ARCHIVIERUNGSEXEMPLAR

HELMHOLTZ
ZENTRUM FÜR
UMWELTFORSCHUNG
UFZ

Dissertation 14/2007

Ausbreitung, Etablierung und Populationsgenetik des Silbergrases (*Corynephorus canescens*) als Grundlage zur Konzeption eines überregionalen Biotopverbundes für Sandmagerrasen in Deutschland

Stefan Böger

Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung (UFZ)
00304696

ISSN 1860-0387

Ausbreitung, Etablierung und Populationsgenetik des Silbergrases (*Corynephorus canescens* (L.) P.BEAUV.) als Grundlage zur Konzeption eines überregionalen Biotopverbundes für Sandmagerrasen in Deutschland

Dissertation

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

Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften
Universität Bayreuth

vorgelegt von
Stefan Böger
aus Nürnberg

Bayreuth, 2007

Archiv

Diese Arbeit wurde im Zeitraum von Januar 2003 bis Juni 2007 unter Anleitung von Frau Prof. Dr. Anke Jentsch, Juniorprofessur für Störungsökologie und Vegetationsdynamik, Universität Bayreuth und Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ Leipzig sowie unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. Werner Nezadal, Institut für Biologie, Arbeitsgruppe Geobotanik der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg angefertigt.

Helmholtz-Zentrum für
Umweltforschung GmbH - UFZ
Zentralbibliothek
Permoserstraße 15
D - 04318 Leipzig

02-0189

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften genehmigten Dissertation.

Eingericht am:	12.06.2007
Tag des wissenschaftlichen Kolloquiums:	23.10.2007

Prüfungsausschuss:

Prof. Dr. Anke Jentsch (1. Gutachter)
Prof. Dr. Werner Nezadal (2. Gutachter)
Prof. Dr Ludwig Zöller (Vorsitz)
Prof. Dr. Klaus Müller-Hohenstein
PD Dr. Gregor Aas

Danksagung

An erster Stelle danke ich meinen Betreuern, Frau Prof. Dr. Anke Jentsch (Universität Bayreuth und Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung - UFZ, Leipzig) für zahlreiche Ideen und Anregungen zur Konzeption und Durchführung dieser Arbeit, sowie für fachliche Diskussionen und persönliche Unterstützung, Herrn Prof. Dr. Werner Nezadal (Universität Erlangen-Nürnberg) für fachliche, vor allem aber auch persönliche Unterstützung und Förderung seit Beginn meines Studiums sowie Herrn Dr. Walter Durka (Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ Halle) für die hervorragende Betreuung der populationsgenetischen Analysen.

Besonderer Dank gilt auch der Deutschen Bundesstiftung Umwelt für die Finanzierung dieser Arbeit (20002/392) und die Unterstützung während dieser Zeit!

Vielen Dank meiner Kollegin Frau Dr. Silke Friedrich für ihre unermüdliche fachliche und tatkräftige Unterstützung bei der Geländearbeit, statistischen Fragen, Korrekturen u.v.m. sowie meiner Diplomandin Martina Kohlbeck für ihren wertvollen Beitrag zu dieser Arbeit.

Des Weiteren danke ich Herrn Dr. Walter Welß (Universität Erlangen-Nürnberg) für seine Hilfe, Unterstützung und die Bereitstellung von Literatur, Herrn Prof. Dr. Wolfram Beyschlag, Dr. Tom Steinlein, Dr. Maik Barthelheimer und Marcel Austenfeld (Universität Bielefeld) für die gute Zusammenarbeit und Unterstützung, Herrn Dr. Henning Schröder (Universität Erlangen-Nürnberg) für seine Hilfe bei den statistischen Analysen und Herrn Dr. Thorsten Wiegand (Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ) für die Bereitstellung des Analyse-Programmes „Programita".

Frau Dr. Birgit Gerkmann (Bonn) danke ich für die Erstellung der zahlreichen Karten, für unzählige Emails, Aufmunterungen und den gemeinsamen Weg.

Vielen Dank auch den Regierungen von Mittelfranken und Oberfranken für die Erteilung von Sondergenehmigungen zur Durchführung meiner Untersuchungen in Naturschutzgebieten, den Firmen Rehau in Eltersdorf und Kaufland in Oberasbach für die Erlaubnis, auf ihrem Gelände Untersuchungen durchzuführen.

Für die gute Zusammenarbeit möchte ich mich besonders bei den Vertretern der Naturschutzpraxis bedanken. Erst durch ihr Engagement und ihre tatkräftige Unterstützung konnte die vorliegende Arbeit in dieser Form durchgeführt werden. Dafür herzlichen Dank an: Andreas Leßmann (Landratsamt Fürth), Günter Simon und Irene Bugar (Umweltamt der Stadt Erlangen), das Team des Projektbüros „SandAchse Franken" Andreas Niedling, Brigitte Weinbrecht und Petr Mlnarik, Wiebkea Bromisch (LPV Mittelfranken), Dr. Jürgen Gerdes (Umweltamt Bamberg), Dr. Klaus Mandery, Dr. K. Albert und Thomas Stahl.

Für die Unterstützung beim Sammeln der Proben für die populationsgenetischen Analysen geht mein Dank an Andre Gayk (Bezirksregierung Weser-Ems), Dr. Andreas Zehm (Darmstadt), Hannelore von Büren-Rieder (Berlin), Prof. Dr. Sabine Tischew und Annett Baasch (Bernburg), Beate Bugla (Regensburg) und Andreas Barthel (Schwabach).

Des Weiteren gilt mein Dank allen, die in vielfältiger Weise und mit vielen kleinen Aufmerksamkeiten zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben und im Besonderen Anne Aichinger, Ursula Hain, Ilka Knippertz, Thomas Maurer, Alexander und Jutta Münzel und Theo Tzschoppe.

Danke, Katja und Luisa!

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung: Gefährdung von Sandlebensräumen 13
1.1 Fragmentierung und Lebensraumschwund 13
1.2 Stabilität von Ökosystemen 14
1.2.1 Der Störungsbegriff 15
1.2.1.1 Störungen in Sandlebensräumen 17
1.2.2 Sukzession 20
1.2.2.1 Sukzessionsbegriff 20
1.2.2.2 Vegetation und Sukzession in Sandlebensräumen 21
1.3 *Corynephorus canescens* als Zielart der Sandlebensräume 23

2. Zielsetzung und Fragestellungen 31

3. Methodische Gesamtkonzeption 33
3.1 Aufbau der Arbeit 33
3.2 Untersuchungsgebiete 33
3.2.1 Geologie und Böden der Sandgebiete des Nürnberger und Bamberger Beckens 33
3.2.2 Klima 34
3.2.3 Lage und Charakterisierung der Untersuchungsgebiete 35
3.2.3.1 Geschichte, Böden und Vegetation des NSG Exerzierplatz Erlangen 35
3.2.3.2 Geschichte, Böden und Vegetation des NSG Hainberg 36
3.2.3.3 Untersuchungsfläche Fa. Kaufland Oberasbach 36

4. Populationsgenetik 37
4.1 Einleitung: Populationsgenetische Begriffe und Fragestellungen 37
4.1.1 Untersuchungsbedarf 37
4.1.2 Einflüsse der Vegetationsgeschichte auf die genetische Diversität der Arten 38
4.1.3 Grundbegriffe der Populationsgenetik 39
4.1.4 Zielsetzung und Hypothesen 41
4.2 Methoden 43
4.2.1 Isoenzymanalyse 43
4.2.1.1 Voruntersuchungen 43
4.2.1.2 Methodik der Isoenzymanalysen 44
4.2.2 Amplified fragment length polymorphism – AFLP 47
4.2.3 Bestäubungsexperimente 49

4.3 Ergebnisse 52
4.3.1 Isoenzymanalyse 52
4.3.1.1 Genetische Diversität und Inzuchtwahrscheinlichkeit 52
4.3.1.2 Räumliche Differenzierung der genetischen Variabilität 55
4.3.1.3 Zusammenhang zwischen räumlicher und genetischer Distanz 56
4.3.1.4 Zusammenhang zwischen Horstgröße und Heterozygotie 57
4.3.2 AFLP-Analysen 58
4.3.2.1 Genetische Variabilität innerhalb der Populationen 58
4.3.2.2 Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und Horstgröße 62
4.3.2.3 Suche nach genetischen und biogeographischen Mustern 62
4.3.3 Bestäubungsexperimente 66
4.4 Diskussion 69
4.4.1 Isoenzym- und AFLP-Analysen 69
4.4.1.1 Fehlerdiskussion 69
4.4.1.2 Genetische und biogeographische Muster 70
4.4.1.3 Postglaziales Szenario 70
4.4.1.4 Stärke und Auswirkungen des Genflusses 71
4.4.1.5 Darstellung der genetischen Konstitution der Populationen in Deutschland 73
4.4.1.6 Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und Horstgröße 75
4.4.2 Bestäubungsexperimente 77
4.4.3 Schlussfolgerungen für den Artenschutz 79

5. Ausbreitungsbiologie 80
5.1 Einleitung: Ausbreitungsbiologische Begriffe und Fragestellungen 80
5.1.1 Zielsetzung und Hypothesen 85
5.2 Methoden zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz 86
5.2.1 Voruntersuchungen zur Ausbreitungsdistanz 86
5.2.2 Voruntersuchungen zum Fallentyp 89
5.2.3 Ergebnisse und Diskussion der Vorversuche 91
5.2.4 Methodik zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz mittels Samenfallen 94
5.2.5 Indirekter Nachweis des Ausbreitungspotentials durch etablierte Individuen 98
5.2.6 Windgeschwindigkeit und Luftfeuchte im Untersuchungszeitraum 101
5.2.7 Datenanalyse 103
5.3 Ergebnisse 104
5.3.1 Diasporenniederschlag 104
5.3.2 Räumliche Verteilung des Diasporenniederschlags 106
5.3.3 Ausbreitungsdistanz 107
5.3.3.1 Populationsgrößen 108
5.3.3.2 Diasporenmenge 109

5.3.4 Ausbreitungs- und Kolonisierungspotential (indirekter Nachweis) 110
5.3.4.1 Räumliche Autokorrelationsanalyse (NSG Hainberg) 110
5.3.4.2 Räumliche Autokorrelationsanalyse (NSG Exerzierplatz) 117
5.4 Diskussion 121
5.4.1 Direkter Nachweis der Ausbreitungsdistanz mittels Trichterfallen 121
5.4.1.1 Methodik 121
5.4.1.2 Menge und Verteilung des Diasporenniederschlags 122
5.4.1.3 Ausbreitungstyp 123
5.4.1.4 Populationsbiologische Faktoren 127
5.4.2 Indirekter Nachweis der Ausbreitungsdistanz mittels Quantifizierung etablierter Keimlinge 129

6. Etablierung 133
6.1 Einleitung: Verlauf der Etablierung und Fragestellungen 133
6.1.1 Zielsetzung und Hypothesen 136
6.2 Methoden 137
6.2.1 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit im NSG Hainberg 137
6.2.2 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit im NSG Exerzierplatz 138
6.2.3 Aussaatexperiment im NSG Hainberg 139
6.2.4 Diasporenübertrag auf dem Flachdach der Fa. Kaufland Oberasbach 140
6.2.5 Lebensdauer und populationsbiologische Parameter 142
6.2.6 Datenanalyse 142
6.3 Ergebnisse 143
6.3.1 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Hainberg) 143
6.3.2 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Exerzierplatz) 145
6.3.3 Saatgutübertragung nach Oberbodenabtrag (NSG Hainberg) 148
6.3.4 Diasporenübertragung durch Oberbodenauftrag (Fa. Kaufland Oberasbach) 151
6.3.5 Lebensdauer und populationsbiologische Parameter von *C. canescens* 153
6.4 Diskussion 155
6.4.1 Etablierung nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Exerzierplatz) 155
6.4.2 Etablierung nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Hainberg) 156
6.4.3 Etablierung nach Saatgutübertragung (NSG Hainberg) 156
6.4.4 Etablierung nach Diasporenübertragung mittels Oberbodenauftrag (Oberasbach) 157
6.4.5 Lebenszyklus von *C. canescens* 159

7. Maßnahmenkatalog zum Verbund oder Erhalt von Sandmagerrasen 161
7.1 Biotopverbund 161
7.1.1 Definitionen 161
7.1.2 Rechtlicher Hintergrund, BNatSchG 2002 § 3 Biotopverbund 162
7.1.3 Theoretischer Hintergrund von Biotopverbundkonzepten 165
7.1.3.1 Inseltheorie 165
7.1.3.2 Das Mosaik-Zyklus-Konzept 165
7.1.3.3 Das Metapopopulationskonzept 166
7.1.3.4 Kleinste überlebensfähige Population (MVP) 166
7.2 Finanzierung von Naturschutzmaßnahmen 167
7.2.1 Förderung durch EU, Bund oder Länder 167
7.2.2 Fundraising 168
7.2.3 Sponsoring 169
7.2.4 Stiftungen 169
7.3 Umsetzung von Naturschutzmaßnahmen in der Praxis 170
7.3.1 SandAchse Franken 170
7.3.2 Naturstiftung David 172
7.4 Maßnahmenkatalog zum Verbund und Erhalt von Sandmagerrasen 175

8. Zusammenfassung 179

9. Literatur 183

Anhang 209
Lage der Untersuchungsflächen für die Isoenzymanalysen 209
Lage der Untersuchungsflächen für die AFLP-Analysen 210
Gruppeneinteilung der Populationen in Teilareale 212
Verordnung über das Naturschutzgebiet Hainberg 214

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1: Ameisenstörungen in Kryptogamenschicht (Polytrichum piliferum) in Eltersdorf. Übersandeter Horst von *C. canescens*. 18

Abb. 1.2: Kaninchenstörungen im NSG Hainberg. 18

Abb. 1.3: *Corynephorus canescens* var. genuinus Godr. in einem dichten Bestand von Polytrichum piliferum (Eltersdorf). 23

Abb. 1.4: Bestand von *C. canescens* auf Borkum zur Blütezeit. 23

Abb. 1.5: Verbreitungskarte von *C. canescens* (nach Meusel, Jaeger und Weinert 1965) aus Hegi 1998 S. 320. 24

Abb. 1.6: Verbreitungskarte von *C. canescens*. (www.floraweb.de; Datenquelle: Datenbank Gefäßpflanzen der Zentralstelle für Phytodiversität am Bundesamt für Naturschutz, unkorrigierter Datenstand; 12/1999). 25

Abb. 1.7: Verbreitungskarte von *C. canescens* im Regnitzgebiet (aus: Gatterer & Nezadal (2003): Flora des Regnitzgebietes). 25

Abb. 1.8: Verbreitung des Silbergrases in Bayern, aus: Schönfelder & Bresinsky (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. 25

Abb. 1.9: Etagenwuchs bei *C. canescens* [Schulz (1950)]. Links var. genuinus Godr., rechts var. maritimus Godr. zugeordnet. Aus Büren-Rieder (2000). 27

Abb. 1.10: Keimlinge oder Ramets von *C. canescens*? 27

Abb. 1.11: Rispe von *C. canescens* zur Blütezeit (Foto: W. Welß). 29

Abb. 1.12: Rispen von *C. canescens* vor (links) und während der Blüte (Mitte, rechts). 29

Abb. 3.1: Niederschlagssummen und Monatsmitteltemperaturen der Jahre 2003 bis 2005. Wetterstation Nbg. Buch. 34

Abb. 4.1: Lage der Untersuchungsflächen in Deutschland. 44

Abb. 4.2: Geographische Lage der Populationen für die AFLP-Analysen. 48

Abb. 4.3: Entnahmedesign Bestäubungsexperimente. 50

Abb. 4.4: Rispen in Dialyseschlauch verpackt. Erzwungene Fremd- und Selbstbestäubung. 50

Abb. 4.5: Darstellung der genetischen Diversität (H_e) in allen Untersuchungsgebieten. 53

Abb. 4.6: Darstellung der Inzuchtkoeffizienten (F) mit Signifikanzniveau in allen Untersuchungsgebieten. 54

Abb. 4.7: Allelfrequenzen der polymorphen Loci GPI und PGM. 55

Abb. 4.8: Zusammenhang von genetischer und geographischer Distanz. 56

Abb. 4.9: Zusammenhang zwischen Horstdurchmesser und genetischer Diversität (H_e) bei 26 Populationen. 57

Abb. 4.10: Zusammenhang von Durchmesser und Heterozygotie zwischen den Heterozygotie-Klassen (ANOVA, $F=3.77$, $p = 0.023$). 58

Abb. 4.11: Mittelwerte der genetischen Diversität (H_e) zwischen den Teilarealen von *C. canescens*. Abb. Kohlbeck (2006), verändert. 59

Abb. 4.12: Mittelwerte der genetischen Diversität (H_e) zwischen drei Gruppen von Populationsgrößen (< 500, 500 - 1000 und > 1000 Individuen). Abb. Kohlbeck (2006), verändert. 59

Abb. 4.13: Vergleich der Mittelwerte der genetischen Diversität von *C. canescens* zwischen 6 Regionen Deutschlands. Abb. Kohlbeck (2006), verändert. 60

Abb. 4.14: Vergleich der Mittelwerte der genetischen Diversität (H_e) von *C. canescens* zwischen 11 bayerischen und weiteren 18 deutschen Populationen. Abb. Kohlbeck (2006), verändert. 60

Abb. 4.15: Korrelation zwischen Horstdurchmesser und genetischer Variabilität auf der Datengrundlage von: A) AFLP B) Isoenzymanalyse. Abb. Kohlbeck (2006). 62

Abb. 4.16: Neighbour-joining Dendrogramm (unrooted) der 53 europäischen Populationen von *C. canescens*. Abb. Kohlbeck (2006). 63

Abb. 4.17: Neighbour-joining Dendrogramm (unrooted) der 29 deutschen Populationen von *C. canescens*. Abb. Kohlbeck (2006). 64

Abb. 4.18: Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz (Isolation by Distance) in Deutschland und Europa, Abb. Kohlbeck (2006), verändert. 65

Abb. 4.19: Prozentuale Keimrate mit Standardfehler der Karyopsen aus verpackten und frei bestäubten Rispen. n=60 67

Abb. 4.20: Prozentuale Keimrate mit Standardfehler der Karyopsen aus verpackten Rispen der Behandlungen „selbst", „nah", „weit" und „fremd". n=30. 67
Abb. 5.1: Karyopse von *C. canescens*. Foto: Büren-Rieder (verändert). 83
Abb. 5.2: Selbstklonierung bei *C. canescens*. 84
Abb. 5.3: Anzahl von Silbergraskeimlingen im Oktober 2001 auf Dauerbeobachtungsflächen von je 10 cm x 10 cm Größe in Eltersdorf. Summe der Keimlinge in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation (a, b, c jeweils n= 6). 87
Abb. 5.4: Versuchsanordnung der drei Fallentypen im Gelände (Eltersdorf). 89
Abb. 5.5: Trichterfalle mit Gaze und Schutzhülle. 89
Abb. 5.6: Vergleich der Fallentypen in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation in Windrichtung am Standort Eltersdorf. Summe der Karyopsen pro cm², n=6. 91
Abb. 5.7: Barrieresituation und Versuchsanordnung (rot skizziert) an den drei Untersuchungsflächen Pettstadt, Eltersdorf und Munagelände Bamberg (Quelle: Google™ Earth ©2006). 94
Abb. 5.8: Anordnung der Trichterfallen im NSG Munagelände Bamberg (Skizze). 96
Abb. 5.9: Pflegemaßnahmen auf den Untersuchungsflächen im NSG Hainberg; Luftbild der drei Maßnahmenflächen (Bild: LRA Fürth). 99
Abb. 5.10: Pflegemaßnahmen auf den Untersuchungsflächen im NSG Exerzierplatz. 100
Abb. 5.11: Darstellung der Windgeschwindigkeiten (m/s) im Untersuchungszeitraum an 3 Messstationen. 101
Abb. 5.12: Darstellung der Luftfeuchte (%) im Untersuchungszeitraum. Tagesmittelwerte der 4 Messstationen. 102
Abb. 5.13: Anzahl der gefangenen Karyopsen (MW mit Standardfehler.) pro Trichterfalle (102,07 cm²) in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation an drei Standorten (n= 9). 104
Abb. 5.14: Summe der gefangenen Karyopsen pro einzelner Trichterfalle (102,07 cm²) in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation und Ausrichtung an den Standorten Eltersdorf, Muna und Pettstadt. Einzelwerte der jeweils 81 Fallen pro Standort. 106
Abb. 5.15: Regressionskurve (log) Diasporenmenge in Abhängigkeit von der Distanz zum Bestand (n= 9). 107
Abb. 5.16: Residuen, Abweichung von der Regressionsfunktion 95 % Konfidenzintervall. 107
Abb. 5.17: Anzahl (MW) der Blüten pro Rispe (n=100) mit Standardfehler an den Standorten Munagelände, Eltersdorf und Pettstadt. 109
Abb. 5.18: Anzahl (MW) der Rispen pro Horst (n=125) mit Standardfehler an den Standorten Munagelände, Eltersdorf und Pettstadt. 109
Abb. 5.19: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1 und in der Umgebungsvegetation, Zeitraum September 2003 bis September 2005; Raster 1m x 1m. 111
Abb. 5.20: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1, September 2003 bis April 2005. 112
Abb. 5.21: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1, Juni bis September 2005. 113
Abb. 5.22: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1 inklusive Umgebungsvegetation, September 2005. 113
Abb. 5.23: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H2 und in der Umgebungsvegetation, Zeitraum September 2003 bis September 2005; Raster 1m x 1m. 114
Abb. 5.24: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H2, September 2003 bis Juni 2005. 115
Abb. 5.25: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H2, September 2005 sowie mit Umgebungsvegetation. 116
Abb. 5.26: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H3 und in der Umgebungsvegetation, Zeitraum September 2003 bis September 2005; Raster 1m x 1m. 116
Abb. 5.27: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H3, September 2003 bis September 2005. 116
Abb. 5.28: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche und der Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz, Zeitraum Juni 2003 und Juni 2004; Raster 1m x 1m. 117
Abb. 5.29: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche und in der Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz, Juni 2005, Raster 1m x 1m. 118

Abb. 5.30: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche und in der Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz in einer Karte, Zeitraum Juni 2003 bis Juni 2005; Raster 1m x 1m. 119
Abb. 5.31: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz Juni 2003 bis Juni 2005. 120
Abb. 5.32: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche mit Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz, Juni 2005. 120
Abb. 6.1: Skizze der Untersuchungsflächen H1, H2 und H3 im NSG Hainberg. 137
Abb. 6.2: Untersuchungsflächen zum Aussaatexperiment im NSG Hainberg. 139
Abb. 6.3: Saatguternte mit Laubsauger im NSG Hainberg. 139
Abb. 6.4: Skizze der Untersuchungsflächen zum Aussaatexperiment im NSG Hainberg. 140
Abb. 6.5: Untersuchungsfläche auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach. 141
Abb. 6.6: Skizze der Untersuchungsfläche auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach. 141
Abb. 6.7: Untersuchungsfläche in Eltersdorf. Plot mit 60 Einzelflächen à 10 cm x 10 cm. 142
Abb. 6.8: Anzahl der Silbergrashorste auf den Untersuchungsflächen H1, H2 und H3 sowie in der Umgebungsvegetation im September 2005, Raster 1m x 1m. 143
Abb. 6.9: Summe der Horste von *C. canescens* pro m² auf den Untersuchungsflächen H1, H2 und H3 im abgeschobenen Bereich, Zeitraum September 2003 bis September 2005, NSG Hainberg. 144
Abb. 6.10: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz, Juni 2003 und Juni 2005; Raster 1m x 1m. 145
Abb. 6.11: Anzahl der Horste von *C. canescens* pro m² auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz. 146
Abb. 6.12: Anzahl von blühenden Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz, Juni 2004 und Juni 2005; Raster 1m x 1m. 146
Abb. 6.13: Aussaatexperiment NSG Hainberg. Summe der Individuen von *C. canescens* auf 2600 Einzelflächen im Zeitraum von September 2003 bis September 2005. 148
Abb. 6.14: Aussaatexperiment: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz; von oben nach unten: September 2003, April 2004, Juni 2004, September 2004, April 2005, Juni 2005 und September 2005. Raster: 10 cm x 10 cm. 149
Abb. 6.15: Aussaatexperiment im NSG Hainberg, Zeitraum September 2003 bis September 2005. 150
Abb. 6.16: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche auf dem Dach der Fa. Kaufland, Zeitraum Oktober 2003 bis September 2005, Raster 1m x 1m. 151
Abb. 6.17: Dach der Fa. Kaufland im Oktober 2004, abgestorbene Silbergrashorste aufgrund mangelhafter Drainage. 152
Abb. 6.18: Keimlingsetablierung von *C. canescens*, Summe der Individuen auf 180 Dauerbeobachtungsflächen von 10 cm x 10 cm Größe im Zeitraum von September 2001 bis April 2002. 153
Abb. 6.19: Lebensdauer von *C. canescens*, Summe der Individuen (Keimlinge, Horste, blühende Horste) auf 180 Dauerbeobachtungsflächen von 10 cm x 10 cm Größe im Zeitraum von September 2001 bis Juni 2005. 153
Abb. 6.20: Horstdurchmesser (MW mit Standardfehler) von *C. canescens* an den Standorten Pettstadt (n=75), Pettstadt (Störung): Individuen auf Fläche zwei Jahre nach Pflegemaßnahme (n= 50), Tennenlohe, Eltersdorf, Hainberg, Exerzierplatz (n=125), Aussaat Hainberg (n= 100), Maßnahmenfläche Hainberg (n=21), Maßnahmenfläche Exerzierplatz und Kaufland (n=100). 154
Abb. 7.1: Status der Nutzung naturschutzrelevanter Militärflächen in den Bundesländern. Abbildung: Naturstiftung David, verändert. 172
Abb. 7.2: Verteilung der ca. 660000 Hektar naturschutzrelevanter Militärflächen auf die Bundesländer. Abbildung: Naturstiftung David, verändert. 172
Abb. 7.3: Darstellung naturschutzrelevanter Militärflächen in Deutschland (rot). Abbildung: Naturstiftung David. 173
Abb. 7.4: Standorte mit Vorkommen von *C. canescens* und potentiell geeignete Standorte. Quelle: Datenbank „Naturschutzrelevante Militärflächen". 174
Abb. 7.5: Darstellung des Zusammenhangs der Ausbreitungsfähigkeit einer Art in Abhängigkeit von der Distanz zu einem potentiellen Standort. 176
Abb. 7.6: Biotopverbund durch: a) lineare Korridore , b) Trittsteine, c) Verbund mehrerer Populationen durch Trittsteine. 177

Tabellenverzeichnis

Tab 4.1: Darstellung der getesteten Puffer und Enzyme. 45

Tab 4.2: Parameter der genetischen Diversität (± Standardfehler) in Abhängigkeit von der Stichprobengröße. 46

Tab 4.3: Darstellung der beobachteten (H_o) und erwarteten Heterozygotie (H_e) sowie der Inzuchtkoeffizienten (F_{is}) mit Signifikanzniveau (P) in allen Untersuchungsgebieten. 52

Tab 4.4: Genetische Diversität von 10 Isoenzym-loci bei *Corynephorus canescens*. 53

Tab. 4.5: Durchschnittliche Horstdurchmesser von 26 Populationen. 57

Tab. 4.6: Anzahl der Karyopsen pro Ährchen (MW) bei erzwungener Selbstbestäubung n=15 (Lüneburg n=10), Keimrate in Prozent nach erzwungener Selbst- oder Fremdbestäubung. 66

Tab. 4.7: Kreuztabelle, Anzahl und Keimrate der Karyopsen von Pflanzen aus dem NSG Exerzierplatz und Pettstadt. 66

Tab. 5.1: Silbergraskeimlinge pro dm^2 in Abhängigkeit von der Windrichtung (MW; n=6). 86

Tab. 5.2: Anzahl der gefangenen Karyopsen (MW) pro cm^2 in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation (n= 9). 105

Tab. 5.3: Anzahl der blühenden Individuen von *C. canescens* im Nahbereich und gesamt an den drei Standorten Muna, Eltersdorf und Pettstadt. 108

1. Einleitung: Gefährdung von Sandlebensräumen

1.1 Fragmentierung und Lebensraumschwund

Fragmentierung von Lebensräumen ist eines der bedeutendsten Probleme im Naturschutz weltweit (Saunders et al. 1991, Tilman et al. 1994, Hanski & Ovaskainen 2000, Honnay & Jaquemyn 2007) und ist als eine der wichtigsten Ursachen für den globalen Rückgang der Biodiversität anzusehen (Vitousek et al. 1997, Helm et al. 2006). Die Fragmentierung der Landschaft wird, da sie oft schleichend verläuft, in der Öffentlichkeit kaum wahrgenommen. Eine Fragmentierung von Lebensräumen äußert sich in der Veränderung von Biotopgrenzen, Vergrößerung der Isolation durch zunehmende Distanzen und strukturelle Barrieren, Verschlechterung der Habitatqualität durch verstärkte Randeffekte und fehlende Korridore zur Ausbreitung von Tier- und Pflanzenarten (Ewers et al. 2007). Sie führt zu einer gebietsbezogenen Reduktion der Populationsgröße z.B. durch Inzuchteffekte, zur Verringerung der Kolonisationsrate aufgrund von Isolation sowie zum allgemeinen Rückgang des lokalen Artenreichtums (Erikson & Ehrlén 2001). Vor allem aber ist Fragmentierung immer mit einem Verlust von Lebensräumen verbunden. Durch das Fehlen bestimmter Habitate sind viele Arten, die auf diese Habitate angewiesen sind, stark bedroht. Zu den in Deutschland am stärksten von Fragmentierung und Rückgang betroffenen Lebensräumen gehören offene Sandgebiete (Jentsch et al. 2007). Um die Schutzbedürftigkeit seltener Arten besser einschätzen zu können, ist u.a. zu klären, ob die aktuelle Fragmentierung anthropogene Einflüsse oder populationsbiologische Charakteristika der Art wiederspiegelt (Leimu & Mutakainen 2005).

Für zahlreiche Tier- und Pflanzenarten der Sandlebensräume sind die mittel- und oberfränkischen Sandgebiete, die Darmstädter und Mainzer Sande, die Bielefelder Senne, die Lüneburger Heide sowie die sächsischen und brandenburgischen Sandgebiete die wichtigsten Rückzugsräume in Deutschland (Jentsch et al. 2002a). Lokal und überregional werden Sandlebensräume aufgrund wachsenden Flächenverbrauchs durch Überbauung und Aufforstung, fehlender Bodenstörungen sowie Nährstoffanreicherung durch Stickstoffeinträge aus der Luft immer seltener (Jentsch et al. 2002a, Friedrich 2006, Jentsch 2007). So wurden sie in Bayern während der letzten 100 Jahre auf ca. 1% ihrer ursprünglichen Ausdehnung zurückgedrängt (Quinger & Meyer 1995). Diese Entwicklung ist auch im übrigen Bundesgebiet zu erkennen.

Durch zunehmende Landnutzung werden die noch vorhandenen Restbestände immer stärker fragmentiert, was zu einem erhöhten Gefährdungspotential führt (Seifert et al. 2006). Für den Fortbestand der Silbergrasfluren spielt die Verfügbarkeit offener Sandflächen eine entscheidende Rolle, da das Silbergras als konkurrenzschwache Pionierart nur diese Stellen besiedelt (Ellenberg 1996). Auf lockeren Terrassensanden und auf Binnendünen stellt sich als typische Assoziation das Spergulo morisonii-Corynephoretum canescentis (Tx. 1928) Libb. 1933, die Frühlingsspark-Silbergras-Gesellschaft, ein. Diese Gesellschaft zählt zu den am stärksten gefährdeten Pflanzengesellschaften Deutschlands und wird als stark bedroht einge-

stuft (RIEKEN et al. 1994). Sandlebensräume besitzen deshalb bundesweite Bedeutung für den Arten- und Biotopschutz. Dem Silbergras, *Corynephorus canescens,* kommt als Ziel- und Charakterart der Silbergrasfluren eine große Bedeutung zu. Das Silbergras ist in der Roten Liste Mittelfranken (KRACH & NEZADAL 1995) der Gefährdungsstufe 3 („gefährdet") zugeordnet. Als typischer Besiedler von nährstoffarmen Lockersanden ist es sehr gut an die dort herrschenden Extrembedingungen angepasst und eignet sich deshalb hervorragend als Indikatorart. Natürliche und anthropogene Störungen wie Tritt- und Fahrspuren, Bioturbation, Wind- und Wasser-Erosion, militärischer Übungsbetrieb, Sandabbau und naturschutzfachliche Pflegemaßnahmen sind die bedeutendsten ökologischen Prozesse für die Erhaltung von Sandlebensräumen (JENTSCH 2001, JENTSCH et al. 2002 a, b, JENTSCH et al. 2007).

Habitatverluste resultieren nicht nur in der Abnahme der absoluten Individuenzahl, sondern häufig auch in einer Aufteilung der ursprünglichen Population in eine Metapopulation aus Subpopulationen. Eine weitere Zerstückelung verkleinert nicht nur die einzelnen Fragmente, sondern vergrößert auch die Distanz zwischen ihnen und erhöht den Anteil an Randhabitaten. So kann Fragmentierung z.B. durch kreuzende Straßen Einfluss auf die genetische Konstitution von Arten nehmen (HOLZHAUER et al. 2006). Genfluss (durch Samen oder Pollen) ist durch zu hohe Distanzen zwischen den Populationen oder Barrieren stark eingeschränkt oder ganz unterbunden. Habitatfragmentierung ist die Ursache für eine Vielzahl lokaler Aussterbefälle. Sie führt zu schwachen aber stetigen Veränderungen der genetischen Variation natürlicher Populationen (DIBATTISTA 2007). Da die populationsgenetische Struktur einen entscheidenden Faktor für das Überleben von Pflanzenpopulationen darstellt (SOULÉ 1987), ist davon auszugehen, dass isolierte Subpopulationen grundsätzlich gefährdeter sind als große Populationen. Durch Fragmentierung, Inzucht und genetische Drift sind sie häufig genetisch verarmt (DURKA 1999, WILLI et al. 2007). Dies und die Effekte der Inzuchtdepression können negative Auswirkungen auf die Fitness, den Samenertrag oder die Lebensfähigkeit der Individuen haben (ELLSTRAND & ELAM 1993, BARRETT & KOHN 1991, DURKA et al. 2004).

1.2 Stabilität von Ökosystemen

Die Arten der Sandlebensräume sind an Extrembedingungen, wie Trockenheit und Nährstoffarmut, aber auch an Störereignisse angepasst (JENTSCH et al. 2007). Durch Veränderungen ihres Lebensraums, wie Nährstoffeintrag und Sukzession, sind diese Arten in besonderem Maße gefährdet. Zum Erhalt dieser Lebensgemeinschaften sind häufig Pflegemaßnahmen wie z.B. Oberbodenabtrag nötig, die als extremes Störereignis offenen Boden schaffen und die Sukzession aufhalten, indem Konkurrenzarten entfernt werden.

Stabilitätseigenschaften eines Ökosystems können bewirken, dass das System im zeitlichen Verlauf weitgehend unverändert bleibt oder nach einer Auslenkung in die Ausgangslage zurückkehrt (SCHEFFER & CARPENTER 2003, MAYER & RIETKERK 2004). Dies ist z.B. der Fall, wenn das Artengefüge nach einem Störungsereignis im Wesentlichen gleich bleibt (WHITE & JENTSCH 2004).

Nach GIGON & GRIMM (1997) lassen sich Stabilitätseigenschaften und Instabilitätseigenschaften ökologischer Systeme unterscheiden.

Als Stabilitätseigenschaften ohne Störfaktor sind Konstanz und Zyklizität zu nennen. Bei Konstanz sind keine Veränderungen im System zu beobachten, wohingegen die Zyklizität regelmäßige, sich über mehrere Jahre wiederholende Schwankungen von Systemen beschreibt, die jedoch immer wieder in ihren Ausgangszustand zurückkehren. Zyklizität führt zu einem vollständigen und raschen Durchlaufen von Schwankungen im Artengefüge, die durch einen regelmäßigen Wechsel der Umweltbedingungen verursacht werden. „Elastizität" beschreibt die Kompensation z.T. katastrophaler, aber für den Standort typischer Stresssituationen.

Bei Vorhandensein eines Störfaktors spricht man von Resistenz und Resilienz. Bei Resistenz ändert sich das System trotz der Störfaktoren nicht. Bei Resilienz kehrt das ökologische System zunächst nach einer Veränderung in die Ausgangslage zurück. Instabilitätseigenschaften ökologischer Systeme lassen sich in ungerichtete oder gerichtete Veränderung und Zerstörung untergliedern. Bei gerichteten oder unregelmäßigen Veränderungen unterscheidet man Fluktuation, Trend und Sukzession. Während Fluktuation eine unregelmäßige Veränderung von Populationen entlang der Zeitachse beschreibt, kommt es bei einem Trend zu ersten Anzeichen für eine gerichtete Veränderung. Sukzession findet statt, wenn eine nachweisbare, gerichtete Veränderung entlang der Zeitachse stattfindet. Bei der Zerstörung oder Änderung des ökologischen Systems ist eine Rückkehr in die Ausgangslage nicht mehr möglich. Stabilitätseigenschaften und Instabilitätseigenschaften ökologischer Systeme sind in dynamischen Systemen häufig gleichermaßen ausgeprägt.

1.2.1 Der Störungsbegriff

Bei der Beschreibung von Stabilitätseigenschaften eines Systems spielen Störfaktoren eine entscheidende Rolle. Der Begriff „Störung", im üblichen Sprachgebrauch eher negativ belegt, wird in der Ökologie jedoch wertneutral verwendet, da Störungen auch vielfältige positive Auswirkungen auf Lebensgemeinschaften haben können (WHITE & PICKETT 1985, WHITE & JENTSCH 2001, 2004). In der Naturschutzforschung hat sich im Rahmen des Prozessschutzes die Erkenntnis durchgesetzt, dass Störungen für die dynamische Stabilität von Ökosystemen unabdingbar sind und aktiv in Restitutionsaktivitäten einbezogen werden sollten (HOBBS et al. 2006, JENTSCH 2007). Störungen verändern häufig Vegetationsmuster, oder allgemeiner gefasst, die Heterogenität in Ökosystemen, indem sie bestimmte Arten fördern werden oder Konkurrenzsituationen verändern.

Die Bedeutung von Störungen ist unumstritten (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992, Picket & White 1985a, White & Jentsch 2001, 2004, Temperton et al. 2004), der Begriff wird jedoch unterschiedlich definiert:

- Abweichung vom „Normalzustand" eines Systems (Forman & Gordon 1986)
- Als ein die Biomasse begrenzender Faktor (Grime 1979)
- Vorgang, der Ressourcen verfügbar macht (Tilman 1985)
- Ereignis, das strukturelle Veränderungen einer Lebensgemeinschaft verursacht (Picket & White 1985).

Bei der Definition von Störungen kann zwischen relativen und absoluten Definitionen unterschieden werden (White & Jentsch 2001). Nach einer relativen Definition versteht man unter Störung eine Abweichung vom Normalzustand (Forman & Gordon 1986). In diesem Sinne können Ereignisse, die zur natürlichen Dynamik des Ökosystems gehören, nicht als Störungen betrachtet werden. Hierbei ist es häufig schwierig zu klären, welche Ereignisse einer natürlichen Dynamik zuzurechnen sind und welche nicht. Des Weiteren spielt die Maßstabsebene, von der aus ein System betrachtet wird, eine wichtige Rolle.

