogamen noch nicht vollständig nachbestimmt
*2: alle Arten mit Ausnahme epilithischer und epiphytischer Krustenflechten
*3: epilithische Arten nur in einem Teil der Aufnahmen erfasst
*4: nur epigäische Arten
*5: nur epigäische Arten; Therophyten und Kryptogamen etwas unvollständig
*6: nur Gefäßpflanzen, Moose und Flechten aber vermutlich ohne große Bedeutung (vgl. Abb. 1)

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

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



Foto 1: Das *Gypsophilo fastigiatae-Globularietum vulgaris* (Verband: *Tortello tortuosae-Sedion albi*), eine basiphile Felsgrusgesellschaft, ist nach gegenwärtigem Kenntnisstand die auf kleinen Flächen artenreichste Trockenrasengesellschaft Europas. Sie ist endemisch für die Alvarflächen Ölands und Gotlands. Auf dem Bild vom öländischen Großen Alvar erkennt man u. a. *Helianthemum oelandicum* ssp. *oelandicum, Globularia vulgaris, Oxytropis campestris* ssp. *campestris, Potentilla tabernaemontani, Sedum album* sowie die Strauchflechte *Thamnolia vermicularis* (J. Dengler, 06/94).



Foto 2: Die Kalkhalbtrockenrasen des nordischen Verbandes *Filipendulo vulgaris-Helictotrichion pratensis* gehören zu den besonders artenreichen Trockenrasentypen. Das Bild zeigt einen Bestand auf einer Alvarfläche der estnischen Ostseeinsel Saaremaa. An blühenden Arten sind u. a. *Helictotrichon pratense, Filipendula vulgaris, Galium boreale, Trifolium montanum* und *Geranium sanguineum* zu erkennen (J. Dengler, 06/04).

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



Foto 3: Das *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* (Verband: *Corynephorion canescentis*) ist eine der artenärmsten Trockenrasengesellschaften Europas, zugleich aber in Mitteleuropa jene, in der Flechten den größten Anteil der Phytodiversität stellen. Das Bild von den Gabower Hängen im Biosphärenreservat Schorfheide-Chorin zeigt u. a. *Corynephorus canescens, Agrostis capillaris, Rumex acetosella* und die Strauchflechten *Cladonia arbuscula* und *Cetraria aculeata* (J. Dengler, 08/04).



Foto 4: Kalkhalbtrockenrasen der Ordnung *Brachypodietalia pinnati* sind innerhalb Mitteleuropas die artenreichsten Trockenrasentypen. Das Bild zeigt einen Bestand des *Adonido vernalis-Brachypodietum pinnati* (Verband: *Cirsio-Brachypodion pinnati*) bei Grünz im Randowtal (Mecklenburg-Vorpommern). Zu erkennen sind neben den drei charakteristischen Gräsern *Brachypodium pinnatum, Koeleria pyramidata* und *Briza media* ferner *Anthyllis vulneraria, Plantago media* und *Centaurea scabiosa* (J. Dengler, 07/97).

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

Tab. 2: Extremwerte der Pflanzenartenzahlen europäischer Trockenrasen auf unterschiedlichen Flächengrößen. Angegeben sind die Spannen der Gesellschaftsmittelwerte (meist auf Assoziationsebene) und der Einzelaufnahmen. Es wurden die folgenden Quellen ausgewertet (sowie gegebenenfalls die zugehörigen Rohdaten): C = LÖBEL (2002), D = DOLNIK (2003), F = DENGLER et al. (2004), G = KIEHL & JESCHKE (2005), H = KAMMER (1997), K = HOBOHM (1998), L = DENGLER (2004a).

Fläche [m²]	Quelle(n)	$n_{Ges.}$	$n_{Aufn.}$	Artenzahl (Ges.)	Artenzahl (Aufn.)
0,000001	F	4	300	0,7–1,6	0–4
0,0001	C, D, F	10	290	1,0–3,3	0–6
0,01	C, D, F, G, K	15	190	3,3–16,7	1–26
1	C, D, F, H, K	16	170	10,1–54,2	1–64
4	vgl. Tab. 1	40	879	8,0–53,6	1–80
9 bzw. 10	C, D, F, H, L	31	1.132	8,4–75,2	1–84
100	D, F, G	6	27	23,0–63,7	19–69

Die bislang vorliegenden Daten (vgl. Tab. 1) lassen vermuten, dass sowohl die Reihung der Trockenrasensyntaxa hinsichtlich der mittleren Artendichte als auch deren absolute Größe nur geringen Schwankungen zwischen verschiedenen Regionen unterliegt. Eine auffällige Ausnahme bilden allerdings die *Alysso alyssoidis-Sedetalia*, deren Gesellschaften in Skandinavien eine mehr als doppelt so hohe Artendichte wie jene in Mitteleuropa aufweisen (vgl. DENGLER & LÖBEL eingereicht).

Die Artendichte kann jedoch zwischen verschiedener Beständen einer Assoziation erheblich variieren. Für die in Abbildung 1 dargestellten Assoziationen lag der Variationskoeffizient überwiegend im Bereich 22–33 %. Bei den artenarmen Assoziationen *Caricetum arenariae* Steffen 1927 und *Cornicularo-Corynephoretum* betrug die relative Variabilität sogar 60 % bzw. 47 %. So wurden für die letztgenannte Assoziation in Nordostdeutschland

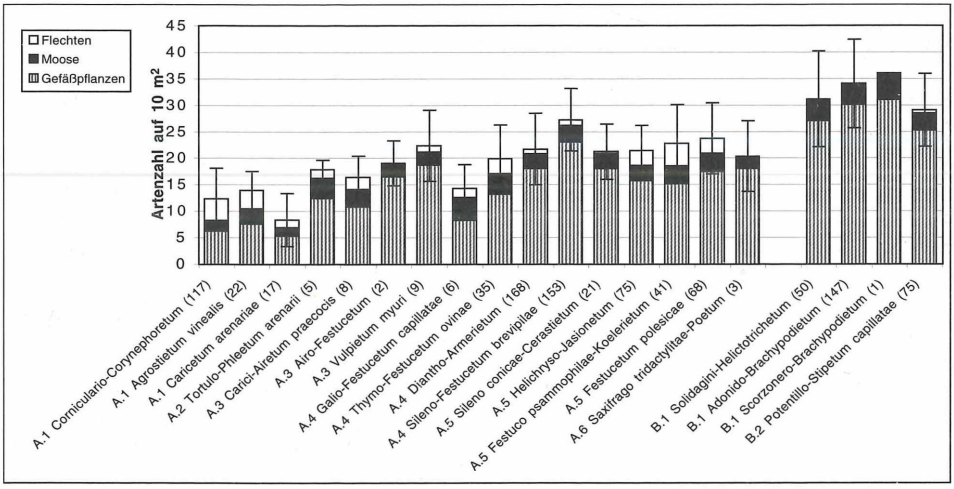


Abb. 1: Mittlere Artendichten und deren Standardaweichungen in den nordostdeutschen Assoziationen der *Koelerio-Corynephoretea* (A) und *Festuco-Brometea* (B). Die Zahlen in Klammern hinter den Assoziationsnamen geben den Stichprobenumfang an. Die Gesellschaften gehören zu den Ordnungen A.1 = *Corynephoretalia canescentis*, A.2 = *Artemisio-Koelerietalia albescentis*, A.3 = *Thero-Airetalia*, A.4 = *Trifolio arvensis-Festucetalia ovinae*, A.5 = *Sedo acris-Festucetalia*, A.6 = *Alysso alyssoidis-Sedetalia*, B.1 = *Brachypodietalia pinnati*, B.2 = *Festucetalia valesiacae* (verändert aus DENGLER 2004a).