Die absolute Definition des Begriffs Störung bezieht sich auf messbare physikalische Veränderungen, wie z.B. Änderungen der Biomasse (Grime 1979) oder der Ressourcen-Verfügbarkeit (Sousa 1984, Tilman 1985). Hierbei ist nicht von Bedeutung, ob es sich um natürlich auftretende, einmalige oder periodisch wiederkehrende Ereignisse handelt. Grundlage für den in dieser Arbeit verwendeten Störungsbegriff ist folgende Definition:

„Disturbance is a relatively discrete event in time that disrupts ecosystem, community or population structure and changes resources, substrate availability, or the physical environment" (Picket & White 1985a, S.7)

Demzufolge ist Störung ein diskretes Ereignis in der Zeit, welches qualitative Veränderungen in einer Lebensgemeinschaft verursacht und die Ressourcen-Verfügbarkeit oder die physikalische Umwelt beeinflusst. Das Störungsereignis tritt plötzlich auf, dauert eine bestimmte Zeit an und weist ein bestimmtes Ausmaß auf (z.B. Zerstörung von Biomasse). Die Auswirkung auf die Vegetationsdynamik ist demnach abhängig von der Dauer, Häufigkeit und dem Ausmaß der jeweiligen Störungen. Daneben sind auch räumliche und zeitliche Dimensionen wie Lebensspanne, Ausbreitungsdistanz oder Regenerationszeit der Lebensgemeinschaft zu betrachten (White & Jentsch 2001). Raum, Zeit und Ausmaß von Störungen sind keine völlig unabhängigen Größen (Glenn-Lewin & Van der Maarel 1992, Buhk et al. 2007). Der Umfang einer Störfläche hat Einfluss auf ihre Dynamik, da unterschiedliche Flächengrößen zum einen unterschiedliche Strategietypen bevorteilen, zum anderen die Interaktionen zwischen der Fläche und ihrer Umgebung beeinflussen. Unter dem Zeitaspekt sind Dauer und Häufigkeit von Störungen die entscheidenden Größen. Das Ausmaß charakterisiert die Schwere bzw. Intensität der Störung, z.B. ob ein Feuer sämtliche Organismen eines Ökosystems beeinträchtigt.

Störung als diskretes Ereignis bedeutet, dass die Störung im Vergleich zur Lebensdauer, Reproduktions- oder Wachstumsrate der Arten einer Lebensgemeinschaft kurz und begrenzt ist (JENTSCH 2006). Nach REMMERT (1991) kann trotz kleinräumig auftretender Veränderungen ein dynamisches Gleichgewicht erhalten bleiben. WHITE et al. (2000) sprechen in diesem Zusammenhang von einem qualitativen Gleichgewicht, bei dem die zeitliche und räumliche Distanz zwischen Störungen klein genug ist, um die Pionierarten nicht zu verdrängen. Ein Gleichgewicht auf Landschaftsebene hängt vom Verhältnis der gestörten Fläche zur Gesamtfläche und von der Störungshäufigkeit im Verhältnis zur Dauer der Wiederbesiedlung ab (TURNER 1993). Auch hier wird der „nützliche" Effekt der Störungen deutlich. Wenn nur Teilbereiche einer Lebensgemeinschaft ge- oder zerstört werden, stellt sich häufig ein dynamisches Gleichgewicht zwischen „Störung" und Wiederbesiedlung ein (HOBBS et al. 2006).

1.2.1.1 Störungen in Sandlebensräumen

Sandlebensräume weisen neben extremen abiotischen Bedingungen, wie Trockenheit und Nährstoffarmut, auch eine Vielzahl anthropogener und natürlicher Störungen auf.

Im Bereich der anthropogenen Störungen haben mechanische Bodenstörungen durch militärischen Übungsbetrieb die größte Bedeutung (LEIS 2005, WARREN et al. 2007). Des Weiteren sind neben Sandabbau Eingriffe im Rahmen von Pflegemaßnahmen zu nennen. Neben Beweidung ist dies vor allem mechanischer Oberbodenabtrag (FRIEDRICH et al. 2006). Diese Störungen sind im Vergleich zu natürlichen Störungen in der Regel großflächiger, was einen starken Einfluss auf die entstehenden Vegetationsmuster hat. Dennoch können sie ebenso wie kleinräumige natürliche Störungen qualitative Veränderungen hervorrufen und offene Sandflächen schaffen, die einen potentiellen Standort für die Etablierung von Arten der Silbergrasfluren darstellen (JENTSCH et al. 2002b). Die natürlichen Störungen lassen sich in abiotische und biotische Faktoren untergliedern.

Die wichtigsten abiotischen Faktoren sind Wind und Wasser, die zu Erosion und Übersandung führen. Bei den biotischen Faktoren ist vor allem die Aktivität von Tieren, wie Ameisen und Kaninchen von Bedeutung. Gerade für die Planung und Durchführung von Pflegemaßnahmen sind Kenntnisse über den Einfluss natürlicher Störungen wichtig.

Natürliche Störungen durch Kaninchen und Ameisen

Die häufigsten natürlichen Störungen in Sandlebensräumen sind Übersandungen durch Ameisen- und Kaninchenaktivitäten (JENTSCH 2001, FRIEDRICH 2001, JENTSCH et al. 2002b, JENTSCH 2004). Beim Bau von Erdnestern wird der überschüssige Sand der Gänge und Kammern von den Ameisen auf der Bodenoberfläche abgelagert. Auf diese Weise entstehen auf vorher geschlossenen Vegetations- oder Kryptogamendecken offene Sandflächen, die von den Pionierarten besiedelt werden können. Der Durchmesser dieser Übersandungen beträgt

Abb. 1.1: Ameisenstörungen in Kryptogamenschicht (*Polytrichum piliferum*) in Eltersdorf. Übersandeter Horst von *C. canescens*.

Abb. 1.2: Kaninchenstörungen im NSG Hainberg.

ca. 3-12 cm, die Höhe ca. 0,2-2,5 cm (Friedrich 2001). Die häufigsten Ameisenarten in Sandlebensräumen sind *Tetramorium caespitum*, *Formica fuscocinerea* und *Lasius psammophilus*. Vielfach treten solche Ameisenübersandungen an Horsten des Silbergrases (*Corynephorus canescens*) auf, wobei das Wurzelwerk den Bauten der Ameisen mehr Stabilität verleiht (Friedrich 2006).

Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) legen meist Erdbauten mit mehreren Ausgängen an, die überwiegend in geschützteren Randbereichen offener Sandlebensräume zu finden sind. Die Ausscharrungen von ca. 30 cm Länge bestehen aus einer Vertiefung und einem übersandeten Bereich. Friedrich (2001, 2006) konnte zeigen, dass Störungen durch Ameisen und Kaninchen zwar nur eine geringe Flächengröße aufweisen, dafür jedoch sehr zahlreich sind. Ameisenstörungen unterliegen einer jahreszeitlichen Dynamik und erreichen während des Sommers die größte Intensität. Die Wiederbesiedlung der entstandenen Flächen erfolgt relativ zügig. Die räumlich größeren Kaninchenstörungen werden langsamer von Pflanzen wiederbesiedelt und sind somit langlebiger. Für den Erhalt und die Verjüngung früher Sukzessionsstadien sind beide Störungstypen von Bedeutung, da sie die Keimung und Etablierung typischer Pionierarten ermöglichen (Jentsch et al. 2002b, Jentsch et al. 2007). Regelmäßig wiederkehrende Bodenstörungen sind für die „Stabilität der Vegetationsdynamik" in Sandlebensräumen unerlässlich (Jentsch 2004, 2007). Auf einer Untersuchungsfläche in Eltersdorf befindet sich eine seit über 30 Jahren stabile Silbergrasflur, die hauptsächlich durch kleinräumige Bodenstörungen (Ameisen- und Kaninchenaktivität; Trockenrisse in der Kryptogamen-

schicht) beeinflusst und geprägt ist. Die als Folge der wiederkehrenden Störungen auftretenden Offenstellen dienen als potentieller Standort für eine ständige Wiederbesiedlung durch die kurzlebigen Arten der Silbergrasfluren. Es ist zu beobachten, dass sich ein Gleichgewicht zwischen Störungen und Wiederbesiedlung einstellt.

Störungsmuster

Bei Störungsmustern können diffuse und diskrete Muster unterschieden werden. Diffuse Störungsmuster entstehen bei kleinflächigen, über ein größeres Gebiet verstreuten Störungen. Diskrete Störungsmuster entstehen hingegen, wenn nur eine oder wenige Stellen innerhalb eines Gebietes betroffen sind. Die Unterscheidung der Störungsmuster ist von der in der jeweiligen Untersuchung betrachteten Maßstabsebene und der jeweiligen Auflösung abhängig. Diskrete Störungsmuster können beim Wechsel auf eine größere Maßstabsebene diffus werden und umgekehrt. Die Homogenität oder Heterogenität einer Fläche hängt somit von der Größe der Störungen und der betrachteten Maßstabsebene bei einer gewählten Auflösung ab (White & Jentsch 2001, Friedrich 2006). In Sandlebensräumen erscheinen die Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen diffus, während die Pflegemaßnahmen meist diskrete Abgrenzungen aufweisen.

Störungsregime

Die räumliche und zeitliche Verteilung sowie die Intensität von Störungen an einem bestimmten Standort wird häufig allgemein als Störungsregime bezeichnet (Jax 1994, White & Jentsch 2001). Die Variablen zur Beschreibung von Störungsregimen können in ursachenbezogene (das störende Agens betreffende) und wirkungsbezogene (den erzeugten Effekt betreffende) Variablen unterteilt werden. Auf der „Musterebene" („multiple patch scale") lassen sich gestörte Bereiche von nicht gestörten abgrenzen, die „Störungsebene" („patch scale") entspricht in etwa der Größe der Störungen (Jentsch 2004). In Sandlebensräumen ist ein vielfältiges, aus anthropogenen und natürlichen Störungen zusammengesetztes Störungsregime typisch (Warren et al. 2007).

1.2.2 Sukzession

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Experimente durchgeführt, bei denen durch Pflegemaßnahmen das Konkurrenzgefüge verändert wurde. Somit wurde der weitere Sukzessionsverlauf beeinflusst. Zur Interpretation der Ergebnisse sind Kenntnisse zum Sukzessionsverlauf in Sandlebensräumen nötig.

1.2.2.1 Sukzessionsbegriff

Sukzession, also gerichtete Veränderungen in der Struktur von Pflanzengemeinschaften in einem bestimmten zeitlichen Rahmen und an einem bestimmten Ort, wird durch Habitatveränderungen vorangetrieben. Diese Habitatveränderungen können natürlich oder durch anthropogene Einflüsse zustande kommen (Temperton et al. 2004, Hobbs et al. 2006). Hier ist neben der aktuellen Nutzung in zunehmendem Maße auch der Klimawandel von Bedeutung (Korn & Epple 2006). Begon et al. (1998) definieren Sukzession als jahreszeitlich unabhängiges, gerichtetes und kontinuierliches Muster der Besiedlung eines Gebiets durch aufeinanderfolgende Populationen. Der Begriff Muster beschreibt in diesem Zusammenhang die Vegetationsstruktur und Artenzusammensetzung.

Sukzessionsverlauf

Eine gerichtete Vegetationsentwicklung bedeutet nicht zwangsläufig eine Vegetationsveränderung vom Pionier- zum Klimaxstadium (Finegan 1984, Walker & del Moral 2003). Sukzessionsverläufe sind auch durch unterschiedliche Zeitspannen charakterisiert (Bakker et al. 1996). Die klassische Vorstellung von Sukzessionen suggeriert, dass am Ende der Vegetationsentwicklung eine statische, homogene Schlussgesellschaft (Klimaxgesellschaft) steht, die sich „... mit ihrer Umwelt in einem relativ stabilen biologischen Gleichgewicht..." befindet (Dierschke 1994). Erst in den letzten Jahrzehnten hat sich die Vorstellung durchgesetzt, dass auch sie einer permanenten Entwicklung unterworfen sein könnte (Remmert 1991, White & Jentsch 2004, Hobbs et al. 2006). Es gibt hier weitere Theorien, wie die Monoklimax-Theorie von Clements (1916,1928) oder die Polyklimax-Theorie von Tansley (1939), jedoch bestehen die Klimaxgesellschaften nach Whittaker (1974) zumindest räumlich aus einem Kontinuum von Klimaxtypen, die sich entlang von Umweltgradienten fortschreitend ändern und höchstens zufällig in diskrete Stadien trennen lassen (Klimaxmusterhypothese). Dieser Erkenntnis um räumliche Inhomogenität hatte Watt (1947) bereits die Erkenntnis um zeitliche Inhomogenität vorausgeschickt. Damit war die Vorstellung einer statischen, langfristig und großräumig homogenen Klimax eigentlich obsolet.

Begon et al. (1991) merken folgendes an: „Ob Lebensgemeinschaften mehr oder weniger deutliche Grenzen haben, ist eine wichtige, aber keine grundlegende Frage. Die Ökologie von

Lebensgemeinschaften ist die Untersuchung der Organisationsebene der Lebensgemeinschaft und nicht die Untersuchung einer räumlich und zeitlich definierbaren Einheit. Sie beschäftigt sich mit dem Wesen der Interaktionen zwischen Arten und ihrer Umwelt, mit der Struktur und den Aktivitäten und dies meistens an einem bestimmten Punkt in Raum und Zeit".

Primär und Sekundärsukzession

Primärsukzessionen finden auf vormals unbesiedeltem Substrat statt, während Sekundärsukzessionen auf Substraten ablaufen, die bereits früher besiedelt waren (Walker & del Moral 2003). Sukzessionen werden dann als progressiv bezeichnet, wenn sie auf Schlussgesellschaften hinführen, als regressiv, wenn sie von diesen wegführen (Frey & Lösch 1998). Van der Maarel (1988) definiert sekundäre Sukzessionen als Regeneration eines Vegetationsbestandes in einer halbnatürlichen Landschaft oder Kulturlandschaft nach unterschiedlichen Störungen, wobei die Besiedlung hauptsächlich durch Arten mit persistenter Diasporenbank auf bereits entwickelten Böden stattfindet.

Ob tatsächlich Regeln für die Vorhersage der Entwicklung von Ökosystemen existieren, ist noch unklar (Wilson 1994, Weiher & Keddy 1999, Temperton et al. 2006). Von großer Bedeutung, auch für die Störungsökologie, ist hierbei die Tatsache, dass verschiedene Umweltbedinungen als „Filter" für Arten fungieren können (Diaz et al. 1998, 1999, White & Jentsch 2004). In Abhängigkeit von der Betrachtungsebene sind Klima und Störung Filter, die auf großen räumlichen Skalen wirken, biotische Interaktionen wirken dagegen auf kleineren Skalen. Diese Filter können das Vorkommen von Pflanzen oder Tieren mit bestimmten Eigenschaften zulassen oder ausschließen (Jentsch et al. 2007). Neben einer geradlinigen oder zyklischen Vegetationsentwicklung ist auch der Fall in Betracht zu ziehen, dass keine Veränderung der Vegetation zu beobachten ist (Bröring & Wiegleb 1998). Dies zeigt sich kleinräumig z.B. für „direct replacement" im Rahmen der Gap-dynamics oder für die längerfristige Dominanz von Vegetationsbeständen auf einer gröberen Skala.

1.2.2.2 Vegetation und Sukzession in Sandlebensräumen

Auf Terrassensanden und Binnendünen stellt sich als typische Assoziation die Frühlingsspark-Silbergras-Gesellschaft ein, das Spergulo morisonii-Corynephoretum canescentis (Tx. 1928) Libb. 1933. Diese Gesellschaft lässt sich dem Verband Corynephorion canescentis [Klika 1931] und der Ordnung Corynephoretalia canescentis Klika 1934 in der Klasse Sedo – Scleranthetea Br.-B. 1955 em. Th. Müll. 1961 zuordnen (Gatterer & Nezadal 2003). Offene Sandlebensräume bestehen häufig aus einem Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien nebeneinander. Das Spektrum reicht von offenen Pionierstadien bis hin zu ruderalen Sandfluren oder Heiden (Bauernschmitt & Grebe 1997, Welsch 1995). Der Verlauf der Sukzession wird von klimatischen Bedingungen ebenso beeinflusst wie vom pH-Wert des Bodens, der Verfüg-

barkeit von Wasser und Nährstoffen sowie dem Störungsregime (JENTSCH 2004, JENTSCH et al. 2007).

Die Erstbesiedlung von Lockersanden erfolgt durch die Pionierart *Corynephorus canescens*. Nachfolgend siedeln sich typischerweise Frühjahrstherophyten wie *Spergula morisonii* und *Teesdalia nudicaulis* an (HOHENESTER 1960). Nach der Festlegung der beweglichen Sande durch das tiefgründige und reichverzweigte Wurzelwerk des Silbergrases wird das Optimalstadium der Silbergrasflur, das Corynephoretum canescentis typicum, erreicht. Neben *C. canescens* und den Frühjahrstherophyten treten kleinflächige Kryptogamenpolster, überwiegend *Polytrichum piliferum* und Flechten der Gattungen *Cladonia* und *Cetraria*, auf (VON BRACKEL 2000). Dieses Stadium ist durch eine geringe Vegetationsdeckung gekennzeichnet, die kaum 60% erreicht und mit oftmals nur drei bis sechs Arten ausgesprochen artenarm ist (GRELKA 1999).

Durch das Hinzutreten weiterer Arten wie z.B. *Rumex acetosella* und *Jasione montana* sowie einer höheren Deckung der Kryptogamen wird das Reifestadium der Silbergrasflur, das Corynephoretum canescentis cladonietosum erreicht. Die Artenzahl liegt nun bei neun bis fünfzehn Arten (GRELKA 1999) und die Vegetationsdeckung erreicht bis zu 80% (QUINGER & MEYER 1995, HOHENESTER 1960). Findet keine weitere Nährstoffzufuhr statt, kann dieses von Kryptogamen dominierte Stadium über Jahrzehnte stabil bleiben (TÜXEN 1975). Aufgrund der Nährstoffarmut, Trockenheit und Abhängigkeit von Störungen ist der Sukzessionsverlauf in Sandlebensräumen stark von anthropogenen Einflüssen geprägt. Auf das Spergulo-Corynephoretum folgen kryptogamenreiche Halbschluss-Gesellschaften mit *Corynephorus canescens* oder *Festuca ovina agg.*. Bei Beweidung entwickelt sich die Gesellschaft zu einer Schafschwingel-Grasheide, Armerio elongatae-Festucetum trachyphyllae (Libb. 1933) Knapp ex Hohenester 1960. Bei fehlender Beweidung etablieren sich dagegen Besenginster-Gebüsche oder Kiefern-Vorwald-Trupps. Als Klimax-Stadium ist auf diesen Flächen ein Moos-Kiefern-Wald, das Dicrano-Pinetum sylvestris Prsg. et Knapp in Knapp ex Oberd. 1957, in moos- und flechtenreichen Varianten zu erwarten (GRELKA 1999).

Im Mittelfränkischen Becken wäre nach HOHENESTER (1960) als Potentielle Natürliche Vegetation (PNV) ein artenarmer Föhren-Eichenwald, Pino-Quercetum typicum bzw. Pino-Quercetum molinietosum Reinh. 1939, auf den Sandflächen zu erwarten. Dies entspricht nach NEZADAL & RODER (1994) einem Vaccinio vitis-idaeae-Quercetum Oberd. 1957 em. 1992, das bei GLEICH et al. (1997) zum Calamagrostio arundinaceae-Quercetum petraeae (Hartm. 1934) Scam. et Pass. 1959 gestellt wird. Ausgesprochen nährstoffarme Standorte würden als PNV eher ein Dicrano-Pinetum sylvestris Prsg. et Knapp in Knapp ex Oberd. 1957 ausbilden. Aufgrund der Nährstoffarmut und Trockenheit wird die Buche bei Verschlechterung der Bedingungen zunehmend durch die Eiche und Kiefer ersetzt. Als natürliche oder potentielle natürliche Vegetation sind lediglich Sandrasen an steilen Uferabbrüchen von Flüssen (PHILIPPI 1971) oder Terrassensandböschungen (QUINGER & MEYER 1995) einzuordnen, da Gebiete mit Offensanden größtenteils durch anthropogene Nutzung entstanden sind.

1.3 *Corynephorus canescens* als Zielart der Sandlebensräume

Das Silbergras ist in der Roten Liste Mittelfranken (KRACH & NEZADAL 1995) der Gefährdungsstufe 3 („gefährdet") zugeordnet. Für die Bundesländer Hessen, Nordrhein-Westfalen, Rheinland-Pfalz, Saarland und Baden-Württemberg gilt ebenfalls die Gefährdungsstufe 3, für Thüringen die Gefährdungsstufe 1 (www.floraweb.de). Aufgrund der relativen Häufigkeit in Nord- und Nordostdeutschland ist die Art für Deutschland als ungefährdet eingestuft (www.floraweb.de).

Corynephorus canescens (L.) P. Beauv = *Weingaertneria canescens* (L.) Bernh. = *Aira canescens* L., ist die namensgebende Art der Silbergrasfluren, die als atlantische Gesellschaftsgruppe sowohl auf den Graudünen Ostfrieslands als auch auf Binnendünen vorkommen. Etymologisch entstammt der Gattungsname *Corynephorus* dem Griechischen und leitet sich von korýne = Keule und phoréin = tragen ab. Er bezieht sich damit auf das charakteristische morphologische Merkmal, die keulenförmige Granne.

Der Artname *canescens* ist lateinischen Ursprungs und bedeutet ergrauend beziehungsweise grau aussehend und dürfte sich daher auf die blaugrüne, häufig ins Grau verlaufende Blattfarbe beziehen. Der deutsche Name Silbergras nimmt Bezug auf die zur Blütezeit silbrig glänzenden Blütenstände (vgl. Abb. 1.4).

Abb. 1.3: *Corynephorus canescens* var. genuinus Godr. in einem dichten Bestand von *Polytrichum piliferum* (Eltersdorf).

Varietäten

Nach HEGI (1998) lassen sich mehrere Varietäten des Silbergrases unterscheiden. Im Binnenland tritt vor allem *Corynephorus canescens* var. *genuinus* Godr. auf. Daneben findet sich an der Küste die Varietät *maritimus* Godr., die sich in Morphologie, Biologie und Ökologie von der Binnenland-Varietät unterscheidet (SCHULZ 1950). Diese Varietät ist durch relativ wenige, bis über 30 cm lange, an den Knoten wurzelnde Stengel gekennzeichnet, die niederliegend oder knickig aufsteigend und mehrfach ver-

Abb. 1.4: Bestand von *C. canescens* auf Borkum zur Blütezeit.

zweigt sind. Daneben gibt es eine gelbgrüne Varietät (var. *flavescens*), eine „Schattenform" (var. *lobata*) mit langen, dünnen Blattspreiten und fahlgrünen Rispen, und eine im September blühende Varietät (var. *serotina*) (Hegi (1998).

Verbreitung von *C. canescens*

Corynephorus canescens hat eine mitteleuropäische Gesamtverbreitung, innerhalb seines Areals kommt es allerdings nur auf lockeren Sandböden vor (Ellenberg 1996). Berger-Landefeld & Sukopp (1965) bringen die subozeanisch-ozeanische Verbreitungstendenz mit dem anatomischen Bau des Silbergrases in Verbindung.

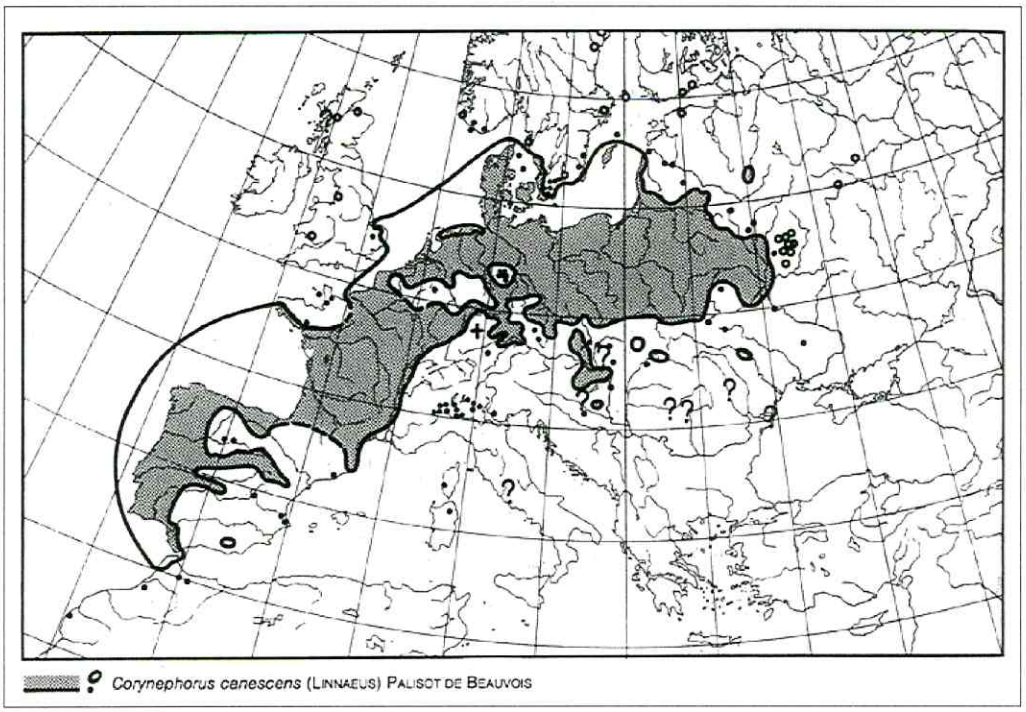


Abb. 1.5: Verbreitungskarte von *C. canescens* (nach Meusel, Jaeger und Weinert 1965) aus Hegi 1998 S. 320.

Auch das Vorkommen in Deutschland hängt stark vom Vorhandensein offener Sandböden ab. So betont Hohenester (1960), dass das Corynephoretum typicum eng an bewegte Sande gebunden ist.

Das Silbergras hat Vorkommen von Südwest- über Mittel- bis Osteuropa. Auf östliche Vorkommen lässt auch der im damaligen Westpreußen für das Silbergras übliche Name Schotth (wohl aus dem slavischen: russ. Schtschutchka = Aira) schließen (Hegi 1935). Das Areal reicht von Portugal und Spanien im Südwesten über England und Südskandinavien im Norden bis zur ehemaligen Tschechoslowakei im Osten sowie Algerien, Norditalien, das ehemalige Jugoslawien und Ungarn im Süden (Hegi 1935; Marshall 1967). Conert (2000) beschreibt

Vorkommen in Portugal, Süd-, Mittel-, und Nordspanien, Großbritannien, Südnorwegen (Roagaland, Vest-Agder), Südschweden (Halland, Skåne, Blekinge, Kalmar, Öland und Gotland), Südfinnland (Åland), Dänemark, Belgien, Holland, Luxemburg, Deutschland, Norditalien (Piemont und Lombardei), Korsika, Sardinien, Polen, Tschechien, Slowakei, Österreich, Ungarn, Rumänien, Europäischer Teil der ehem. UdSSR (am Oberlauf des Lovat, im Baltikum, Oberer Dnjepr, obere Wolga und Moldau, Ukraine), Nordafrika (Marokko, Rif-Gebirge bis 1750m), synanthrop in Kanada, den USA und Neuseeland. Detaillierte Angaben zu aktuellen Vorkommen fehlen jedoch. Für Österreich konnten noch Vorkommen im Marchfeld (NÖ) und im Nord-Burgenland gefunden werden (Holzner 1986), jedoch ist die Art dort als vom Aussterben bedroht eingestuft (Niklfeld et al. 1999).

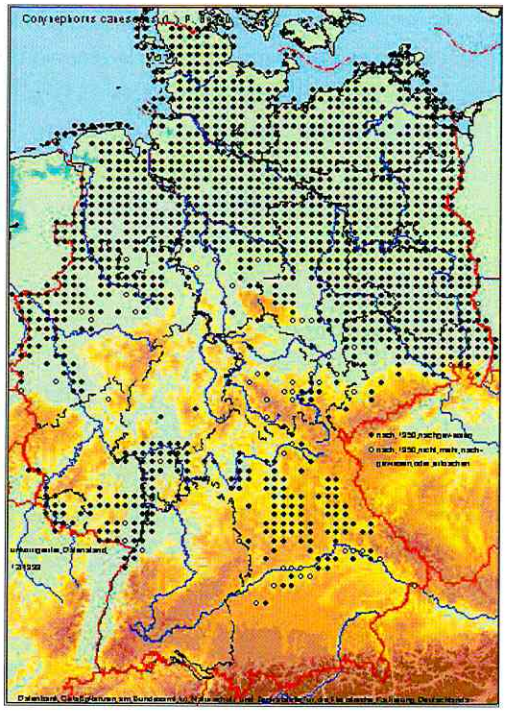


Abb. 1.6: Verbreitungskarte von *C. canescens*. (www.floraweb.de; Datenquelle: Datenbank Gefäßpflanzen der Zentralstelle für Phytodiversität am Bundesamt für Naturschutz, unkorrigierter Datenstand; 12/1999).

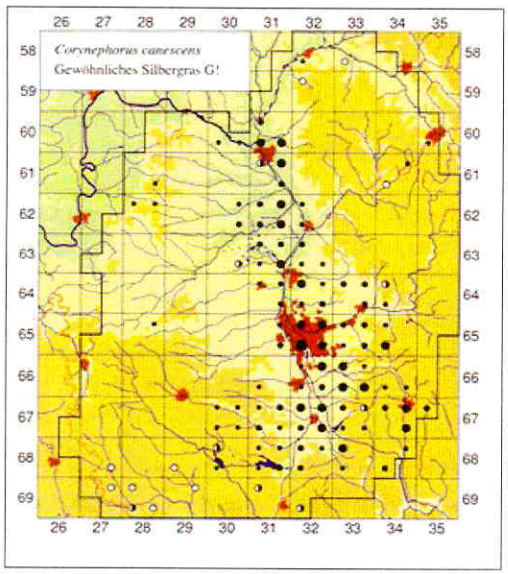


Abb. 1.7: Verbreitungskarte von *C. canescens* im Regnitzgebiet (aus: Gatterer & Nezadal (2003): Flora des Regnitzgebietes).

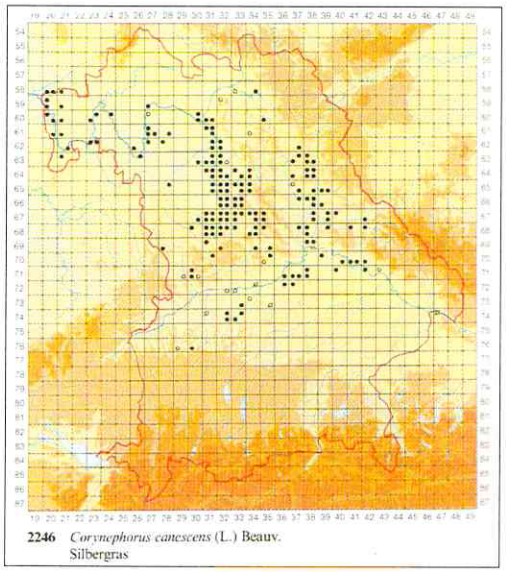


Abb. 1.8: Verbreitung des Silbergrases in Bayern, aus: Schönfelder & Bresinsky (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns.

Vorkommen des Silbergrases finden sich potentiell in allen größeren Binnendünenbereichen. Die rezenten Hauptvorkommen in Deutschland liegen in Nord- und Nordostdeutschland. An der Küste ist *C. canescens* vor allem in den Graudünen, aber auch an Wegrändern zu finden. Die größten Vorkommen sind in Nordostdeutschland zu finden. Neben Truppenübungsplätzen sind vor allem Bergbaufolgelandschaften zu nennen. Trotz starker Eingriffe in die Landschaft ist häufig noch eine Bindung der rezenten Vorkommen an die Stromtäler zu erkennen.

Pionierart *Corynephorus canescens*

Silbergrasfluren besiedeln kalkarme Flugsande und bringen diese zur Ruhe (Ellenberg 1996). Das Silbergras ist nach Hegi (1935) in der Lage, Dünensande mit einem Feinerdegehalt von lediglich 10% zu besiedeln. Von *Corynephorus* dominierte Sandtrockenrasen sind jedoch durchaus in der Lage, Standorte anthropogenen Ursprungs zu besiedeln.

So beschreiben Frey & Hensen (1995a) eine Besiedlung von Sand- und Kiesgruben, Lichtungen, Waldrändern und aufgelassenen Sandäckern in Brandenburg. Die Sande der Binnendünen reagieren mäßig bis stark sauer und sind aufgrund ihrer Kolloidarmut nährstoffarm und trocken. Es gibt kaum mehr als 25 Phanerogamenarten in Mitteleuropa, die einer solchen Häufung von ungünstigen Faktoren gewachsen sind (Ellenberg 1996). *C. canescens* ist in vielen Lehrbüchern als Musterbeispiel einer Pionierart auf Rohböden zu finden. Das Silbergras kann den Widrigkeiten dieser Extremstandorte wie z.B. extremen Temperaturschwankungen, Wassermangel, Nährstoffarmut und Übersandung durch Wind trotzen und diese Flächen besiedeln. Die Zuordnung von *C. canescens* zu ökologischen Primärstrategien nach Grime (1985) gestaltet sich schwierig. Für Extremstandorte müsste demzufolge die Stresstoleranz-Strategie typisch sein. Allerdings gehören dazu eher Arten, die gut an den Standort angepasst sind und eine begrenzte Produktivitäts- und Reproduktionsrate besitzen. Berger-Landefeld & Sukopp (1965) stufen *C. canescens* als kurzlebig ein, da ihm „die Möglichkeiten und Einrichtungen fehlen, die ihm ein Leben unter besonders erschwerten Bedingungen gestatten". Sie führen dabei vor allem die Frosttrocknis als Ursache für das Absterben an. Des Weiteren fehle der Art eine morphologisch-anatomische Anpassung an die erschwerten Wasserhaushaltsbedingungen der Extremstandorte. Van der Maarel (1981) hingegen beschreibt, dass *Corynephorus* in Konkurrenzssituationen durch Trockenheit gefördert wird. Büren-Rieder (2000) kam bei ihren Untersuchungen allerdings zu dem Ergebnis, dass *C. canescens* „optimale Anpassungen an diesen Extremstandort zeigt und mit seiner Stresstoleranz äußerst konkurrenzfähig ist".

Nach Grime (1985) könnte man *C. canescens* auch den Ruderal-Strategen, also den ein- bis wenigjährigen Pflanzen mit hoher generativer Reproduktionsrate, raschem Wachstum und hoher Konkurrenzkraft zuordnen. Jedoch bescheinigen Berger-Landefeld & Sukopp (1965) dem Silbergras eine eher geringe Konkurrenzkraft, was von Weigelt (2001) bestätigt wird. Gegenüber *Hieracium pilosella* zeigt *C. canescens* eine höhere Konkurrenzkraft, was sich jedoch mit zunehmendem Nährstoffangebot umkehrt.

Generative und vegetative Reproduktion

Die generative Reproduktionsrate ist zwar aufgrund der zahlreich ausgestreuten Karyopsen scheinbar hoch, BÜREN-RIEDER (2000) kam jedoch zu dem Ergebnis, dass die vegetative Reproduktion bei *C. canescens* dominiert. Diese Beobachtung lässt sich durch eigene Untersuchungen allerdings nicht bestätigen. Vegetative Reproduktion mittels oberirdischer Ausläufer konnte im Untersuchungsgebiet (Regnitzachse) über den Zeitraum von mehreren Jahren bei zahlreichen Populationen nur an einer einzigen Pflanze beobachtet werden (vgl. Kapitel 5).

Auch weitere vegetative Prozesse, wie z.B. Etagenwuchs (Abb. 1.9), konnten im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden. Eine mögliche Ursache hierfür ist, dass die von BÜREN-RIEDER (2000) im Großraum Berlin durchgeführten Untersuchungen auf der Beobachtung einer anderen Varietät (maritimus Godr.) beruhen. Des Weiteren herrscht an den Standorten im Untersuchungsgebiet Regnitzachse eine relativ geringe Winddynamik, sodass es nur zu sehr geringen Übersandungen kommt. Somit ist ein Streckungswachstum nach Übersandung kaum zu beobachten.

Eine Unterscheidung zwischen vegetativer und generativer Vermehrung ist häufig schwierig. Wie in Abbildung 1.10 deutlich wird, kann eine klare Zuordnung nur durch Ausgraben der Horste erfolgen. Die Individuen in der Bildmitte können durch vegetative Prozesse (vgl. Etagenwachstum) entstanden sein. Ebenso kann es sich um drei separate Keimlinge handeln. Die Zuordnung gestaltet sich mit zunehmender Horstgröße immer schwieriger.

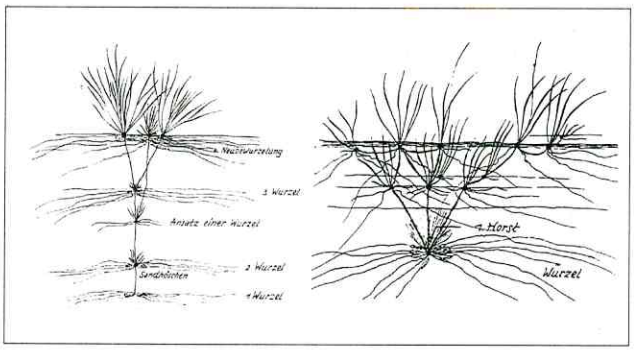


Abb. 1.9: Etagenwuchs bei *C. canescens* [SCHULZ (1950)]. Links var. genuinus Godr., rechts var. maritimus Godr. zugeordnet. Aus BÜREN-RIEDER (2000).

FREY & HENSEN (1995a) beschreiben zwei Formen klonalen Wachstums. Dies ist einerseits die Ausbildung von oberirdischen Ausläufern (Ramets), die bald unabhängig von der Mutterpflanze werden. Andererseits bildet jeder Horst ein verzweigtes und in sich verbundenes System von Ramets, die über die gesamte Lebensdauer mit dem Mutterhorst in Verbindung bleiben.

Abb. 1.10: Keimlinge oder Ramets von *C. canescens*?

Die endgültige Zuordnung zu einem Strategietyp kann auch mit Hilfe des mehrdimensionalen Lebensstrategiesystems von FREY & HENSEN (1995b) nicht erfolgen. Das Silbergras wurde von FREY & HENSEN (1995a) als Besiedler mit Nah- und Fernausbreitung mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten eingestuft. BÜREN-RIEDER (2000) schlägt deshalb vor, das Lebensstrategien-System nach FREY & HENSEN (1995b) um die Parameter Ausbreitungseffektivität und Etablierung zu erweitern.

Keimungsökologie

Corynephorus canescens zeigt bezüglich der Keimungsökologie sehr wirksame Anpassungen an den Standort. KUNZMANN (2000) beschreibt für *C. canescens* ein hohes Regenerationspotential aus der Diasporenbank sowie die Ausbildung einer langfristig persistenten Diasporenbank. Auch SAUTTER (1994) stellte in Untersuchungen fest, dass für das Silbergras von der Ausbildung eines mehrere Jahre lebensfähigen, d.h. längerfristig persistierenden Samenreservoirs ausgegangen werden kann. Es wurde ein Keimruhe-Keimbereitschaftszyklus beschrieben, der wie bei den winterannuellen Arten als Vermeidungsstrategie einer für die Keimlingsentwicklung ungünstigen Jahreszeit verstanden werden kann (SAUTTER 1994). Untersuchungen von PICKELMANN (2001) zeigten allerdings, dass Samen von *C. canescens* bei einem Keimtest unmittelbar nach Samenreife eine Keimungsrate von 80% aufwiesen. Nach 5-monatiger Lagerung der Samen im Boden ging die Keimungsrate auf 25%, nach 16-monatiger Lagerung auf <5% zurück. Demnach kann davon ausgegangen werden, dass *C. canescens* keine persistente Diasporenbank aufbaut (vgl. auch JENTSCH 2004, EICHBERG 2006). Die Datenbankabfrage (LEDA) liefert eine Lebensdauer der Diasporenbank von 0,47 Jahren an (KLEYER et al. in prep.). Auch BÜREN-RIEDER (2000) konnte bereits nach einem halben Jahr keine keimfähigen Silbergras-Samen mehr in der Diasporenbank nachweisen. Somit ist das Silbergras wohl eher als Sofortkeimer einzustufen. Bei einem Licht-Keimtest wurden Keimungsraten von 80%, bei Dunkelkeimung < 60% erreicht. Auch eigene Untersuchungen haben gezeigt, dass nach zwei Jahren keine Regenertation aus der Diasporenbank mehr erfolgt (vgl. Kap. 6).