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

Artenzahlen zwischen 1 und 27 ermittelt. Diese großen Unterschiede liegen vor allem daran, dass die Pionierstadien des *Corniculario-Corynephoretum* zwischen den sehr lückig stehenden *Corynephorus*-Horsten kaum andere Arten enthalten, während in älteren Sukzessionsstadien zahlreiche Flechten (v. a. *Cladonia* spp.) und einige Moose hinzutreten (Foto 3, vgl. BÜLTMANN 2005, HASSE 2005).

3.3. Relative Bedeutung von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten

Gefäßpflanzen, Moose und Flechten haben sehr unterschiedliche Anteile an der Phytodiversität der einzelnen Trockenrasentypen. In Nordostdeutschland überwiegen auf Assoziationsebene immer die Gefäßpflanzen, die mindestens die Hälfte der Gesamtartenzahl stellen (Abb. 1). Moose sind ebenfalls an allen Gesellschaften in nennenswertem Umfang beteiligt (durchschnittlich 15 % der Arten). Der Anteil der Flechten dagegen variiert erheblich von fast vollständigem Fehlen in den Kalkhalbtrockenrasen der Ordnung *Brachypodietalia pinnati* bis zu einem Drittel in der Ordnung *Corynephoretalia canescentis*. In flechtenreichen Untereinheiten bestimmter *Koelerio-Corynephoretea*-Assoziationen kann dieser Wert sogar noch deutlich höher liegen.

In Nordeuropa ist der von Kryptogamen gestellte Biodiversitätsanteil in allen Trockenrasentypen tendenziell höher als in ihren mitteleuropäischen Pendants (vgl. BOCH & DENGLER 2004, LÖBEL et al. 2004). Den bisher bekannten Maximalwert erreicht mit 74 % das *Fulgensio bracteatae-Poetum alpinae* (Albertson 1950) Dengler & Löbel, eine basiphile Felsgrusgesellschaft (DENGLER & LÖBEL eingereicht).

4. Artenzahl-Areal-Beziehungen

Zur Beschreibung der Beziehung zwischen Untersuchungsfläche und Artenzahl werden in der Literatur verschiedene Funktionen diskutiert (vgl. Übersicht bei SCHMITT 1999, Diskussion bei DENGLER 2003: 68 ff.). Gängige Ansätze sind (a) die Potenzfunktion ($S = c\ A^z \Leftrightarrow \log S = \log c + z\ \log A$ mit S = Artenzahl und A = Flächengröße), (b) die Logarithmusfunktion ($S = k\ \log A$) und (c) asymptotische Funktionen, etwa die Michaelis-Menten-Funktion ($S = [r\ A] / [b + A]$). Die Annahme eines asymptotischen Verlaufes gegen einen oberen Grenzwert (r) liegt auch dem in der Pflanzensoziologie noch immer weit verbreiteten Konzept des „Minimumareals" zugrunde (z. B. DIERßEN 1990, DIERSCHKE 1994). Vom theoretischen Standpunkt wäre ein solcher Kurvenverlauf aber nur unter der Annahme absoluter Homogenität der Bestände bei gleichzeitig absolut scharfen Grenzen zwischen den verschiedenen Vegetationstypen denkbar, eine Situation, die bekanntlich in der Natur nicht gegeben ist. Tatsächlich nimmt mit zunehmender Fläche immer auch die Zahl der „zufälligen" Arten zu.

Bei empirischen Untersuchungen zur Artenzahl-Areal-Beziehung besteht jedoch das Problem, dass sich alle drei genannten Funktionstypen dann im Kurvenverlauf stark ähneln, wenn man nur einen kleinen Dimensionsbereich der Flächengrößen betrachtet, sich die größte und kleinste Fläche also nicht um mehr als zwei bis drei Zehnerpotenzen unterscheiden. In diesem Fall lassen sich die empirischen Daten ähnlich gut wie durch die Potenzfunktion auch durch die Logarithmusfunktion und selbst durch asymptotische Funktionen approximieren. Bei Betrachtung deutlich größerer Dimensionsbereiche liefert nach allen bekannten Untersuchungen (z. B. PRESTON 1962, DUPRÉ & DIEKMANN 2001, DOLNIK 2003, DENGLER et al. 2004, LÖBEL et al. 2004) aber nur die Potenzfunktion brauchbare Ergebnisse.

Dies sei anhand unserer Untersuchungen an uckermärkischen Trockenrasen illustriert, in denen wir mit acht Zehnerpotenzen der Flächengröße (1 mm²–100 m²) einen für solche Untersuchungen außergewöhnlich großen Bereich der Flächengröße abgedeckt haben. Abb. 2 zeigt die Daten für einen beispielhaften Plot in zwei unterschiedlichen Darstellungsformen. Eine Logarithmusfunktion ergäbe in der halblogarithmischen Darstellung eine Gerade, eine Potenzfunktion dagegen in der doppeltlogarithmischen Darstellung. Sowohl die Bestimmtheitsmaße der Regressionsfunktionen als auch die systematische Verteilung der

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

Residuen bei der Logarithmusfunktion (positiv für ganz kleine und ganz große Flächen, negativ für mittlere Flächen), zeigen, dass diese keine adäquate Approximation des funktionalen Zusammenhanges darstellt. Wenn KAMMER (1997: 150 f.) aufgrund seiner Daten für Schweizer Kalkhalbtrockenrasen zwar ebenfalls eine Sättigungsfunktion als ungeeignet verwirft, dagegen aber eine Logarithmusfunktion für angemessen hält, lässt sich dies durch Zweierlei erklären: Einerseits unterscheiden sich die größten und kleinsten von ihm untersuchten Flächen „nur" um den Faktor 2.000 (im Gegensatz zu 10^8 bei uns), zum anderen hat er die Potenzfunktion anscheinend nicht getestet. Die systematische Verteilung seiner Resi-