Morphologie

Das Silbergras wird 15-30 cm, bei Waldformen bis zu 50 cm hoch. Es ist graugrün mit meist purpurn überlaufenen Blattscheiden, ausdauernd mit zahlreichen Erneuerungssprossen, die innerhalb der untersten Blattscheiden emporwachsen und mit einem dichten Schopf feiner Wurzeln ausgestattet. Die Halme sind schlank, aufrecht oder gekniet-aufsteigend, unverzweigt, glatt oder unter der Rispe etwas rauh, 3-6-knotig mit gerieften, meist violett gefärbten kahlen Knoten. Die Blattscheiden sind kahl, in der oberen Hälfte etwas rauh und im unteren Teil rötlich überlaufen. Die Ligula ist als ein am oberen Ende zugespitzter, 2-3 mm langer, häutiger Saum ausgebildet. Die Blattspreiten sind bis zu 6 cm lang, 0,3-0,5 mm im Durchmesser, borstenförmig, steif, scharf zugespitzt, graugrün und von kleinen, dicht stehenden Stachelhaaren rauh.

Abb. 1.11: Rispe von *C. canescens* zur Blütezeit (Foto: W. Welß).

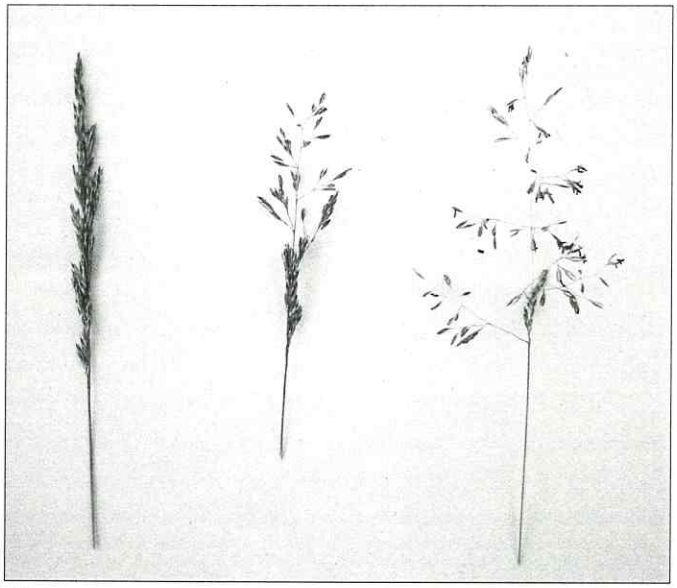


Abb. 1.12: Rispen von *C. canescens* vor (links) und während der Blüte (Mitte, rechts).

Die silbergrauen, oft purpurn überlaufenen Rispen sind 2-8 cm lang, dicht zusammengezogen und nur zur Blütezeit locker ausgebreitet. Das Silbergras besitzt 3-4,5 mm lange, zweiblütige Ährchen, einnervige Hüllspelzen, zweinervige Vorspelzen und fünfnervige, auf dem Rücken im untersten Viertel begrannte Deckspelzen. Die hygroskopische Granne ist 2,5-3 mm lang, gekniet und am Ende keulig verdickt. Die Untergranne ist eng gedreht und besitzt einen Kranz kurzer, abstehender Borstenhaare (Hegi 1998).

Ausbreitungsmechanismen

Die Granne entdrillt sich bei Befeuchtung. Dieser Vorgang ist reversibel und dient der Verankerung der Karyopsen im Substrat. Die Zahl der gebildeten fertilen Karyopsen schwankt ebenso wie die Anzahl der Ährchen pro Rispe innerhalb eines Horstes, aber auch zwischen verschiedenen Pflanzen und Populationen (Büren-Rieder 2000). In ihren Untersuchungen fand Büren-Rieder (2000) je nach Standort Rispen mit bis zu 198 zweiblütigen Ährchen, also 396 potentiellen Karyopsen. In eigenen Untersuchungen konnte bestätigt werden, dass sich die Anzahl der pro Horst vorhandenen Rispen und Blüten zwischen Populationen z.T. erheblich unterscheidet (vgl. Kap. Ausbreitung). Auch hier zeigte sich der wachstumsfördernde Aspekt von Störungen. So konnten an Standorten mit hoher Dynamik über 200 Rispen pro Horst und über 500 Blüten pro Rispe gefunden werden. Im Durchschnitt lagen die Werte zwischen 40 und 120 Rispen pro Horst und 150 und 235 Blüten pro Rispe. Dies weist auf eine deutliche Dominanz der generativen Reproduktion hin. Die Ausbreitung der Karyopsen erfolgt durch das Zusammenwirken mehrerer unterschiedlicher Ausbreitungsmechanismen (Kap. 5). Viele Keimlinge laufen bei ausreichender Feuchtigkeit im Herbst in unmittelbarer Nähe der Mutter-

pflanze auf und bilden in der Folge ein intensives Wurzelwerk aus, das mehr als 50 cm in die Tiefe reichen kann (Ellenberg 1996). Oberdorfer (1994) beschreibt *C. canescens* ebenfalls als Intensivwurzler, allerdings gibt er eine Durchwurzelungstiefe von lediglich 15 cm an. Bereits die jungen Horste des Silbergrases vertragen Übersandung und bestocken zunehmend, was eine bessere Nährstoff- und Wasserversorgung zur Folge hat. Es bilden sich zahlreiche Erneuerungssprosse, die innerhalb der untersten Blattscheiden empor wachsen (Conert 2000). Im Folgejahr blühen die Pflanzen von Juni bis August und viele sterben danach ab.

Häufig ist zu beobachten, dass Horste, die während oder nach der Blüte übersandet werden, eine weitere Vegetationsperiode überleben und nochmals zur Blüte kommen. Es ist allerdings unklar, ob derselbe Horst nur in Folge der Übersandung überlebt oder ob es sich um andere vegetative Prozesse handelt. Für das Silbergras sind zahlreiche vegetative Wachstumsprozesse beschrieben. Übersandungen bis 2 cm werden problemlos hingenommen (Lux 1964). So konnten Althorste Übersandungen in Höhe von 8-14 cm durch Streckung der Internodien überstehen (Büren-Rieder 2000). Neben dem Etagenwuchs treten Stolone (oberirdische Kriechsprosse oder Ausläufer), Rhizome, Ableger (Horstbildung an sterilen Laubsprossen) und Vermehrung durch Bildung von Wurzelknospen auf. Büren-Rieder (2000) beschreibt weiterhin, dass das Spross-System des Silbergrases im inneren Teil sehr gut gegen Austrocknung und Frost geschützt ist und mit seinen zahlreichen Restmeristemen innerhalb des Spross-Systems in der Lage ist, sich perennierend zu erneuern. So führt zwar Frosttrocknis zum oberflächlichen Absterben der Horste (Berger-Landefeld & Sukopp 1965), nicht aber zum Absterben des weitreichenden Spross-Systems. Im Gelände finden sich auch nach langen kalten Wintern kräftig grün austreibende Althorste.

2. Zielsetzung und Fragestellungen

Zielsetzung dieser Arbeit ist, fundierte wissenschaftliche Grundlagen zur Populationsbiologie und Populationsgenetik von *C. canescens* zu erarbeiten, die als Basis für die Planung und Umsetzung von Naturschutzmaßnahmen dienen können, um einen Fortbestand der bedrohten Lebensgemeinschaften der Sandlebensräume zu ermöglichen. Aufgrund des modularen Aufbaus dieser Arbeit werden die Hypothesen zu den verschiedenen Themenbereichen in den jeweiligen Kapiteln vorgestellt.

- Um die aktuelle Gefährdung durch Fragmentierung zu bewerten, sind Forschungen zu den Merkmalen isolierter Populationen, d.h. populationsgenetische Analysen nötig. Entscheidend ist es in diesem Zusammenhang auch, die Prozesse aufzuzeigen, die ein Überleben fragmentierter Populationen bestimmen. Dieser Untersuchungsteil zeigt anhand von molekularbiologischen Methoden (AFLP- und Isoenzymanalyse des diploiden *Corynephorus canescens*), ob Genfluss zwischen den Populationen stattfindet oder ob er durch Fragmentierung unterbunden ist. Zeigt sich, dass die Populationen isoliert sind, ist zu prüfen, welche Maßnahmen einer weiteren genetischen Verarmung entgegenwirken können. In erster Linie ist dies durch eine Vernetzung der Habitate im Rahmen eines Biotopverbundprojekts zu erwarten.

- Um einzuschätzen, ob Biotopverbundmaßnahmen erfolgversprechend sind, werden Daten zur Ausbreitungsdistanz von Silbergraskaryopsen erhoben, um die übliche und maximale Distanz einer Silbergraspopulation zu neu geschaffenen Habitaten zu ermitteln, bei der eine Besiedlung möglich ist.

- Um darzustellen, welche Pflegemaßnahmen die Etablierung und somit auch den Erhalt des Silbergrases an einem Standort ermöglichen, werden Freilandexperimente zur Etablierungswahrscheinlichkeit und Lebensdauer von *Corynephorus canescens* durchgeführt.

Folgende Fragestellungen sollen im Rahmen dieser Arbeit beantwortet werden:

Populationsgenetik:

- Wie stark sind Populationen des Silbergrases in Deutschland genetisch isoliert?
- Über welche Distanzen findet Genfluss zwischen Populationen von *C. canescens* statt?
- Handelt es sich bei lokalen Schwerpunktvorkommen, z.B. im Gebiet der 60 km langen SandAchse Franken, die aus mehreren räumlich isolierten Populationen besteht, um ein genetisch einheitliches Areal oder um mehrere genetische Einheiten?
- Sind biogeographische Muster auf europäischer Ebene zu finden?
- Lässt sich der Verlauf der postglazialen Wiederbesiedlung in Europa darstellen?
- Haben Isolation und Fragmentierung Auswirkungen auf die Vitalität, das Reproduktionsverhalten und damit die Überlebenswahrscheinlichkeit der Silbergras-Populationen?

Populationsbiologie:

- Was sind die üblichen Ausbreitungsdistanzen der Diasporen des Silbergrases?
- Welchen Einfluss haben Pflegemaßnahmen (Bodenstörungen) auf die Etablierung der Keimlinge des Silbergrases?
- Wann (in welchem Lebensalter) und wie lange erfolgt Reproduktion bei *Corynephorus canescens*?
- Wie alt werden einzelne Individuen von *C. canescens*?

Naturschutz:

- Welche Eigenschaften müssen potentielle Standorte zwischen den Teilpopulationen aufweisen, um als Trittsteine in einem überregionalen Biotopverbund zu dienen?
- In welchen räumlichen Entfernungen müssen Sandlebensräume zur Verfügung stehen, um Fragmentierung, Isolation und Gefährdung der Silbergrasbestände in Deutschland durch eine mögliche Vernetzung entgegen zu wirken?

3. Methodische Gesamtkonzeption

3.1 Aufbau der Arbeit

In der vorliegenden Arbeit werden Experimente zu populationsbiologischen und populationsgenetischen Fragestellungen durchgeführt, die die Verwendung sehr unterschiedlicher Methoden erforderten. Um die Methoden und Ergebnisse übersichtlich darzustellen, ist die Arbeit modular aufgebaut. In den Kapiteln 4, 5 und 6 werden jeweils Untersuchungsbedarf, Hypothesen, Methoden, Ergebnisse sowie die Diskussion der Ergebnisse separat dargestellt. Die für alle Experimente relevanten Informationen über die Untersuchungsgebiete werden im Folgenden vorgestellt.

3.2 Untersuchungsgebiete

3.2.1 Geologie und Böden der Sandgebiete des Nürnberger und Bamberger Beckens

Die Untersuchungsgebiete NSG Hainberg, NSG Exerzierplatz Erlangen und Eltersdorf befinden sich im Nürnberger Becken, die Untersuchungsgebiete NSG Pettstadter Sande und Munagelände Bamberg im Bamberger Becken. Diese Beckenzonen sind durch fluviatile und äolische Sedimente der Eiszeiten (Pleistozän) und Nacheiszeit (Holozän) geprägt. Die Ablagerungen sind durch zahlreiche Ausräumungs- und Auffüllungsphasen des Regnitz-Rednitz-Pegnitz-Systems während des Pleistozäns entstanden. Über diesen Sedimenten lagern Dünen und Flugsande unterschiedlicher Mächtigkeit. Durch die vorherrschenden Westwinde wurde während der Eiszeiten Material aus den Terrassen und Verwitterungsdecken des Sandsteinkeupers ausgeblasen und hauptsächlich östlich der Flussläufe über den Flussterrassen abgelagert. Häufig erfolgte eine Umlagerung der Flugsande durch Aufwehung zu Dünen. Anthropogene Einflüsse, wie Entwaldungen oder militärischer Übungsbetrieb, führten zu weiteren Umlagerungen. Vor allem in den Gebieten mit militärischem Übungsbetrieb kam es zu einer Durchmischung der Flugsande mit den Terrassensanden (Rossner 2003). In diesem Zusammenhang sei auf den Eintrag von Fremdmaterial (häufig Kalkschotter) zur Befestigung der Wege und Erschließung der Liegenschaften hingewiesen, der z.T. zu starken Veränderungen der Standortbedingungen führte (z.B. pH Wert).

Flugsande bestehen weitgehend aus Feinsand mit einer Korngröße von 0,063 mm bis 0,2 mm. Daneben sind vor allem Mittel- (Korngröße 0,2 mm bis 0,63 mm) und Grobsand (0,63 mm bis 2 mm) in wechselnden Anteilen enthalten. Nicht selten sind Anteile von Ton, Schluff oder Kies zu finden (Quinger & Meyer 1995).

Lockersande zeichnen sich durch eine hohe Beweglichkeit aus und durch ihren hohen Anteil an Grobporen fließt der Großteil der Niederschläge als Sickerwasser ab. Nur ein geringer Teil bleibt als Haftwasser der Mittelporen pflanzenverfügbar. Als Folge daraus kommt es zu einer raschen Austrocknung der Böden sowie einer Auswaschung der Nährstoffe. Die Böden sind somit nährstoffarm und relativ sauer. Das Zusammenwirken der Nährstoffarmut und der Tro-

ckenheit in den Sommermonaten führt zu extremen Standortbedingungen, sodass in den Sandlebensräumen vor allem hochspezialisierte Pflanzen- und Tierarten zu finden sind.

3.2.2 Klima

Die Untersuchungsflächen für die Freilandexperimente liegen im Übergangsbereich zwischen ozeanischen (bei Westwetterlagen) und kontinentalen Klimaeinflüssen (bei Ostwetterlagen). Die Becken- und Tallagen sind in erster Linie durch subkontinentale Einflüsse geprägt. Charakteristisch hierfür sind die im Vergleich zur Umgebung höchsten absoluten Temperaturwerte im Sommer sowie die tiefsten Werte im Winter. Der mittlere Jahresniederschlag beträgt zwischen 650 mm und 750 mm. Im langjährigen Mittel treten die höchsten Niederschlagsmengen in den Sommermonaten auf, was auf einzelne Starkregenereignisse zurückzuführen ist. Die niedrigsten Werte treten meist im Februar auf. Das Regnitztal ist ein Wärmegebiet mit einer Lufttemperatur von 8°-9°C im Jahresmittel. Die höchsten Durchschnittstemperaturen werden im Juli mit 17°-18°C erreicht, die niedrigsten Temperaturen sind mit 0°-1°C im Januar zu verzeichnen. Die Vegetationsperiode umfasst im Einflussbereich der großen Städte (Nürnberg, Bamberg) etwa 250 bis 260 Tage. Die Durchschnittstemperatur liegt in diesem Zeitraum zwischen 12° und 13° C. Im Regnitztal sind im Mittel 35-40 Sommertage zu verzeichnen und es herrscht an durchschnittlich 80-90 Tagen Frost. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer im Jahr liegt bei 1600 bis 1700 Stunden (Bösche 2003).

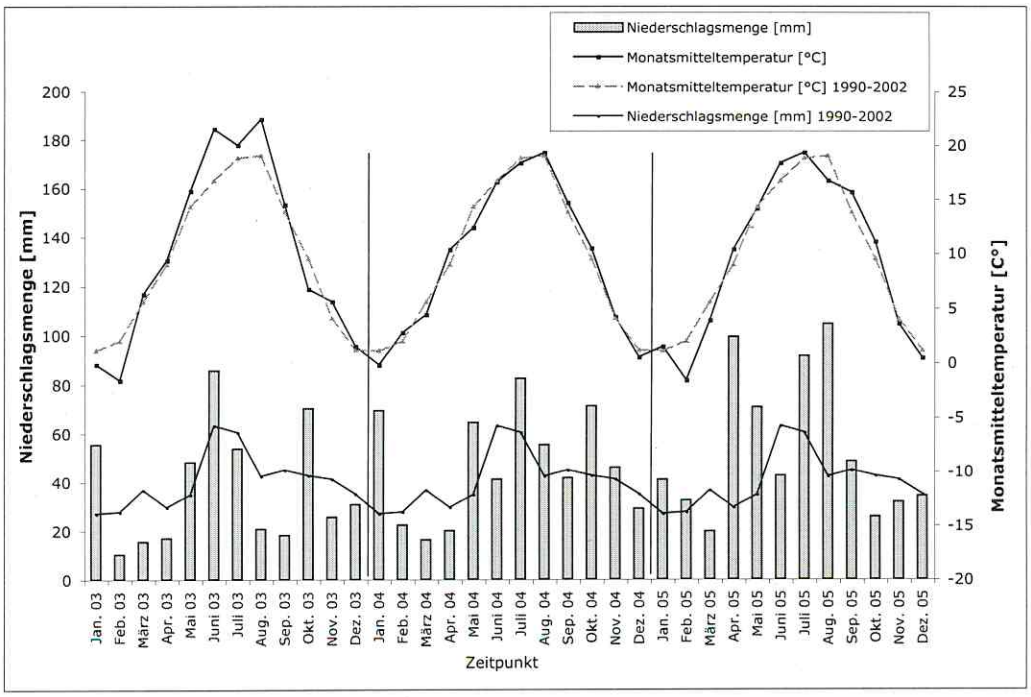


Abb. 3.1: Niederschlagssummen und Monatsmitteltemperaturen der Jahre 2003 bis 2005. Wetterstation Nürnberg Buch.

In Abbildung (Abb. 3.1) sind die Wetterdaten der Wetterstation Nürnberg Buch (Quelle: Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft; http://www.lfl.bayern.de/agm/daten.php?statnr=34) der Jahre 2003-2005 im Vergleich zu den langjährigen Durchschnittswerten dargestellt.

Die Niederschlagssummen liegen in den Jahren 2003 und 2004 unter den langjährigen Durchschnittswerten. Besonders niedrige Niederschlagsmengen waren 2003 („Extremsommer") mit 451 mm zu verzeichnen. Auch bei den Durchschnittstemperaturen waren in den Monaten Juni, Juli und August deutlich höhere Werte zu verzeichnen. In den Jahren 2004 und 2005 waren die Monatsmitteltemperaturen den langjährigen Durchschnittswerten sehr ähnlich. Die Jahresmitteltemperaturen lagen jedoch in allen drei Jahren leicht über dem Durchschnitt.

3.2.3 Lage und Charakterisierung der Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsgebiete liegen in der naturräumlichen Haupteinheit des Mittelfränkischen Beckens entlang der Rednitz-Regnitz-Achse. Die Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz von *C. canescens* wurden auf den Flächen NSG Munagelände Bamberg, NSG Pettstadter Sande und dem Firmengelande der Fa. Rehau in Eltersdorf durchgeführt. Diese Flächen werden im Einzelnen wie die Untersuchungsgebiete für die populationsgenetischen Analysen in den jeweiligen Kapiteln vorgestellt. Die Experimente zur Etablierungswahrscheinlichkeit von *C. canescens* wurden im NSG Hainberg, NSG Exerzierplatz Erlangen und auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach durchgeführt.

3.2.3.1 Geschichte, Böden und Vegetation des NSG Exerzierplatz Erlangen

Das Gelände des ehemaligen Exerzierplatzes liegt im Osten der Stadt Erlangen und umfasst einen ca. 130 ha großen Bereich, der seit der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts militärisch genutzt wurde. Am 1. Juli 1994 wurde der Standort im Rahmen der Truppenreduzierung der amerikanischen Streitkräfte aus der Nutzung genommen. Am 1. Oktober 2000 wurde der Kernbereich des südlichen Exerzierplatzgeländes (ca. 25 ha) als Naturschutzgebiet ausgewiesen.

Eine historische Karte von 1915/16 zeigt, dass der Exerzierplatz von drei Dünenzügen geprägt wurde. Sie erstreckten sich entlang der Hauptwindrichtung in West-Ost- Richtung. Durch den militärischen Übungsbetrieb sind die Dünen heute nicht mehr zu erkennen. Die heutige Morphologie ist in erster Linie durch das Mikrorelief geprägt, das durch den militärischen Übungsbetrieb (Panzer) entstanden ist. Der geologische Untergrund des Exerzierplatzes wird vom Unteren Burgsandstein (Mittlerer Keuper, Sandsteinkeuper) gebildet, dessen Mächtigkeit ca. 5 m beträgt. Er besteht aus mittel- bis grobkörnigen Sandsteinen, denen in unregelmäßiger Folge mehr oder minder sandige und schluffige Tonsteine zwischengelagert sind. Das Grundwasser steht sehr hoch, der Flurabstand beträgt maximal 1,6 m. Im Gebiet kommen z.T. extrem verdichtete Böden, Bauschutt- und Kalkschotterflächen (Ostteil) vor. Daneben finden sich in der Mitte des Gebietes Podsole und podsolige Braunerden, fossile Gleye, Regosole auf

Terrassensanden. Es finden sich aber auch Böden, die als naturnah und geringer anthropogen beeinflusst einzustufen sind (vgl. REUTTER 1995). Aktuell existieren auf der Fläche Pflanzen unterschiedlichster Sukzessionsstadien nebeneinander. Silbergrasfluren und offene Sandmagerrasen befinden sich nur kleinflächig innerhalb des Geländes. Geschlossene Magerrasen der Festuco-Brometea, insbesondere Armerio-Festucetum bzw. Diantho-Festucetum und Violion, sind ebenso zu finden wie die frisch-feuchten Magerrasen des Juncion squarrosi. Unter den einjährigen Ruderalfluren sind vor allem Gesellschaften der Ordnung Sisymbrietalia zu finden, die mehrjährigen gehören mehrheitlich zu den mehr wärmeliebenden Gesellschaften des Verbandes Dauco-Melilotion. Die häufigste unter letzteren ist das Artemisio-Tanacetetum, die Beifuß-Rainfarn-Gesellschaft.

3.2.3.2 Geschichte, Böden und Vegetation des NSG Hainberg

Das Naturschutzgebiet „Hainberg" liegt südwestlich von Nürnberg und hat eine Größe von ca. 213 ha. Das Gebiet ist vor allem durch Sandabbau, Schafbeweidung und eine lang andauernde militärische Nutzung geprägt. Bereits 1632, während des Dreißigjährigen Krieges, lagerten die Truppen des Feldherren Wallenstein in diesem Gebiet. Schon damals fanden umfangreiche Rodungen und Bodenumlagerungen statt. Von Ende des neunzehnten Jahrhunderts an (1898) wurde der Hainberg militärisch genutzt. Das 1994 aus der Nutzung genommene Gebiet wurde 1995 als Naturschutzgebiet ausgewiesen (GLÄSER 1999). Der Hauptteil der Untersuchungsfläche wird von einer kryptogamenreichen Silbergrasflur (Spergulo morisonii - Corynephoretum canescentis cladonietosum) gebildet, während der westliche Teil der Fläche in eine Schafschwingel-Grasheide (Armerio elongatae - Festucetum trachyphyllae) übergeht. Dieser Vegetationstyp findet sich auch in weiten Bereichen des Gebietes. Des Weiteren sind neben vegetationsarmen Offensanden auch ruderale Sandfluren und Gehölzstrukturen vertreten.

3.2.3.3 Untersuchungsfläche Fa. Kaufland Oberasbach

Auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach wurde als Ausgleichsmaßnahme für die Flächenversiegelung beim Bau des Supermarktes im Mai 2003 sandiges Substrat aus dem nahegelegenen NSG Hainberg aufgebracht. Das aufgetragene Substrat ist im Rahmen einer Pflegemaßnahme im März 2003 (Oberbodenabtrag) angefallen. Es wurde auf dem Flachdach in einer Stärke von ca. 10 cm aufgebracht. Es handelt sich um zwei getrennte Flächen mit jeweils ca. 600 m^2 Größe. Das im aufgetragenen Material (Diasporenbank) enthaltene Artenspektrum entspricht dem im NSG Hainberg.

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

4. Populationsgenetik

4.1 Einleitung: Populationsgenetische Begriffe und Fragestellungen

4.1.1 Untersuchungsbedarf

In kleinen, isolierten Populationen ist die Erhaltung der genetischen Vielfalt häufig problematisch. Hier ist die genetische Drift, d.h. die zufällige Verschiebung der Allelhäufigkeit im Genpool besonders wirksam, da der existierende Genpool aufgrund von Zufallsereignissen in der nächsten Generation nicht exakt repräsentiert wird, sodass im Laufe der Zeit einzelne Allele zufällig und unabhängig von ihrem Selektionswert erhalten bleiben oder verloren gehen (Begon et al. 1998). Die generell positive Korrelation von Populationsgröße, Fitness und genetischer Diversität weist klar auf den negativen Einfluss von Fragmentierung hin und hat für seltene und selbstinkompatible Arten z.T. drastische Auswirkungen (Leimu et al. 2006). Populationsbiologische Faktoren, wie Ausbreitung oder Bestäubung, haben einen starken Einfluss auf die genetische Diversität von Pflanzenarten.

Ein reger Genfluss verringert die genetische Differenzierung und ist an der Entstehung geographischer Arealgrenzen beteiligt (Silvertown 2001). Die Aufrechterhaltung des Genflusses ist auch deshalb vonnöten, da schädliche rezessive Allele unterdrückt und vorteilhafte Allele wieder eingeführt werden können (Ingvarsson & Whitlock 2000). Das Vorkommen bestimmter Allelkombinationen oder seltener Allelformen bringt nicht immer einen Vorteil für die Population mit sich, es ist allerdings ein Potential zur Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen, mit denen gerade Populationen in fragmentierten Lebensräumen zunehmend konfrontiert sind (Bacles et al. 2006). Je kleiner Populationen sind, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass Selbstbefruchtung oder Befruchtung durch nahe Verwandte vorkommt und Inzuchtdepression auftreten kann (Bailey & McCauley 2006). Bei den Nachkommen nimmt Heterozygotie überproportional ab, damit liegen potentiell schädliche oder sogar letale rezessive Allele homozygot vor und kommen somit zur Ausprägung. Häufig zeigt sich in solchen Populationen eine verminderte Fertilität, eine geringere Überlebensfähigkeit und Wachstumsrate sowie eine erhöhte Anfälligkeit gegenüber Krankheiten (Charlesworth & Charlesworth 1987).

Neben diesen Faktoren, die kleine Populationen genetisch instabil machen, sind kleine Populationen auch durch einen hohen Grad demographischer und auch räumlicher Instabilität gekennzeichnet (Ellstrand & Elam 1993). Demographische Instabilität bedeutet eine zufällige Variation im Anteil an Individuen, die sich in einem bestimmten Jahr fortpflanzen oder die eine veränderte Reproduktionsfähigkeit aufweisen. Räumliche Instabilität bedeutet, dass viele Arten Metapopulationen bilden, d.h. sie setzen sich aus Sub-Populationen zusammen, die auf mehr oder weniger diskrete Hauptpatches (Habitatfragmente) verteilt sind (Hanski & Ovaskainen 2000). Habitatverluste führen neben einer Abnahme der Individuenzahl eben auch zur Aufteilung der Population in eine Metapopulation aus Subpopulationen. Eine weitere

Zerstückelung vergrößert die Distanz zwischen den Subpopulationen, erschwert je nach Ausbreitungsfähigkeit der Arten den Genfluss und erhöht den Anteil an Randhabitaten (Begon et al. 1998).

Die Fitness von Individuen und Populationen nimmt mit steigender genetischer Diversität zu (Fischer & Schmid 1998). Möchte man Aussagen zur Überlebenswahrscheinlichkeit von Populationen treffen, so müssen als Grundlage hierfür Kenntnisse zum Grad und zur Verteilung der genetischen Diversität zwischen Populationen sowie zum Genfluss ermittelt werden. Mikroevolutionäre Kräfte, wie natürliche Selektion und Gendrift, aber auch räumliche Komponenten, wie Isolation und damit verbundene Inzuchteffekte, stehen im Zentrum populationsgenetischer Untersuchungen (Hartl & Clark 1997). Auswirkungen der Fragmentierung und die damit einhergehende genetische Verarmung können über biogeographische Studien identifiziert werden. Fragmentierung führt zur gebietsbezogenen Reduktion der Populationsgröße beispielsweise durch Inzuchteffekte, zur Verringerung der Kolonisationsrate auf Grund der Isolation anderer Habitate sowie zum allgemeinen Rückgang des lokalen Artenreichtums (Erikson & Ehrlén 2001). Prentice et al. (2006) konnten für *Briza media* zeigen, dass sowohl die heutige Landschaftsstruktur als auch die Vegetationsgeschichte der Standorte die genetische Struktur der Populationen beeinflussen.

4.1.2 Einflüsse der Vegetationsgeschichte auf die genetische Diversität der Arten

Bereits 1820 postulierte De Candolle, dass die geographische Verbreitung von Organismen auf ökologischen und historischen Parametern beruht. So ist die genetische Konstitution einer Population auch stark durch die Anzahl der Ereignisse beeinflusst, die zu ihrer heutigen Zusammensetzung geführt haben (Jakobsson 2007). Auf die aktuelle Verbreitung der rezenten Pflanzensippen hatte die Weichsel- oder Würmeiszeit, die rund 105 000 Jahre andauerte und ihr Maximum vor ca. 18 tausend Jahren hatte, entscheidenden Einfluss. Die größten Eisausdehnungen während der Elster- und Saaleeiszeit bedeckten rund zwei Drittel des europäischen Festlandes, während das Weichselglazial davon immerhin noch die Hälfte einnahm (Lang 1994). Da der Norden Europas von Eismassen und Permafrostböden bedeckt war, wanderten die Arten nach Süden. Die südwärts gerichtete Wanderung war jedoch durch das Mittelmeer begrenzt, die nordwärts gerichtete Ausbreitung in den Warmzeiten wurde durch die Alpen und Pyrenäen behindert (Taberlet et al. 1998). Anhand von Pollenanalysen lässt sich belegen, dass viele Arten die Eiszeit in Glazialrefugien im Süden Europas überdauert haben (Tzedakis 1994, Bennett 1996). Die potentiellen Hauptglazialrefugien liegen in Portugal, Spanien, Italien und dem Balkan.

Mit dem Rückgang der Eismassen infolge der zunehmenden Erwärmung erfolgte auch die Wiederbesiedlung der Standorte. Der Verlauf der Wiederbesiedlung war stark von den populationsbiologischen Eigenschaften der Arten geprägt (Huntley 1990). Der wiederholte Klimawandel im Pleistozän und die daraus resultierenden Auswirkungen auf die Verbreitung der

Arten hatten auch Einfluss auf die genetische Ausstattung der Arten (Hewitt 1993). Hier sind in erster Linie Gründereffekte zu nennen. Arten am nördlichen Arealrand können sich nicht reproduzieren und sterben aus, während sich die am Südrand gelegenen, kleinen und isolierten Populationen ausdehnen und von ihnen aus die Wiederbesiedlung nach dem Rückzug der Eismassen stattfindet (Hewitt & Ibrahim 2001).

Gründereffekte sind mit dem Verlust von Allelen, verringerter Allel-Diversität und erhöhter Homozygotie verbunden. Die postglaziale Besiedlung des Nordens führt zu Flaschenhalseffekten. Adaptive Veränderungen zwischen Populationen der Glazialrefugien im Süden und der wiederbesiedelten Regionen im Norden sind bei vielen Pflanzen zu beobachten (Gray 1997). Viele Arten haben die Eiszeit in verschiedenen, räumlich voneinander getrennten Refugien überdauert. Die daraus resultierende Unterbindung des Genflusses führte zu einer genetischen Differenzierung zwischen Populationen der verschiedenen Rückzugsgebiete. Die nunmehr differenzierten Populationen besiedelten Europa mit zunehmender Erwärmung neu, wobei ihre Herkunft mit populationsgenetischen Methoden nachvollzogen werden kann. Für Arten mit sehr langlebigen Samen ist auch eine Wiederbesiedelung aus der Diasporenbank nach dem Rückzug der Eismassen denkbar. Für *C. canescens* kann dies ausgeschlossen werden, da seine Samen als sehr kurzlebig gelten (Jentsch 2001, Eichberg et al. 2006).

4.1.3 Grundbegriffe der Populationsgenetik

Genmarker und genetische Strukturen

Unter einem Genmarker versteht man ein variierendes phänotypisches Merkmal, das eine nachweisbare Beziehung zu seinen kodierenden Genen aufweist. Der Begriff des Genmarkers zielt auf die Tatsache ab, dass je nach Fragestellung nur bestimmte Genmarker als Untersuchungswerkzeuge in Frage kommen. Markergene ermöglichen einen Einblick in einen Teil der genetischen Information des Trägers. Es lassen sich mehrere Klassen bzw. Kategorien von Genmarkern unterscheiden z.B. Isoenzyme oder RFLPs.

Unter der allelischen Struktur versteht man die Häufigkeitsverteilung der genetischen Einzelvarianten eines Genortes (Allele) in einer Population. Der Vergleich aller allelischen Strukturen aus dem gesamten Areal einer Art ermöglicht die Darstellung regionaler Besonderheiten sowohl bezüglich der Typen vorhandener Allele als auch bezüglich der Häufigkeiten dieser Typen (Conkle 1992). Die genotypische Struktur beschreibt die Häufigkeitsverteilung der Genotypen eines Genortes in einer Population.

Im Allgemeinen lässt sich die genetische Variabilität von Isoenzym-Loci wie folgt beschreiben (Nei 1987):

- Die mittlere Anzahl von Allelen je Genlocus: A
- Der prozentuale Anteil polymorpher Genorte in der Stichprobe, wobei das jeweils häufigste Allel den Wert von 95% nicht erreichen darf: P
- Die beobachtete Heterozygotie H_o
- Die im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht erwartete Heterozygotie H_e

Die erwartete Heterozygotie H_e wird auch als genetische Diversität bezeichnet und lässt sich auf Artebene für jeden Locus nach $H_e = 1 - \Sigma p_i^2$ berechnen, wobei p_i^2 die Frequenz des *i*ten Allels ist (Durka 2000). Mittels hierarchischer F-Statistik lässt sich die Verteilung der genetischen Variabilität auf unterschiedliche Ebenen wie z.B. „Population", „Region" und „Gesamtareal" darstellen.

Isoenzyme als Genmarker

Als Isoenzyme oder Isozyme werden die unterschiedlichen Formen eines Enzyms bezeichnet, die innerhalb eines Organismus beobachtet werden können und identische biochemische Prozesse katalysieren. Sie werden deshalb auch als Enzymsysteme bezeichnet, deren Einzelformen durch elektrophoretische Trennung mit anschließender enzymspezifischer Anfärbung darstellbar sind. Aufgrund unterschiedlicher Nettoladung und Molekülgröße dieser Proteinkomplexe ist eine elektrophoretische Trennung möglich. Häufig wird die Veränderung der Nettoladung oder Proteinstruktur durch Punktmutationen hervorgerufen (Hattemer et al. 1993). Im Vergleich zu anderen populationsgenetischen Methoden haben Isoenzyme in erster Linie methodische Vorteile. Neben einer konstanten und meist umweltunabhängigen Ausprägung in verschiedenen ontogenetischen Stadien sind vor allem die unkomplizierte Handhabung, die geringen Gewebemengen sowie die geringen Kosten zu nennen (Mitton 1983, Avise 1994, Cruzan 1998, Parker & Markwith 2007). Man geht davon aus, dass Allozyme selektionsneutral sind (Futuyma 1990). Allerdings kann in Populationen mit hoher Mutationsrate nicht immer von einer Neutralität der Allozym Marker ausgegangen werden (Oosterhout et al. 2004).

Nachteil der Allozym-Marker ist, dass sie die genetische Variabilität möglicherweise unterschätzen, da sie nur die Mutationen zeigen, die auf Proteinebene ausgeprägt werden (Cruzan 1998, DeYoung & Honeycutt 2005).

AFLP

Die AFLP-Technik (Amplified fragment length polymorphism) ist eine Methode, bei der mit einer geringen DNA-Menge ohne vorherige Sequenzinformationen mit einer hohen Reproduzierbarkeit Aussagen über die genetische Diversität von Arten möglich sind (Vos et al. 1995). AFLP stellen ein dominantes Markersystem dar, das sich aufgrund seiner hohen Polymorphie sehr gut zur Analyse der genetischen Diversität auch bei Pflanzen eignet (Jacquemyn et al. 2004).

4.1.4 Zielsetzung und Hypothesen

Die populationsgenetischen Analysen der Populationen von *C. canescens* sollen Korrelationen zwischen genetischen und biogeographischen Mustern aufzeigen und Aufschluss über die genetische Struktur der einzelnen Populationen liefern. Dabei werden sowohl Parameter der genetischen Variabilität innerhalb von Populationen als auch die Diversität zwischen den Populationen dargestellt. Evolutionär historisch gewachsene Einheiten innerhalb der Art sollen identifiziert, und als Anhaltspunkt für Natur- und Artenschutzkonzepte berücksichtigt werden. Die Erhaltung der genetischen Diversität ist notwendige Vorraussetzung für die langfristige Anpassungsfähigkeit und das Überleben von Populationen. Folglich ist die Stärke und Reichweite des Genflusses für Artenschutzkonzepte von Interesse. Durch die Kombination zweier Methoden können Isolationseffekte dargestellt und interpretiert werden. Ein Schwerpunkt der Analysen liegt dabei auf den isolierten Populationen Bayerns. Als Fitnessparameter werden die Horstdurchmesser der Pflanzen herangezogen und mit der genetischen Diversität korreliert, um mögliche Auswirkungen genetischer Verarmung in isolierten Populationen darzustellen.

Zur Untersuchung der räumlich-genetischen Struktur und gentischen Diversität von *C. canescens* wurde von folgenden Hypothesen ausgegangen:

- Auf großräumiger Skala existieren räumliche genetische Muster, da *C. canescens* während der Eiszeit auf Glazialrefugien im Süden zurückgedrängt wurde und bei der Wiederbesiedlung Gründer- und Flaschenhalseffekte Einfluss auf ihren Genpool genommen haben. Die genetische Variabilität nimmt von Südwesten nach Nordosten ab.

- Da *C. canescens* in erster Linie windbestäubt ist, ist eine geringe Differenzierung zwischen benachbarten Populationen zu erwarten. Erst für große Entfernungen steigt mit zunehmender geographischer Distanz die genetische Distanz zwischen den Populationen.

- *C. canescens* ist selbstkompatibel und aufgrund einer erhöhten Wahrscheinlichkeit für Selbstbestäubung in kleinen fragmentierten Populationen durch Inzuchteffekte gefährdet.

- Auf Grund der Windbestäubung ist bei der Aufteilung der genetischen Varianz auf verschiedene hierarchische Ebenen (Gebiets-, Populations- und Individuenebene) der höchste Anteil der Varianz innerhalb der Populationen zwischen den Individuen zu erwarten.

- Die bayerischen Populationen sind geographisch von den Hauptvorkommen in Norddeutschland isoliert und haben wesentlich geringere Populationsgrößen als diese. Deshalb sind sie einerseits genetisch verarmt und andererseits von den norddeutschen Populationen genetisch differenziert. Die potentielle genetische Isolation erhöht die Bedrohung und die Schutzbedürftigkeit der bayerischen Populationen.

- Genetische Verarmung von Populationen kann die Fitness der Pflanzen reduzieren. Für Fitnessparameter, wie beispielsweise die Wachstumsrate oder die Horstgröße, ist deshalb anzunehmen, dass sie mit zunehmender genetischer Variabilität steigen.

4.2 Methoden

4.2.1 Isoenzymanalyse

4.2.1.1 Voruntersuchungen

Um die Eignung der Isoenzymanalyse für die Zielart *Corynephorus canescens* zu überprüfen, wurden im März 2003 Vorannalysen durchgeführt. Eine Reihe von Untersuchungen zeigen, dass die Methode der Isoenzymanalyse zur molekulargenetischen Differenzierung bei Gräsern sehr gute Ergebnisse liefert, da Isoenzyme hier hochpolymorph und somit gut auswertbar sind (Weibull et al. 1988, Prentice et al. 2000).