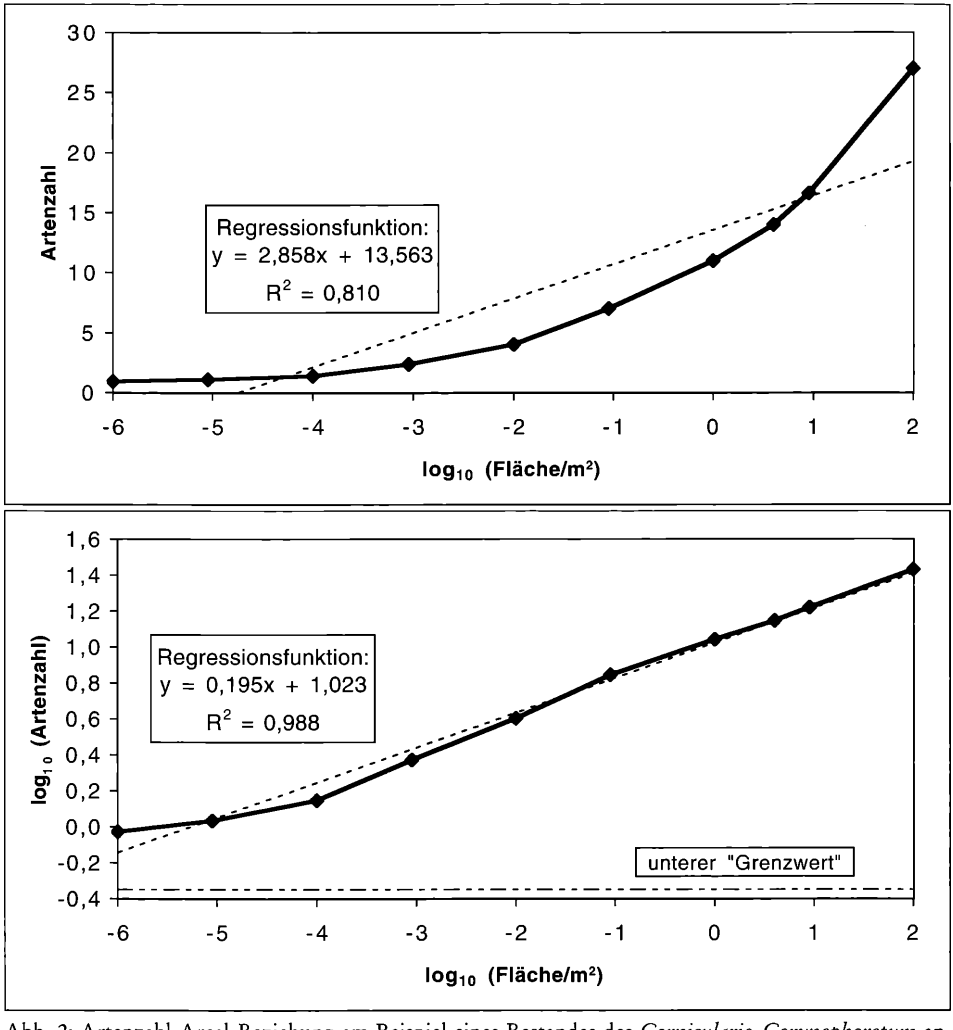


Abb. 2: Artenzahl-Areal-Beziehung am Beispiel eines Bestandes des *Corniculario-Corynephoretum* an den Gabower Hängen (NO-Brandenburg, verändert aus DENGLER et al. 2004) in zwei unterschiedlichen Darstellungsformen. Oben ist nur die Flächenachse logarithmiert („halblogarithmische" Darstellung), unten auch die Artenachse („doppeltlogarithmische" Darstellung). Bis auf den Wert für 100 m² handelt es sich immer um Mittelwerte aus fünf Replikaten. Angegeben sind jeweils die Parameter und die Bestimmtheitsmaße der linearen Regressionsfunktionen bei transformierten Achsen, entsprechend einer Logarithmusfunktion (oben) bzw. einer Potenzfunktion (unten). Betrachtet man unten nur den Bereich zwischen 1 cm² und 100 m², beträgt R^2 sogar 0,998! In der unteren Teilabbildung ist zudem eine Abschätzung für den unteren „Grenzwert" der Artenzahl-Areal-Kurve dargestellt. Er beträgt $\log_{10}(45\ \%) = -0{,}35$. Nähere Erläuterungen im Text.

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

duen (positiv zu großen Flächen hin) legt nahe, dass auch bei seinen Daten eine Approximation durch eine Potenzfunktion mit höherem Bestimmtheitsmaß möglich gewesen wäre.

Unterstellt man aufgrund der vorausgegangenen Überlegungen einen Zusammenhang zwischen Artenzahl und Fläche in Form einer Potenzfunktion, so lassen sich die Parameter dieser Funktion für verschiedene Trockenrasentypen vergleichen (Tab. 3). Die Bestimmtheitsmaße sind jeweils extrem hoch. Die *c*-Werte, entsprechend der vom Regressionsmodell vorhergesagten Artendichte auf einer Einheitsfläche, hier also 1 m², variieren erwartungsgemäß erheblich (vgl. Abschnitt 3.1). Die Steigungen der Kurven (*z*-Werte) liegen dagegen in einem sehr engen Bereich (meist 0,193–0,227); nur für das *Helianthemo oelandici-Galietum oelandici* fällt die Steigung mit $z = 0{,}249$ etwas höher aus. Die in Tab. 3 ersichtliche Unterschiede für bestimmte Vegetationstypen aus unterschiedlichen Regionen sollten nicht überbewertet werden, da die betrachten Skalenbereiche variieren und sich hinter dem gleichen Syntaxonnamen nicht exakt der gleiche Inhalt verbergen muss. So lässt sich der deutlich höhere *c*-Wert, der sich aus HOBOHMs (1998) Daten gegenüber jenen aus DENGLER et al. (2004) für das *Corniculario-Corynephoretum* ergibt, vor allem dadurch erklären, dass HOBOHM ausdrücklich nur flechtenreiche Sukzessionsstadien („*Spergulo-Corynephoretum cladonietosum*") betrachtet hat, während wir in der Uckermark hauptsächlich artenarme Pionierstadien analysiert haben.

Die ähnlichen *z*-Werte verschiedener Trockenrasengesellschaften kommen auch darin zum Ausdruck, dass ihre Artenzahl-Areal-Kurven in doppeltlogarithmischer Darstellung annähernd parallel verlaufen (z. B. DENGLER et al. 2004, LÖBEL et al. 2004) oder anders ausgedrückt: Die Rangfolge der Artendichten verschiedener Trockenrasentypen bleibt über einen großen Dimensionsbereich nahezu unverändert. An den Gabower Hängen (Uckermark) etwa ist der Verband *Corynephorion canescentis* über den kompletten Dimensionsbereich von 1 mm² bis 100 m² der artenärmste Trockenrasentyp, gefolgt vom *Koelerion glaucae*, während die beiden Verbände *Armerion elongatae* und *Festucion valesiacae* mit ähnlichen Werten, aber in wechselnder Reihenfolge durchgängig an der Spitze liegen (DENGLER et al. 2004).

Zwar drängen sich Potenzgesetze (mit unterschiedlichen Parametern) als allgemeines Modell zur Beschreibung von Artenzahl-Areal-Beziehungen beliebiger Pflanzengesellschaften (oder noch allgemeiner: Artenlisten von Untersuchungsflächen) in beliebigen Dimensionsbereichen geradezu auf, doch ist es in einem zweiten Schritt interessant, nach punktuel-

Tab. 3: Funktionsparameter für die Annäherung der Artenzahl-Areal-Beziehungen verschiedener Trockenrasengesellschaften durch Potenzfunktionen der Form $\log S = \log c + z \log A$ mit S = Artenzahl und A = Fläche/m². Die Regressionsfunktionen wurden auf der Basis von Mittelwerten aller untersuchten Plots je Flächengröße errechnet.

Herkunft und Ordnungen	Assoziation bzw. Verband	n_{Plots}	$n_{Größen}$	Flächenbereich [m²]	R^2	c	z
S: Öland (LÖBEL 2002)							
Alysso alyssoidis-Sedetalia	Crepido pumilae-Allietum alvarensis	7	7	0,01-9	0,996	31,0	0,196
	Fulgensio bracteatae-Poetum alpinae	4	7	0,01-9	0,969	42,2	0,207
	Helianthemo oelandici-Galietum oelandici	8	7	0,01-9	0,956	37,7	0,249
	Gypsophilo-Globularietum vulgaris	6	7	0,01-9	0,977	50,8	0,213
Brachypodietalia pinnati	Veronico spicatae-Avenetum pratensis	6	7	0,01-9	0,987	32,3	0,216
RUS: Kurische Nehrung (DOLNIK 2003)							
Sedo acris-Festucetalia	Koelerion glaucae	9	16	0,0001-900	0,979	18,5	0,198
D: Uckermark (DENGLER et al. 2004)							
Corynephoretalia canescentis	Corniculario-Corynephoretum	2	10	0,000001-100	0,995	9,5	0,193
Trifolio arvensis-Festucetalia	Armerion elongatae	2	10	0,000001-100	0,995	21,0	0,195
Sedo acris-Festucetalia	Festuco psammophilae-Koelerietum	3	10	0,000001-100	0,990	17,9	0,214
Festucetalia valesiacae	Potentillo arenariae-Stipetum capillatae	3	10	0,000001-100	0,989	19,9	0,219
D: Elbtal (HOBOHM 1998)							
Corynephoretalia canescentis	Corniculario-Corynephoretum	10	3	0,01-1	1,000	15,3	0,211
Trifolio arvensis-Festucetalia	Armerion elongatae	10	3	0,01-1	0,911	30,6	0,227
Alysso alyssoidis-Sedetalia	Poo-Saxifragetum tridactylitae	10	3	0,01-1	0,999	12,4	0,195
D: Garchinger Heide (M. Jeschke unpubl.; vgl. KIEHL & JESCHKE 2005)							
Brachypodietalia pinnati	Cirsio-Brachypodion pinnati	4	6	0,01-100	0,980	20,9	0,206