Im Februar 2003 wurden je 30 Silbergras-Horste an zwei verschiedenen Standorten in Nordbayern (NSG Tennenlohe, Eltersdorf) ausgegraben und in handelsübliches Kultursubstrat gepflanzt. Die Pflanzen wurden zwei Wochen bei ca. 24 °C im Gewächshaus aufgestellt, um den Austrieb zu fördern und frisches Blattmaterial zu erhalten.

Im Labor wurden von jedem Individuum zwischen 35 und 200 mg Blattmasse (junger Basalteil) geerntet und eingewogen. Die Proben wurden anschließend in einem Extraktionspuffer aufgenommen. Der Aufschluss erfolgte bei ständiger Kühlung in einem Extraktionspuffer (Tris-HCl, K_2O, PVP = Polyvinylpyrrolidone, 3M KCl, $MgCl_2$ x $6H_2O$, Mercaptoethanol + Bromphenolblau). Zur Zerkleinerung der Proben wurden zwei Methoden getestet:

- Ein Teil der Proben wurde mit Seesand vermischt und in einem Mörser zerkleinert.
- Der andere Teil wurde in flüssigem Stickstoff eingefroren und anschließend in einer Kugelmühle zerkleinert.

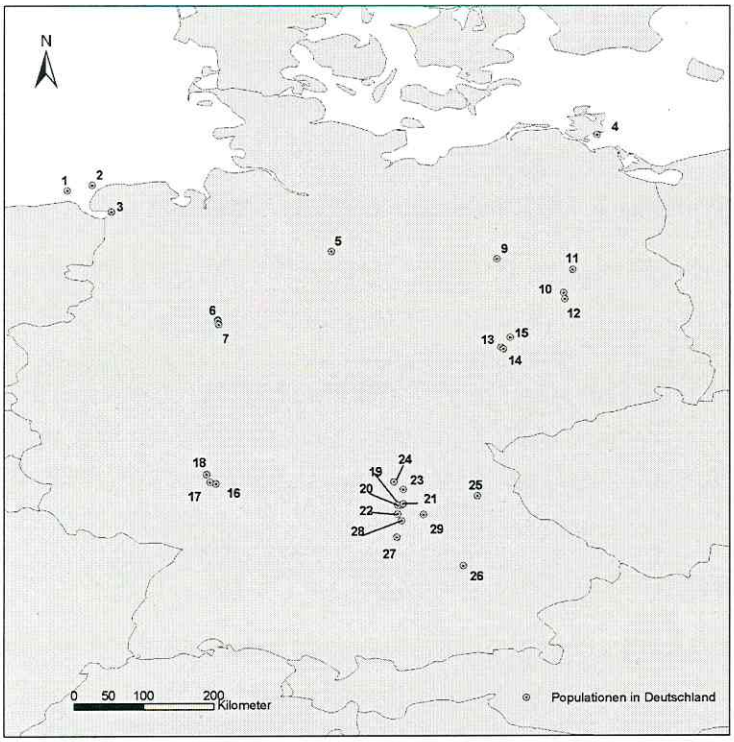
Der in den Extraktionspuffer aufgenommene Zellsaft wurde auf Filterpapierstreifen aufgesogen, die bei -80°C bis zur Analyse aufbewahrt wurden. Der methodische Ansatz sowie die Auswahl der Stärkegele, Substrate und Farbstoffe erfolgte nach Soltis & Soltis (1989). Um eine optimale Auftrennung der Enzyme im Stärkegel zu erreichen, wurden mehrere Puffersysteme auf ihre Eignung getestet (Tris-Citrat pH7; His-Citrat pH7; LBTC; EBT; Tris Maleat; Na-Borat/Tris-Citrat; His-Citrat). Dabei wurden folgende Enzymsysteme auf ihre Eignung hin untersucht: GPI, ME, G3PDH, ACOH, PGDH, CAP1, EST, ACP, IDHP/IDH, ADH (3ml), DIA, AAT, PGM, MDH, G6PDH, TPI, ADH (0,5ml), CAP2, SKDH, PER.

Die Voruntersuchungen lieferten folgende Ergebnisse:

- Um nach der Auftrennung im Gel klar definierte Banden zu erhalten, sollte die entnommene Blattmasse pro Individuum ca. 100 mg betragen.
- Das Zerkleinern der Blattproben sollte in der Kugelmühle erfolgen.
- Es konnten fünf polymorphe Enzymsysteme dargestellt werden (GPI, PGM, SKDH, DIA, AAT).
- Zur Darstellung dieser Enzyme wurden die passenden Stärkegele ermittelt (His-Citrat, Tris-Citrat, LBTC).

4.2.1.2 Methodik der Isoenzymanalysen

Im Anschluss an die Voruntersuchungen wurde das Design für die Probenahme entwickelt. Es sollten ursprünglich Populationen aus fünf Gebieten in Deutschland (Bayern, Bielefeld, Darmstadt, Bitterfeld und Berlin) beprobt werden. Das Vorhaben wurde insofern abgeändert, als dass zwei weitere Gebiete (Ostfriesische Inseln, Lüneburg) in die Untersuchungen mit einbezogen wurde. Es erschien sinnvoll, zur Untersuchung von Isolation und Fragmentierung auch Inseln mit einzubeziehen. Die Region Lüneburg stellt einen Verbreitungsschwerpunkt von *Corynephorus* dar und wurde deshalb ebenfalls mit einbezogen. Die Entnahme der Proben erfolgte somit in insgesamt sieben Regionen in Deutschland. In jeder Region wurden mindestens drei Populationen beprobt (Bayern 14). Des Weiteren standen noch Proben aus Polen (Sieniawa) zur Verfügung. Die Auswahl der Regionen erfolgte nach Verbreitungsschwerpunkten bzw. Verbreitungsgrenzen (vgl. Kap 1). Die Proben wurden im Juni 2003 entnommen. Die beiden zusätzlichen Gebiete (Ostfriesische Inseln, Lüneburg) wurden im August 2003 bzw. im Februar 2004 beprobt. Es wurden Populationen an folgenden Standorten ausgewählt:



1 Borkum
2 Juist
3 Emden
4 Vilm
5 Misselhorn
6 Hassler
7 Oerlinghausen
8 Augustdorf
9 Gülpe/Havel
10 Ziebchenberg
11 Baumberge
12 Schönhagen
13 Petersroda
14 Schwedenschanze
15 Tagebau Gröbern
16 Eberstadt
17 NSG Griesheimer Düne
18 Gräfenhausen
19 NSG Exerzierplatz
20 Eltersdorf
21 NSG Tennenloher Forst
22 NSG Hainberg
23 Büg
24 NSG Pettstadter Sande
25 Weiden Opf.
26 Abensberger Sande
27 Mandlesmühle
28 Schwabach
29 Altdorf

Abb. 4.1: Lage der Untersuchungsflächen in Deutschland.

Die Flächen wurden mit GPS eingemessen (Koordinaten im Anhang), bezüglich ihres Arteninventars charakterisiert und fotografiert. Von jeder Population wurden in einem Radius von maximal 15 m zufällig 30 - 60 reproduktive Individuen ausgewählt.

Pro Pflanze wurden ca. 100 mg möglichst frische Blattmasse an der Basis entnommen und in Eppendorfgefäße verpackt. Die Proben wurden sofort in eine Kühltasche gegeben und direkt nach der Probennahme in flüssigem Stickstoff eingefroren. Von den beprobten Individuen wurde als Fitnessparameter der Horstdurchmesser bestimmt und für zusätzliche Analysen (AFLP) wurde von jeweils zehn Individuen pro Population eine Blattprobe entnommen und getrocknet.

Der methodische Ansatz sowie die Auswahl der Stärkegele, Substrate und Farbstoffe erfolgte wie bei den Vorversuchen 2003 (vgl. Soltis & Soltis 1989). Aufgrund der niederschlagsarmen Witterung 2003 hatten die Blattproben im Vergleich zu den in den Vorversuchen verwendeten Proben eine härtere Beschaffenheit. Aus diesem Grund wurden die Proben mit Seesand vermischt und in einem Mörser zerkleinert. Diese Vorgehensweise lieferte bei dem vorhandenen Blattmaterial bessere Ergebnisse als die Zerkleinerung in der Kugelmühle. Die Qualität der Darstellung der Enzyme wurde in folgenden Puffern untersucht: Tris-Citrat pH7, His-Citrat pH7; LBTC.

Es wurden folgende Gele und Enzyme getestet: Tris Citrat; His Citrat; LBTC; SKDH.

Tab 4.1: Darstellung der getesteten Puffer und Enzyme.

	Tris Citrat	**His Citrat**	**LBTC**
SKDH	monomorph	-	
EST	-	-	-
MDH	-	monomorph	
GPI	polymorph	polymorph	
CAPII	-	-	
PGM	polymorph	polymorph	
AAT	-	-	
TPI	-	-	
PGDH	-	(monomorph)	
IDH	(monomorph)	-	
ADH	-		
DIA	-	-	monomorph
ME	-	-	
GDH	monomorph	-	

Im Gegensatz zu den Voranalysen im Frühjahr 2003 konnten nur noch zwei polymorphe loci (PGM, GPI) eindeutig dargestellt werden. Für die Darstellung der polymorphen loci PGM (Phosphoglucomutase) und GPI (Glucosephosphatisomerase) wurden Tris-Citrat Gele verwendet. Die Anfärbung von PGM erfolgte unter Verwendung eines Agarose overlay.

Zu Beginn der Analysen wurde ein Stichprobentest durchgeführt, um die nötige Anzahl der Proben pro Population zu bestimmen. Dieser Test erfolgte mit 25 bzw. 60 Proben aus der Population Tennenlohe:

Tab 4.2: Parameter der genetischen Diversität (± Standardfehler) in Abhängigkeit von der Stichprobengröße.

Stichproben-umfang	**A mittlere Anzahl Allele**	**P % polymorphe loci**	**H_o beobachtete Heterozygotie**	**H_e erwartete Heterozygotie**
25	1,4 (0,3)	28,6	0,103 (0,79)	0,113 (0,91)
60	1,6 (0,4)	28,6	0,117 (0,84)	0,112 (0,82)

Es hat sich gezeigt, dass die Allelfrequenzen gleich bleiben, aber seltene Allele u.U. häufiger auftreten. Für die weiteren Analysen wurde ein Stichprobenumfang von 25 Proben pro Population gewählt, wodurch die Allelfrequenzen gut repräsentiert sind. Die Analyse umfasste insgesamt 865 Proben von 34 Standorten. Dabei wurden sieben Enzymsysteme untersucht (GPI, PGM, AAT1, AAT2, SKDH, EST, PGDH). In den zwei polymorphen Enzymsystemen (GPI, PGM) ließen sich 9 Allele darstellen.

Die genetische Variabilität lässt sich darstellen durch:
- die beobachteter Heterozygotie H_o
- die nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht erwartete Heterozygotie H_e
- A, die mittlere Anzahl von Allelen
- P, dem Anteil polymorpher loci
- F, den Inzuchtkoeffizient

Die Auswertung der genetischen Struktur erfolgte mittels hierarchischer F-Statistik (biosys; Swofford & Selander 1981).

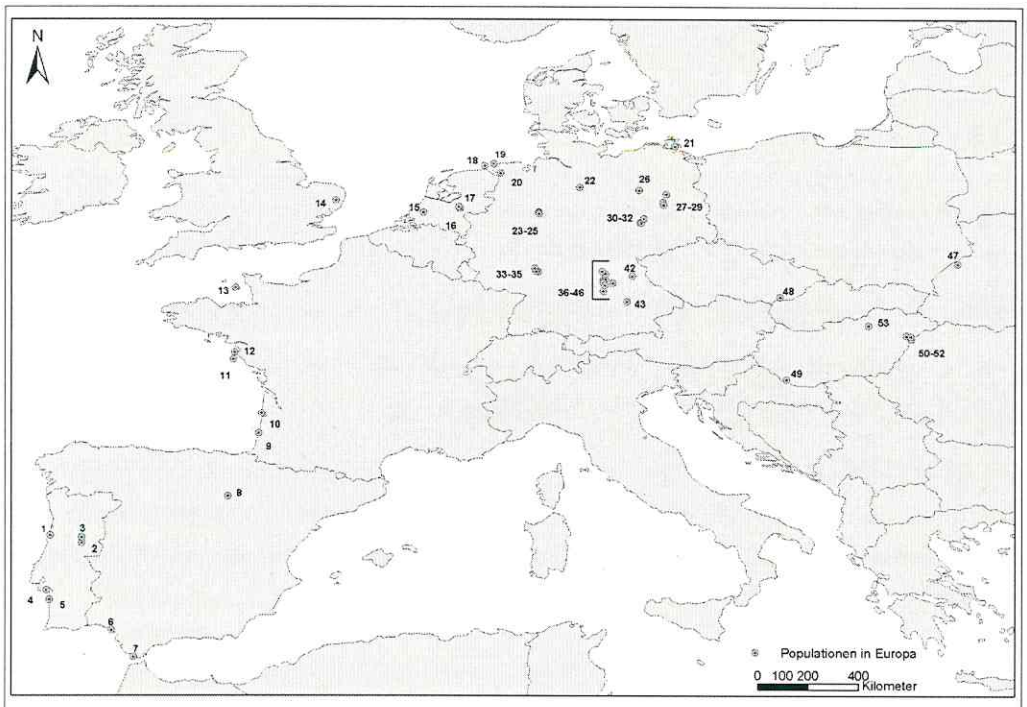
4.2.2 Amplified fragment length polymorphism – AFLP

Zur Darstellung der Zusammenhänge von räumlichen und genetischen Mustern wurden im Rahmen einer Diplomarbeit (Kohlbeck 2006) weitere Analysen durchgeführt. Da sich bei der Isoenzymanalyse ein signifikanter Zusammenhang zwischen räumlicher und genetischer Distanz gezeigt hat, erschien es sinnvoll, diesen Aspekt genauer zu betrachten. Die Methode der AFLP liefert hier deutlichere Ergebnisse, da die Anzahl polymorpher Marker hier wesentlich höher liegt. Wie die meisten molekularen Analyseverfahren zur Feststellung genetischer Variabilität beruht auch die Methode der AFLP auf der Variation der Nukleotidsequenz von kurzen DNA-Abschnitten aus dem Gesamtgenom. Es handelt sich um eine PCR basierte DNA-Fingerprint-Methode. Diese Methode ist ein hoch reproduzierbares Verfahren, das im Vergleich zu anderen Techniken, wie RFLP (restriction fragment length polymorphism), RAPD (random-amplified polymorphic DNA) oder Mikrosatelliten den höchsten Wert für das Produkt aus Anzahl der analysierten Marker und dem Anteil polymorpher Marker liefert (Powell et al. 1996, Milbourne et al. 1997). Für die Untersuchungen muss die DNA-Sequenz nicht bekannt sein und es werden nur geringe DNA Mengen benötigt.

Im Sommer 2003 wurden bei der Probenahme für die Isoenzymanalysen bereits zusätzlich Blattproben für eventuelle ergänzende Experimente entnommen und in Silikagel getrocknet. Diese Proben standen für die Experimente bereits zur Verfügung. Zusätzlich wurden an zahlreichen Standorten im europäischen Areal von *C. canescens* weitere Proben gesammelt. Die Proben aus Portugal und Südspanien (mögliches Glazialrefugium) wurden selbst gesammelt. Für die übrigen Proben wurden Arbeitsgruppen in ganz Europa angeschrieben und Sammelanleitungen sowie Material verschickt. Abbildung 4.2 (folgende Seite) zeigt die geographische Lage der untersuchten Populationen. Die Koordinaten und Flächenbezeichnungen finden sich im Anhang.

Bei der Probenentnahme wurde folgende Sammelstrategie angewand. Innerhalb einer jeden Population wurde eine zentrale Fläche mit einem Radius von ca. 10 m und in diesem Bereich zehn adulte, vitale Pflanzen zufällig ausgewählt. Von jeder Pflanze wurden acht bis zehn grüne Blätter entnommen, in Silikagel getrocknet und aufbewahrt.

Im Labor wurden je 2-3 Blätter mit der Schere zerkleinert und mit Seesand in der Kugelmühle pulverisiert. Die DNA-Extraktion erfolgte mit dem DNeasy 96 Extraktions-Kit. Reinheit und Konzentration der DNA wurden mittels Messung der optischen Dichte ermittelt. Die DNA-Konzentrationen lagen durchschnittlich bei 40 ng/l. Der Restriktionsverdau erfolgte mit einem häufig schneidenden Enzym MseI mit einer 4-bp- Erkennungssequenz und einem selten schneidenden Enzym EcoRI mit einer 6-bp-Erkennungssequenz. An den entstandenen Fragmenten mit überhängenden Enden wurden Oligonukleotid-Adapter ligiert, die eine Erkennungssequenz für weitere Amplifikationen der Fragmente mit speziellen Primern liefern. Die Inkubation erfolgte für 2 h bei 37° im Thermocycler. Im Anschluss wurde eine präselektive Amplifikation (PCR I) und eine selektive Amplifikation (PCR II) durchgeführt. Hierfür wurde



1 Mira	12 Ile de Normoutier	23 Hassler	34 NSG Griesheimer Düne	45 Schwabach
2 Figueira da Foz	13 La falaise	24 Oerlinghausen	35 Gräfenhausen	46 Altdorf
3 Serra da Estrela	14 Great Yarmouth	25 Augustdorf	36 NSG Exerzierplatz	47 Sieniawa
4 Troia	15 Amsterdam	26 Gülpe/Havel	37 Eltersdorf	48 Bzenec
5 Melides	16 Deelense Zand	27 Ziebchenberg	38 NSG Tennenloher Forst	49 Darány
6 Donana Park	17 Otterlose Zand	28 Baumberge	39 NSG Hainberg	50 Bagamér
7 Punta Camarinal	18 Borkum	29 Schönhagen	40 Büg	51 Martinka
8 Buitrago	19 Juist	30 Petersroda	41 NSG Pettstadter Sande	52 Vámospércs
9 Contis plage	20 Emden	31 Schwedenschanze	42 Weiden Opf.	53 Eger / Bükk
10 Cap ferret	21 Vilm	32 Tagebau Gröbern	43 Abensberger Sande	
11 Ile d´ Yeu	22 Misselhorn	33 Eberstadt	44 Mandlesmühle	

Abb. 4.2: Geographische Lage der Populationen für die AFLP-Analysen.

der Restriktions/Ligationsansatz im Verhältnis 1:5 verdünnt. Um die Komplexität der anfänglichen Fragmentmixtur zu verringern, wurden in der Präselektiven Amplifikation mittels PCR nur diejenigen mit Adaptern ligierten Fragmente amplifiziert, deren Sequenz komplementär zu einem um eine Base verlängerten Primer ist. In einer zweiten PCR, der sog. Selektiven Amplifikation, wurde die Anzahl der amplifizierten Fragmente noch einmal deutlich verringert, indem ein um zwei weitere Basen verlängerte Primer eingesetzt wurden. Es wurden je Probe drei Selektive Amplifikationen mit drei verschiedenen floureszenzmarkierten Primern durchgeführt. Um zu prüfen, ob die jeweiligen Arbeitsschritte erfolgreich waren, wurden die Proben nach jedem Schritt auf ein Agarosegel aufgebracht und die Banden unter UV-Licht detektiert. Die Fragmentanalyse erfolgte mit ABI Prism 310 Genetic Analyzer.

Als Maß für die genetische Variabilität innerhalb der Populationen wurden zwei Parameter betrachtet. Die Pairwise Difference, auch „mittlere Zahl paarweiser Unterschiede", wurde quantifiziert durch die mittlere Anzahl von Unterschieden zwischen den Haplotypen der Individuen. Die Gene Diversity oder genetische Diversität H_e bezeichnet die Wahrscheinlichkeit, dass zwei zufällig gewählte Haplotypen verschieden sind. Da die Berechnung direkt aus der Pairwise Difference erfolgt, sind die beiden Parameter in ihrer Aussage identisch.

Der Test auf Unterschiede der genetischen Diversität wurde mittels einfaktorieller Varianzanalyse ANOVA (analysis of variance) und nachgeschaltetem Post-hoc Fisher-LSD-Test durchgeführt.

Die Darstellung biogeographischer Muster erfolgte mit der Clustermethode neighbour-joining (Saitou & Nei 1987). Grundlage hierfür bildet die Matrix der euklidischen Distanzen zwischen allen Paaren von Populationen. Die ΦSC-Werte entsprechen dem F_{ST}-Index nach Wright (1965). Zur Bestimmung der Korrelation zwischen der genetischen (ΦSC) und der geographischen Distanzmatrix (Isolation by Distance Analyse) wurde ein Manteltest durchgeführt. Zur Darstellung möglicher genetischer Einheiten oder Untergliederungen im Areal von *C. canescens* wurde eine Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) durchgeführt (Excoffier et al. 1992).

4.2.3 Bestäubungsexperimente

Die Bestäubungs- und Befruchtungsbiologie einer Art bestimmt ganz wesentlich, welche räumlichen genetischen Muster zu erwarten sind. Deshalb wurde Basiswissen in diesen Bereichen erhoben, da es für die spätere Interpretation der genetischen Befunde nötig ist.

C. canescens ist selbstkompatibel, kann sich also im Gegensatz zu vielen anderen Gräsern selbst befruchten (Marshall 1967). Gräser sind häufig selbstinkompatibel und gelten somit als fremdbefruchtet. Populationen dieser Gräser sind über große geographische Regionen genetisch weitgehend einheitlich (z.B. Festuca Berge et al. 1998). Im Gegensatz dazu weisen selbstbefruchtete Arten eine starke räumliche genetische Struktur auf (vgl. Durka 2000). Da fremdbefruchtete Arten viel genetische Last ansammeln, sind sie besonders stark durch genetische Verarmung betroffen (Charlesworth & Charlesworth 1987). Für *C. canescens* soll geklärt werden, ob Selbst- oder Fremdbefruchtung vorliegt.

Für die Bestäubungsexperimente wurden am 1.04.2004 Silbergrashorste im Gelände ausgegraben. Es wurden zwei Populationen gewählt, die bereits populationsgenetisch untersucht wurden (NSG Exerzierplatz, NSG Pettstadter Sande). Pro Population wurden 105 Pflanzen entnommen und 15 Pflanzen markiert. Die Abstände der entnommenen Pflanzen wurden aufgenommen (Abb. 4.3). Die Pflanzen wurden in 8 cm Kunststofftöpfe eingetopft. Als Substrat wurde ein 1:1 Gemisch aus Sand und steriler Einheitserde verwandt. Die Pflanzen wurden zum Anwachsen für 14 Tage im Gewächshaus bei 25°C aufgestellt, und anschließend im Freiland weiter kultiviert.

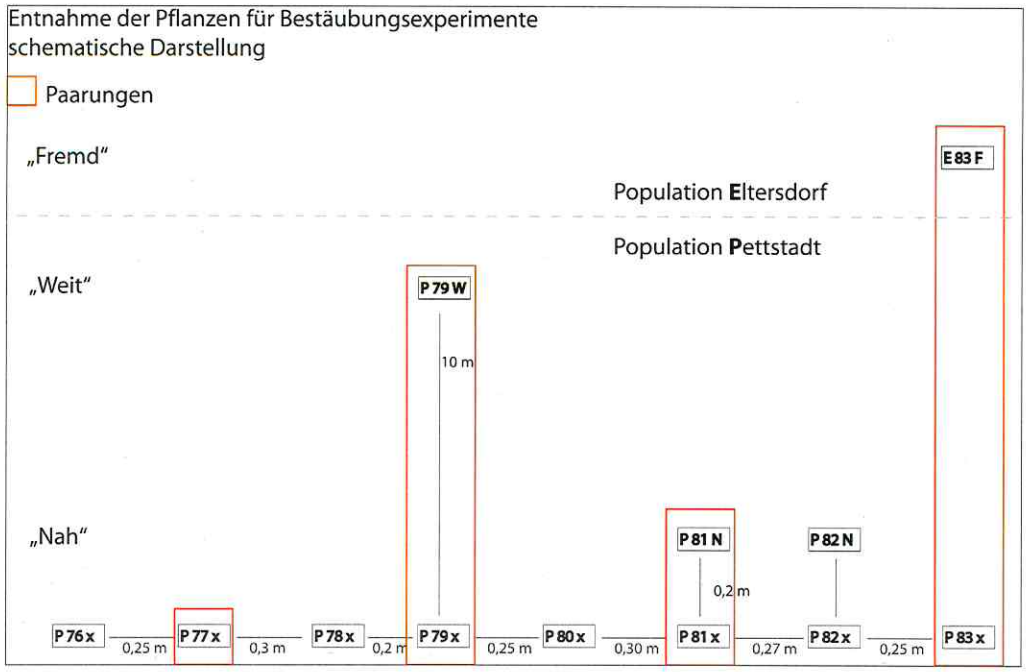


Abb. 4.3: Entnahmedesign Bestäubungsexperimente.

Nachdem alle Pflanzen Rispen gebildet hatten, wurden die Pflanzen am 17.06.2004 ins Gewächshaus gestellt. Die noch geschlossenen Rispen wurden in Dialyseschläuche verpackt (Abb. 4.4). Der Dialyseschlauch ist durchlässig für Wasserdampf, jedoch undurchlässig für Pollen. Um die Effektivität der Bestäubung mit und ohne Dialyseschlauch zu untersuchen, wurden frei bestäubte Rispen derselben Individuen untersucht. Es wurde eine erzwungene Fremdbestäubung durchgeführt, indem je eine Rispe unterschiedlicher Pflanzen zusammen verpackt wurden, um Rückschlüsse über Auskreuzungsdistanzen zu erhalten.

Abb. 4.4: Rispen in Dialyseschlauch verpackt. Links erzwungene Fremdbestäubung, rechts erzwungene Selbstbestäubung.

Versuchsanordnung:

- Je eine Rispe einzeln verpackt
- Paar: Je eine Rispe von Pflanzen, die im Gelände 20 cm entfernt waren („Nah")
- Paar: Je eine Rispe von Pflanzen, die im Gelände 10m entfernt waren („Weit")
- Paar: Je eine Rispe von Pflanzen, die aus verschiedenen Populationen stammen („Fremd")

Von den im April im Gelände markierten Pflanzen wurde ebenfalls je eine Rispe einzeln verpackt (Kontrolle). Nach dem Öffnen der Blüten wurden die Dialyseschläuche mehrmals wöchentlich leicht geschüttelt, um eine Bestäubung der Blüten zu fördern.

Nachdem an Kontrollpflanzen im Gewächshaus und Freiland die Blüte abgeschlossen war und bereits keimfähige Karyopsen gebildet wurden, konnte das Experiment am 18.08.2004 beendet werden. Die Rispen wurden an der Basis abgeschnitten und in den Dialyseschläuchen verpackt, aufbewahrt. Von jeder Pflanze wurde zur Kontrolle noch eine frei bestäubte Rispe zufällig ausgewählt und abgeschnitten.

Von jeder Rispe wurde die Anzahl der Ährchen sowie die Anzahl der gebildeten Karyopsen bestimmt (Binokular). Im Anschluss wurden Keimfähigkeitstests im Gewächshaus durchgeführt. Die Samen wurden in Petrischalen (9 cm) mit Filterpapier ausgesät und unter Sommertagsbedingungen (16 Stunden bei 25°C und 8 Stunden bei 10°C; Zeitraum von 4-20 Uhr oder wenn < 10.000 Lux, Zusatzbeleuchtung entspr. gemessener Lichtstärke von > 5000 Lux vgl. Jentsch 2001) für 14 Tage zur Keimung aufgestellt.

4.3 Ergebnisse

Im Folgenden werden die Ergebnisse zur genetischen Diversität von *C. canescens* und biogeographischen Mustern anhand der Isoenzym- und der AFLP-Analysen vorgestellt.

4.3.1 Isoenzymanalyse

4.3.1.1 Genetische Diversität und Inzuchtwahrscheinlichkeit

Zur Darstellung der genetischen Diversität von *C. canescens* sind in Tabelle 4.3 die Werte der beobachteten Heterozygotie (H_o), der erwarteten Heterozygotie (H_e) und der Inzuchtkoeffizient (F) mit Signifikanzniveau aufgetragen.

Tab 4.3: Darstellung der beobachteten (H_o) und erwarteten Heterozygotie (H_e) sowie der Inzuchtkoeffizienten (F_{is}) mit Signifikanzniveau (P) in allen Untersuchungsgebieten.

	site	H_o	H_e	F_{is}	p
Ostfriesische Inseln	Borkum	0,069	0,078	0,122	0.3310
	Juist	0,103	0,104	0,014	0.5380
	Emden	0,16	0,146	-0,094	0.8370
Bielefeld	Hassler	0,074	0,113	0,347	0.0100
	Oerlinghausen	0,12	0,172	0,306	0.0060
	Augustdorf	0,137	0,125	-0,096	0.8260
Darmstadt	Eberstadt	0,131	0,136	0,032	0.4530
	Griesheim	0,074	0,096	0,232	0.0970
	Gräfenhausen	0,109	0,102	-0,070	0.8030
Berlin	Ziebchenberg	0,074	0,097	0,235	0.0570
	Schönhagen	0,154	0,133	-0,163	0.9570
	Baumberge	0,114	0,108	-0,064	0.7800
	Gülpe	0,076	0,112	0,329	0.0500
Bitterfeld	Petersroda	0,08	0,09	0,109	0.3260
	Schwedenschanze	0,091	0,097	0,060	0.3940
	Gröbern	0,12	0,102	-0,183	0.9860
Bayern	Exerzierplatz	0,069	0,081	0,157	0.1720
	Eltersdorf	0,131	0,128	-0,028	0.6630
	Tennenlohe	0,117	0,112	-0,044	0.7810
	Hainberg	0,137	0,111	-0,236	0.9930
	Hainberg 2	0,137	0,143	0,043	0.4200
	Hainberg 3	0,149	0,152	0,020	0.5060
	Hainberg 4	0,12	0,138	0,133	0.1500
	Büg	0,137	0,118	-0,166	0.9340
	Petstadt	0,143	0,143	0,002	0.5500
	Weiden	0,12	0,122	0,015	0.5270
	Abensberg	0,086	0,108	0,210	0.0800
	Mandlesmühle	0,109	0,101	-0,072	0.7420
	Schwabach	0,154	0,137	-0,129	0.8800
	Altdorf	0,114	0,124	0,083	0.2990
Lüneburg	Misselhorn 1	0,12	0,117	-0,031	0.6980
	Misselhorn 2	0,114	0,157	0,278	0.0020
	Misselhorn 3	0,137	0,118	-0,162	0.9490
Polen	Sieniawa	0,105	0,098	-0,069	0.7360

Pro Locus wurden durchschnittlich 1,5 Allele gefunden. Die genetische Diversität (H_e) beträgt im Mittel 0,119.

Tab 4.4: Genetische Diversität von 10 Isoenzym-loci bei *Corynephorus canescens*.

	Individuen *N*	Anzahl Allele *A*	% polymorphe loci *P*	beobachtete Heterozygotie H_o	erwartete Heterozygotie H_e
Ostfriesische Inseln	75	1,5	23,83	0,111	0,109
Bielefeld	75	1,56	28,6	0,11	0,137
Darmstadt	75	1,36	23,83	0,105	0,111
Berlin	90	1,5	28,6	0,105	0,113
Bitterfeld	75	1,46	28,6	0,097	0,096
Lüneburg	75	1,56	28,6	0,124	0,131
Bayern	385	1,55	28,6	0,123	0,123
Gesamt	850	1,52	27,73	0,115	0,119

Die Einzelpopulationen unterscheiden sich z.T. deutlich in ihrer genetischen Diversität. Dieser Sachverhalt ist vor allem innerhalb von Regionen (z.B. Lüneburg - Misselhorn) zu beobachten (Abb. 4.5).

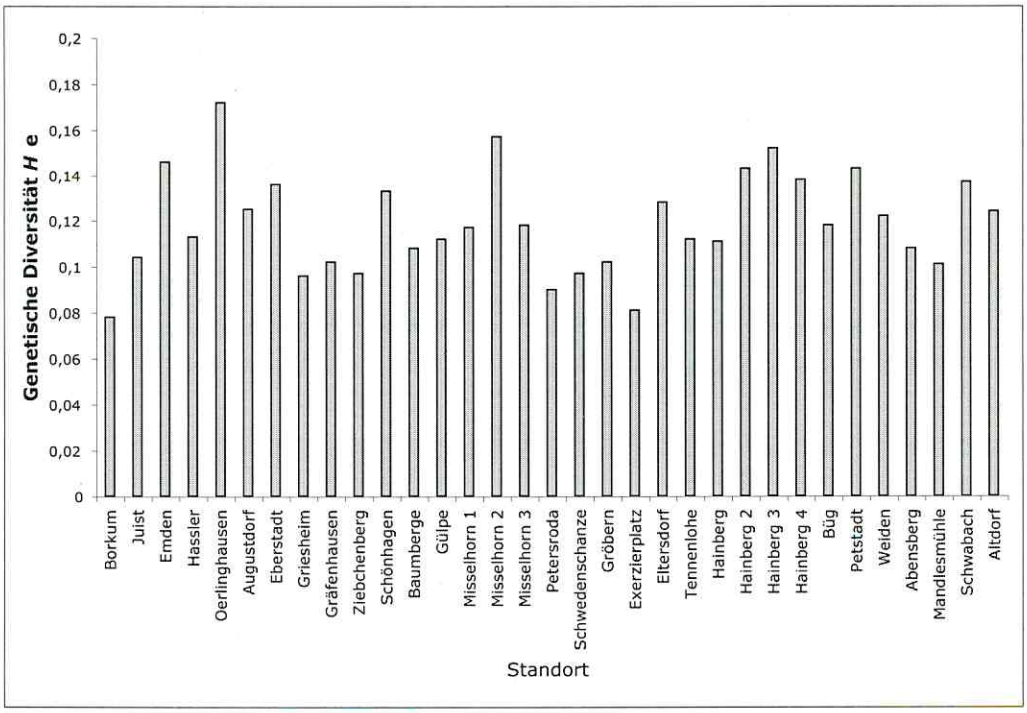


Abb. 4.5: Darstellung der genetischen Diversität (H_e) in allen Untersuchungsgebieten.

In Abbildung 4.6 ist der Inzuchtkoeffizient F für alle untersuchten Populationen dargestellt. Dieser Index bezeichnet die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Allele an einem Genort die gleiche Abstammung besitzen. Er ist ein Maß für die Abnahme der Heterozygotie eines Individuums als Folge nicht zufälliger Paarung innerhalb der Subpopulation. Negative Werte bedeuten einen Heterozygotenüberschuss. Die aus beobachteter und erwarteter Heterozygotie errechneten Inzuchtkoeffizienten unterscheiden sich auch innerhalb der Regionen deutlich.

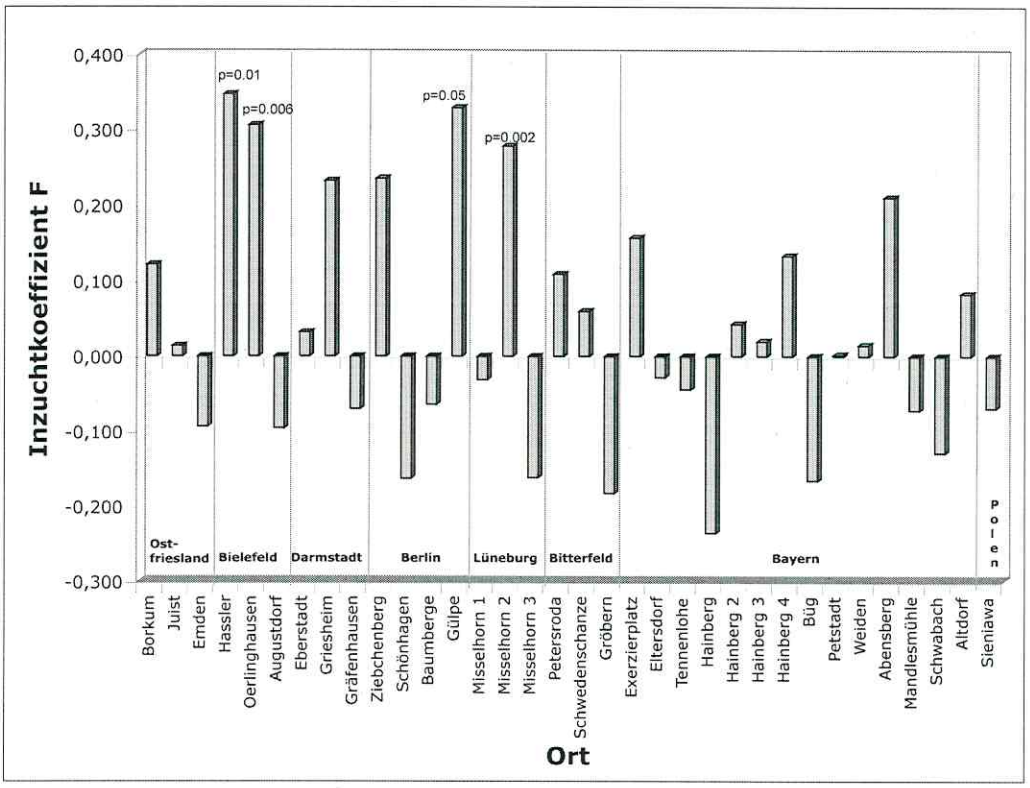


Abb. 4.6: Darstellung der Inzuchtkoeffizienten (F) mit Signifikanzniveau in allen Untersuchungsgebieten.

Die Einzelpopulationen sind im Mittel im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Bei vier Populationen kommen jedoch auch Abweichungen vom HWG vor (Chi-Quadrat Test; 65 Tests; 4 signifikant), dies entspricht jedoch in etwa der Zufallserwartung (5% Fehler).

F_{ST} ist der Fixierungsindex und ein Maß für die Effekte der Populationsunterteilung in Subpopulationen. Der Fixierungsindex gibt die Zunahme des Homozygotiegrades, bezogen auf die Gesamtpopulation, in einer Subpopulation infolge von Inzucht an. Nimmt F_{ST} den Wert 0 an, so befinden sich alle Subpopulationen im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und weisen die gleichen Allelfrequenzen auf. Nimmt F_{ST} den Wert 1, an sind in allen Subpopulationen unterschiedliche Allele fixiert. Für alle untersuchten Populationen von *C. canescens* liegt der F_{ST}-Wert im Mittel bei 0,082.

Der Inzuchtkoeffizient F_{IS} ist ein Maß für die Abnahme der Heterozygotie eines Individuums als Folge nicht zufälliger Paarung. Er gibt dabei die Wahrscheinlichkeit an, mit der die in einem Individuum vorhandenen Allele eines Locus abstammungsgleich sind. Für die untersuchten Populationen von *C. canescens* liegt der F_{IS}-Wert im Mittel bei 0,013.

4.3.1.2 Räumliche Differenzierung der genetischen Variabilität

Um die genetische Differenzierung der Populationen von *C. canescens* in Deutschland darzustellen, sind in Abbildung 4.7 die Allelfrequenzen der Loci PGM und GPI dargestellt.