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

len Abweichungen von diesem Zusammenhang und möglichen Erklärungen dafür zu suchen. LÖBEL (2002, vgl. LÖBEL et al. 2004) fand für alle fünf von ihr untersuchten öländischen Trockenrasengesellschaften, dass die Artenzahl-Areal-Kurve für Flächen unterhalb von 0,01 m² etwas steiler wird, weswegen sie eine Potenzfunktion nur für den Bereich 0,01–9 m² annahm. Eine überzeugende Erklärung für diese Abweichung gibt es bislang nicht. Dagegen habe ich postuliert, dass die Artenzahl-Areal-Kurve aus theoretischen Gründen einen unteren Grenzwert besitzen müsse, der auch bei fortschreitender Verkleinerung der Fläche nicht unterschritten werden könne (DENGLER 2003: 72). Dieser entspricht dem „Überdeckungsgrad", also der durchschnittlichen Anzahl von Pflanzensippen, deren oberirdischen Organe sich in der senkrechten Projektion über jedem Punkt der Fläche überdecken. In der doppeltlogarithmischen Darstellung müsste die Kurve also zu kleinen Flächen hin sogar flacher werden und sich schließlich asymptotisch diesem Grenzwert nähern. Dieses theoretisch vorhergesagte Verhalten konnten wir mittlerweile für Flächengrößen unterhalb von 1 cm² nachweisen (DENGLER et al. 2004). Dies ist gut im unteren Teil von Abbildung 2 zu erkennen. Dort ist auch eine Abschätzung des unteren Grenzwertes dargestellt, die jedoch aus methodischen Gründen etwas zu niedrig sein dürfte (vgl. DENGLER et al. 2004).

5. Einflüsse von Umweltparametern auf die Phytodiversität

Von den zahlreichen abiotischen und biotischen, historischen und aktuellen Faktorenkomplexen, deren Einfluss auf die Phytodiversität bislang untersucht wurde, sollen im Folgenden nur zwei herausgegriffen werden, deren Wirkung nachweislich besonders stark ist. Es würde den zur Verfügung stehenden Raum sprengen, die zahlreichen Studien zu den Effekten von angrenzenden Vegetationstypen, kleinräumiger Heterogenität, Störungsintensität und -frequenz, Substratmächtigkeit, Nährstoffversorgung, historischem und aktuellem Nutzungsregime bzw. Verbrachung, Sukzession, Renaturierungsmaßnahmen, Artenpool, Diasporenverfügbarkeit und -eintrag (z. B. durch tierische Vektoren) sowie biotischen Interaktionen (Konkurrenz und Mutualismus zwischen Pflanzen, Mykorrhiza, Parasitismus, Herbivorie) hier zu referieren, zumal diese oftmals zu gegensätzlichen Ergebnissen gelangen.

5.1. Meereshöhe und geografische Breite

Vielfach wurde postuliert und gefunden, dass die Artenzahl mit zunehmender Meereshöhe abnimmt. Allerdings beziehen sich die meisten derartigen Untersuchungen auf Gesamtartenzahlen je Höhenstufe ohne deren unterschiedlichen Flächenausdehnungen in Rechnung zu stellen (z. B. BEGON et al. 1990: 836 f., GRABHERR et al. 1995: Abb. 2, OZENDA & BOREL 2003). Wie in Abschnitt 4 gezeigt, ist die Artenzahl aber stark von der betrachteten Fläche abhängig. Zugleich nimmt die von den jeweiligen Höhenstufen eingenommene Fläche im Allgemeinen stetig mit zunehmender Höhe ab (z. B. GROOMBRIDGE & JENKINS 2000: 2), was man sich leicht vergegenwärtigen kann, indem man sich einen typischen Berg idealisiert als Kegel vorstellt.

Es stellt sich also die Frage, ob die Abnahme der Artenzahl mit zunehmender Höhenlage ein reiner Flächeneffekt ist oder ob in welchem Maße auch die Meereshöhe als solche einen Einfluss auf die Artenzahl hat. Für Trockenrasen auf Granitgrus in der Serra da Estrela (Portugal) konnte ich bezogen auf 4 m²-Probeflächen zeigen, dass die Artendichte im untersuchten Bereich von 1.300–1.750 m ü. NN signifikant abnimmt und zwar durchschnittlich um 1,6 Arten je 100 Höhenmeter (DENGLER 2004b). MONTALVO et al. (1993) fanden in nicht näher spezifizierten, beweideten Silikatrasengesellschaften Zentralspaniens zwischen 640–1.720 m ü. NN ebenfalls eine lineare Abnahme der Gefäßpflanzenartendichte auf 0,04 m² um durchschnittlich 0,84 Arten je 100 Höhenmeter. In den südlichen Kalkalpen fanden wir – auf der Basis einer kleinen Stichprobe – dagegen nur einen Artenrückgang an der unteren Grenze der alpinen Stufe, entsprechend dem Übergang der *Festuco-Brometea* zu den *Elyno-Seslerietea*; in den Höhenstufen darunter (760–1.700 m ü. NN) war dagegen kein Höhentrend der Gesamtartenzahl nachweisbar (BEDALL et al. 2004).

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

Für viele biologische Phänomene ist bekannt, dass zunehmende geografische Breite einen ähnlichen Effekt hat wie größere Höhe über dem Meer. Für die Artendichte in Trockenrasen lässt sich das auf der Basis der hier zusammengetragenen Daten dagegen nicht nachweisen. Vielmehr sind die Gesellschaften Nordeuropas (auch jene außerhalb der Alvare!) auf kleinen Flächen tendenziell sogar etwas artenreicher als ihre mitteleuropäischen Pendants (vgl. Tab. 1). Extrem fällt dieser Unterschied für die basiphilen Felsgrusgesellschaften der Ordnung *Alysso alyssoidis-Sedetalia* aus, wo die skandinavischen Bestände mehr als doppelt so artenreich sind wie die mitteleuropäischen (vgl. DENGLER & LÖBEL eingereicht).

5.2. Bodenreaktion

TYLER (1996) konnte für die Artenzahl der Gefäßpflanzen in südschwedischen Trockenrasen eine extreme Abhängigkeit vom pH-Wert feststellen. Die Artendichte auf 4 m² stieg in seinen Untersuchungen von durchschnittlich 5 Arten bei einem pH (KCl)-Wert von 3 auf fast 20 Arten bei neutraler Bodenreaktion. Noch stärker war die Zunahme der Gesamtzahl der Arten, welche in einer pH-Klasse eine Stetigkeit von mindestens 10 % erreichten. Sie stieg von deutlich weniger als 10 Arten bei pH 3 bis auf knapp 60 Arten bei pH 6; bei noch höheren pH-Werten fiel die Artenzahl dann wieder geringfügig. TYLER geht in beiden Fällen von einer unimodalen Verteilung aus, die er durch quadratische Funktionen approximiert, die ihr Maximum jeweils zwischen pH 6 und 7 haben. Ähnliche Ergebnisse fand ich für die Gesamtartendichte (auf 10 m²) in nordostdeutschen Trockenrasen. Sie stieg von durchschnittlich etwa 12 Arten bei pH (H_2O) 3,7 auf rund 27 Arten bei pH (H_2O) 8,0 (DENGLER 2004a). Auch hier ergab eine polynomische Funktion zweiten Grades die beste Approximation. Ein erneuter Abfall der Artendichte zu noch höheren pH-Werten war aber allenfalls angedeutet, da pH-(H_2O)-Werte oberhalb von 8,5 im Gebiet kaum vorkommen. Bei der Analyse der Artendichte in öländischen Trockenrasen (auf 4 m²) erwies sich die Bodenreaktion als diejenige Umweltvariable, welche mit Abstand den größten Anteil der Varianz erklärt (LÖBEL et al. eingereicht). Dies galt gleichermaßen für die Gesamtartenzahl wie auch für die Artenzahlen von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten. Während für die Artendichte der Kryptogamen eine hochsignifikante lineare Zunahme mit steigendem pH-Wert aufwies, überwog bei den Gefäßpflanzen der quadratische Term, d. h. dort lag eine unimodale Verteilung vor.

SCHUSTER & DIEKMANN (2003) fanden in ihrer Metaanalyse der pH-Abhängigkeit der Artendichte von Pflanzengesellschaften in Deutschland für Trockenrasen teils unimodale Verläufe mit Maxima zwischen pH (H_2O) 6 und 7, teils lineare Zunahmen über den jeweils abgedeckten pH-Bereich. Abweichend von allen anderen Quellen fanden SCHWABE & KRATOCHWIL (2004) einen hoch signifikanten negativen Zusammenhang zwischen pH-Wert und Artenzahl in *Festuco-Brometea*-Gesellschaften der inneralpinen Trockentäler im pH (H_2O)-Bereich von 4,5 bis 9,5. Die Ergebnisse der beiden letztgenannten Studien sind allerdings unsicher, da sie auf uneinheitlichen Probeflächengrößen beruhen und die Autoren auch keine Korrektur des Flächeneffektes vornehmen.

6. Zusammenfassende Diskussion

6.1. Phytodiversität von Trockenrasen im Vergleich zu anderen Vegetationstypen

Mit wenigen Ausnahmen (*Caricetum arenariae*, *Cornicolario-Corynephoretum*, *Polytricho piliferi-Sedetum pedicellati*) liegt die Artendichte von Trockenrasengesellschaften über dem von HOBOHM (1998) mit 10 Arten auf 1 m² (entsprechend 13,3 Arten auf 4 m²) angegebenen Durchschnittswert aller gehölzfreien Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Die meisten untersuchten Trockenrasentypen können nach HOBOHM (2005) als „sehr artenreich" gelten. Die Trockenrasen des Großen Alvars der schwedischen Insel Öland gehören sogar zu den auf kleiner Fläche artenreichsten Pflanzengesellschaften, die bislang dokumentiert wurden (1 m²: 54,2 Arten im Assoziationsmittel bzw. 64 Arten in einer Einzelaufnahme; 4 m²: 53,6 Arten im Assoziationsmittel bzw. 80 Arten in einer Einzelaufnahme). KULL &

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

ZOBEL (1991) konnten für eine estnische „Laubwiese" (= gemähter Kalkhalbtrockenrasen mit locker stehenden Bäumen) sogar bis zu 25 Arten auf 0,01 m² und bis zu 63 auf 1 m² allein unter den Gefäßpflanzen nachweisen (vgl. Foto 2). Nur aus flechtenreichen Gesellschaften Grönlands sind ähnlich hohe oder sogar höhere Artendichten bekannt. So wies BÖCHER (1954, zitiert in LÜNTERBUSCH & DANIELS 2004: 265) in einer grönländischen Zwergstrauchheide 69 Arten auf 1 m² nach. DANIELS et al. (2000) fanden auf 0,25 m² maximal 71 Arten bei einem Gesellschaftsmittel von 31,3 Arten. LÜNTERBUSCH & DANIELS (2004) schließlich geben für 4 m² große Aufnahmen des *Rhododendro-Vaccinietum microphylli* Daniels 1982 (*Carici rupestris-Kobresietea bellaridii* Ohba 1974) in Nordwest-Grönland durchschnittlich 64,6 und maximal 83 epigäische Arten an.

Auf deutlich größeren Flächen als 4 m² sind die meisten Trockenrasentypen zwar immer noch überdurchschnittlich artenreich, doch erreichen dort auch einige andere Vegetationstypen der temperaten Zone ähnlich hohe oder sogar höhere Artendichten. So belegen DOLNIK (2003) für das *Lolio perennis-Cynosuretum cristati* Tx. 1937 sowie eine Gebüsch- und eine Waldgesellschaft der Kurischen Nehrung mittlere Artendichten von 68,5, 71,7 bzw. 72,5 Arten auf 100 m² und KRAFT & HOBOHM (2004) für das *Pruno-Fraxinetum* Oberd. 1953 in Niedersachsen durchschnittlich 66,5 und maximal 76 Arten auf 100 m² (jeweils einschließlich epiphytischer, epilithischer und epixyler Sippen).

Die Artenzahl-Areal-Beziehung von Trockenrasen lässt sich über den ganzen betrachteten Dimensionsbereich (1 mm²–1.000 m²) exzellent durch eine Potenzfunktion approximieren. Damit ist eine Extrapolation von auf unterschiedlichen Flächengrößen basierenden Artenzahlen möglich, sofern man den spezifischen Steigungsparameter z kennt. Die bislang gefundenen z-Werte für Trockenrasen liegen in einem engen Bereich von 0,193–0,249 (Mittel: 0,210), während sie in den von HOBOHM (1998) insgesamt untersuchten Pflanzengesellschaften zwischen 0,045 und 0,306 variierten. Für Trockenrasen bedeutet das, dass sich die Artenzahl mit jeder Verdopplung der Fläche ungefähr um den Faktor 1,16 und mit jeder Verzehnfachung ungefähr um den Faktor 1,62 erhöht.

6.2. Ursachen des Artenreichtums und seiner Verteilung in Trockenrasen

Warum nun sind Trockenrasen im Allgemeinen so überdurchschnittlich artenreich? PÄRTEL et al. (2000) unterscheiden drei grundlegende Kategorien von Phytozönosen hinsichtlich der die Etablierung neuer Arten und damit die Artenvielfalt limitierenden Faktoren: (1) durch abiotische Faktoren, (2) durch Diasporenverfügbarkeit, (3) durch Konkurrenz. Trockenrasen würden demnach überwiegend in die zweite Kategorie fallen. Ihre Produktivität ist zu gering, als dass interspezifische Konkurrenz ernsthafte Bedeutung erlangen könnte. Zugleich sind in ihnen (mit Ausnahme der stark sauren Standorte) physiologische Stressfaktoren (wie toxische Ionen in der Bodenlösung) so wenig ausgeprägt, dass auch Arten ohne aufwändige Adaptionen dort prinzipiell wachsen können. Zwar ist auch Trockenheit ein Stressfaktor, doch tritt dieser in europäischen Trockenrasen nur mäßig und saisonal auf (im Gegensatz zu ganzjährig ariden Wüstengebieten). Pflanzen stehen viele unterschiedliche und phylogenetisch weit verbreitete Mechanismen zur Verfügung stehen, mit ihm zurechtzukommen, darunter die Vermeidung des Stressors durch saisonale Einnischung (Therophyten, Geophyten; vgl. LARCHER 1994). Insofern wirkt die mäßige Trockenheit europäischer Trockenrasen hauptsächlich produktivitätslimitierend und damit indirekt sogar fördernd auf die Phytodiversität. Für diese Einordnung sprechen auch die folgenden Beobachtungen: (i) interspezifische Konkurrenz hat in Trockenrasen zumindest für Gefäßpflanzen und Moose offensichtlich kaum eine Bedeutung (z. B. ZOBEL et al. 2000, LÖBEL et al. eingereicht); (ii) zusätzliche Arten können sich auch in einem artenreichen Trockenrasen leicht etablieren, wenn Diasporen eingebracht werden (ZOBEL et al. 2000); (iii) Trockenrasenarten sind oft kurzlebig und regenerieren sich häufig (Karussellmodell von VAN DER MAAREL & SYKES 1993). Unter diesen Rahmenbedingungen wäre die hohe Artendichte in Trockenrasen in erster Linie eine Konsequenz des großen Pools an Trockenrasenarten insgesamt, dessen Größe jene praktisch aller anderer Vegetationstypen übertrifft

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

(z. B. PÄRTEL et al. 1996, KORNECK et al. 1998). Warum allerdings ein Vegetationstyp, der sowohl in der natürlichen als auch in der aktuellen Vegetation nur einen sehr kleinen Flächenanteil einnimmt, einen so großen Artenpool aufbauen konnte, ist zur Zeit noch eines der ungelösten Rätsel der Biodiversitätsforschung. Ferner mag die Kleinheit vieler Trockenrasenarten, nicht nur der Kryptogamen, dazu beitragen, dass in diesem Vegetationstyp überdurchschnittlich viele Arten auf engem Raum koexistieren können. Auch die „zeitliche Einnischung" (d. h. Optimalentfaltung zu verschiedenen Jahreszeiten) durch den hohen Anteil von Therophyten (Gefäßpflanzen und Moose) und Geophyten in bestimmten Trockenrasentypen dürfte sich positiv auf die Phytodiversität auswirken.