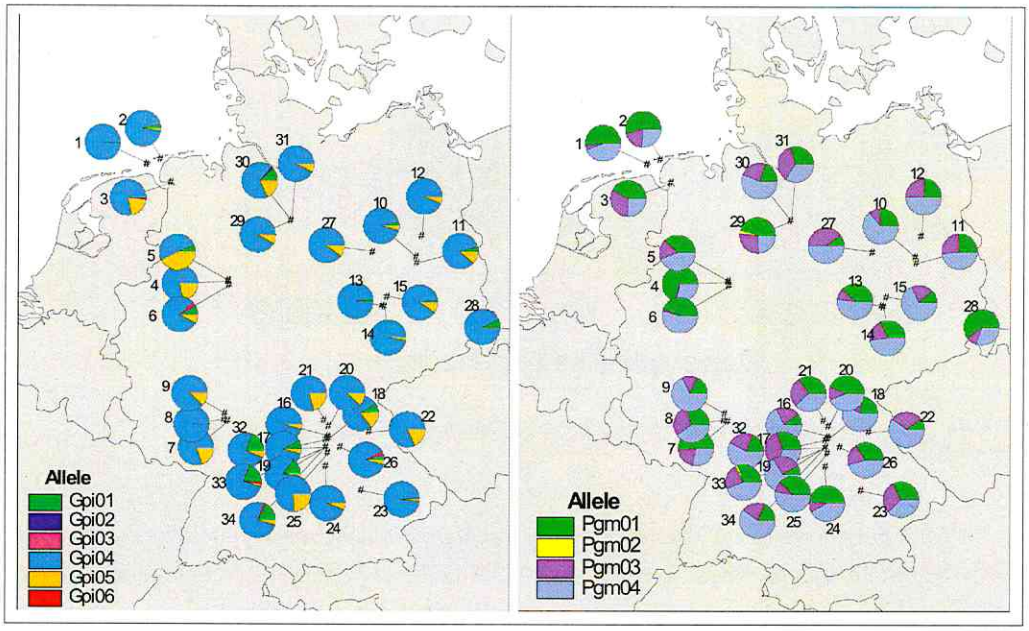


Abb. 4.7: Allelfrequenzen der polymorphen Loci GPI und PGM.

Die Populationen sind nicht signifikant voneinander differenziert (F_{ST} global 0,082). Es ist keine genetische Strukturierung zwischen den Populationen im Norden und im Süden zu erkennen. Privat-Allele konnten nicht gefunden werden.

Die genetische Struktur ist auf eine Differenzierung zwischen den Populationen innerhalb der Region ($F_{pop\text{-}region}$ = 0,05) und zu einem geringeren Maße auf eine Differenzierung zwischen den Regionen zurückzuführen ($F_{region\text{-}total}$ = 0,011). Folglich ist der größte Teil der genetischen Variabilität innerhalb der Populationen zu finden.

4.3.1.3 Zusammenhang zwischen räumlicher und genetischer Distanz

Auch bei windbestäubten Arten ist davon auszugehen, dass mit zunehmender räumlicher Distanz auch die genetische Differenzierung zunimmt.

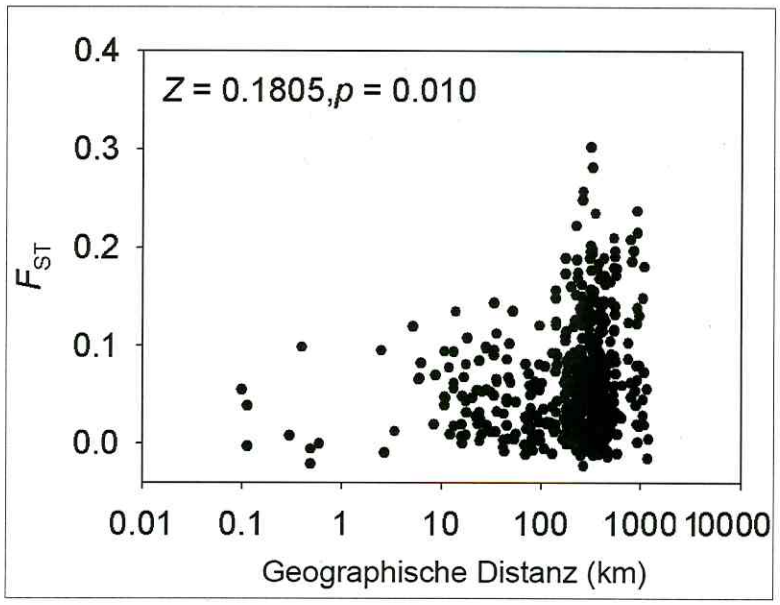


Abb. 4.8: Zusammenhang von genetischer und geographischer Distanz (normalized Mantel statistic Z; p = 0.0100).

In Abbildung 4.8 ist der Zusammenhang zwischen räumlicher und genetischer Differenzierung dargestellt. Es zeigt sich, dass die genetische Differenzierung mit zunehmender geographischer Distanz signifikant zunimmt (normalized Mantel statistic Z = 0,18 p = 0.010). Die hohe Streuung weist darauf hin, dass Genetische Drift hier einen gewissen Einfluss hat. Sie kann ungeachtet der geographischen Distanzen zu genetischer Differenzierung und folglich zu einer Isolation einzelner Populationen führen.

4.3.1.4 Zusammenhang zwischen Horstgröße und Heterozygotie

Tab. 4.5: Durchschnittliche Horstdurchmesser von 26 Populationen.

site	Durchmesser MW	Stabw
Borkum	6,65	3,20
Juist	8,95	2,93
Emden	12,70	4,66
Hassler	7,50	2,24
Oerlinghausen	10,65	5,11
Augustdorf	6,65	3,03
Eberstadt	8,10	2,13
Griesheim	6,50	2,67
Gräfenhausen	8,55	3,05
Ziebchenberg	6,80	2,24
Schönhagen	13,90	3,89
Baumberge	6,40	2,28
Petersroda	4,95	2,35
Schwedenschanze	5,15	2,32
Gröbern	8,85	3,92
Exerzierplatz	5,90	2,43
Eltersdorf	9,35	3,96
Tennenlohe	5,95	2,67
Hainberg	10,90	4,15
Büg	10,00	3,77
Petstadt	11,40	3,69
Weiden	7,40	5,60
Abensberg	6,05	2,65
Mandlesmühle	8,80	3,52
Schwabach	8,25	4,25
Altdorf	8,70	3,11
Alle	**8,27**	**4,03**

Der Verlust von genetischer Diversität durch genetische Drift und Inzucht spiegelt sich in kleinen isolierten Populationen häufig in der Fitness der Individuen wieder. Es ist davon auszugehen, dass Individuen mit einer geringeren genetischen Diversität auch eine verringerte Fitness aufweisen (homozygote Individuen sind weniger fit). Von je 25 Individuen aus 26 Populationen wurde als Fitnessparameter der Horstdurchmesser ermittelt. In Tabelle 4.5 sind die Mittelwerte der Horstdurchmesser der Populationen aufgetragen. Der durchschnittliche Horstdurchmesser liegt bei 8,27 cm. Innerhalb der Regionen zeigen sich jedoch z.T. deutliche Unterschiede bezüglich der Horstgröße.

In Abbildung 4.9 ist der Zusammenhang zwischen dem Fitnessparameter Horstdurchmesser und der genetischen Diversität dargestellt. Auf Populationsebene besteht eine signifikante Korrelation zwischen der genetischen Diversität (H_e) und dem Horstdurchmesser ($r^2 = 0{,}419$; $p < 0{,}001$). Somit weisen größere Horste eine höhere genetische Diversität auf.

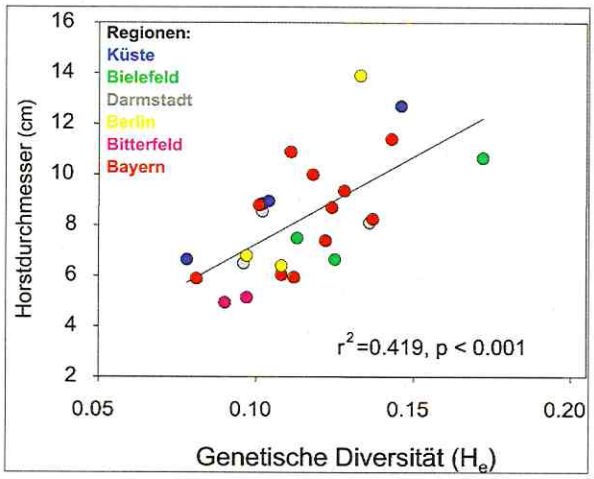


Abb. 4.9: Zusammenhang zwischen Horstdurchmesser und genetischer Diversität (H_e) bei 26 Populationen.

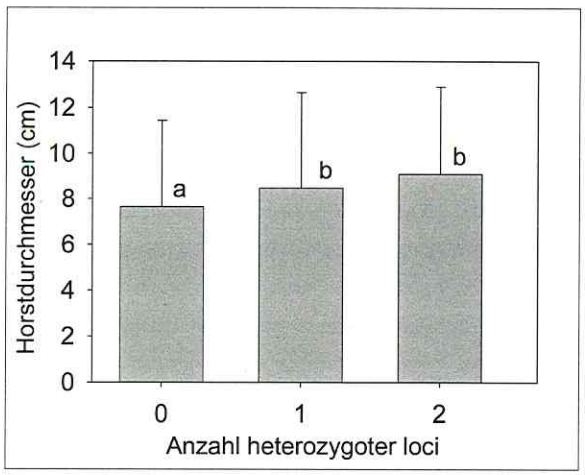


Abb. 4.10: Zusammenhang von Durchmesser und Heterozygotie zwischen den Heterozygotie-Klassen (ANOVA, F=3.77, p = 0.023) Gruppen mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant.

Der Test auf einen Zusammenhang zwischen Durchmesser und Heterozygotie hat ergeben, dass sich der Horstdurchmesser signifikant zwischen den Heterozygotie-Klassen unterscheidet (ANOVA, F=3.77, p = 0.023). Sind beide Loci (PGM, GPI) homozygot, so sind die Horste kleiner, als wenn beide loci heterozygot sind (Abb. 4.10). Wenn man den Horstdurchmesser als Maß für Fitness verwendet, wird deutlich, dass heterozygote Individuen eine höhere Fitness aufweisen als homozygote Individuen.

4.3.2 AFLP-Analysen

Um Fragen zu biogeographischen Mustern der rezenten Vorkommen sowie postglazialen Wanderrouten von *C. canescens* zu beantworten, wurden AFLP-Analysen durchgeführt. Die im Folgenden vorgestellten Ergebnisse entstammen einer, im Rahmen dieser Arbeit angefertigten Diplomarbeit (Kohlbeck 2006).

4.3.2.1 Genetische Variabilität innerhalb der Populationen

Im Rahmen der AFLP-Analysen konnten 178 Loci dargestellt werden. Die 421 untersuchten Individuen hatten individuelle Bandenmuster. Pro Population wurden durchschnittlich 7,8 Individuen untersucht. Der Mittelwert der genetischen Diversität (H_e) betrug 0,224 (+/- 0,125; mittlere Standardabweichung). Um eine Standortgruppierung mit West-Ost-Verlauf vorzunehmen, wurden die Populationen in Teilareale (Iberische Halbinsel, Küste, Zentraleuropa und Osteuropa) eingeordnet. Der westliche Arealrand ist als Gruppe „Iberische Halbinsel" von der weiter östlich gelegenen Küsten-Gruppe mit Populationen der Nord- und Ostsee und des französischen Atlantiks abgetrennt. Der Gruppe Zentraleuropa sind die Innlandpopulationen Deutschlands zugeordnet. Alle weiter östlich gelegenen Standorte wurden der Gruppe Osteuropa zugeordnet. Die Einzelwerte der genetischen Diversität sowie die Gruppierung der Populationen sind im Anhang dargestellt.

Genetische Diversität in den Teilarealen

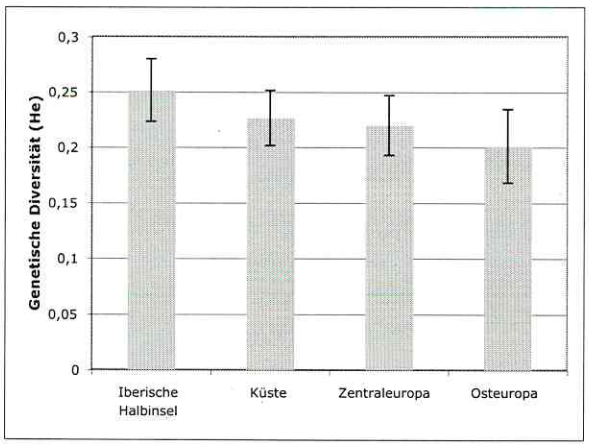


Abb. 4.11: Mittelwerte der genetischen Diversität (H_e) mit Stabw. zwischen den Teilarealen von *C. canescens*. Abb. KOHLBECK (2006), verändert.

Ein Vergleich der genetischen Variabilität (H_e) der Teilareale lässt einen deutlichen West-Ost-Trend zu erkennen. Die genetische Diversität nimmt von der Iberischen Halbinsel über die Küste und Zentraleuropa nach Osteuropa hin ab (Abb. 4.11). Die genetischen Unterschiede zwischen den Teilarealen sind insgesamt signifikant (ANOVA: p = 0,003).

Die Populationen der Gruppe „Iberische Halbinsel" unterscheiden sich signifikant von den Gruppen „Küste" (0,035), „Zentraleuropa" (0,004) und „Osteuropa" (0,000) (Post-hoc Fisher-LSD-Test). Auch zwischen den Gruppen Küste und Osteueropa (0,041) bestehen signifikante Unterschiede. Zwischen den Gruppen „Küste" und „Zentraleuropa" sowie zwischen „Zentraleuropa" und „Osteuropa" sind die Unterschiede nicht signifikant.

Einfluss der Populationsgröße auf die genetische Diversität

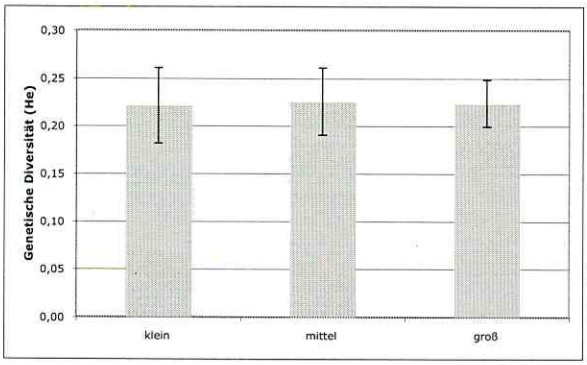


Abb. 4.12: Mittelwerte der genetischen Diversität (H_e) mit Stabw. zwischen drei Gruppen von Populationsgrößen (< 500, 500 - 1000 und > 1000 Individuen). Abb. KOHLBECK (2006), verändert.

Die 53 untersuchten Silbergras-Populationen wurden anhand geschätzter Populationsgrößen in drei Gruppen eingeteilt.

Wie aus Abbildung 4.12. hervorgeht, treten keine deutlichen Unterschiede bezüglich der genetischen Diversität zwischen kleinen (<500 Ind.), mittleren (500-1000 Ind.) und großen (>1000 Ind.) Populationen auf. Es zeigt sich, dass Individuenzahl der Populationen keinen Einfluss auf deren genetische Konstitution hat. Die geringen Abweichungen sind nicht signifikant (ANOVA: p=0,95).

Genetische Diversität in sechs Regionen Deutschlands

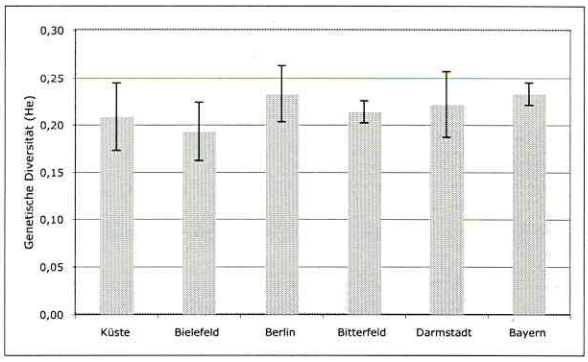


Abb. 4.13: Vergleich der Mittelwerte (m. Stabw.) der genetischen Diversität von *C. canescens* zwischen 6 Regionen Deutschlands. Abb. KOHLBECK 2006), verändert.

Die deutschen Populationen wurden in die Regionen Küste, Lüneburg, Bielefeld, Berlin, Bitterfeld, Darmstadt und Bayern eingeteilt. Um für alle Gebiete einen ähnlichen Populationsumfang zu erhalten, wurde die Region Lüneburg mit nur einer untersuchten Population ausgeschlossen. Für Bayern wurden vier repräsentative Populationen (D_ex, D_ten, D_hai, D_pst) ausgewählt. In die Analyse der genetischen Variabilität auf regionaler Ebene gingen folglich 21 Populationen aus sechs Regionen Deutschlands ein. Der Mittelwert der genetischen Diversität lag bei 0,220 (+/- 0,151; mittlere Standardabweichung). Mit p=0,418 (ANOVA) unterschieden sich die Regionen jedoch nicht signifikant voneinander.

Unterschiede in der genetischen Diversität zwischen den bayerischen und den übrigen Populationen in Deutschland

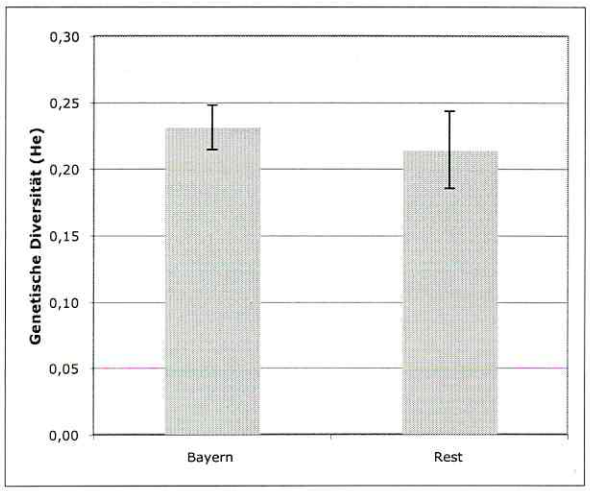


Abb. 4.14: Vergleich der Mittelwerte (m. Stabw.) der genetischen Diversität (H_e) von *C. canescens* zwischen 11 bayerischen und weiteren 18 deutschen Populationen Abb. KOHLBECK (2006), verändert.

Die bayerischen Populationen von *C. canescens* nehmen aufgrund ihrer geographischen Lage und ihres Gefährdungsstatus in Deutschland eine Sonderstellung ein. Um zu klären, ob die 11 isolierten Populationen Bayerns von den restlichen 18 deutschen Populationen auch auf genetischer Ebene separiert sind, wurde ein Vergleich der genetischen Diversität durchgeführt (Abb. 4.14). Wie beim Vergleich der Regionen zeigt sich auch hier kein signifikanter Unterschied der genetischen Diversität zwischen den bayerischen und den übrigen deutschen Populationen (t-Test, p=0,056).

Analyse der molekularen Varianz auf europäischer Ebene

Um analog zur Untersuchung der genetischen Variabilität innerhalb der Populationen die Aufspaltung der genetischen Varianz zwischen den Populationen darzustellen, wurde eine AMOVA durchgeführt.

Ordnet man die Populationen in hierarchische Ebenen, so sind 9,68% der Varianz auf der höchsten hierarchischen Ebene zwischen den Teilarealen zu finden. Zwischen Populationen innerhalb der festgelegten Teilareale sind 14,9% der Gesamtvarianz zu beobachten. Den höchsten Anteil der genetischen Varianz erreichen die Individuen innerhalb einer Population mit einem Wert von 75,42%. Die Ergebnisse sind auf allen hierarchischen Ebenen hoch signifikant ($p<0,001$).

Analyse der molekularen Varianz zwischen deutschen Populationen

Zur Darstellung der genetischen Varianz wurden 21 Populationen den Regionen „Küste", „Bielefeld", „Berlin", „Bitterfeld", „Darmstadt" und „Bayern" zugeordnet. Des Weiteren wurden alle 29 deutschen Populationen in die Gruppen „Bayern" und „Restdeutschland" unterteilt. Für beide Gruppierungen wurde eine AMOVA durchgeführt.

Sowohl im Vergleich zwischen den Regionen als auch im Vergleich „Bayern" und „Restdeutschland" entfällt der geringste Anteil der Gesamtvarianz auf die hierarchische Ebene „zwischen Gebieten". Zwischen den sechs Regionen sind 6,94%, zwischen „Bayern" und „Restdeutschland" hingegen nur 4,22% der Varianz zu finden.

Zwischen den Populationen innerhalb der Gruppen „Bayern" und „Restdeutschland" sind 13,65%, zwischen den Populationen der sechs Regionen lediglich 9,55% der Gesamtvarianz auszumachen.

Für beide Gruppierungen ist der größte Anteil der genetischen Gesamtvarianz bei den Individuen innerhalb der Populationen zu finden (Regionen: 83,5%; Bayern - Restdeutschland: 82,13%). Alle Ergebnisse sind hochsignifikant ($p<0,001$).

4.3.2.2 Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und Horstgröße

In Abbildung 4.15 sind neben den auf den AFLP-Analysen basierenden Daten auch die Ergebnisse aus der Isoenzymanalyse aufgetragen.

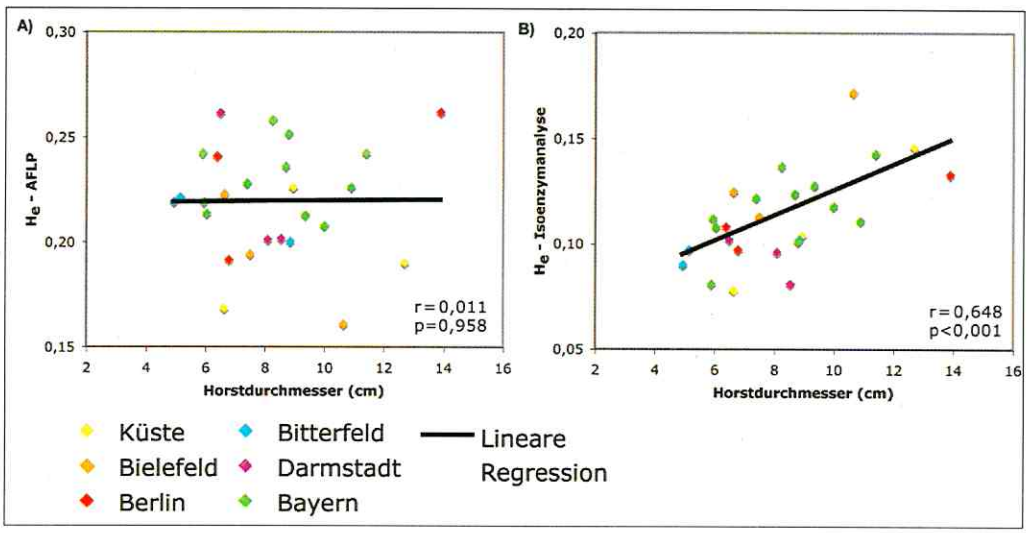


Abb. 4.15: Korrelation zwischen Horstdurchmesser und genetischer Variabilität auf der Datengrundlage von: A) AFLP B) Isoenzymanalyse. Abb. KOHLBECK (2006).

Im Gegensatz zu der auf Isoenzymdaten basierenden Korrelation (r=0,648; p<0,001, vgl. Kap. 4.2.1.4) zeigen die Werte der AFLP-Analysen keinen Zusammenhang der genetischen Diversität mit der Horstgröße (r=0,002; p=0,958). Eine Korrelationsanalyse der H_e-Werte zwischen AFLP- und Isoenzymanalyse ergibt keine Übereinstimmung der beiden Methoden (r=0,018; p=0,938).

4.3.2.3 Suche nach genetischen und biogeographischen Mustern

Clusteranalyse auf europäischer Ebene

Zur Darstellung der Ähnlichkeiten zwischen den Populationen von *C. canescens* in Europa wurde eine Clusteranalyse durchgeführt. Das Ergebnis dieser „neighbour-joining" Clusteranalyse ist in Abbildung 4.16 „unrooted", d.h. ohne Ursprung dargestellt. Die Ähnlichkeiten zwischen den Populationen sind den Astlängen zu entnehmen. Die Teilareale „Iberische Halbinsel", „Küste", „Zentraleuropa" sowie „Osteuropa" spiegeln sich in dem Dendrogramm sehr gut wider. Lediglich eine ungarische Population (H_bkk) bricht aus der osteuropäischen Gruppe aus und steht mit relativ großem Abstand dem Teilareal „Zentraleuropa" am nächsten.

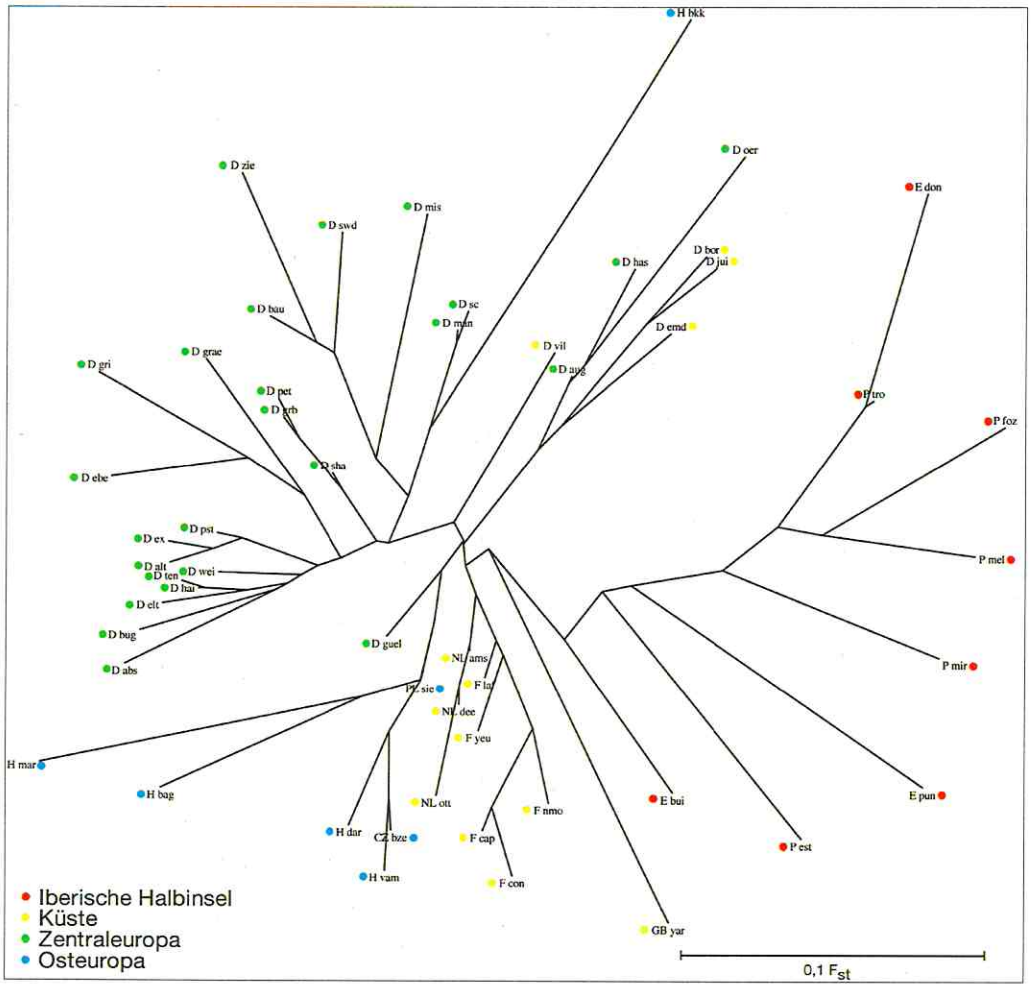


Abb. 4.16: Neighbour-joining Dendrogramm (unrooted) der 53 europäischen Populationen von *C. canescens*. Abb. KOHLBECK (2006).

Die deutschen Küstenpopulationen D_jui, D_bor, D_emd und D_vil clustern nicht mit den Küstenpopulationen Frankreichs, Großbritanniens und der Niederlande zusammen. Sie ordnen sich in den zentraleuropäischen Ast ein. Die ostdeutsche Population D_guel ist dem osteuropäischen Cluster am nächsten. Abgesehen von diesen Populationen ist ein deutliches biogeographisches Muster erkennbar. Die Populationen aus Spanien und Portugal bilden eine eigene, abgegrenzte Gruppe, welche der Küstengruppe am ähnlichsten ist. Die Küstengruppe steht wiederum der zentraleuropäischen Gruppe am nächsten und gliedert sich deutlich von Osteuropa ab.

Clusteranalyse der deutschen Populationen

Ein ähnlich detailliertes biogeographisches Muster wie die neighbour-joining Clusteranalyse des Gesamtareals konnte für die deutschen Populationen nicht dargestellt werden. Jedoch ist eine Trennung in Nord und Süd zu erkennen. Die in Süddeutschland gelegenen, vom Hauptvorkommen im Norden isolierten Populationen in Bayern (grün) und Darmstadt (violett), sind von den übrigen Populationen auch im Clusterdiagramm separiert. Die an der Nordsee gelegenen Populationen D_bor, D_jui, D_emd (gelb) clustern zusammen und sind von der Ostseepopulation D_vil deutlich getrennt. Die drei Bielefelder Populationen (orange) bilden ein sehr enges Cluster, wohingegen die Regionen Berlin (rot) und Bitterfeld (blau) keine klare Abgrenzung zeigen.

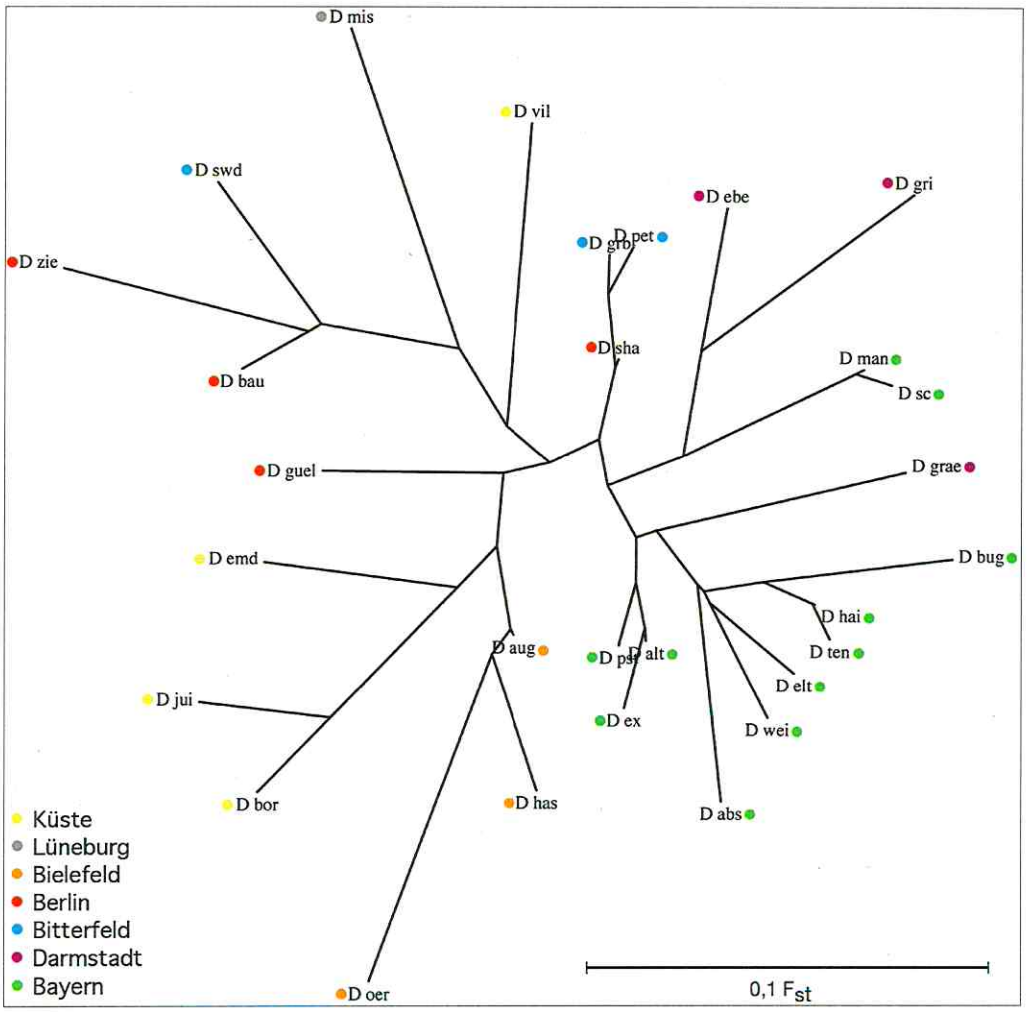


Abb. 4.17: Neighbour-joining Dendrogramm (unrooted) der 29 deutschen Populationen von *C. canescens*. Abb. Kohlbeck (2006).

Isolation by Distance

Wie bereits in Kapitel 4.3.1.3 besprochen ist genetische Differenzierung häufig eine Folge zunehmender geographischer Distanz.

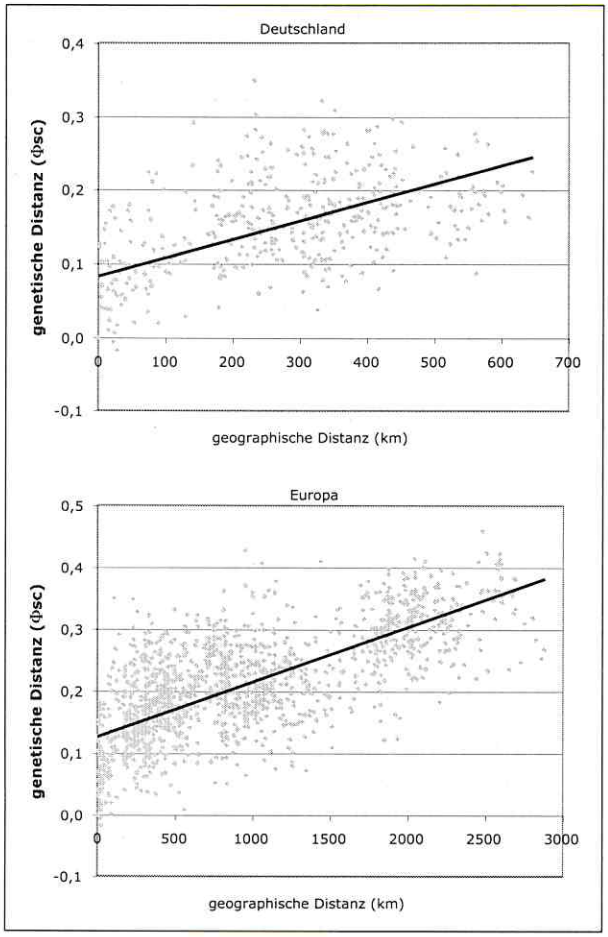


Abb. 4.18: Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz (Isolation by Distance) in Deutschland und Europa. Abb. Kohlbeck 2006, verändert.

In Abbildung 4.18 sind die genetischen Distanzen Φ_{SC} (äquivalent dem F_{ST}-Wert von Wright) gegen die geographischen Distanzen (km) aufgetragen. Die Werte bewegen sich in Deutschland zwischen 0,007 und 0,349 bei einem Durchschnitt von 0,158. Die geographischen Distanzen liegen zwischen 2 km und 646 km bei einen Durchschnitt von 280 km.

Auf europäischer Ebene liegen die Werte für die genetische Distanz zwischen 0,002 und 0,459. Die geographischen Distanzen zwischen den Populationen bewegen sich zwischen 2 km und 2880 km bei einem Durchschnittwert von 966 km.

Im Gegensatz zur europäischen Ebene wird auf Deutschland-Ebene ein weniger strenger Zusammenhang zwischen genetischer und geographischer Distanz beobachtet (Manteltest: $r=0{,}46$; $p<0{,}001$). Der Korrelationskoeffizient erreicht auf europäischer Ebene einen Wert von $r=0{,}68$ ($p<0{,}001$).

Es zeigt sich, dass die geographische Distanz hoch signifikant mit der genetischen Diversität korreliert ist.

4.3.3 Bestäubungsexperimente

Zur Interpretation der genetischen Befunde und der räumlichen genetischen Muster sind Kenntnisse zur Bestäubungs- und Befruchtungsbiologie einer Art nötig.

In Tabelle 4.6 sind die Anzahl der pro Ährchen gebildeten Karyopsen und die Keimraten der Karyopsen im Gewächshaus („G") und Freiland („F") bei dem experimentellen Ansatz („verpackt"), also nach erzwungener Selbst- bzw Fremdbestäubung, dargestellt.

Tab. 4.6: Anzahl der Karyopsen pro Ährchen (MW) bei erzwungener Selbstbestäubung n=15 (Lüneburg n=10); Keimrate in Prozent nach erzwungener Selbst- oder Fremdbestäubung.

	Karyopsen pro Ährchen (verpackt)	**Keimrate (verpackt) %**
Exerzierplatz selbst (G)	0,56	0,31
Exerzierplatz nah (G)	0,83	0,42
Exerzierplatz weit (G)	0,69	1,64
Exerzierplatz x Pettstadt (G)	0,53	11,56
Exerzierplatz (F)	0,95	17,82
Pettstadt selbst (G)	0,57	0,15
Pettstadt nah (G)	0,83	1,29
Pettstadt weit (G)	0,65	0,66
Pettstadt x Exerzierplatz (G)	0,56	12,56
Pettstadt (F)	0,93	1,46
Lüneburg x Exerzierplatz	0,80	0,00
Lüneburg x Pettstadt	0,67	0,18

In Bezug auf die Behandlung (frei bestäubt - verpackt) zeigten die Standorte Exerzierplatz und Pettstadt keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$, ANOVA). Es waren sehr ähnliche Keimraten zu beobachten (Tab 4.7). Der Standort Lüneburg wurde bei der Auswertung nicht berücksichtigt, da die Keimrate hier sehr gering war bzw. keine Keimung der Karyopsen stattgefunden hatte.

Tab. 4.7: Kreuztabelle, Anzahl und Keimrate der Karyopsen von Pflanzen aus dem NSG Exerzierplatz und Pettstadt.

		Ort		Gesamt
		Exerzier-platz	**Pettstadt**	
gekeimt	Anzahl	37	39	76
	% der Gesamtzahl	30.8%	32.5%	63.3%
nicht gekeimt	Anzahl	23	21	44
	% der Gesamtzahl	19.2%	17.5%	36.7%
Gesamt	Anzahl	60	60	120
	% der Gesamtzahl	50.0%	50.0%	100.0%

Für die weiteren Analysen wurden die Standorte Exerzierplatz und Pettstadt zusammengefasst. Die Anzahl der pro Ährchen gebildeten Karyopsen liegt bei den verpackten Rispen bei durchschnittlich 0,7 und bei den frei bestäubten Rispen bei 0,5. Da den frei bestäubten Rispen potentiell Pollen aus mehreren Populationen zur Verfügung standen und zum Erntezeitpunkt sehr wahrscheinlich nicht mehr alle Karyopsen in den Rispen vorhanden waren, wurde dieser Wert für die weitere Auswertung nicht berücksichtigt.

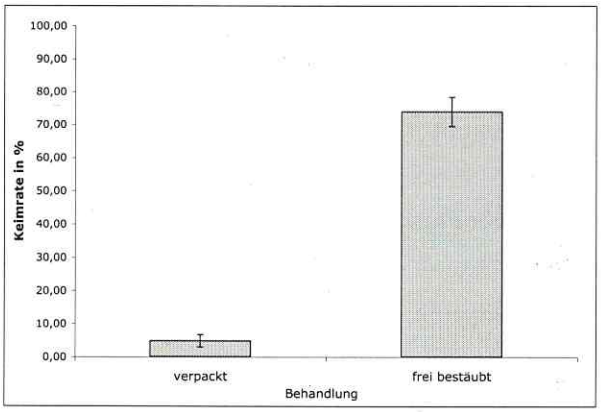


Abb. 4.19: Prozentuale Keimrate mit Standardfehler der Karyopsen aus verpackten und frei bestäubten Rispen. n=60

In Abbildung 4.19 wird deutlich, dass bei den Keimraten drastische Unterschiede zwischen den verpackten und den frei bestäubten Rispen auftreten. Hier hat die Art der Behandlung (Dialyseschlauch - freie Bestäubung) einen hoch signifikanten Effekt ($p < 0{,}01$; ANOVA). Für die weiteren Analysen wurden die Teildatensätze „verpackt" und „frei bestäubt" gebildet und gesondert betrachtet. Da bei den frei bestäubten Rispen keine Unterscheidung in selbst, nah, weit und fremd vorgenommen werden konnte, wurde lediglich zwischen den Individuen im Freiland und im Gewächshaus unterschieden. Hier zeigte sich ein hoch signifikanter Unterschied bei der Keimrate ($p < 0{,}001$, one-way ANOVA).