Die auch unter Trockenrasen herausragende Artendichte der Bestände des öländischen Großen Alvars dürfte sich vor allem auf den dortigen großen Artenpool infolge einer langen Habitatkontinuität (vermutlich war das Gebiet postglazial nie vollständig dicht bewaldet) und die für europäische Trockenrasengebiete fast einmalige Größe von rund 300 km² zurückführen lassen (vgl. KÖNIGSSON 1968). Bei den dortigen Felsgrusgesellschaften (*Tortello tortuosae-Sedion albi*) kommt vermutlich der starke jahreszeitliche Wechsel der Standortbedingungen fördernd hinzu (überstaut im Winter, sehr trocken im Sommer), der die Koexistenz von Arten mit sehr verschiedenen ökologischen Optima am gleichen Standort ermöglicht.

Als wichtigste Ursache der unterschiedlichen Artendichten verschiedener Trockenrasen erwies sich die Bodenreaktion. Die in praktisch allen Untersuchungen nachgewiesene starke Phytodiversitätszunahme vom stark Sauren bis in den Neutralbereich und auch die teilweise beobachtete erneute leichte Abnahme im Alkalischen stimmen überein mit den Beobachtungen in vielen anderen temperaten und borealen Vegetationstypen (z. B. PÄRTEL 2002, SCHUSTER & DIEKMANN 2003, TYLER 2003). Als Erklärungen für diese Disparität der Artendichten bei unterschiedlichen pH-Werten gelten in erster Linie toxische Konzentrationen von H^+- und Al^{3+}-Ionen im Sauren (z. B. TYLER 1999, 2003). EWALD (2003) postuliert ferner eine Verarmung der europäischen Azidophytenflora in den Eiszeiten, da in den Refugialräumen basische Böden deutlich dominierten.

7. Fazit und Ausblick

In der vorliegenden Arbeit habe ich versucht, einen Überblick über Phytodiversitätsmuster von Trockenrasen und mögliche Erklärungsansätze zu geben. Mit den in den Abschnitten 3 und 4 zusammengetragenen Daten sollte es künftig möglich sein, Angaben zur Artenzahl von Trockenrasen auf unterschiedlichen Flächengrößen und für verschiedene Artengruppen vergleichend zu bewerten und gegebenenfalls auf andere Flächengrößen zu extrapolieren. Trotz zahlreicher Einzeluntersuchungen und Erklärungsansätze, kann dagegen die Frage, warum Trockenrasen so viel artenreicher sind als die meisten anderen Pflanzengesellschaften, noch nicht als umfassend und überzeugend geklärt gelten. Ähnliches gilt auch für die Faktoren, welche die große Varianz der Artendichten zwischen und innerhalb verschiedener Trockenrasentypen hervorrufen.

Um der Lösung dieser Fragenkomplexe näher zu kommen, erscheint es mir essenziell, dass künftig bei der Datenerhebung in Einzeluntersuchungen wesentlich mehr auf Kompatibilität zu vergleichbaren Arbeiten geachtet wird. Das heißt:

- Aufgrund der Skalenabhängigkeit sollten Fragen der Biodiversität auf unterschiedlich großen Flächen gleichzeitig analysiert werden.
- Es sollte in den unterschiedlichen Skalenbereichen mit einheitlich großen Flächen gearbeitet werden, z. B. 0,0001 m², 0,01 m², 1 m² und 100 m². Will man eine feinere Auflösung erreichen, so bieten sich als zusätzliche Zwischengrößen 0,0009 m², 0,09 m², 9 m² und 900 m² an, da dadurch die logarithmische Skala näherungsweise gleichmäßig geteilt wird und die Flächen zugleich leicht als Quadrate abgegrenzt werden können (im Gegensatz etwa zu 10 m²-Flächen).
- Moose und Flechten sollten aufgrund ihrer großen Bedeutung bei Untersuchungen zur Phytodiversität von Trockenrasen generell Berücksichtigung finden.

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

Schließlich könnte auch die riesige Fülle existierender pflanzensoziologischer Vegetationsaufnahmen ein reicher Fundus für die Biodiversitätsforschung sein. Wie in Abschnitt 2 schon angerissen, steht dem aber deren zumindest im Hinblick auf diesen Fragenkomplex oft mangelnde Qualität entgegen. So ist es in der Pflanzensoziologie bislang noch nicht üblich, mit gleich großen Flächen zu arbeiten, teilweise werden die verwendeten Flächengrößen nicht einmal publiziert. Zudem wurden in vielen pflanzensoziologischen Arbeiten, insbesondere aus dem Mediterranraum, Kryptogamen nicht oder nur ungenügend bearbeitet. Auf Qualitätsmängel deuten auch die Auswertungen großer Mengen publizierter Vegetationsaufnahmen durch CHYTRY (2001) und SCHUSTER & DIEKMANN (2003) hin. Während in Abschnitt 4 gezeigt werden konnte, dass zwischen Flächengröße und Artenzahl ein sehr enger positiver Zusammenhang besteht, konnten SCHUSTER & DIEKMANN in den meisten Fällen keinen Effekt nachweisen und CHYTRY stellte für einige Vegetationstypen sogar eine Artenzahlabnahme zu großen Flächen hin fest. Als wahrscheinliche Ursachen für diese theoretisch unmöglichen Ergebnisse vermutet CHYTRY, dass einerseits auf größeren Flächen leichter Arten übersehen werden und dass andererseits Pflanzensoziologen geneigt sind, in Beständen mit geringer Artendichte die Aufnahmefläche zu vergrößern. Betrachtet man die Regressionskurve, die CHYTRY (2001: 442) für die Artendichte von *Festuco-Brometea*-Gesellschaften in Tschechien angibt und setzt sie in Relation zu den in Tabelle 1 ermittelten Werten, so zeigt sich, dass die Werte selbst auf 4 m²-Plots mindestens 1/3 zu niedrig sind! Bei der Verwertung von existierenden pflanzensoziologischen Aufnahmen für Biodiversitätsuntersuchungen ist also Vorsicht geboten. Für künftige pflanzensoziologische Arbeiten wäre deshalb Folgendes zu wünschen (vgl. DENGLER 2003):

- Klasse statt Masse sollte die Devise beim Anfertigen pflanzensoziologischer Aufnahmen sein. Da die einigermaßen vollständige Erfassung des Arteninventars auf größeren Flächen selbst für den erfahrenen Bearbeiter sehr zeitaufwändig ist (vgl. DOLNIK 2003), bietet sich schon von daher die Arbeit mit kleineren Probeflächen als in der Vergangenheit oft üblich an.
- Pflanzensoziologische Aufnahmen sollten mit einheitlichen Flächengrößen angefertigt werden (vgl. die Standardisierungsvorschläge von CHYTRY & OTYPKOVÁ 2003, DENGLER 2003: 120, DOLNIK 2003). Im Gegensatz zum Konzept von CHYTRY & OTYPKOVÁ (2003), die 16 m² für „alle" temperaten Rasengesellschaften, zugleich aber 4 m² für die Felsgrusgesellschaften vorsehen, sollte für sämtliche Trockenrasentypen (und möglichst für alle Klassen der Krautvegetation, vgl. DENGLER 2003) eine einheitliche Flächengröße gelten. Diese müsste dann aber aufgrund der Kleinflächigkeit der Felsgrusgesellschaften und der kleinräumigen Heterogenität auch anderer Trockenrasentypen eher bei 4 m² oder 9 m² liegen.
- Moose und Flechten, möglichst auch die epilithischen, epiphytischen und epixylen Arten, sollten grundsätzlich miterfasst werden.