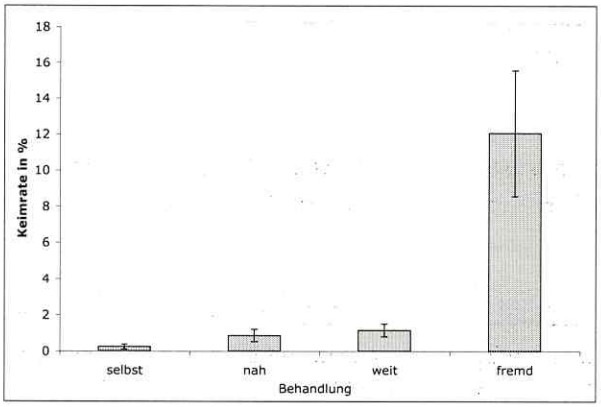


Abb. 4.20: Prozentuale Keimrate mit Standardfehler der Karyopsen aus verpackten Rispen der Behandlungen „selbst", „nah", „weit" und „fremd". n=30.

Die Analyse des Teildatensatzes der verpackten Rispen ergab ebenfalls hoch signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen ($p < 0{,}001$, one-way ANOVA). Es zeigten sich signifikant höhere Werte bei den Individuen im Freiland ($p < 0{,}01$, Post-hoc Fisher-LSD-Test).

Betrachtet man die Individuen im Gewächshaus, so unterscheiden sich die Keimraten bei der Behandlung „fremd", also nach einer erzwungenen Fremdbestäubung mit Pollen aus einer anderen Population, signifikant von den übrigen Behandlungen ($p < 0{,}01$ Post-hoc Fisher-LSD-Test). Die Behandlungen „selbst", „nah" und „weit" unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. In Abbildung 4.20 sind die Keimraten der verpackten Rispen in Abhängigkeit von der Behandlung dargestellt.

Nach erzwungener Selbstbestäubung treten die niedrigsten Keimraten auf. Es zeigt sich eine leichte Tendenz steigender Keimraten mit zunehmender Auskreuzungsdistanz. Dies deutet darauf hin, dass eine Bestäubung mit Pollen von räumlich nah angesiedelten Individuen weniger effektiv verläuft als eine Bestäubung mit Pollen von Pflanzen aus anderen Populationen. Signifikant höhere Keimraten waren nach einer erzwungenen Fremdbestäubung mit Pollen aus einer anderen Population zu finden.

4.4 Diskussion

Im Folgenden sollen die Ergebnisse unter verschiedenen Aspekten interpretiert und mit den aufgestellten Hypothesen verglichen werden sowie mögliche Fehlerquellen diskutiert werden.

4.4.1 Isoenzym- und AFLP-Analysen

Zur Darstellung der genetischen Struktur von *C. canescens* in Deutschland und Europa wurden zwei Methoden angewandt. Mittels der Isoenzymanalyse konnten Daten zur populationsgenetischen Struktur und Inzuchtwahrscheinlichkeit der Populationen in Deutschland gewonnen werden. Darüberhinaus konnten mit den AFLP-Analysen biogeographische Muster auf regionaler und europäischer Ebene dargestellt werden.

4.4.1.1 Fehlerdiskussion

Die Auswahl und Verteilung der beprobten Standorte im Gesamtareal kann einen Einfluss auf die großräumigen biogeographischen Muster haben, sofern kleinräumige Muster vorhanden sind. Dies ist jedoch nur der Fall, wenn die regionalen Muster ausgeprägter sind als die überregionalen. Ein möglicher Fehler bei der Probenahme wäre, dass Individuen aus zwei genetisch voneinander differenzierten Populationen gesammelt und zu einer Population vereint wurden. Dies würde zur Überschätzung der genetischen Diversität und zur Unterschätzung der Differenzierung zwischen den Populationen führen. Da *C. canescens* windbestäubt ist und der Genfluss über vergleichsweise große Strecken gewährleistet sein dürfte, ist die Wahrscheinlichkeit für einen solchen Fehler als sehr gering einzustufen. Da die Probennahme für die AFLP-Analysen in einem Radius von ca. 10 m und für die Isoenzymanalysen in einem Radius von ca. 15m erfolgte, ist die Beprobung unterschiedlicher Subpopulationen eher unwahrscheinlich. Als weitere Fehlerquellen sind Lagerung, Verunreinigung sowie Fehler bei der manuellen Auswahl der verwendeten AFLP-Loci zu nennen. Die Datenlage der AFLP-Analysen zeigt jedoch signifikante Zusammenhänge, die den Erwartungen entsprechen, sodass der Einfluss möglicher Fehler als eher gering einzustufen ist.

Bei den Isoenzymanalysen konnten im Gegensatz zu den Voruntersuchungen lediglich zwei polymorphe Enzymsysteme (PGM, GPI) dargestellt werden. Dies war wahrscheinlich dadurch bedingt, dass die Blätter zum Zeitpunkt der Ernte aufgrund der Witterung eine andere Qualität als bei den Voruntersuchungen 2003 aufwiesen, wo noch fünf polymorphe Loci dargestellt werden konnten. Auch hier sind Lagerung, Sammelzeitpunkt und Probenqualität als mögliche Fehler denkbar.

4.4.1.2 Genetische und biogeographische Muster

Auf großräumiger, europäischer Ebene konnte ein deutliches räumlich genetisches Muster für *C. canescens* dargestellt werden. Trotz einiger Ausreißer (D_ guel, D_vil, H_bkk) zeigen die Teilareale Iberische Halbinsel, Küste, Zentral- und Osteuropa eine deutliche Gliederung. Die Population D_guel bricht aus der zentraleuropäischen Gruppe aus und fügt sich in das osteuropäische Cluster ein. Die Ostseepopulation D_vil steht ebenfalls isoliert von den anderen Populationen. Beide Populationen wurden zu einem anderen Zeitpunkt und nicht nach dem vorgeschriebenen Sammelprotokoll beprobt. Hier sind Abweichungen bezüglich des Sammelverfahrens, der Trocknung und Aufbewahrung zu nennen, die möglicherweise zu mangelhaftem Pflanzenmaterial und somit zu schlechterer Datenqualität geführt haben. Das Ausbrechen der Population H_bkk könnte hingegen auf die isolierte Lage, am Rand des Bükk-Gebirges, zurückzuführen sein. Es hat sich jedoch gezeigt, dass die neighbour-joining Clusteranalyse auf großräumiger Skala insgesamt ein biogeographisch sinnvoll gegliedertes Muster mit deutlicher Gliederung in Südwest-Nordost-Richtung liefert. Auch bei Betrachtung der genetischen Variabilität auf Individuenebene konnte im West-Ost- und Süd-Nord-Verlauf ein signifikantes Gefälle der genetischen Diversität im Gesamtareal gezeigt werden.

Das räumliche genetische Muster auf regionaler Ebene ist dagegen weniger differenziert. Innerhalb der Populationen sind die Unterschiede nicht signifikant. Da die geographischen Distanzen zwischen den Populationen auf regionaler Skala um durchschnittlich 686 km geringer sind als auf überregionaler Skala, ist in Hinblick auf die vorherrschende Windbestäubung auch mit keinem deutlicheren Muster zu rechnen.

4.4.1.3 Postglaziales Szenario

Wie für viele Arten ist auch für *C. canescens* Südwesteuropa als wahrscheinliches Glazialrefugium zu nennen, von wo aus mit zunehmender Erwärmung die Wiederbesiedlung in Richtung Nordosten stattgefunden hat. Die Abnahme der genetischen Variabilität im Gesamtareal von Südwest nach Nordost und die maximale Allel-Diversität im iberischen Raum stützt diese Annahme. Die Abnahme der genetischen Diversität parallel zur potentiellen Wanderroute kann auf Gründer- und Flaschenhalseffekten beruhen, welche mit Verlust der Alleldiversität und Abnahme der Heterozygotie verbunden sind. Als mögliche Ursache für die Differenzierung der Teilareale sind auch adaptive Veränderungen während der fortschreitenden Wiederbesiedlung denkbar.

Als weiteres Glazialrefugium kommt der Balkan in Betracht. Die Datenlage kann diese Annahme jedoch nicht stützen, da die genetische Diversität im gesamteuropäischen Vergleich hier am geringsten ist. Des Weiteren sind die am weitesten südöstlich gelegenen Populationen Ungarns im Gegensatz zu den südwesteuropäischen Populationen im Dendrogramm nicht klar

abgetrennt, sondern fügen sich in die osteuropäische Gruppe ein. Lediglich die Population H_ bkk ist von der osteuropäischen Gruppe abgespalten und steht mit relativ großem Abstand zur zentraleuropäischen Gruppe allein. Dies könnte jedoch auf Anpassungen und Differenzierung der sehr kleinen und isoliert am Fuße des Bükk-Gebirges gelegenen Population zurückzuführen sein. Für das potentielle Glazialrefugium Italien können keine Aussagen getroffen werden, da aus diesem Raum kein Probenmaterial zur Verfügung stand.

Zu den Arten Sandlebensräume gibt es keine großräumig ausgerichteten biogeographischen Arbeiten. Auch zur Familie der Poaceae sind kaum Arbeiten zu finden, die einen Vergleich zulassen würden. TYLER (2002a) beschreibt für *Melica nutans* die höchste genetische Variabilität in der geographischen Mitte des Verbreitungsgebiets und eine Abnahme nach allen Verbreitungsgrenzen hin, was darauf zurückzuführen ist, dass hier die größte Populationsdichte zu finden ist. *Carex digitata* (Cyperaceae) überdauerte die Eiszeit in verschiedenen, voneinander unabhängigen Glazialrefugien im Süden Europas. Sonderstandorte dieser Refugien könnten auch für das Silbergras potentiell in Frage kommen. Dabei ging die Wiederbesiedlung in erster Linie von Populationen direkt nördlich der Alpen aus und nicht, wie zu erwarten, von den Populationen der südlichen Refugien (TYLER 2002b). Zahlreiche biogeographische großräumig angelegte Arbeiten beschäftigen sich mit arktisch alpinen Arten, die wie *C. canescens* ebenfalls an Extremstandorte angepasst und von Fragmentierung betroffenen sind. SCHÖNSWETTER et al. (2003) postulieren, dass die arktisch alpine Art *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) die Pyrenäen vor der nacheiszeitlichen Trennung vom Tatragebirge, von den Alpen aus besiedelt hat. Nordeuropa wurde dagegen erst postglazial, ausgehend von Quellpopulationen der Ostalpen, besiedelt.

Es wird deutlich, dass die postglaziale Wiederbesiedlung und der damit verbundene Einfluss auf den Genpool artspezifisch sehr unterschiedlich ausfällt. Die Verwendung molekularer Marker lässt bei Untersuchungen auf großräumiger Skala Rückschlüsse auf die Phylogeographie der Arten zu, weshalb sie sich zu diesem Zweck als sehr geeignet erwiesen haben (VOS et al. 1995).

4.4.1.4 Stärke und Auswirkungen des Genflusses

Sowohl auf regionaler ($r = 0{,}46$) als auch auf überregionaler Ebene ($r = 0{,}68$) konnte im Rahmen der AFLP-Analysen für *C. canescens* eine signifikante Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz gefunden werden. Auch die Isoenzymanalyse lieferte für die deutschen Populationen einen signifikanten Zusammenhang zwischen genetischer und geographischer Distanz (normalized Mantel statistic $Z = 0{,}18$ $p = 0.010$).

Nach dem Trittstein-Modell (stepping-stone model) findet Genfluss jeweils nur zwischen benachbarten Populationen statt, was zur Folge hat, dass Genfluss und Gendrift im Gleichgewicht sind. Diese Annahme liegt dem Isolation by Distance Modell zugrunde, bei dem der

Genfluss entfernungsabhängig ist. Mit zunehmender geographischer Distanz hat der Genfluss im Verhältnis zur Gendrift einen geringeren Einfluss.

Ist die Gendrift größer als der Genfluss, sind Populationen isoliert, was zur Folge hat, dass unabhängig von der geographischen Distanz eine starke Differenzierung zwischen den Populationen auftritt. Für *C. canescens* wurde die Hypothese formuliert, dass auf Grund der Windbestäubung und des damit verbundenen starken Genflusses mit einer geringen Differenzierung zwischen den Populationen über weite Distanzen und wenig variablen F_{ST}-Werten zu rechnen ist. Dadurch ließe sich erklären, dass bei den AFLP-Analysen die Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz auf kleinräumiger Ebene um 32 Prozent geringer ausfällt als auf überregionaler Ebene. Des Weiteren deutet die bereits in geringen Distanzbereichen untypisch weit verteilte Streubreite um die lineare Regressionsgerade auf eine geringere Differenzierung im Nahbereich hin. Die relativ hohe Korrelation von r=0,68 auf überregionaler Ebene lässt sich durch physikalische Barrieren erklären, die den Genfluss besonders bei größeren geographischen Distanzen verringern. Signifikante Korrelationen zwischen genetischer und geographischer Distanz konnten auch andere, auf AFLP-Daten basierende Arbeiten zeigen, so *Ranunculus glacialis* (r=0,67) (Schönstwetter et al. 2004) oder *Eritrichium nanum* (r=0,43) (Stehlik et al. 2001).

Solé et al. (2004) konnten starke Differenzierung zwischen Populationen, unabhängig von geographischen Distanzen, also einen reduzierten Genfluss zwischen den Populationen für *Cirsium arvense*, Fischer & Matthies (1997) für *Gentianella germanica* oder Schmidt & Jensen (2000) für *Pedicularis palustris* zeigen.

Der höchste Anteil der genetischen Varianz wurde sowohl auf überregionaler Ebene (75,4%), als auch auf regionaler Ebene (83,5%) zwischen den Individuen innerhalb der Populationen gefunden. Die bei *C. canescens* vorherrschende Windbestäubung führt zu einer geringen Differenzierung zwischen Populationen. Folglich ist der Anteil der genetischen Gesamtvarianz zwischen den Populationen innerhalb von Teilarealen (Iberische Halbinsel, Küste, Zentral- und Osteuropa) mit 14,9% bzw. innerhalb der deutschen Regionen mit 9,6% auf Populationsebene sehr viel geringer als auf Individuenebene. Der geringste Anteil der genetischen Gesamtvarianz ist mit 9,7% bzw. 6,9% auf der höchsten hierarchischen Ebene zwischen den Teilarealen bzw. zwischen den deutschen Regionen zu finden. Im Gegensatz hierzu konnten Schmidt & Jensen (2000) für das seltene, selbstkompatible, sich vorwiegend hydrochorisch ausbreitende Sumpf-Läusekraut (*Pedicularis palustris*) einen deutlich höheren Anteil der genetischen Varianz zwischen den Populationen (44%) beobachten. Einen reduzierten Genfluss und damit starke Differenzierung zwischen Populationen konnten auch Fischer & Matthies (1998b) für *Gentianella germanica* (37%) und Travis et al. (1996) für *Astragalus cremnophylax* var. *cremnophylax* (63%) zeigen. Eine dem Silbergras ähnliche hierarchische Struktur der genetischen Varianz zeigt die selbstkompatible, hochalpine und damit auch an Extremstandorte angepasste Art *Eritrichium nanum*. Der höchste Anteil der Gesamtvarianz ist mit 81 Prozent auch hier zwischen den Individuen innerhalb von Populationen zu finden. Aufgrund der geringen Anteile

der genetischen Variabilität zwischen den Populationen wird deutlich, dass auch bei stark fragmentierten Lebensräumen Genaustausch zwischen den Populationen stattfinden kann.

Ein weiterer wichtiger Aspekt in Zusammenhang mit Gendrift ist die Populationsgröße. Große Populationen bleiben in der Regel genetisch stabil und differenzieren sich nur sehr langsam voneinander. Eine geringe genetische Differenzierung ist somit nicht zwangsläufig ein eindeutiges Indiz für Genfluss, sondern kann bei großen Populationen (> 1000 Individuen) auch ohne Genfluss vorkommen, da der Einfluss der Gendrift hier sehr gering ist. Die überwiegende Zahl der untersuchten Populationen von *C. canescens* weist höhere Individuenzahlen auf, sodass der Einfluss von genetischer Drift grundsätzlich als gering einzustufen ist. Genetische Drift kann sich jedoch durch demographische Schwankungen, wie z.B. einen Rückgang der Populationsgröße infolge von Fragmentierung, verstärken.

Auch wenn bei *C. canescens* primär Nahausbreitung dominiert (vgl. Kapitel Ausbreitungsbiologie) und MARSHALL (1967) das Silbergras als „wahrscheinlich selbstkompatibel" einstuft, was für eine stärkere Differenzierung zwischen den Populationen spräche, konnte dennoch gezeigt werden, dass der Genfluss zwischen den Populationen sehr hoch ist. Die Ergebnisse der populationsgenetischen Analysen deuten darauf hin, dass Selbstbefruchtung bei *C. canescens* eine geringe Rolle spielt und die Art folglich als auskreuzend einzustufen ist.

4.4.1.5 Darstellung der genetischen Konstitution der Populationen in Deutschland

Isoenzymanalyse

Die Ergebnisse der Isoenzymanalyse konnten aufzeigen, dass die genetische Struktur der untersuchten Populationen von *C. canescens* keine deutlichen Unterschiede zwischen den Populationen im Hauptareal (Norddeutschland) und am Arealrand (Süddeutschland) aufweist. Wie bereits im Rahmen der AFLP-Analysen dargestellt, ist dies aufgrund der vorherrschenden Windbestäubung auch zu erwarten. *Corynephorus canescens* zeigte ein relativ geringes Maß an genetischer Vielfalt, da lediglich zwei der sieben untersuchten Loci polymorph waren. Dies ist nicht ungewöhnlich, da bei seltenen Arten generell davon auszugehen ist, dass sie eine geringere genetische Diversität aufweisen als häufige und weit verbreitete Arten (HAMRICK & GODT 1989; ELLSTRAND & ELAM 1993; SPIELMAN, BROOK & FRANKHAM 2004). Auch bei häufigeren Arten sind oft nur wenige polymorphe Loci darzustellen. Bei Untersuchungen an *Agrostis capillaris* waren von acht untersuchten Enzymsystemen lediglich vier polymorph (ROTHANZL et al. 2007).

In den vorliegenden Untersuchungen konnten lediglich die Isoenzym-Loci GPI (Glucosephosphatisomerase) und PGM (Phosphoglucomutase) dargestellt werden, die allerdings hochkonserviert sind (Cross-Species-Blast; ALTSCHUL et al. 1997). Die Verwendung von neutralen Isoenzym-Markern zur Bestimmung der genetischen Variabilität ist nicht umumstritten, da sie die Variabilität einer Population unter Selektionsdruck möglicherweise nicht korrekt wider-

spiegeln (Reed & Frankham 2001). Bei *Corynephorus* wurden pro Locus durchschnittlich 1,5 Allele gefunden. Die genetische Diversität (H_e) betrug im Mittel 0,119 und lag damit in einem ähnlichen Bereich wie bei den AFLP-Analysen (0,220). Es besteht zwar eine signifikante Strukturierung zwischen den Populationen (F_{ST} global 0,082), die jedoch in erster Linie auf eine Differenzierung zwischen den Populationen innerhalb der Region ($F_{pop\text{-}region} = 0{,}05$) und zu einem geringeren Maße auf eine Differenzierung zwischen den Regionen zurückzuführen ($F_{region\text{-}total} = 0{,}011$) ist. Bei selbstkompatiblen Arten ist der Großteil der genetischen Variabilität zwischen den Populationen zu finden, während sie bei selbstinkompatiblen Arten innerhalb der Population zu finden ist (Hamrick & Godt 1989), was auch darauf hinweist, dass Selbstbefruchtung bei *C. canescens* eine untergeordnete Rolle spielt.

Auch innerhalb der Regionen sind die Populationen im Mittel im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Dies spricht dafür, dass Selbstbestäubung hier eine geringe Rolle spielt, was mit den Ergebnissen der Bestäubungsexperimente übereinstimmt. Aufgrund dieser Tatsache ist davon auszugehen, dass die Populationen genetisch nur langsam verarmen.

Einige Populationen aus verschiedenen Regionen zeigen jedoch signifikant höhere F_{ST}-Werte ($F_{ST} > 0{,}3$) und somit auch signifikante Abweichungen vom HWG. So war bei insgesamt vier Populationen aus Bielefeld, Berlin und Lüneburg ein signifikant erhöhter Inzuchtkoeffizient nachzuweisen.

Hierfür sind mehrere Ursachen denkbar. Ein möglicher Fehler wäre das Auftreten eines Wahlund-Effektes, der durch die Vereinigung zweier Subpopulationen bei der Probenahme auftreten kann. Hierbei werden genetisch voneinander differenzierte und im HWG befindliche Populationen vereinigt, was zu einem Heterozygotendefizit führt. Die drei untersuchten Populationen aus der Region Lüneburg waren lediglich 100 m bzw. 300 m voneinander entfernt, sodass dieser Faktor eine Rolle spielen könnte. Gleiches gilt für die Populationen aus der Region Bielefeld, die sich aus zahlreichen mehr oder weniger diskreten Patches zusammensetzten. Da der Radius bei der Probenahme lediglich 15 m betrug und die Entnahme im Zentrum der Population erfolgte, ist diese Fehlerquelle als wenig wahrscheinlich einzustufen.

Auch ein Einfluss der Populationsgröße auf den Inzuchtkoeffizienten ist denkbar. Kleine Populationen sind aufgrund genetischer Drift und verstärkter Selbstbefruchtung stärker vom Aussterben bedroht (Frankham 1996, Honnay, O. & Jacquemyn 2007). Die einzige bayerische Population, die einen deutlich erhöhten Inzuchtkoeffizient aufweist, hat eine Populationsgröße von < 100 Individuen und ist durch einen dichten Baumbestand isoliert (Abensberg). Ein Zusammenhang von Populationsgröße, Fitness und genetischer Diversität ist bei seltenen Arten stärker als bei häufigen. Obwohl die Heterozygotie sowie die Anzahl der Allele und polymorphen Loci mit zunehmender Populationsgröße signifikant ansteigt, zeigt sich der Inzuchtkoeffizient (F) jedoch unabhängig von der Populationsgröße (Leimu et al. 2006).

Trotz des im Rahmen der AFLP-Analysen nachgewiesenen Genflusses ist es möglich, dass der Genaustausch bei einzelnen Populationen unterbunden ist. Populationen, die am Rand des Verbreitungsgebietes liegen, zeigen häufig eine geringere genetische Variation und sind stärker differenziert als Populationen im Arealzentrum (Hamilton & Eckert 2007). Dieser Sachverhalt könnte lediglich für die Abensberger Population zutreffen, da diese am südlichen Rand des

Verbreitungsgebietes in Deutschland liegt. Die genetische Variation innerhalb einer Population ist aber auch stark durch die Anzahl der Ereignisse beeinflusst, die zur Zusammensetzung der heutigen Population geführt haben (JAKOBSSON 2007). So ist schwierig zu klären, ob sich die aktuelle Fragmentierung von Lebensräumen oder eine mögliche prähistorische Fragmentierung aufgrund geologischer und klimatischer Ereignisse in der genetischen Konstitution einer Art widerspiegelt (VANDERGAST et al. 2007). Häufig zeigen Populationen auch genetische Variationen aufgrund länger zurück liegender Schwankungen in der Populationsgröße und im Genfluss (HAMILTON & ECKERT 2007). Eine signifikante genetische Differenzierung tritt oft auch auf kleinräumigen Skalen auf. So konnten BOCKELMANN et al. (2003) für *Elymus athericus* eine signifikante Differenzierung bereits in einem Bereich < 100m nachweisen.

Die genaue Bedeutung von demographischer Stochastizität sowie dem zunehmenden Verlust an genetischer Variabilität für den Fortbestand von fragmentierten Populationen ist schwer zu beurteilen (LANDE 1988; AMOS & BALMFORD 2001), einige Studien haben jedoch gezeigt, dass sowohl demographische als auch genetische Faktoren einen Einfluss haben. (GONZALEZ et al. 1998; BROOKER & BROOKER 2002; KELLER & WALLER 2002).

AFLP- Analysen (Bayern)

Die Annahme, dass die geographisch isolierten Populationen Bayerns auch vom Genfluss isoliert und deshalb genetisch verarmt sind, konnte auch durch die AFLP-Analysen nicht bestätigt werden. Es zeigte sich sogar eine um acht Prozent höhere genetische Variabilität der elf bayerischen Proben im Vergleich zu den 18 übrigen deutschen Populationen. Aufgrund dieser Datenlage kann eine genetische Verarmung dieser Populationen ausgeschlossen werden. Trotz undeutlicher biogeographischer Muster auf regionaler Ebene bilden die südlichen, vom Hauptvorkommen im Norden getrennten Populationen Bayerns und Darmstadts, einen abgetrennten Ast in der neighbour-joining Clusteranalyse. Die Ergebnisse zeigen, dass im Nahbereich ein verstärkter Austausch genetischen Materials stattfindet, und sich infolgedessen die im Süden gelegenen Populationen insgesamt ähnlicher sind. Der Genfluss über weitere Strecken ist jedoch trotz starker Fragmentierung nicht blockiert.

Es hat sich gezeigt, dass auch kleine, isolierte Populationen von *C. canescens* nicht genetisch verarmt und nicht von Inzuchteffekten bedroht sind.

4.4.1.6 Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und Horstgröße

Bei den untersuchten Populationen von *C. canescens* hat sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen Fitness und genetischer Diversität gezeigt. Individuen mit zwei heterozygoten Loci waren im Mittel größer als Individuen mit zwei homozygoten Loci. Dies weist auf eine höhere Fitness von genetisch diversen Populationen hin. Auf Populationsebene war die genetische Diversität signifikant mit der Horstgröße korreliert. Dieser Effekt ließ sich auf Individu-

enebene jedoch nicht zeigen. Mögliche Erklärungen hierfür sind, dass die verwendeten genetischen Marker den Grad der genetischen Diversität in genetisch verarmten Populationen nicht exakt repräsentieren. Eine positive Korrelation zwischen genetischer Variabilität und Fitness ist bei DNA-Methoden deutlich stärker als bei Isoenzymanalysen (Leimu et al. 2006).
Das Silbergras ist als auskreuzend einzustufen und hat folglich mit hoher Wahrscheinlichkeit genetische Last angesammelt, was die Art grundsätzlich empfindlich gegenüber einer erhöhten Inzuchtrate macht. Eine daraus resultierende genetische Verarmung kann negative Auswirkungen auf die Fitness der Art haben. Um diesen Aspekt zu untersuchen, wurde der Horstdurchmesser als Maß für die Fitness mit der genetischen Diversität korreliert. Im Rahmen der Isoenzymanalysen konnte eine signifikant hohe Korrelation von $r=0{,}648$ und $p<0{,}001$ zwischen Horstgröße und genetischen Diversität gefunden werden. Durch die AFLP Analysen war eine genauere Quantifizierung (178 AFLP-Loci statt 2 Isoenzym-Loci) möglich. Es hat sich gezeigt, dass zwischen den beiden Parametern kein signifikanter Zusammenhang besteht. Ein Vergleich der Methoden hat keine Korrelation zwischen den H_e-Werten beider Methoden ergeben. Da bei AFLP-Analysen viele verschiedene Stellen mit unbekannter Funktion im Genom Verwendung finden, gelten ihre Marker als selektionsneutral. Im Gegensatz dazu kommt den beiden Isoenzym-Loci GPI und PGM auf jeden Fall eine physiologische Funktion zu. Die hohe Korrelation mit der Wachstumsrate ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf natürliche Selektion der untersuchten Isoenzym-Loci oder auf gekoppelte Loci zurückzuführen. Des Weiteren ist jedoch auch nicht auszuschließen, dass der Horstdurchmesser als Fitnessparameter ungeeignet ist, da Standortfaktoren, wie Wasser- oder Nährstoffverfügbarkeit, sowie hohe Dynamik am Standort das Wachstum beeinflussen können.

4.4.2 Bestäubungsexperimente

Die Experimente zur Bestäubungsbiologie von *C. canescens* haben gezeigt, dass die Art selbstkompatibel ist, jedoch bei Fremdbestäubung eine signifikant höhere Anzahl von fertilen Karyopsen gebildet wird.

Fehlerdiskussion:

Der gewählte methodische Ansatz hat sich als nur bedingt geeignet herausgestellt. Die im Gewächshaus unter Sommertagsbedingungen aufgestellten Pflanzen waren sehr vital und bildeten zahlreiche Rispen. Durch die Licht-, Temperatur- und Wasserverhältnisse kamen alle Pflanzen synchron zur Blüte. Die Verwendung des wasserdampfdurchlässigen Dialyseschlauchs stellte sich jedoch als problematisch heraus, da die Behandlung „Verpackung" der Rispen einen hochsignifikanten Einfluss auf das Gesamtergebnis hatte. Die deutlich geringere Zahl an gebildeten Karyopsen kann durch mehrere Ursachen bedingt sein. Da *C. canescens* an hohe Temperaturen angepasst ist, wurde auf eine zusätzliche Schattierung im Gewächshaus verzichtet. Es ist denkbar, dass aufgrund der Sonneneinstrahlung in den verschlossenen Dialyseschläuchen sehr hohe Temperaturen aufgetreten sind, die sich negativ auf die Samenbildung ausgewirkt haben. Allerdings zeigten die Kontrollen im Freiland, die der gleichen Strahlungemenge ausgesetzt waren, deutlich höhere Keimraten. Möglicherweise gibt es auch eine klare Trennung der männlichen und weiblichen Blühphase (Dichogamie), die über die gesamte Population zeitlich so genau geregelt ist, dass eine Selbstbestäubung verhindert wird. Da aber auch bei erzwungener Selbstbefruchtung Karyopsen gebildet wurden, kann dies ausgeschlossen werden.

Ein weiterer Aspekt in Zusammenhang mit einer effektiven Bestäubung innerhalb der Schläuche, ist der fehlende Windeinfluss. Um eine Bestäubung zu gewährleisten, wurden die Schläuche jeden zweiten Tag geschüttelt, sodass die Pollen innerhalb des Schlauchs verteilt wurden. Offensichtlich war dies nicht ausreichend, da die Kontrollen im Freiland, die durch Windeinfluss permanent geschüttelt wurden, deutlich höhere Keimraten aufwiesen. Friedman & Harder (2004) deuten die Blütenarchitektur der Poaceae als Anpassung an Windbestäubung, da hierdurch der Luftstrom so manipuliert wird, dass der Pollenimport und -export gesteigert wird. Die geringe Zahl gebildeter Karyopsen lässt sich gut erklären, wenn man berücksichtigt, dass in den Dialyseschläuchen weder Windeinfluss noch Blütenarchitektur einen positiven Einfluss auf die Bestäubungseffizienz nehmen konnten.

Die Anzahl der gebildeten Karyopsen pro Ährchen liegt bei den verpackten Rispen höher, als bei den frei bestäubten Rispen. Die Werte lassen sich jedoch nur bedingt vergleichen, da die unverpackten Rispen zum Erntezeitpunkt möglicherweise schon Karyopsen ausgestreut hatten. Es war nicht möglich, Auffangvorrichtungen für herabfallende Karyopsen zu installieren. Folglich waren bei der Auszählung der frei bestäubten Rispen nicht mehr alle Karyopsen enthalten, was die niedrigeren Werte erklären würde. Für die weiteren Analysen wurden deshalb die Keimraten betrachtet.

Auskreuzungsdistanz

Zur Darstellung der optimalen Auskreuzungsdistanz wurden nur die Keimraten aus dem experimentellen Ansatz „verpackt" herangezogen. Den frei bestäubten Rispen stand potentiell eine große Menge Pollen aus unterschiedlichen Populationen zur Verfügung, sodass hier eine Aussage über die Auskreuzungsdistanz nicht möglich ist. Allerdings weisen die signifikant höheren Keimraten der frei bestäubten Rispen darauf hin, dass die Befruchtung mit Pollen unterschiedlicher Genotypen erfolgreicher verläuft. Dies ist widerum ein Indiz dafür, dass Inzuchtdepression einen Einfluss hat und beide Populationen dieser Inzuchtdepression gleich stark unterliegen, was auch die Ursache für die hohe Fruchtbarkeit der frei bestäubten Rispen sein dürfte. Da die Pflanzen der unterschiedlichen Populationen im Gewächshaus gemischt standen, ist eine Befruchtung mit Pollen aus einer anderen Population wahrscheinlich.

Betrachtet man ausschließlich die verpackten Rispen, so zeigt sich eine signifikant höhere Keimrate bei den fremdbestäubten Rispen (d.h. zwei Rispen von Pflanzen aus unterschiedlichen Populationen in einem Schlauch). Bei den übrigen Behandlungen (Gleiche Population; selbst, nah, weit) lässt sich eine Tendenz von selbst < nah < weit zeigen, die zu erwarten war, jedoch nicht signifikant ist.

Selbstkompatibilität und Inzucht

Die Experimente machen deutlich, dass Bestäubung zwischen Pflanzen verschiedener Populationen klar effektiver ist als von Individuen der selben Population. Dennoch fand in sehr geringem Umfang auch Selbstbefruchtung statt, was zeigt, dass *C. canescens* selbstkompatibel ist (Marshall 1967). In kleinen, isolierten Populationen kann es besonders aufgrund von Flaschenhalseffekten zu einem Rückgang der Selbstinkompatibilität kommen (Porcher & Lande 2005). Zwischen den beiden Populationen aus dem NSG Pettstadt und Exerzierplatz zeigten sich jedoch keine signifikanten Unterschiede bei der Keimrate. Auch die Kontrollen im Freiland ergaben hier keine Unterschiede. Da die Populationen aufgrund unterschiedlicher F-Werte (Isoenzymanalyse) ausgewählt wurden, hätte man erwarten können, dass die Keimraten der Population im NSG Pettstadt höher liegen als im NSG Exerzierplatz bzw. die Population mit dem höheren F-Wert (Exerzierplatz) stärkere Inzuchtdepression aufweist. Dies war jedoch nicht zu beobachten.

Es ist anzunehmen, dass Selbstbefruchtung oder Auskreuzung mit nahe Verwandten Individuen in frühen Besiedlungsstadien mit wenigen Gründerindividuen häufig stattfindet (Taylor et al. 1999). Die daraus resultierende genetische Struktur der Population kann bei selbstkompatiblen Arten, deren Fortbestand von der kontinuierlichen Besiedlung neuer patches durch einzelne Individuen abhängt, zu Inzuchtdepression führen. Die tatsächliche Ausprägung einer Inzuchtdepression ist häufig umweltabhängig (Dudash 1990; Pray et al. 1994) und kann unter Einwirkung von Stress verstärkt sein (Keller & Waller 2002). Inwieweit die gewählte Versuchsanordnung Stress auf die Pflanzen ausgeübt hat, ist schwer zu beurteilen, jedoch kann dieser Faktor die Samenbildung durchaus beeinflusst haben.

In Populationen, in denen Inzucht seit längerer Zeit vorkommt, können die Auswirkungen von Inzuchtdepression bei selbstkompatiblen Individuen geringer sein, sodass die Folgen kleiner Populationsgrößen für sie weniger Bedeutung haben (Busch 2005).

Insgesamt lagen die Keimraten in einem sehr niedrigen Bereich. Bei erzwungener Selbstbefruchtung waren gerade 0,3 % der gebildeten Karyopsen keimfähig. Bei Fremdbefruchtung mit Pollen aus einer anderen Population lagen die Keimraten immerhin im Bereich von ca. 12%. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Keimraten durch den methodischen Effekt der Verpackung beeinflusst sind, sodass eine klare Aussage zur Inzuchtwahrscheinlichkeit der beiden Populationen nicht möglich ist.

Es lässt sich jedoch feststellen, dass Selbstbefruchtung oder Befruchtung mit Pollen von nah benachbarten Individuen bei *C. canescens* zu sehr geringen Keimraten führt. Karyopsen von Individuen, denen zur Befruchtung Pollen aus anderen Genpools (fremde Populationen) zur Verfügung standen, zeigten signifikant höhere Keimraten. Folglich ist *C. canescens* als selbstkompatibel und auskreuzend einzustufen.

4.4.3 Schlussfolgerungen für den Artenschutz

Als Ergebnis der populationsgenetischen Untersuchungen lässt sich feststellen, dass die genetische Diversität und die damit verbundene langfristige Anpassungsfähigkeit als dringende Voraussetzung für die Überlebensfähigkeit der Populationen von *C. canescens* gewährleistet ist. Der Genfluss ist nicht eingeschränkt und stellt trotz zum Teil starker Fragmentierung der Sandmagerrasen keinen limitierenden Faktor für *C. canescens* dar.

Da die Art als auskreuzend einzustufen ist, ist sie grundsätzlich sensibel gegenüber einer erhöhten Inzuchtrate infolge der Ansammlung genetischer Last. Diese wirkt sich besonders bei kleinen, räumlich isolierten Populationen aus. Für Biotopverbund- oder Pflegemaßnahmen sind kleine Restpopulationen deshalb keine guten Ausgangspunkte für eine Neuetablierung.

Aufgrund der schwachen Abhängigkeit der genetischen Distanz von der geographischen Distanz auf regionaler Ebene kann eine extrem kleinräumige Differenzierung ausgeschlossen werden. Bei einer Neuansiedlung der Art ist es aus genetischer Sicht unproblematisch, auf Diasporen aus anderen nahegelegenen Populationen zurückzugreifen. In einer Entfernung von 50 km ist eine genetische Distanz von 1.5 % der Gesamtvariation zu finden. Priorität sollte dennoch der Erhalt vorhandener Populationen am Standort haben. Vor der Durchführung solcher Maßnahmen muss vor allem auch auf standortökologische Ähnlichkeiten geachtet werden (vgl. Kapitel Etablierung), um lokale Anpassung an Standortbedingungen zu nutzen (Hufford & Mazer 2003). Die Gefahr einer Florenverfälschung steht einem Nutzen durch Biotopverbund gegenüber. Ein Verbund reduziert die Anfälligkeit des Silbergrases gegenüber einer erhöhten Inzuchtrate. Die Gewichtung der Vor- und Nachteile muss im Einzelfall für jede Maßnahme und jeden Standort vorgenommen werden.

5. Ausbreitungsbiologie

5.1 Einleitung: Ausbreitungsbiologische Begriffe und Fragestellungen

Das Vorkommen einer Art an einem bestimmten Standort setzt immer eine Ausbreitung von wachstums- oder keimfähigen Diasporen voraus, sofern diese nicht in Form einer Diasporenbank im Boden vorliegen. Für die Ansiedlung einer Art durch Etablierung aus einer Diasporenbank (dispersal in time) ist eine vorherige Ausbreitung der Diasporen nötig (dispersal in space, Bakker et al. 1996). Somit lassen sich Fragen nach einer erfolgreichen Etablierung einer Art an einem bestimmten Standort (Etablierungswahrscheinlichkeit, standörtliche Gegebenheiten, Biotopverbund) nur mit Kenntnissen zur Ausbreitungsfähigkeit einer Art beantworten (Guisan et al. 2006).

Warum werden Diasporen ausgebreitet? Die Frage scheint banal, hat aber einen entscheidenden Einfluss auf den Fortbestand von Arten und Lebensgemeinschaften. Ausbreitung, also die Fortbewegung von Diasporen von der Mutterpflanze weg, hat vor allem einen Einfluss auf die Fitness der Individuen. Je weiter die Diasporen verbreitet werden, desto niedriger ist die Wahrscheinlichkeit für einen Genaustausch mit nahe verwandten Individuen. Fernausbreitungsereignisse können trotz ihrer Seltenheit entscheidend für die Erschließung neuer Habitate und die Aufrechterhaltung des Genaustausches sein (Heil et al. 2004, Trakhtenbrot et al. 2005).

Neben diesem genetischen Aspekt spielt aber auch Konkurrenz eine Rolle. Durch eine Ausbreitung der Diasporen wird eine mögliche Konkurrenz um Ressourcen zwischen den Jungpflanzen im Nahbereich der Mutterpflanze vermieden. Gerade in Sandlebensräumen, die extreme Standortbedingungen aufweisen, ist es entscheidend, geeignete Stellen für eine erfolgreiche Keimung und Etablierung zu finden. Nach Störereignissen kann die Fähigkeit, „non-habitat-patches" zu überwinden, entscheidend für den Erfolg einer Art sein (Wimberley 2006). Die Eignung eines Habitats hängt in erster Linie vom aktuellen Zustand des Standortes ab (Tischew & Kirmer 2007). Neben abiotischen Standortbedingungen spielen vor allem auch die vorherrschende Dynamik und die am Standort dominierende Vegetation eine Rolle für Regenerations- und Kolonisierungsprozesse (Bastian & Schreiber 1994).

Für eine Beurteilung des Entwicklungspotentials von Sandmagerrasen sind neben Kenntnissen zur Diasporenbank (Bakker et al. 1996, Strykstra et al. 1998a, Jentsch 2004) vor allem auch Untersuchungen zur Art und Effizienz der Diasporenausbreitung einer Art von immenser Bedeutung (Poschlod 1996, Sautter 1994). Im Rahmen dieser Arbeit wird der Begriff „Kolonisierungspotential" definiert als Fähigkeit einer Art, Diasporen räumlich zu verbreiten und Keimlinge an einem geeigneten Standort zu etablieren, der noch nicht von Individuen der gleichen Art besetzt ist. Bei der Untersuchung des Kolonisierungspotentials von Diasporen mittels unterschiedlicher Vektoren steht die Frage nach der tatsächlichen Ausbreitungsfähigkeit im Zentrum. Diese Ausbreitungsfähigkeit ist Teil des Kolonisierungspotentials, das von immenser Bedeutung für die Dynamik (Venable & Brown 1993, Levin & Muller-Landau 2000) und das Überleben von Metapopulationen ist (Hanski 1998). Auch die Wanderung von

Arten unter sich ändernden klimatischen Bedingungen wird durch das Ausbreitungspotential einer Art beeinflusst (Cain et al. 1998; Higgins & Richardson 1999). Nicht zuletzt beeinflusst es auch den Erfolg von Naturschutzprojekten (Bakker et al. 1996, Bakker & Berendse 1999).

Demnach sind sowohl zur Interpretation dynamischer Prozesse innerhalb einer Population als auch zwischen Populationen ausbreitungsbiologische Parameter zu berücksichtigen (Harper 1977). Ein entscheidender Aspekt bei der Vernetzung von Habitaten ist die Ausbreitungsfähigkeit der Arten. Hier stellt sich die Frage, ob eine neu geschaffene Fläche überhaupt von den Diasporen der Zielarten erreicht werden kann (Clark et al. 2003). In diesem Zusammenhang weisen Cain et al. (2000) darauf hin, dass die Fernausbreitung eine wichtige Komponente im Ausbreitungsprozess darstellt (vgl. auch Heil et al. 2004, Trakhtenbrot et al. 2005). Modellrechnungen zeigten, dass viele Arten der offenen Kulturlandschaft z.T. mehrere Jahrzehnte benötigen, um eine Distanz von 500 Metern zurückzulegen (vgl. Verkaar 1990). In Zusammenhang mit der geringen Ausbreitungsfähigkeit vieler Arten (Ellenberg 1996, Primack & Miao 1992, Poschlod et al. 1996, Kunzmann 2000) wird der Rückgang und die Fragmentierung vorhandener Habitate häufig als Ursache für den Artenrückgang diskutiert (Opdam 1990, Hodgson & Grime 1990, Primack & Miao 1992).

Die zunehmende Fragmentierung führt dazu, dass Arten, deren Diasporen nur geringe Distanzen überbrücken können, nicht in der Lage sind, weiter entfernte Populationen oder potentielle Standorte zu erreichen. Somit ist der Genaustausch über den Vektor Ausbreitung eingeschränkt oder unterbunden (DiBattista 2007). Als Folge daraus sind kleine, räumlich isolierte Populationen aufgrund ihrer demographischen oder genetischen Konstitution durch umweltbedingte Zufallsereignisse besonders gefährdet (Opdam 1990). Trotz dieser zunehmenden Gefährdung können Arten auf lokaler Ebene überleben, wenn genügend geeignete und unbesiedelte Stellen zur Verfügung stehen (van der Meijden et al. 1992, Ouborg 1993, Tischew & Kirmer 2007). Geringere Individuenzahlen innerhalb von Populationen und zunehmende Wachstumsraten aufgrund von Nährstoffeintrag haben z.T. gegensätzliche Auswirkungen auf Samenproduktion und Keimungsrate. Auf Individuenebene hat sich gezeigt, dass die Samenproduktion in kleinen fragmentierten Populationen geringer war als in großen Populationen (Fischer & Mathies 1998a, Kery et al. 2000). Dies ist in erster Linie auf Inzuchtdepression (Charlesworth & Charlesworth 1987) oder verringerte Bestäubungsraten zurückzuführen (Cunningham 2000). Auch die Keimfähigkeit der Diasporen kann bei kleinen, fragmentierten Populationen verringert sein (Charlesworth & Charlesworth 1987). Im Kontrast hierzu führen erhöhte Wachstumsraten zu einer gesteigerten Samenproduktion (Galloway 2001) und höheren Keimraten (Roach & Wulff 1987). Der Einfluss dieser Faktoren auf die Ausbreitungsfähigkeit einer Art ist jedoch noch weitestgehend unklar.

Es ist zu erwarten, dass sich eine verringerte Ausbreitungsfähigkeit auch im Genpool einer Art widerspiegelt. In kleinen, isolierten Populationen kann es zu einer Selektion zugunsten von Individuen mit verringerter Ausbreitungsfähigkeit kommen, da nur solche Individuen im Genpool repräsentiert sind, die sich in der Nähe etablieren (Carlquist 1966). In kleinen Populationen ist diese Selektion stärker als in großen. Bereits nach sechs Generationen konnten

messbare Effekte einer Selektion zugunsten von Individuen mit geringerer Ausbreitungsfähigkeit nachgewiesen werden (Cody & Overton 1996). Diese Effekte waren auf eine Veränderung der Samenmorphologie zurückzuführen. Die in kleinen, fragmentierten Populationen besonders wirksame genetische Drift kann zu einer Verringerung der Variation von Eigenschaften führen (Ellstrand & Elam 1993, Booy et al. 2000). Betrifft diese Änderung morphologische Charakteristika, die z.B. die Flugeigenschaften der Samen beeinflussen, so spiegelt sich dies in verringerten Ausbreitungsdistanzen wider (Augspurger & Franson 1993). Betreffen die Variationen das Samengewicht, so kann auch dies einen starken Einfluss auf die Ausbreitungsfähigkeit einer Art haben. Nehmen die Samen an Gewicht zu, so hat dies negative Auswirkungen auf die Ausbreitungsdistanz, da schwere Samen schlechter durch Wind ausgebreitet werden als leichte (Greene & Johnson 1993). Leichte Samen werden zwar besser ausgebreitet, haben aber u.U. eine schlechtere Keimfähigkeit und tragen somit möglicherweise nicht zum Ausbreitungsgerfolg bei (Strykstra et al. 1998b). Veränderungen der Blütenarchitektur können den Pollenimport und -export sowie u.U. auch die Freisetzung der Karyopsen beeinflussen (Friedmann & Harder 2004).

Die Arten der Sandlebensräume nutzen unterschiedliche Vektoren zur Ausbreitung. Gerade im Hinblick auf mannigfaltige Ausbreitungsmedien weisen Bonn & Poschlod (1998) auf die Problematik einer Einordnung in das Klassifikationssystem von Luftensteiner (1982) hin. Auch wenn in dem Klassifikationssystem nicht alle ausbreitungsrelevanten Prozesse abgebildet werden, so ist es doch für die Fragestellungen im Rahmen dieser Arbeit sehr gut geeignet, da hier die Anemochorie im Mittelpunkt steht. Nach der Terminologie von Luftensteiner 1982 sind demnach für *C. canescens* in erster Linie folgende Ausbreitungsprozesse von Bedeutung:

- Anemochorie (Ausbreitung durch Wind)
- Semachorie (Ausstreu durch Einwirkung äußerer Kräfte)
- Zoochorie (Ausbreitung durch Tiere)
- Hemerochorie (Ausbreitung durch menschliche Einflüsse)

In frühen Vegetationsstadien, wie Sandmagerrasen, ist Wind die treibende Kraft für Ausbreitungsprozesse (Fenner 1985, Van der Pijl 1982). Auch für das Silbergras ist in erster Linie die Windausbreitung von Bedeutung. Frey & Hensen (1995) beschreiben für *C. canescens* aufgrund des Haarkranzes sowie der Verbindung von Karyopse und Deckspelze eine pterochore (Flügel) und trichometeochore (Schirmchen, Federschweif) Ausbreitung. Nach Müller-Schneider (1977) liegt hier also eine Ausbreitung durch den Wind mittels Flügeln bzw. einem Schirmchen oder Federschweif vor. Über die Ausbreitungsdistanzen sind widersprüchliche Angaben in der Literatur zu finden. Während Frey & Hensen (1995) eine weite Verwehung der nur 0,06 mg schweren Samen postulieren, gehen Ellenberg (1996) und Kunzmann (2000) eher von Nahausbreitung aus. Unbestritten dürfte jedoch sein, dass die Art aufgrund ihrer morphologischen Anpassungen und des Samengewichts als anemochor einzustufen ist.

Windausbreitung ist jedoch nur dann effektiv, wenn die Individuen auch dem Einfluss der Winde ausgesetzt sind, was jedoch häufig nicht mehr der Fall ist, da viele Flächen durch strukturelle Barrieren abgeschirmt werden (Heil et al. 2004). Die zunehmende Sukzession führt dazu, dass Winddynamik durch aufkommende Sträucher oder Bäume eingeschränkt oder gar unterbunden wird, da Flächen mit größeren Offensandbereichen fehlen. Gerade bei geringeren Windgeschwindigkeiten spielen Turbulenzen eine entscheidende Rolle für die Freisetzung und Ausbreitung von Diasporen (Skarpaas 2006). Eine Verbreitung der Karyopsen mit den Offensanden, wie dies für viele Frühjahrstherophyten beschrieben ist, findet dann kaum noch statt. Aufgrund der Zuwanderung von Konkurrenzarten mit größerer Wuchshöhe wie z.B. *Calamagrostis epigejos* wird der Windeinfluss zusätzlich eingeschränkt. In Hinblick auf die Ausbreitungsfähigkeit einer Art ist vor allem die Fernausbreitung von großer Bedeutung, jedoch kaum näher zu quantifizieren (Bullock & Clarke 2000; Cain et al. 2000). Es wurden zahlreiche Modelle entwickelt, um Fernausbreitungsereignisse durch Wind auf der Grundlage physikalischer Gesetzmäßigkeiten vorherzusagen (vgl. Okubo & Levin 1989, Andersen 1991, Nathan et al. 2002a, Tackenberg 2003). Diese Modelle beschreiben den Samenflug anhand typischer Charakteristika der Samen und Pflanzen, sowie der Umgebungsvegetation und Windeigenschaften. In Bezug auf die Pflanzen sind diese Charakteristika die Höhe der Fruchtstände sowie die Fluggeschwindigkeit der Samen. Die Höhe des Fruchtstandes spielt jedoch nur dann eine Rolle, wenn die Samen oberhalb der umgebenden Vegetation freigesetzt werden, also unter Windeinfluss stehen (Sheldon & Burrows 1973). Daneben sind Turbulenzen der vertikalen Windgeschwindigkeit als Schlüsselprozess für Fernausbreitungsereignisse anzusehen (Soons et al. 2004). Diese Modelle sind in der Lage, Fernausbreitung zu simulieren und liefern für Arten mit Windausbreitung gute Ergebnisse (Nathan et al. 2002a, Tackenberg 2003). Grundlage hierfür sind jedoch umfangreiche Daten zur Nahausbreitung einer Art (Guisan et al. 2006).

An der Ausbreitung von Diasporen sind zahlreiche Ausbreitungsmechanismen (Van der Pijl 1982) und Vektoren (Hughes et al. 1994) beteiligt. Neben der Ausbreitung durch Wind sind dies in erster Linie Wasser, Vögel und größere Säuger. Folglich dürften neben dem Wind als Vektor noch eine Reihe anderer Vektoren die Ausbreitung von *C. canescens* beeinflussen. So liegt nahe, dass die Karyopsen des Silbergrases durch hakige Auswüchse der Deckspelzen und den Haarkranz auch epizoochor ausgebreitet werden. In diesem Zusammenhang weisen Frey & Hensen (1995) auf den Borstenkranz im Kniebereich der Granne sowie das keulenförmig gezähnte Ende der Granne hin. Für eine epizoochore Ausbreitung dürften vor allem Weidetiere, wie Schafe, in Frage kommen (Bonn & Poschlod 1998, Stroh et al. 2002).

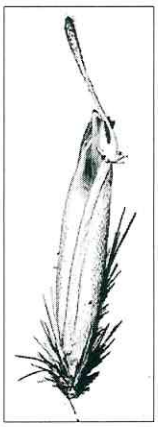


Abb. 5.1: Karyopse von *C. canescens*. Foto: Büren-Rieder (verändert).

Sicherlich spielen morphologische Anpassungen in Bezug auf die Ausbreitungsfähigkeit eine wichtige Rolle, jedoch existieren für Diasporen unabhängig von ihrem Bautyp weitere, mitunter auch zufällige Ausbreitungsmöglichkeiten (Bonn & Poschlod 1998). In Sandmagerrasen ist häufig zu beobachten, dass Ameisen das Wurzelwerk des Silbergrases zur Stabilisierung ihre Bauten

benutzen. Durch die Übersandung wird das Wachstum von *C. canescens* gefördert. Inwieweit Myrmekochorie eine Rolle für die Ausbreitung der Silbergraskaryopsen spielt, bleibt zu klären. Charakteristische Lockstoffe oder Elaiosomen, die eine myrmekochore Ausbreitung nahelegen, sind an den Karyopsen nicht zu finden.

Als weiterer Ausbreitungstyp kommt Agochorie, also der unabsichtliche Transport z.B. durch Fahrzeuge in Frage. Da eine große Zahl der heute in Deutschland vorkommenden Sandmagerrasen ihren Schwerpunkt auf militärischen Übungsplätzen haben, kommt auch ein Samentransport an den Reifen größerer Fahrzeuge (z.B. Militärfahrzeuge zwischen Truppenübungsplätzen) in Betracht (Zwaenepoel et al. 2006). Auf diese Weise würden in kurzer Zeit große Distanzen zurückgelegt werden können. Durch zunehmende Aufgabe oder Verlegung von militärischen Übungsplätzen nimmt die Bedeutung dieses möglichen Vektors jedoch ab.

Neben der Ausbreitung durch generative Diasporen ist in äußerst seltenen Fällen auch eine Ausbreitung durch vegetative Pflanzenteile zu beobachten. Frey & Hensen (1995) beschreiben für das Silbergras ein ausgeprägtes klonales Reproduktionsverhalten. Durch Übersandung verlängern sich die Halme des Silbergrases. An den Knoten bilden sich Wurzeln und Blätter und somit entstehen durch Selbstklonierung neue Pflanzen. Für eine erfolgreiche Ausbreitung im Sinne einer Fortbewegung vom Standort spielt dies jedoch nur eine untergeordnete Rolle. Die „Ausbreitungsdistanz" liegt in diesem Fall im Bereich weniger Zentimeter. Zudem konnte diese Art der Selbstklonierung innerhalb zahlreicher Populationen im Untersuchungsgebiet (Sandachse Franken) über den Zeitraum von 5 Jahren nur ein einziges Mal beobachtet werden. Somit ist diese Art der Ausbreitung zu vernachlässigen (Abb. 5.2).

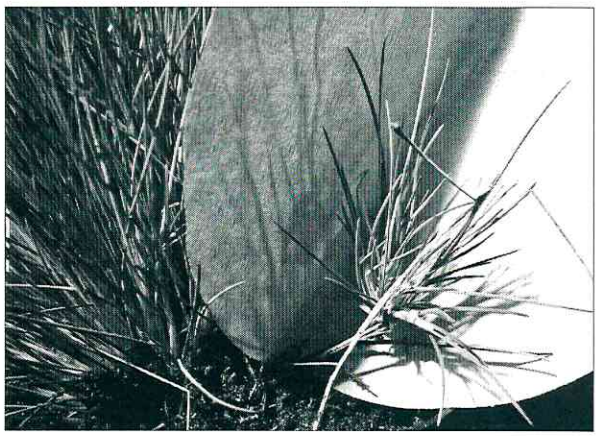


Abb. 5.2: Selbstklonierung bei *C. canescens*.

Frey & Lösch (1998) definieren Ausbreitung als „Transport generativer und vegetativer Diasporen, wobei unter Diaspore die Ausbreitungseinheit verstanden wird. Diese ist ein Pflanzenteil von beliebigem morphologischem Wert, der meist der Ausbreitung und der Reproduktion dient und dafür vom Pflanzenkörper abgetrennt wird".

Der Begriff Fernausbreitung wird häufig für Ausbreitungsdistanzen von mehr als 10 km gebraucht (Heintze 1932). Luftensteiner 1982 schlägt eine Verwendung des Begriffs für Ausbreitungsdistanzen von lediglich 100 m vor, wohingegen Hansson et al. (1992) von Ferntransport sprechen, wenn die Verbreitungsgrenze der Population überschritten wird. Da Populationsgrenzen häufig schwierig zu bestimmen sind (vgl. Kap. 4), wird der Begriff Fernausbreitung im Folgenden für Ausbreitungsdistanzen von mehr als 100 m gebraucht.

Das Ausmaß, in dem Arten von Fragmentierung betroffen sind, hängt stark von der Konnektivität der Habitatpatches ab. Um die Auswirkungen der zunehmenden Fragmentierung auf die Überlebenswahrscheinlichkeit regionaler Populationen einschätzen zu können, sind detaillierte Kenntnisse zum Ausbreitungspotential der Arten nötig.

5.1.1 Zielsetzung und Hypothesen

Im Rahmen dieser Arbeit liegt ein Schwerpunkt darauf, potentielle Habitate für das Silbergras zu erschließen und zu untersuchen, ob die Flächen von den Diasporen selbst erreicht werden können. Die in Frage kommenden Flächen sind selten in einem Stadium mit Offensanden, vielmehr findet man mehr oder weniger weit fortgeschrittene Sukzessionsstadien mit einer meist geschlossenen Vegetations- bzw. Kryptogamenschicht vor. Im Rahmen der Experimente zur Ausbreitungsdistanz von *C. canescens* soll untersucht werden, welche räumlichen Entfernungen von den Karyopsen des Silbergrases unter den im Untersuchungsgebiet vorherrschenden Bedingungen überbrückt werden können. Hier soll aufgezeigt werden, welchen Einfluss der Vektor Wind auf die Ausbreitungsdistanz hat.

Es wird von folgenden Hypothesen ausgegangen:

- *Corynephorus canescens* ist aufgrund seiner morphologischen Anpassungen als primär anemochore Art einzustufen und wird durch Wind verbreitet.

- Da die Karyopsen von *Corynephorus canescens* anemochor ausgebreitet werden, kann von Fernausbreitung ausgegangen werden.

- Die tatsächliche Ausbreitungsdistanz liegt oft im Bereich von wenigen Metern, da sekundäre Ausbreitungsprozesse aufgrund der standörtlichen Gegebenheiten unterbunden werden.

5.2 Methoden zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz

Die Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz der Karyopsen von *C. canescens* wurden auf Flächen durchgeführt, die entweder durch den Schutzstatus (NSG) oder die Eigentumsverhältnisse nur kurzzeitig zugänglich waren. Um die Eingriffe auf den Flächen möglichst gering zu halten und die Effektivität verschiedener Methoden zu testen, wurden Voruntersuchungen durchgeführt. Hierbei konnte sowohl der geeignete Fallentyp als auch die nötige Expositionsdauer der Fallen ermittelt werden. Aus Gründen der Verständlichkeit werden die Voruntersuchungen inklusive ihrer Ergebnisse dem Methodenteil vorangestellt.

5.2.1 Voruntersuchungen zur Ausbreitungsdistanz

Im Jahr 2001 wurden bereits Vorversuche zur Nahausbreitung von *C. canescens* auf dem Firmengelände der Fa. Rehau im Süden von Eltersdorf durchgeführt (vgl. Böger 2002). Im Jahr 1969 wurden die Kiefern auf dieser Fläche gerodet. Großflächige Bodenstörungen fanden seither nicht mehr statt (Regenfuss 1999). Seit den 1970er Jahren ist die Fläche umzäunt. Die größten Bereiche dieser Fläche mit sehr nährstoffarmen Verhältnissen sind von einer moos- und flechtenreichen Silbergrasflur (Spergulo morisonii - Corynephoretum canescentis cladonietosum) bedeckt. Dieses „Pionierstadium" ist seit mehr als 30 Jahren weitgehend stabil.

Im Rahmen der Untersuchungen wurde die Ausbreitung der Silbergras-Karyopsen im Nahbereich des Mutterhorstes beobachtet (ausführliche Methodik in Böger 2002). Es wurden Silbergrashorste ausgewählt, die zahlreiche Rispen trugen und mindestens 0,5 m Abstand zum nächsten Horst aufwiesen. Um den jeweiligen Horst wurden Drahtringe mit 10, 20, 30 und 40 cm Durchmesser gelegt und mit Nägeln befestigt. Die Flächen der Kreisringe betrugen: 10 cm Ring: 0,78 dm^2, 20 cm Ring: 2,35 dm^2, 30 cm Ring: 3,92 dm^2, 40 cm Ring: 5,49 dm^2. Die Kreisringe wurden noch in Segmente in Windrichtung und entgegen der Windrichtung unterteilt. Bei der Kartierung wurde im Abstand von 14 Tagen jeweils die Anzahl der Silbergraskeimlinge pro Flächeneinheit aufgenommen. Bei der Angabe der Keimlinge pro Flächeneinheit wurden die Werte in dm^2 umgerechnet, um einen Vergleich mit den Werten anderer Versuche zu ermöglichen.

Die Anzahl der Keimlinge in den Kreissegmenten in Windrichtung liegen unabhängig von der Distanz mit 60,2% höher als die Zahlen in den Segmenten entgegen der Windrichtung mit 39,8%. Es zeigt sich also auch im unmittelbaren Nahbereich des Horstes ein Einfluss der vorherrschenden Westwinde.

Tab. 5.1: Silbergraskeimlinge pro dm^2 in Abhängigkeit von der Windrichtung (MW; n=6).

	10 cm	20 cm	30 cm	40 cm
In Windrichtung	15,71	8,65	7,46	6,20
Entgegen der Windrichtung	8,11	6,01	5,32	4,06

Tabelle 5.1 zeigt deutlich, dass die höchste Keimlingsdichte in dem innersten Segment, also direkt am Horst, auftritt. Es werden also die meisten Diasporen im direkten Nahbereich des Horstes ausgestreut. Dabei ist der Platzbedarf des Horstes bei den Berechnungen noch nicht berücksichtigt worden. Die Keimlingsdichte nimmt mit zunehmender Entfernung zum Mutterhorst ab. Auch hier zeigt sich ein deutlicher Einfluss der vorherrschenden Westwinde.

Neben der Ausbreitung des Silbergrases im Umkreis von 20 cm wurde auf der gleichen Untersuchungsfläche die Ausbreitung von Silbergraskaryopsen über eine Distanz von 0 m bis 12 m untersucht (Abb. 5.3). Für dieses Experiment wurden 180 Dauerbeobachtungsflächen von je 10 cm x 10 cm angelegt. In Hauptwindrichtung wurden je 10 Flächen à 10 cm x 10 cm in der Moosschicht im Abstand von 10 cm untereinander angeordnet und mit Draht und Nägeln markiert. Daneben wurden Störungen durchgeführt, indem die Moosschicht abgetragen wurde bis die Sandschicht frei lag. Die entstandenen Flächen wurden ebenfalls mit Draht und Nägeln dauerhaft markiert. Im Abstand von 20 cm wurden daneben zwei weitere Flächenreihen dieser Art angeordnet, sodass insgesamt 30 Flächen mit Moos und 30 Störflächen entstanden sind. Diese Anordnung wurde in 3 m und in 10 m Entfernung wiederholt. Über einen Zeitraum von fünf Monaten wurde im Abstand von 14 Tagen die Anzahl der Silbergraskeimlinge auf den Einzelflächen aufgenommen.

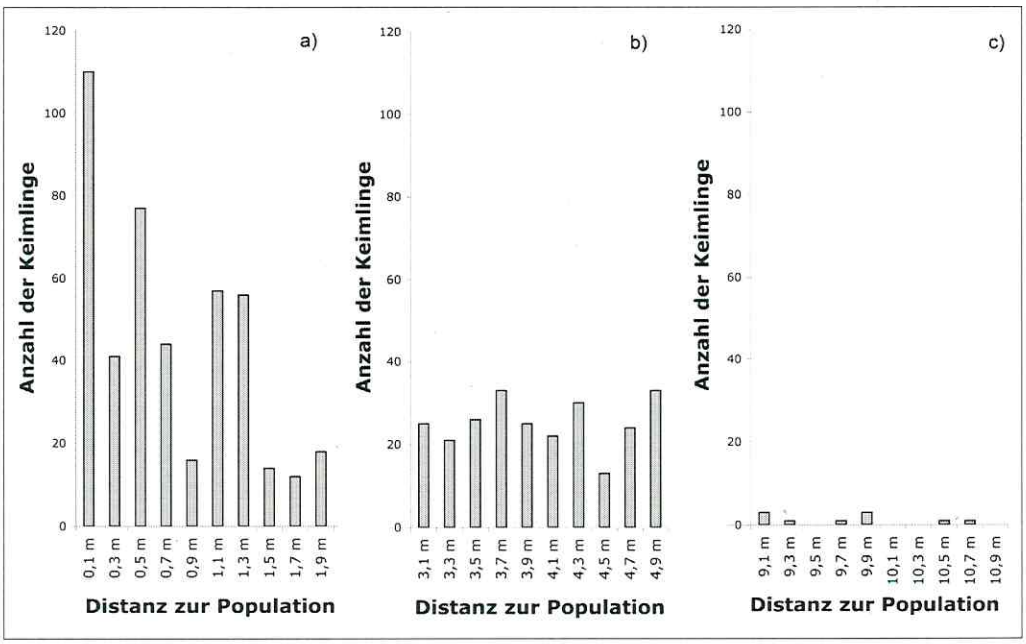


Abb. 5.3: Anzahl von Silbergraskeimlingen im Oktober 2001 auf Dauerbeobachtungsflächen von je 10 cm x 10 cm Größe in Eltersdorf. Summe der Keimlinge in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation (a, b, c jeweils n= 6).

Wie bereits in Abbildung 5.3 dargestellt, ist die größte Anzahl der Silbergras-Keimlinge in unmittelbarer Nähe zum Mutterhorst zu finden. Diese Beobachtung spiegelt sich auch in den Ergebnissen dieses Versuchs wieder. Abbildung 5.3 zeigt die Summe der Keimlinge der drei

Plots, die in unterschiedlicher Entfernung zur Ausgangspopulation in Windrichtung angeordnet sind. Da die Flächengröße 10 cm x 10 cm betrug, sind die angegebenen Werte gleichzeitig als Dichteangabe zu verstehen (Keimlinge pro dm^2).

Keimlingsdichte

Die höchste Keimlingsdichte zeigte sich erwartungsgemäß auf den Flächen, die direkt an die Population angrenzen. Mit zunehmender Entfernung zur Population nimmt die Keimlingsdichte ab. Die im Vergleich zu den anderen Plots höheren Keimlingsdichten in Plot 1 (0-2 m) zeigen, dass die größte Anzahl der Diasporen in diesem Bereich ausgebreitet wird. In Plot 2 liegen die Werte schon deutlich näher beieinander, jedoch ist auch hier keine klare Verteilung der Keimlinge entlang eines Entfernungs-Gradienten zu erkennen. Plot 3 liegt so weit von der Population entfernt, dass es eher auf zufällige Ereignisse zurückzuführen ist, dass Samen potentielle Standorte in dieser Entfernung erreichen. Eine Aussage über die Verteilung innerhalb dieses Plots ist aufgrund der niedrigen Keimlingszahlen nicht möglich. Auch beim Vergleich der prozentualen Anteile der verbreiteten Diasporen zwischen den einzelnen Plots zeigt sich deutlich, dass Plot 1 mit 54% deutlich vor Plot 2 mit 45% und Pot 3 mit ca. 1% liegt.

Die Untersuchungen legen nahe, dass die Diasporen des Silbergrases in Windrichtung zu 89% im Bereich von 0 - 5 Metern verbreitet werden. Untersuchungen zur Fernausbreitung waren mit diesem methodischen Ansatz nicht möglich. Diese Voruntersuchungen weisen darauf hin, dass bei *C. canescens* Nahausbreitung bis zu einer Entfernung von fünf Metern dominiert.

Indirekter Nachweis der Ausbreitungsdistanz

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass es sich bei den Untersuchungen um einen indirekten Nachweis der Ausbreitung handelt. Die Anzahl der Keimlinge lässt nur bedingt Rückschlüsse auf die Anzahl der ausgebreiteten Karyopsen zu. Neben Keimfähigkeit, standörtlichen und klimatischen Bedingungen spielt u.U. auch Myrmekochorie eine Rolle für die Etablierung der Keimlinge an einem Standort (Müller-Schneider 1977). Die auf den Untersuchungsflächen aufgenommenen Keimlinge spiegeln somit möglicherweise nicht die Anzahl der tatsächlich ausgebreiteten Diasporen wieder. Dennoch lässt sich hier ein klarer Trend für weitere Untersuchungen erkennen. Aufgrund dieser Datenlage erscheint es sinnvoll, einen direkten Nachweis zu führen, indem die Anzahl der Karyopsen bestimmt wird. Hierzu wurden ergänzende Vorversuche mit Samenfallen durchgeführt. Zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz von Gräsern werden in der Literatur mehrere Typen von Diasporenfallen besprochen. Dies sind in erster Linie ausgelegte Tücher (Lacey 1982), Keimbettfallen (Baalen 1992), Trockenfallen (Jackel & Poschlod 1994) und mehrere Typen von Klebfallen (Werner 1975, Poschlod 1990).

5.2.2 Voruntersuchungen zum Fallentyp

Um den für die Untersuchung der Ausbreitungsdistanz von Silbergraskaryopsen geeigneten Fallentyp zu ermitteln, wurden im Sommer 2003 Vorversuche durchgeführt, in deren Rahmen drei unterschiedliche Fallentypen getestet wurden.

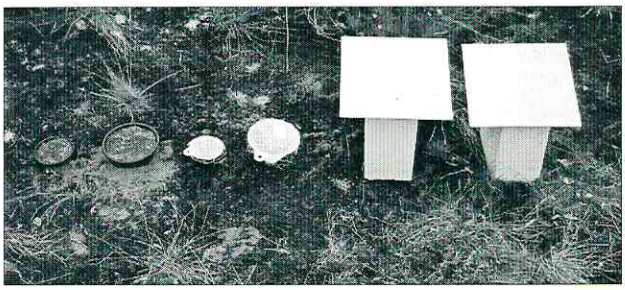


Abb. 5.4: Versuchsanordnung der drei Fallentypen im Gelände (Eltersdorf).

Klebfallen

Bei den verwendeten Fallen handelte es sich um Klebfallen nach Poschlod (1990) bzw. Kunzmann (2000). Die Fallen wurden jedoch modifiziert, um sie an die örtlichen Bedingungen anzupassen. Die von Poschlod und Kunzmann verwendeten Klebfallen hatten eine Größe von ca. 1 m x 1 m und waren in einer Höhe von 40 - 60 cm über dem Boden angebracht. Da in den Untersuchungsgebieten ein z.T. sehr hoher Besucherdruck herrscht, musste die Fangfläche verkleinert werden, da sonst die Gefahr bestand, dass die Fallen entwendet bzw. zerstört werden. Ebenso wurde wegen der geringeren Bestandshöhe der Silbergraspopulationen eine Höhe von 25 cm gewählt. Es wurden Holz- bzw. Kunststoffplatten in zwei verschiedenen Größen (25 cm x 25 cm und 25 cm x 50 cm) und zwei verschiedenen Farben verwendet, um möglichst wenige Insekten anzulocken. Die Platten wurden mit einer Neigung von ca. 11° (vgl. Poschlod 1990) auf Steine geschraubt, um auch bei stärkerem Wind eine hohe Stabilität zu gewährleisten. Anschließend wurden die Platten mit Klarsichtfolie bespannt und mit Raupenleim bestrichen. Die Fangfläche der Klebfallen betrug 1250 cm^2 bzw. 625 cm^2.

Trichterfallen

Die Trichterfallen entsprechen weitestgehend dem Trockenfallentyp nach Jackel & Poschlod (1994). An den Trichtern wurde am unteren Ende eine doppelt gelegte Gaze befestigt, in der die Samen aufgefangen werden. Das untere Ende der Trichter wurde in eine Kunststoffröhre gesteckt, sodass die Gaze geschützt war (Abb. 5.5). Die obere und untere Öffnung der Fallen wurde zum Schutz vor Fraßschäden mit Maschendraht abgedeckt. Es wurden Trichter mit 8 cm und 12 cm Durchmesser getestet. Der obere Rand der Trichter befand sich ca. 10 cm über der Bodenoberfläche, um ein Eindringen von Sand zu verhindern. Die Fangfläche der Trichterfallen betrug 102,07 cm^2 bzw. 43,01 cm^2.

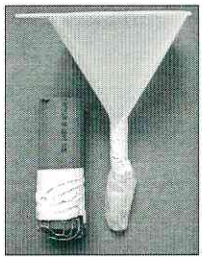


Abb. 5.5: Trichterfalle mit Gaze und Schutzhülle.

Keimbettfallen (Töpfe)

Als dritter Fallentyp wurden Keimbettfallen in Form von Kunststofftöpfen mit einem Durchmesser von 8 cm bzw. 12 cm getestet (vgl. Abb. 5.4). Die Blumentöpfe wurden mit einem Gemisch aus steriler Blumenerde und Quarzsand gefüllt. Die Fangfläche der Keimbettfallen betrug 113,09 cm^2 bzw. 50,26 cm^2. Die Fallen wurden gemeinsam mit den anderen Fallen am 14.08.2003 aufgestellt.

Exposition der Fallen in unterschiedlichen Distanzen

Die Karyopsen des Silbergrases sind je nach klimatischen und standörtlichen Bedingungen Anfang bis Mitte August ausgereift. Um den richtigen Zeitpunkt für die Exposition der Fallen im Gelände zu bestimmen, wurden Rispen mehrerer Pflanzen unter dem Binokular auf Blütenbildung und Samenansatz untersucht. Am 13.08.2003 war die überwiegende Anzahl der Rispen abgeblüht und hatte Karyopsen gebildet. Die Fallen wurden am 14.08.2003 an mehreren Standorten aufgestellt. Es wurden jeweils zwei Klebfallen (grau und braun), zwei Trichterfallen und zwei Keimbettfallen gemeinsam aufgestellt, um einen direkten Vergleich der Fallentypen am selben Standort zu ermöglichen. Die Versuchsanordnung wurde auf einer abgeschobenen Fläche in der „Büg" bei Eggolsheim aufgestellt (N 49°44´57,4´´ EO 11°02´59,1´´). Die nächstliegende Silbergras-Population lag 330 m entfernt in östlicher Richtung. Als weiterer Standort wurde eine vor 10 Jahren aufgeschüttete Düne am Biologikum der Universität Erlangen ausgewählt (N 49°34´51,0´´ EO 11°01´51,5´´). Diese Fläche ist von einem hohen Baumbestand umgeben und weist eine Distanz von 570 m zur nächst gelegenen Silbergras-Population in (nördlicher Richtung) auf. Als dritte Untersuchungsfläche wurde ein Flachdach der Fa. Kaufland in Oberasbach gewählt (N 49°28´10,0´´ EO 10°58´01,2´´). Diese Fläche wurde im Frühjahr 2003 als Ausgleichsmaßnahme für den Bau des Supermarktes angelegt. Als Dachbegrünung wurde Substrat vom nahegelegenen NSG Hainberg in ca. 10 cm Stärke auf das Dach aufgebracht. Aufgrund der sehr trockenen Witterung im Sommer 2003 war das Dach, zu dem Zeitpunkt als die Fallen aufgestellt wurden, vegetationsfrei. Die Distanz zur nächstgelegenen Silbergras-Population betrug 2,36 km in östlicher Richtung. Auf diesen Flächen wurden jeweils 2 Klebfallen, 2 Trichterfallen und 2 Keimbettfallen aufgestellt. Auf dem Firmengelände der Fa. Rehau in Erlangen/Eltersdorf konnten umfangreichere Ausbreitungsexperimente durchgeführt werden, da das Gelände nicht frei zugänglich ist. Auf dieser Untersuchungsfläche wurden insgesamt 6 Klebfallen, 6 Trichterfallen und 6 Keimbettfallen aufgestellt. Hier sollte die Eignung der Fallen auch unter dem Einfluss der vorherrschenden Westwinde untersucht werden. Dazu wurde die Versuchsanordnung entlang der Hauptwindrichtung (Westwinde, vgl. Böger 2002) in 10 m, 20 m und 30 m Entfernung von der Ausgangspopulation aufgestellt, um hier die geeignete Distanz der Fallen für weitere Untersuchungen zu ermitteln. Im Laufe der folgenden Wochen wurde von jeweils 10 Individuen pro Untersuchungsgebiet eine Rispe entnommen und die Anzahl der noch enthaltenen Karyopsen bestimmt. Nachdem bei den untersuchten Indivi-

duen in allen Untersuchungsgebieten über zwei Drittel der Karyopsen pro Rispe ausgefallen waren, wurde das Experiment beendet (29.9.2003). Grund hierfür war, dass der zu erwartende Samenniederschlag auf die Fallen sehr gering wurde, mit zunehmender Expositionsdauer der Fallen aber die Menge des Beifanges an Samen und Insekten zunahm. Die Folien wurden von den Platten abgenommen und auf ein Raster von 5 cm x 5 cm Quadraten aufgelegt. Die Bestimmung der Samen erfolgte unter einem Binokular. Bei den Trichterfallen wurde die Gaze am unteren Ende abgeschnitten und ebenfalls unter dem Binokular die Anzahl der Samen bestimmt. Die Töpfe wurden im Gewächshaus aufgestellt und regelmäßig gegossen, um die Samen zur Keimung zu bringen.

5.2.3 Ergebnisse und Diskussion der Vorversuche

Im Folgenden werden die Ergebnisse der drei getesteten Fallentypen auf der Untersuchungsfläche in Eltersdorf dargestellt.

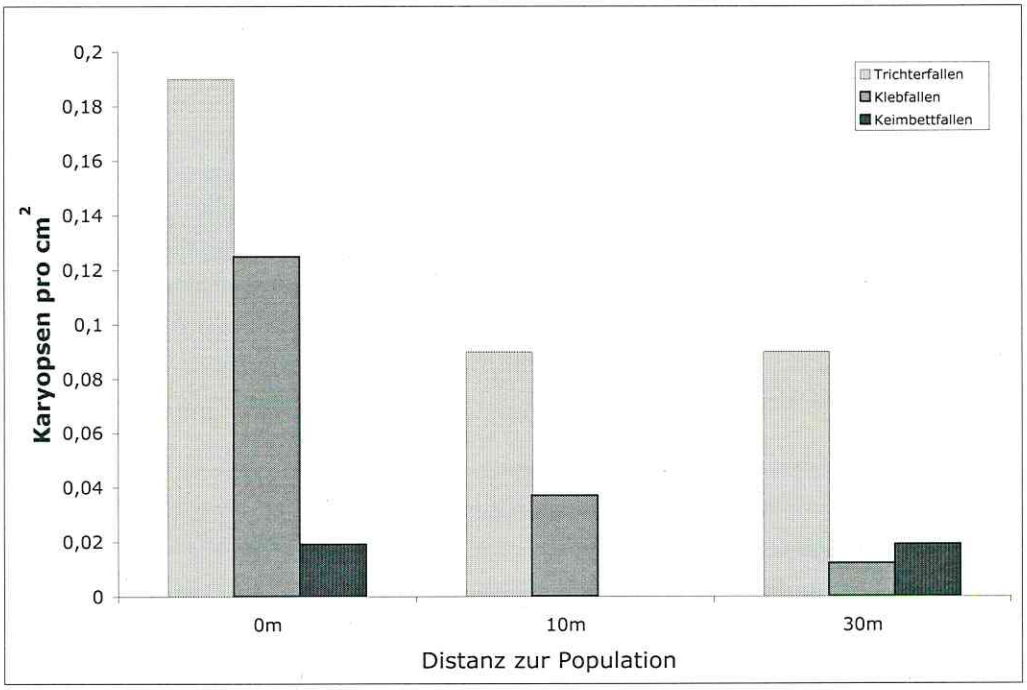


Abb. 5.6: Vergleich der Fallentypen in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation in Windrichtung am Standort Eltersdorf. Summe der Karyopsen pro cm², n=6.