Um die hier vorgestellte Übersicht künftig auf eine breitere Basis stellen zu können, bin ich für Hinweise auf und die Zusendung von Phytodiversitätsdaten europäischer Trockenrasen dankbar. Besonders wertvoll sind dabei Untersuchungen auf Einheitsprobeflächen (optimal 4 m² oder 9/10 m²) mit sorgfältiger Bearbeitung der Moose und Flechten.

Danksagung

Swantje Löbel, Steffen Boch, Anne Lang, Ina Hoeft, Ines Bruchmann und Philipp Bedall danke ich für die sorgfältige Erhebung der Biodiversitätsdaten auf Öland und Saaremaa sowie in der Uckermark. Michael Jeschke (Freising) und Dr. Christian Dolnik (Kiel) haben freundlicherweise unveröffentlichte Daten zur Verfügung gestellt. Dr. Kathrin Kiehl (Freising), Dr. Ute Jandt (Halle) und Dr. Thomas Becker (Marburg) haben eine frühere Version des Manuskriptes kritisch durchgesehen und durch zahlreiche konstruktive Vorschläge wesentlich zu seiner Verbesserung beigetragen, wofür ich ihnen herzlich danke.

Literatur

BEDALL, P., BRUCHMANN, I., GASCHO, C., HOEFT, I., MAROSCHEK, N. & DENGLER, J. (2004): Artenzusammensetzung und Phytodiversität in Kalkmagerrasen entlang eines Höhentransektes am Südalpenrand (Italien, Trentino). – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 44–49. Kiel.

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

BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1990): Ecology – Individuals, populations and communities. – Blackwell, Cambridge (Mass.) [u. a.]: 2. Aufl., 945 S.

BERG, C. & DENGLER, J. (2004): Von der Datenbank zur Regionalmonografie – Erfahrungen aus dem Projekt „Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung". – Ber. R.-Tüxen-Ges. 16: 29–56. Hannover.

–, –, ABDANK, A. & ISERMANN, M. (2004) [Hrsg.]: Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung – Textband. – Weissdorn, Jena: 606 S.

BOBBINK, R. (1991): Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. – J. Appl. Ecol. 28: 28–41. Oxford [u. a.].

BOCH, S. & DENGLER, J. (2004): Die Trockenrasen der Insel Saaremaa (Estland): Charakterisierung und Phytodiversität (erste Ergebnisse). – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 3–8. Kiel.

BÜLTMANN, H. (2005): Strategien und Artenreichtum von Erdflechten in Sandtrockenrasen. – Tuexenia 25: 425–443. Göttingen.

CHYTRÝ, M. (2001): Phytosociological data give biased estimates of species richness. – J. Veg. Sci. 12: 439–444. Uppsala.

– & OTYPKOVÁ, Z. (2003): Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. – J. Veg. Sci. 14: 563–570. Uppsala.

DANIELS, F. J. A., BÜLTMANN, H., LÜNTERBUSCH, C. & WILHELM, M. (2000): Vegetation zones and biodiversity of the North-American Arctic. – Ber. R.-Tüxen-Ges. 12: 131–151. Hannover.

DENGLER, J. (2003): Entwicklung und Bewertung neuer Ansätze in der Pflanzensoziologie unter besonderer Berücksichtigung der Vegetationsklassifikation. – Arch. Naturwiss. Diss. 14: 297 S. Galunder, Nümbrecht.

– (2004a): Phytodiversitätsmuster in nordostdeutschen Trockenrasen. – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 14–19. Kiel.

– (2004b): Artenzusammensetzung und Phytodiversität von Trockenrasen auf Granitgrus entlang eines Höhentransektes in der Serra da Estrela (Portugal). – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 49–56. Kiel.

– & LÖBEL, S. (eingereicht): Weathered rock and outcrop communities (*Sedo-Scleranthenea*) in Northern Europe, with special reference to Öland. – Phytocoenologia. Berlin [u. a.].

– , BEDALL, P., BRUCHMANN, I., HOEFT, I. & LANG, A. (2004): Artenzahl-Areal-Beziehungen in uckermärkischen Trockenrasen unter Berücksichtigung von Kleinstflächen – eine neue Methode und erste Ergebnisse. – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 20–25. Kiel.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.

DIERßEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). – Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 241 S.

DOLNIK, C. (2003): Artenzahl-Areal-Beziehungen von Wald- und Offenlandgesellschaften – Ein Beitrag zur Erfassung der botanischen Artenvielfalt unter besonderer Berücksichtigung der Flechten und Moose am Beispiel des Nationalparks Kurischen Nehrung (Russland). – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamb. 62: 183 S. Kiel.

DREWS, H. & DENGLER, J. (2004): Steilufer an der nordoldenburgischen Küste: Artenausstattung, Vegetation und Pflegekonzept unter besonderer Berücksichtigung der Kalkhalbtrockenrasen und der wärmeliebenden Säume. – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 57–95. Kiel.

DUPRÉ, C. & DIEKMANN, M. (2001): Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. – Ecography 24: 275–286. Copenhagen.

EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? – Folia Geobot. 38: 357–366. Průhonice.

GRABHERR, G., GOTTFRIED, M., GRUBER, A. & PAULI, H. (1995): Patterns and Current Changes in Alpine Plant Diversity. – In: CHAPIN, F. S., III. & KÖRNER, C. [Hrsg.]: Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences. – Ecol. Stud. 113: 167–181.Springer, Berlin [u. a.].

GROOMBRIDGE, B. & JENKINS, M. D. (2000): Global Biodiversity – Earth's living resources in the 21st century. – World Conservation Pr., Cambridge: 247 S.

HASSE, T. (2005): Charakterisierung der Sukzessionsstadien im *Spergulo-Corynephoretum* (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten. – Tuexenia 25: 407–424. Göttingen.

HOBOHM, C. (1998): Pflanzensoziologie und die Erforschung der Artenvielfalt – Überarbeitete und erweiterte Fassung der an der Universität Lüneburg eingereichten und angenommenen Habilitationsschrift. – Arch. Naturwiss. Diss. 5: 231 S. Galunder, Wiehl.

(2005): Was sind Biodiversity Hotspots – global, regional, lokal? – Tuexenia 25: 379–386. Göttingen.

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

–, HENNEKENS, S. M. & SCHAMINÉE, J. H. J. (2003): Zur Artenvielfalt der Pflanzengesellschaften in den Niederlanden. – Tuexenia 23: 51–56. Göttingen.

HUBER, R. (1994): Changes in plant species richness in a calcareous grassland following changes in environmental conditions. – Folia Geobot. Phytotaxon. 29: 469–482. Praha.

– (1999): Paterns of species richness in a limestone grassland under different treatments in relation to spatial scale. – Appl. Veg. Sci. 2: 257–266. Uppsala.

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., Cramer, Berlin [u. a.].

KAMMER, P. M. (1997): Räumliche, zeitliche und witterungsbedingte Variabilität eines Trespen-Halbtrockenrasens (*Mesobromion*) im Schweizer Mittelland – Ein Beitrag zur Methodik der Dauerflächenbeobachtung. – Diss. Bot. 272: 255 S. Cramer, Berlin [u. a.].

KIEHL, K. & JESCHKE, M. (2005): Erfassung und Bewertung der Phytodiversität ursprünglicher und neu angelegter Kalkmagerrasen der nördlichen Münchner Schotterebene. – Tuexenia 25: 445–461. Göttingen.

KÖNIGSSON, L.-K. (1968): The Holocene History of the Great Alvar of Öland. – Acta Phytogeogr. Suec. 55: 172 S., Beilage. Almqvist & Wiksell, Uppsala.

KORNECK, D., SCHNITTLER, M., KLINGENSTEIN, F., LUDWIG, G., TAKLA, M., BOHN, U. & MAY, R. (1998): Warum verarmt unsere Flora? – Auswertung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – In: KLINGENSTEIN, F. & LUDWIG, G. [Hrsg.]: Ursachen des Artenrückgangs von Wildpflanzen und Möglichkeiten zur Erhaltung der Artenvielfalt. – Schriftenr. Vegetationskd. 29: 299–444. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.

KRAFT, A. & HOBOHM, C. (2004): Zur Pflanzenarten-Vielfalt ausgewählter Laubwaldgesellschaften in Norddeutschland auf der Grundlage synusialer Erhebungen. – Tuexenia 24: 177–189. Göttingen.

KRAUSS, J., KLEIN, A.-M., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNKE, T. (2004): Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. – Biodiversity Conserv. 13: 1427–1439. Dordrecht [u. a.].

KULL, K. & ZOBEL, M. (1991): High species richness in an Estonian wooded meadow. – J. Veg. Sci. 2: 711–714. Uppsala.

LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen – Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 394 S.

LÖBEL, S. (2002): Trockenrasen auf Öland: Syntaxonomie – Ökologie – Biodiversität. – Diplomarb., Inst. für Ökologie und Umweltchemie, Univ. Lüneburg: 178 + XIV S., 4 Tab.

–, DENGLER, J. & HOBOHM, C. (2004): Beziehungen zwischen der Artenvielfalt von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten in Trockenrasen der Insel Öland (Schweden). – Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb. 32: 9–13. Kiel.

–, – & – (eingereicht): Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands on Öland: The effects of environmental conditions, landscape structure and biotic interactions – J. Veg. Sci. Uppsala.

LÜNTERBUSCH, C. H. & DANIELS, F. J. A. (2004): Phytosociological aspects of *Dryas integrifolia* vegetation on moist-wet soil in Northwest Greenland. – Phytocoenologia 34: 241–270. Berlin [u. a.].

MAAREL, E. VAN DER & SYKES, M. T. (1993): Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. – J. Veg. Sci. 4: 179–188. Uppsala.

MONTALVO, J., CASADO, M. A., LEVASSOR, C. & PINEDA, F. D. (1993): Species diversiy patterns in Mediterranean grasslands. – J. Veg. Sci. 4: 213–222. Uppsala.

MORTIMER, S. R., HOLLIER, J. A. & BROWN, V. K. (1998): Interactions between plant and insect diversity in the restoration of lowland calcareous grasslands in southern Britain. – Appl. Veg. Sci. 1: 101–114. Uppsala.

MUCINA, L. (1997): Conspectus of Classes of European Vegetation. – Folia Geobot. Phytotaxon. 32: 117–172. Průhonice near Praha.

OTSUS, M. & ZOBEL, M. (2002): Small-scale turnover in a calcareous grassland, ist pattern and components. – J. Veg. Sci. 13: 199–206. Uppsala.

OZENDA, P. & BOREL, J.-L. (2003): The Alpine Vegetation of the Alps. – In: NAGY, L., GRABHERR, G., KÖRNER, C. & THOMPSON, D. B. A. [Hrsg.]: Alpine Biodiversity in Europe. – Ecol. Stud. 167: 54–72. Springer, Berlin [u. a.].

PÄRTEL, M. (2002): Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. – Ecology 83: 2361–2366. Washington, DC.

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

– & ZOBEL, M. (1995): Small-scale dynamics and species richness in successional alvar plant communities. – Ecography 18: 83–90. Copenhagen.
– & – (1999): Small-scale species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. – Ecography 22: 153–159. Copenhagen.
–, –, ZOBEL, K. & MAAREL, E. VAN DER (1996): The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. – Oikos 75: 111–117. Copenhagen.
–, KALAMEES, R., ZOBEL, M, ROSÉN, E. (1998): Restoration of species-rich limestone grassland communities from overgrown land: the importance of propagule availability. – Ecol. Eng. 10: 275–286. Amsterdam etc.
–, ZOBEL, M., LIIRA, J., ZOBEL, K. (2000): Species richness limitation in productive and oligotrophic plant communities. – Oikos 90: 191–193, Lund.
POSCHLOD, P., KIEFER, S., TRÄNKLE, U., FISCHER, S. & BONN, S. (1998): Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. – Appl. Veg. Sci. 1: 75–90. Uppsala.
PRESTON, F. W. (1962): The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. – Ecology 43: 187–215. Washington.
REJMÁNEK, M. & ROSÉN, E. (1992): Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. – J. Veg. Sci. 3: 625–630. Uppsala.
ROSÉN, E. (1995): Periodic Droughts and Long-Term Dynamics of Alvar Grassland Vegetatin on Öland, Sweden. – Folia Geobot. Phytotaxon. 30: 131–140. Praha.
SCHMITT, J. A. (1999): Neues zum Informationsgehalt von Arten/Areal-Kurven – Die Ermittlung von Arten-Diversität *R*, Minimum-Areal *M* und Mittlerer Arten-Densität *D* aus Teilflächen-Untersuchungen eines Gebietes über die Statistische, Hyperbolische, Kumulative Arten/Areal-Kurve am Beispiel Höherer Pilze. – Abh. Delattinia 25: 67–210. Saarbrücken.
SCHUSTER, B. & DIEKMANN, M. (2003): Changes in Species Density along the Soil pH Gradient – Evidence from German Plant Communities. – Folia Geobot. 38: 367–379. Průhonice.
SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (2004): *Festucetalia valesiacae* communities and xerothermic vegetation complexes in the Central Alps related to environmental factors – Phytocoenologia 34: 329–446. Berlin [u. a.].
THORMANN, A., KIEHL, K. & PFADENHAUER, J. (2003): Einfluss unterschiedlicher Renaturierungsmaßnahmen auf die langfristige Vegetationsentwicklung neu angelegter Kalkmagerrasen. – In: PFADENHAUER, J. & KIEHL, K. [Hrsg.]: Renaturierung von Kalkmagerrasen. – Angew. Landschaftsökol. 55: 73–106. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
TYLER, G. (1996): Soil chemistry and plant distibutions in rock habitats of southern Sweden. – Nord. J. Bot. 16: 609–635. Copenhagen.
– (2003): Some ecophysiological and historical approaches to species richness and calciole/calcifuge behaviour – contribution to a debate. – Folia Geobot. 38: 419–428. Průhonice.
WILLEMS, J. H. (1980): Observations on north-west European limestone grassland communities. V, a: An experimental approach to the study of species diversity and above-ground biomass in chalk grassland. – Proc. K. Ned. Akad. Wet. C 83: 279–306. Amsterdam.
& BIK, L. P. M. (1998): Restoration of high species density in calcareous grassland: the role of seed rain and soil seed bank. – Appl. Veg. Sci. 1: 91–100. Uppsala.
–, PEET, R. K., BIK, L. (1993): Changes in chalk-Grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. – J. Veg. Sci. 4: 203–212. Uppsala.
WILSON, J. B., SYKES, M. T. & PEET, R. K. (1995): Time and space in community structure of a species-rich limestone grassland. – J. Veg. Sci. 6: 729–740. Uppsala.
ZOBEL, M., OSTUS, M., LIIRA, J., MOORA, M. & MÖLS, T. (2000): Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? – Ecology 81: 3274–3282. Washington.

Dr. Jürgen Dengler
Institut für Ökologie und Umweltchemie
Fachbereich Umweltwissenschaften
Universität Lüneburg
Scharnhorststraße 1
D-21335 Lüneburg
dengler@uni-lueneburg.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: 2005

Band/Volume: NS_25

Autor(en)/Author(s): Dengler Jürgen

Artikel/Article: Zwischen Estland und Portugal - Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Phytodiversitätsmuster europäischer Trockenrasen 387-405