Die Auswertung der Fallen an den drei übrigen Standorten (Büg, Oberasbach und Biologikum) hat ergeben, dass auf diesen Flächen mit keinem der drei Fallentypen Silbergras-Karyopsen gefangen werden konnten. Dies dürfte in erster Linie auf die zu große Distanz zu einer möglichen Ausgangspopulation zurückzuführen sein.

Eignung der Fallen

Abbildung 5.6 zeigt, dass die Verteilung der gefangenen Samen stark vom Fallentyp abhängt. Bezogen auf die Menge der Karyopsen pro cm^2 liegt die Effektivität der Trichterfallen deutlich höher als die der übrigen Fallentypen. In dem Diagramm ist jeweils die Summe der auf den jeweiligen Fallentypen gefangenen Karyopsen pro cm^2 dargestellt. Bei den Klebfallen ergab sich keine Abhängigkeit der Fangleistung von der Fallengröße (25 cm x 25 cm bzw. 25 cm x 50 cm). Die Keimbettfallen lieferten sehr unbefriedigende Ergebnisse. Es war lediglich in zwei von 16 Töpfen je ein Keimling zu finden.

Die Anzahl der gefangenen Karyopsen pro cm^2 liegt bei den Trichterfallen mit einem Durchmesser von 8 cm höher als bei den Fallen mit 12 cm Durchmesser. Da die Anzahl der gefangenen Karyopsen sehr gering ist, ist die Wahrscheinlichkeit, mit den Fallen tatsächlich Silbergras-Karyopsen zu fangen, bei den Fallen mit 12 cm Durchmesser höher. Die Verwendung von Fallen mit noch größerem Durchmesser ist aufgrund des hohen Besucherdrucks auf den Untersuchungsflächen nicht ratsam. Folglich fanden für weitere Untersuchungen Trichterfallen mit einem Durchmesser von 12 cm Verwendung.

Distanzen

Die getesteten Fallentypen wurden an vier Standorten in unterschiedlicher Distanz zur Ausgangspopulation aufgestellt. Auf drei Flächen konnten unabhängig vom Fallentyp keine Silbergras-Karyopsen gefangen werden. Die Flächen waren 330 m (Büg), 570 m (Biologikum), bzw. 2,36 km (Oberasbach) von der nächstgelegenen Silbergras-Population entfernt. Zudem sind an allen drei Flächen strukturelle Barrieren wie z.B. Kiefernforste oder Wohnbebauung vorhanden. Barrieren stellen gerade für anemochore Arten ein großes Problem dar.

Fangleistung

Der Vergleich der drei getesteten Fallentypen zeigt, dass die Trichterfallen die höchste Fangleistung aufweisen. Das Auszählen der Samen auf den Klebfallen hat sich als sehr zeitaufwändig und ungenau herausgestellt. Grund hierfür war in erster Linie die hohe Beifangrate auf den Klebfallen. Neben weiteren Samen waren vor allem viele Insekten auf den Folien zu finden. Hierbei zeigte sich kein Unterschied zwischen den Folien auf grauem und braunem Untergrund. Insgesamt waren 6 Tiere der Gattung Vespa, 1 Ammophila, 3 Honigbienen, 5 Grabwespen, 3 Furchenbienen, etwa 20 weitere Hautflügler, 12 Käfer und 8 Zikaden auf den Folien zu finden. Die Masse der Beifangtiere rekrutierte sich aus Fliegen. Diese z.T. sehr hohe Beifangrate erschwerte es, auf den Folien Silbergras-Karyopsen zu finden und verringerte zusätzlich die Fangfläche. Eine genauere Bestimmung der Tiere war nicht möglich, da die Tiere mit dem Leim verklebt waren und selbst in Alkohol nur schwer zu lösen waren. Obwohl keine Rote-Liste-Arten bei den gefangenen Insekten bestimmt wurden, stellt sich doch die Frage, ob das zu erwartende Ergebnis diese hohe Beifangrate rechtfertigt. Auch eine eindeutige Bestimmung

der Silbergras-Karyopsen war oft nicht möglich, da die 2-3 mm großen Karyopsen z.T. mit dem Leim und anderen Samen verklebt waren. Ein charakteristisches Bestimmungsmerkmal der Karyopsen, die keulig verdickte Granne, war durch das Verkleben kaum zu erkennen. Neben dem zu erwartenden Fehler beim Auszählen der Klebfallen sprechen noch weitere Argumente gegen diesen Fallentyp. Die Herstellung und der Transport dieser Fallen ist sehr aufwändig. Des Weiteren ist es problematisch, Fallen dieser Größe in Gebieten aufzustellen, in denen ein hoher Besucherdruck herrscht. Da die folgenden Experimente mit einem wesentlich höheren Stichprobenumfang durchgeführt werden sollen, ist es wahrscheinlich, dass diese auffälligen Fallen beschädigt bzw. entwendet werden. Die Auswertung der Keimbettfallen erwies sich als unproblematisch, da hier lediglich die Anzahl der aufgelaufenen Silbergras-Keimlinge bestimmt wurde. Es zeigte sich allerdings, dass in allen Keimbettfallen zusammen insgesamt nur zwei Keimlinge aufgelaufen waren. Zur Überprüfung der Keimbedingungen wurde eine Kontrolle angesetzt, die zeigte, dass die Bedingungen für eine Keimung geeignet waren. Aufgrund der geringen Anzahl von Keimlingen ist diese Methode jedoch ungeeignet, um die Ausbreitung der Silbergras-Karyopsen zu untersuchen.

Fazit

Die Trichterfallen lieferten die besten Fangraten. Das Auszählen der Karyopsen unter einem Binokular lieferte eindeutige Ergebnisse, da die Karyopsen in einem sehr guten Zustand und Bestimmungsmerkmale (Haarkranz, keulige Granne) eindeutig zu identifizieren waren. Es ist zudem in Zweifelsfällen möglich, die Karyopsen auszusäen und anschließend eine Bestimmung anhand der aufgelaufenen Keimlinge vorzunehmen. Ein weiterer Vorteil dieses Fallentyps ist die geringe Größe, die es ermöglicht, Fallen auch in größeren Stückzahlen in Gebieten aufzustellen. Des Weiteren sind die Herstellung und der Transport der Fallen kostengünstiger und schneller durchzuführen.

Der Vergleich der Fallentypen hat gezeigt, dass sich Trichterfallen für die Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz des Silbergrases am besten eignen. Sie weisen die höchsten Fangraten auf, sind eindeutig auszuwerten und im Gelände flexibel und in hoher Stückzahl einzusetzen.

5.2.4 Methodik zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz mittels Samenfallen

In Abbildung 5.7 sind die drei Standorte dargestellt, an denen Trichterfallen zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz von *C. canescens* aufgestellt wurden.

Abb. 5.7: Barrieresituation und Versuchsanordnung (rot skizziert) an den drei Untersuchungsflächen Pettstadt, Eltersdorf und Munagelände Bamberg (Quelle: Google™ Earth ©2006).

N

Für die Untersuchung der Ausbreitungsdistanz von Silbergraskaryopsen wurden Trichterfallen mit einem Durchmesser von 12 cm verwendet, da sich in den Voranalysen gezeigt hatte, dass die Fangleistung und die Auswertbarkeit hier am besten sind. Der Eingriff in die Untersuchungsflächen sollte durch die Verwendung von kleinen Fallen möglichst gering gehalten werden. Da eine der Untersuchungsflächen frei zugänglich ist, wurden Fallen mit einer möglichst kleine Fangfläche gewählt, zumal eine Vergrößerung der Fangfläche nicht zwangsläufig zu einem proportional höheren Diasporeneintrag führt (Fischer 1987).

Für die Ausbreitungsexperimente mussten geeignete Flächen ausgewählt werden, die eine Exposition der Fallen über einen längeren Zeitraum ermöglichen. Die Flächen sollten neben einer vitalen, relativ deutlich abgegrenzten Population von *C. canescens* noch verschieden stark ausgeprägte Barrieresituationen aufweisen. Des Weiteren mussten Flächen ausgewählt werden, die einem geringen Besucherdruck ausgesetzt sind. Bezüglich des Expositionszeitpunktes mussten das Ende der Vogelbrutzeit und daran anschließende Pflegemaßnahmen, wie z.B. Beweidung, beachtet werden. Es konnten aber dennoch drei Flächen gefunden werden, die diese Kriterien erfüllen:

- NSG Munagelände Bamberg: militärisches Übungsgelände, eingezäunt und nur mit Zutrittsberechtigung zugänglich
- NSG Pettstadter Sande: frei zugänglich, aber relativ geringer Besucherdruck
- Firmengelände Fa. Rehau in Eltersdorf: Gelände ist eingezäunt und nicht frei zugänglich

Die Flächen unterscheiden sich bezüglich der Faktoren „Barrieren" und „Populationsgröße".

Um Aussagen über die Anzahl von Diasporen treffen zu können, die potentiell an einem Ausbreitungsereignis teilnehmen, wurden an den drei Standorten populationsbiologische Parameter erhoben. Von je 125 zufällig ausgewählten Individuen pro Standort wurde die Anzahl der Rispen pro Horst erhoben. Von 100 Individuen wurde je eine Rispe geerntet und jeweils die Anzahl der Blüten pro Rispe bestimmt.

Des Weiteren wurde an den drei Standorten die Populationsgröße durch Zählung der Individuen bestimmt bzw. hochgerechnet.

Wie in Abbildung 5.7 deutlich wird, ist der Windeinfluss aufgrund verschiedener Barrieresituationen unterschiedlich stark.

Die Untersuchungsfläche in Eltersdorf befindet sich auf Terrassensanden der östlichen Hauptterrasse der Regnitz und ist z.T. von Flugsanden überdeckt (Regenfuss 1999). Hier findet sich ein artenarmes Spergulo morisonii-Corynephoretum canescentis cladonietosum. Neben *Corynephorus canescens, Teesdalia nudicaulis, Spergula morisonii* und *Rumex acetosella* sind Flechten (hauptsächlich der Gattung *Cladonia*) und Moose (überwiegend *Polytrichum piliferum* [Schreb. ex Hedw.]) zu finden. Die Fläche in Eltersdorf weist die stärkste Barrieresituation auf, da der Einfluss der vorherrschenden Westwinde hier durch einen geschlossenen Baumbestand in einer Entfernung von ca. 50 m abgeschwächt wird. Die Untersuchungsfläche im 10,9 ha großen NSG Munagelände ist in großen Teilen von gut ausgebildeten Silbergrasfluren (Corynephoretum) geprägt. Hier finden sich neben *Corynephorus canescens* vor allem *Teesdalia nudicaulis*, *Jasione montana*, *Filago minima*, *Spergula morisonii*, sowie *Alyssum alyssoides* und *Poa bulbosa*. Die Untersuchungsfläche weist ebenfalls Barrieren auf, hier in Form von Häusern. Der Abstand der Versuchsanordnung zu den Barrieren beträgt ca. 250 m, allerdings ist durch eine Straßenkreuzung ein Windkorridor aus West-Südwest vorhanden.

Die wenigsten Barrieren sind auf der Fläche im NSG Pettstadter Sande zu finden. Hier ist der Einfluss der Westwinde nicht durch Barrieren eingeschränkt und es finden sich gut ausgeprägte Silbergrasfluren. Durch Zuflüsse aus der nördlichen Frankenalb sind die Terrassensande an diesem Standort kalkhaltiger. Zudem ist die Fläche durch Pflegemaßnahmen (Oberbodenabtrag) beeinflusst.

Auf diesen ehemals abgeschobenen Flächen finden sich neben *Corynephorus canescens* vor allem Arten wie *Teesdalia nudicaulis*, *Jasione montana*, *Spergula morisonii*, *Rumex acetosella*, *Euphorbia cyparissias*, *Thymus pulegioides* sowie *Trifolium campestre*. Die Versuchsanordnung wurde auf einer vormals abgeschobenen Fläche aufgebaut,

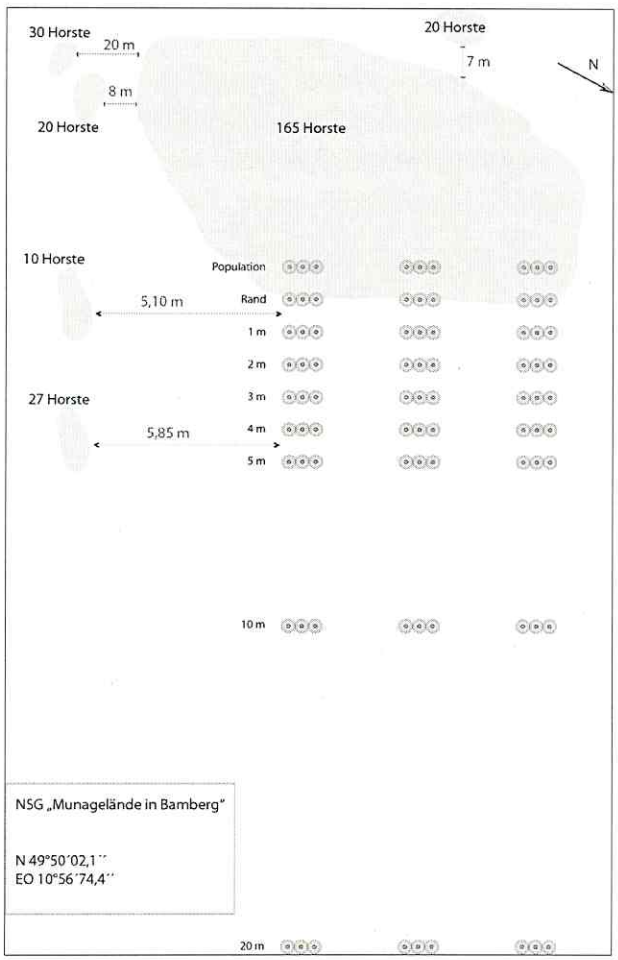


Abb. 5.8: Anordnung der Trichterfallen im NSG Munagelände Bamberg (Skizze).

da diese sowohl in den Deckungswerten als auch in der Artenzusammensetzung den beiden anderen Standorten am ähnlichsten war. Bei der Auswahl der Untersuchungsflächen war es nicht möglich, den Faktor Populationsgröße konstant zu halten. Die Populationsgröße (Anzahl der Silbergrashorste) wurde auf allen drei Flächen bestimmt bzw. hochgerechnet (Muna 235 Horste, Eltersdorf >1000 Horste, Pettstadt >10000 Horste).

Die Fallen wurden, wie im Abschnitt „Vorversuche" bereits beschrieben, aus Trichtern, Gaze, Kunststoffrohren und Maschendraht hergestellt. Am 27.7.2004 und 28.7.2004 wurden diese an den drei Standorten aufgestellt. Die Ausrichtung erfolgte in Abhängigkeit von den örtlichen Gegebenheiten in West-Ost-Richtung, also entlang der Hauptwindrichtung. Ausschlaggebend für die exakte Ausrichtung waren eine gerade Populationsgrenze, bauliche Gegebenheiten (Zäune etc.) sowie der am Standort vorherrschende Windeinfluss. Pro Untersuchungsfläche wurden 81 (Pettstadt aufgrund der räumlichen Gegebenheiten 90) Fallen platziert (Abb. 5.8). Die Fallen wurden innerhalb der Population, am Rand der Population und in 1 m, 2 m, 3 m, 4 m, 5 m, 10 m und 20 m (Pettstadt zusätzlich in 60 m) Abständen aufgebaut. Dies erfolgte, indem die Fallen in einem Bohrloch verankert wurden. Es wurden jeweils dreimal drei Fallen in der gleichen Entfernung zur Ausgangspopulation aufgestellt (links, Mitte, rechts). Je drei Fallen wurden unmittelbar aneinander gestellt, um kleinräumige Unterschiede in der Diasporenausstreu zu untersuchen. Der Abstand zu den nächsten drei Fallen betrug je 1 m. So sollte ein möglicher Einfluss von seitlich auftreffenden Winden untersucht werden. Die Oberkante der Fallen befand sich 10 cm über der Bodenoberfläche. Eine von Jackel & Poschlod (1994) vorgeschlagene ebenerdige Einbautiefe war aufgrund der Höhe der Silbergrasrispen nicht nötig. Zudem wäre bei ebenerdigem Einbau aufgrund von Sandeintrag durch Wind oder Starkregenereignisse eine häufige Leerung der Fallen nötig geworden, um die Fangleistung aufrecht zu erhalten. Dies war aufgrund des hohen Arbeitsaufwandes, aber auch aufgrund zu vermeidender, zusätzlicher Eingriffe und Störungen im Gebiet (NSG) sowie der Zugänglichkeit der Flächen (Zutrittsberechtigung) nicht möglich gewesen. Angrenzend an die Fallen (Norden und Süden) wurden an vorhandenen Silbergrashorsten alle Rispen entfernt, um einen Anflug der Samen von der Seite zu verhindern. Östlich der Versuchsanordnung waren keine Silbergraspopulationen zu finden, sodass ein Samenanflug aus dieser Richtung auszuschließen war.

Die Fallen wurden mit Ausnahme der Untersuchungsfläche NSG Muna (Zugangsberechtigung) wöchentlich auf Schäden und Vollständigkeit kontrolliert. Nachdem im Zeitraum vom 20.9. bis 25.9.2004 nochmals hohe Windgeschwindigkeiten aufgetreten waren und sowohl die Niederschlagsmenge als auch die Luftfeuchtigkeit zugenommen hatten, wurden die Fallen nach einer Verweildauer von acht Wochen am 28.9.2004 und 29.9.2004 abgebaut. Die Gaze-Säckchen wurden abgeschnitten und die Trichter auf eventuell anhaftende Samen untersucht. Anschließend wurden die Säckchen verschlossen, in Plastiktüten verpackt und eingefroren, um mögliche Fraßschäden auszuschließen. Das Bestimmen und Auszählen der Karyopsen erfolgte unter dem Binokular. Es wurden nur solche Karyopsen gezählt, die einen erkennbaren Stärkekörper ausgebildet hatten und an Haarkranz und Granne eindeutig zu identifizieren waren.

5.2.5 Indirekter Nachweis des Ausbreitungspotentials durch etablierte Individuen

Eine Verringerung der Konnektivität von Habitaten kann auf lange Sicht zu einer erhöhten Aussterbewahrscheinlichkeit von Populationen führen, die an diese speziellen Habitattypen angepasst sind. Neben der Fähigkeit, Diasporen auszubreiten und geeignete Habitatpatches zu erreichen, ist die Fähigkeit zur Etablierung auf diesen Flächen entscheidend.

Ergänzend zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz mittels direktem Nachweis von Diasporen wurden weitere Experimente durchgeführt. Zur Bestimmung des Ausbreitungs- bzw. Kolonisierungspotentials des Silbergrases wurden im Gelände Untersuchungsflächen eingerichtet, auf denen in regelmäßigen Abständen das Vorkommen von *C. canescens* aufgenommen wurde. Hierzu wurden Flächen ausgewählt, die im Rahmen von Pflegemaßnahmen angelegt wurden. Auf den angelegten Flächen sollten zwei unterschiedliche Aspekte untersucht werden:

- Direkter Nachweis des Ausbreitungspotentials von *C. canescens* mittels Erhebung etablierter Horste.
- Quantifizierung der Etablierungswahrscheinlichkeit nach unterschiedlichen Pflegemaßnahmen (Kapitel 6).

Untersuchungsflächen im NSG Hainberg

Im Bereich des NSG Hainberg (N: 49°25´71,6´´ EO 10°59´85,0´´) wurden im Herbst 2003 drei Untersuchungsflächen im Rahmen von Pflegemaßnahmen eingerichtet. Die Koordination und Durchführung der Maßnahmen erfolgte in Absprache mit der Unteren Naturschutzbehörde Fürth. Um die bereits vorgestellten Fragestellungen zu beantworten, wurden geplante Pflegemaßnahmen auf das methodische Konzept dieser Untersuchungen abgestimmt.

Anfang September 2003 wurden Pflegemaßnahmen in Form von Oberbodenabtrag durchgeführt (Abb. 5.9). Auch konnten aus methodischen Gründen an Stelle von einer ursprünglich geplanten großen Abtragsfläche drei kleinere Flächen angelegt werden, die Untersuchungen mit einem soliden statistischen Design und auch Fragestellungen zu Ausbreitungsprozessen ermöglichten. Die Größe der Maßnahmenflächen beträgt: F1: 2657 m^2; F2: 1006 m^2; F3: 580 m^2.

Des Weiteren wurden auf diesen Flächen durch Sandaufschüttungen (Abb. 5.9) dünenähnliche Strukturen geschaffen, die es ermöglichten, Effekte von Übersandung zu untersuchen. Die Einrichtung der Flächen erfolgte durch Abschieben des Oberbodens mit einem Bagger in einer Stärke von ca. 10 cm - 20 cm, sodass die Vegetation vollständig entfernt wurde. Anschließend wurde ein Teilbereich der Fläche mit Sand auf eine Höhe von 20 bis 80 cm aufgeschüttet. Somit entstanden drei Untersuchungsflächen, auf denen sowohl Offenflächen aufgrund von Oberbodenabtrag als auch dünenähnliche Strukturen zu finden sind.

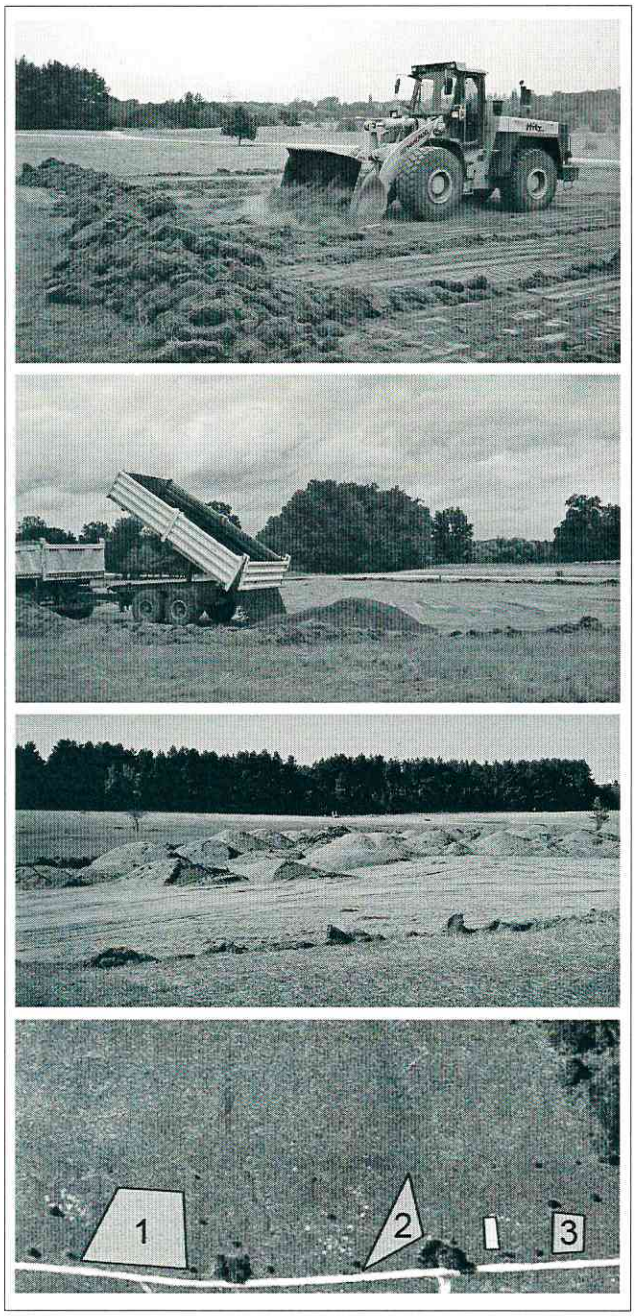


Abb. 5.9: Pflegemaßnahmen auf den Untersuchungsflächen im NSG Hainberg; Luftbild der drei Maßnahmenflächen (Bild: LRA Fürth).

Auf diesen Flächen wurde im Herbst 2003 eine Anfangskartierung durchgeführt und dann in regelmäßigen Abständen das Vorkommen von *C. canescens* aufgenommen und mit einem Zählrahmen (1m x 1m) quantifiziert. Über die drei Untersuchungsflächen wurde jeweils ein Raster mit der Maschengröße von 1m x 1m gelegt.

Da aufgrund von Vorversuchen davon auszugehen war, dass bei *C. canescens* Nahausbreitung dominiert und somit die Verteilungsmuster u.U. nicht ausreichend abgebildet werden, wurden die Maßnahmenflächen und die Umgebungsvegetation vollständig kartiert. Somit betrug die Größe der Maßnahmenflächen inklusive der Umgebungsvegetation: F1: 4464 m^2; F2: 3375 m^2; F3: 1650 m^2. Aufgrund des verwendeten Rasters entspricht die Quadratmeterzahl der Anzahl von Einzelaufnahmen. Nach der Anfangskartierung im September 2003 wurden die drei Flächen noch im April 2004, Juni 2004, September 2004, April 2005, Juni 2005 und September 2005 kartiert.

NSG Exerzierplatz Erlangen

Um die ausbreitungsbiologischen Fragestellungen an einem weiteren Standort zu untersuchen, wurde im Bereich des NSG Exerzierplatz in Erlangen am 30.4.2003 eine Pflegemaßnahme durchgeführt, die eine Untersuchung das Ausbreitungs- und Kolonisierungspotentials von *C. canescens* ermöglichte (N: 49°35´09,3´´ EO 11°01´53,9´´). Die Durchführung erfolgte in Zusammenarbeit mit dem Umweltamt Erlangen. Es wurde in einem Bereich von 484 m² in einem fortgeschrittenen Sukzessionsstadium der Oberboden in einer Stärke von ca. 20 cm mit einem Bagger abgetragen (Abb. 5.10). Hierdurch wurde die Vegetationsschicht (dichter Bestand von *Calamagrostis epigéjos*) entfernt.

Auf der entstandenen Fläche wurde Sand aufgeschüttet, der auf einer nahegelegenen Baustelle angefallen war. Der Sand wurde ebenfalls auf Schadstoffe getestet und anschließend mit einem Bagger auf der gesamten Fläche aufgebracht. Die Höhe der Aufschüttung betrug 20 cm - 30 cm. Die Kartierung erfolgte analog zu den Flächen im NSG Hainberg. Auf der Fläche wurden eine Anfangskartierung im Juni 2003 sowie regelmäßige Kartierungen (Juni 2004, März 2005 und Juni 2005) durchgeführt. Die Fläche wurde ebenfalls mit einem Zählrahmen (1 m x 1 m) kartiert. Die Gesamtfläche inklusive der Umgebungsvegetation betrug 1140m².

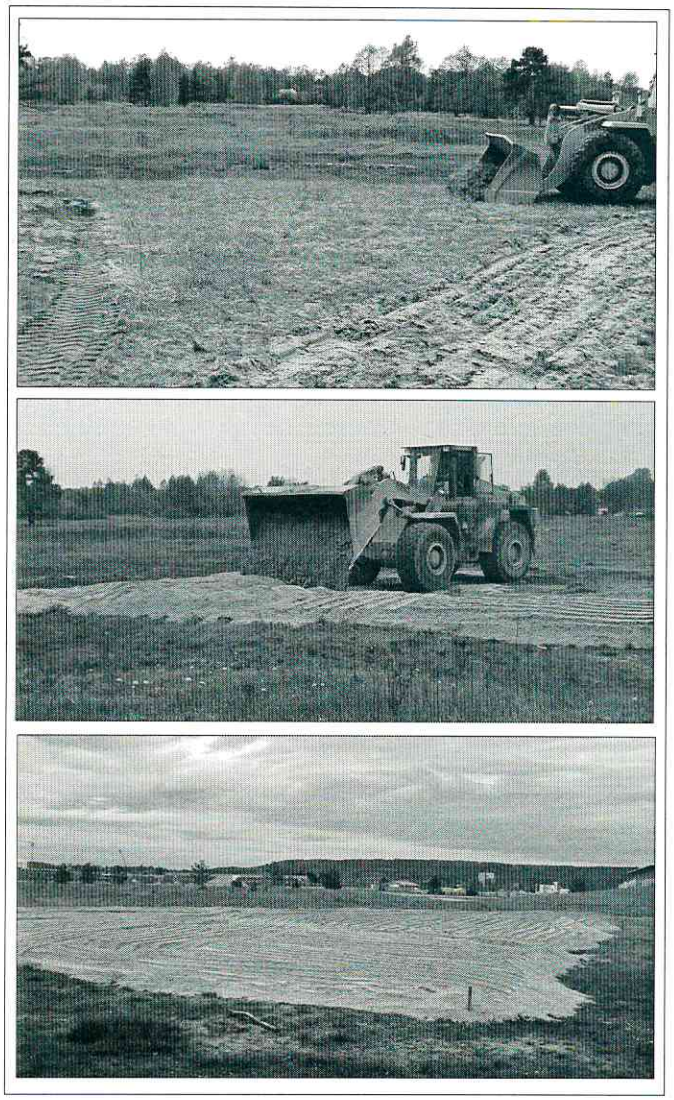


Abb. 5.10: Pflegemaßnahmen auf den Untersuchungsflächen im NSG Exerzierplatz.

5.2.6 Windgeschwindigkeit und Luftfeuchte im Untersuchungszeitraum

Windgeschwindigkeiten im Untersuchungszeitraum

Im Untersuchungszeitraum wurden die Windgeschwindigkeiten an mehreren Messstationen beobachtet (Abb. 5.11). Da es nicht möglich war, eine Bestimmung der Windgeschwindigkeiten über den Untersuchungszeitraum vor Ort vorzunehmen, musste auf Messwerte umliegender Wetterstationen zurückgegriffen werden (Agrarmeteorologisches Messnetz Bayern der Bayerischen Landesanstalt für Landwirtschaft).

Für die Fernausbreitung von Diasporen anemochorer Arten spielen Winde ab einer Stärke von 5- 10 m pro Sekunde eine Rolle (Hensen & Müller 1997). Hier waren starke Schwankungen zu beobachten. Die Wetterstation Buch hatte an 14 Tagen Windgeschwindigkeiten über 5 m/s. Die Werte der Stationen Adelsdorf (12 Tage) und Forchheim (17 Tage) lagen in einem ähnlichen Bereich.

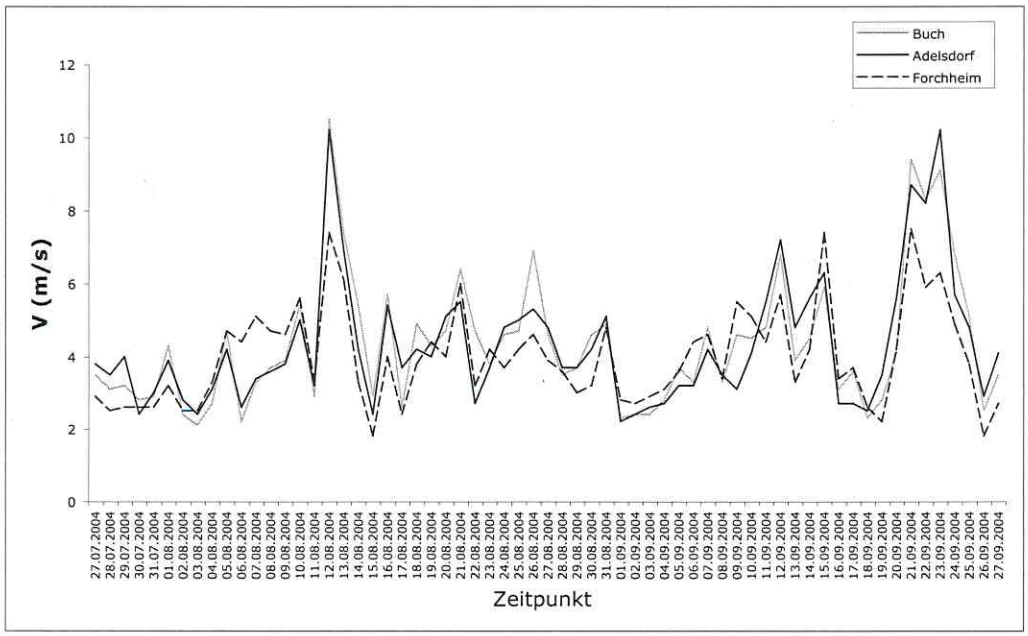


Abb. 5.11: Darstellung der Windgeschwindigkeiten (m/s) im Untersuchungszeitraum an 3 Messstationen.

Luftfeuchte im Untersuchungszeitraum

Neben der Windgeschwindigkeit kann auch die Luftfeuchte einen Einfluss auf die Diasporenausbreitung haben. MÜLLER-SCHNEIDER (1977) beschreibt für Orchideen und Koniferen Xerochasie, d.h. eine Ausstreu von Diasporen findet nur bei trockener Witterung statt. Für *Picea abies* und *Pinus sylvestris* liegt das Optimum für eine Diasporenausstreu z.B. bei 55 bis 70 Prozent Luftfeuchte. Im Allgemeinen erleichtert trockene Luft einen Diaporentransport (MÜLLER-SCHNEIDER 1977), was auch einen Einfluss auf die Diasporenausbreitung von Gräsern haben kann.

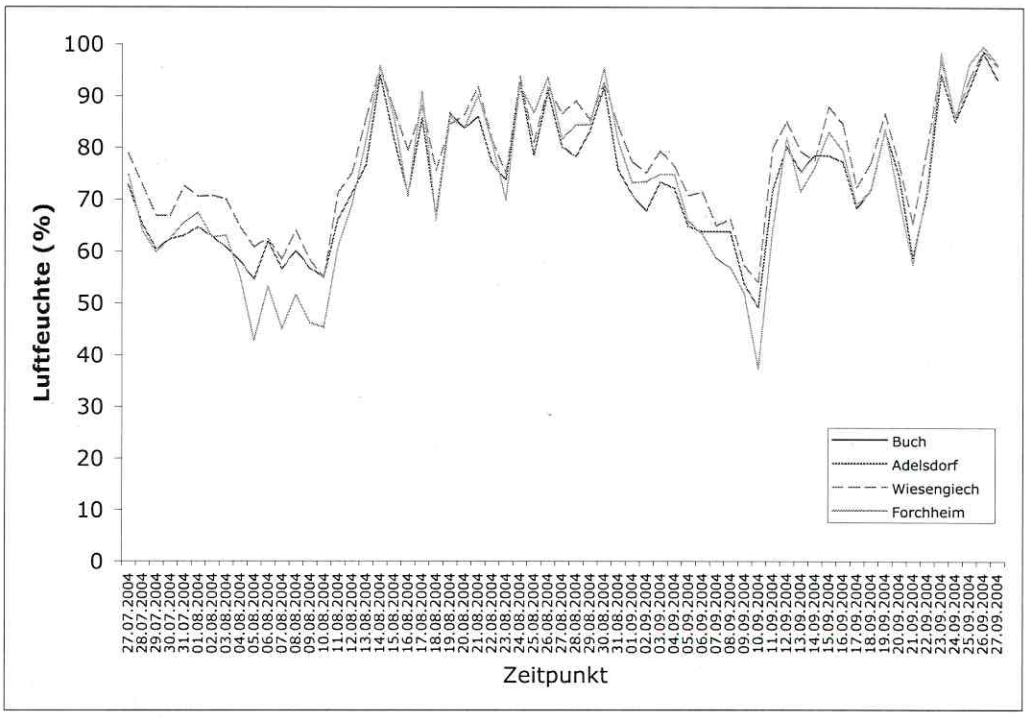


Abb. 5.12: Darstellung der Luftfeuchte (%) im Untersuchungszeitraum. Tagesmittelwerte der 4 Messstationen.

Es standen die Tagesmittelwerte der Luftfeuchte von den Wetterstationen Buch, Adelsdorf, Wiesengiech und Forchheim zur Verfügung (Agrarmeteorologisches Messnetz Bayern der Bayerischen Landesanstalt für Landwirtschaft). Mittelt man die Werte der vier Messstationen, so lag die Luftfeuchte im Untersuchungsgebiet an 25 Tagen im Bereich zwischen 55 und 70 Prozent.

5.2.7 Datenanalyse

Univariate Statistik

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

Räumliche Statistik

Die Auswertung der Daten mittels räumlicher Statistik erfolgte mit dem Programm „Programita" (SCHADT ET AL. 2002, NAVES ET AL. 2003), das u.a. für Punktmusteranalysen (point pattern analysis) entwickelt wurde. Um die auf den Maßnahmenflächen und in der Umgebungsvegetation auftretenden Muster zu analysieren, bot es sich an, Autokorrelationsanalysen durchzuführen. Grundlage ist die Berechnung des Pearson Korrelationskoeffizienten zwischen den zwei Variablen x und y. Dabei ist x ist der Wert der Variable (Anzahl Horste) an allen Orten (xi, yi) und y der Mittelwert der Variable in allen Zellen (xj, yj), die von (xi, yi) den Abstand r haben. Dies beschreibt die Korrelation des Wertes der Variable in (xi, yi) mit dem Wert der Variable im Abstand r. Die Korrelation wird für jeden Abstand r einzeln und unabhängig berechnet. Der Radius ist dabei der maximale Abstand r, für den die Korrelation berechnet wird. Die Form des Untersuchungsgebietes ist dabei unwichtig, es werden alle Zellen im Abstand r bei der Bildung des Mittelwertes für y berücksichtigt.

Die Funktion K(r) ist die erwartete Zahl von Punkten in einem Kreis mit Radius r um einen willkürlichen Mittelpunkt, geteilt durch die Intensität bzw. Dichte des Musters. Die Analyse zeigt, ob ein Muster zufällig, geklumpt oder regelmäßig ist. Die Funktion wird für das zu analysierende Muster berechnet sowie für ein Nullmodell, das mehrfach wiederholt berechnet wird. Nach der Formel n / (n+1) x 100% ergibt sich bei 19 Wiederholungen ein 95%-Konfidenzintervall und bei 99 Wiederholungen ein 99%-Konfidenzintervall. Durch den Vergleich der ermittelten Daten mit einem Nullmodell (complete spatial randomness = CSR) lässt sich untersuchen, ob das Muster signifikant davon verschieden ist. Die niedrigsten und höchsten Werte der Funktion bestimmen dann die Unter- und Obergrenzen des Konfidenzintervalls (STOYAN & STOYAN 1994; WIEGAND et al. 2000). Liegt ein Wert der Funktion des zu analysierenden Musters außerhalb des Konfidenzintervalls, liegt eine signifikante Abweichung vom Nullmodell vor.

Für die Ergebnisdarstellung in Kartenform wurden Daten wurden als ASCII-File ausgegeben und mit dem Programm DIVA-GIS weiter bearbeitet.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Diasporenniederschlag

Auf den drei Untersuchungsflächen in Eltersdorf, Munagelände-Bamberg und Pettstadt wurden über einen Zeitraum von acht Wochen insgesamt 29615 Karyopsen von *C. canescens* gefangen. Der Zustand der Karyopsen war sehr gut. Durch den Aufbau der Trichterfallen (Schutzhülse aus Kunststoff) hatten die Gaze-Säckchen keinen Kontakt zum Boden. Somit waren die Karyopsen bei der Ernte trocken. Es konnten weder Pilzbefall noch sonstige Schädigungen der Karyopsen festgestellt werden. Die Konstruktion führte offensichtlich auch dazu, dass die Feuchtigkeit nach Niederschlagsereignissen rasch abfließen konnte. Bei der Auszählung der Fallen konnten keine gekeimten Karyopsen nachgewiesen werden. Die Auszählung unter dem Binokular ließ eine klare Bestimmung und Trennung der gefangenen Karyopsen anhand morphologischer Merkmale zu. Neben den Diasporen von *C. canescens* fanden sich vor allem Diasporen von *Trifolium arvense* (Muna, Pettstadt) in größeren Mengen. In Abbildung 5.13 ist die Anzahl der pro Trichterfalle gefangenen Karyopsen von *C. canescens* (MW) in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation dargestellt. Es wird deutlich, dass die größte Anzahl der Karyopsen innerhalb bzw. am Rand der Population ausgestreut wird, wobei sich jedoch deutliche Unterschiede zwischen den Populationen zeigen.

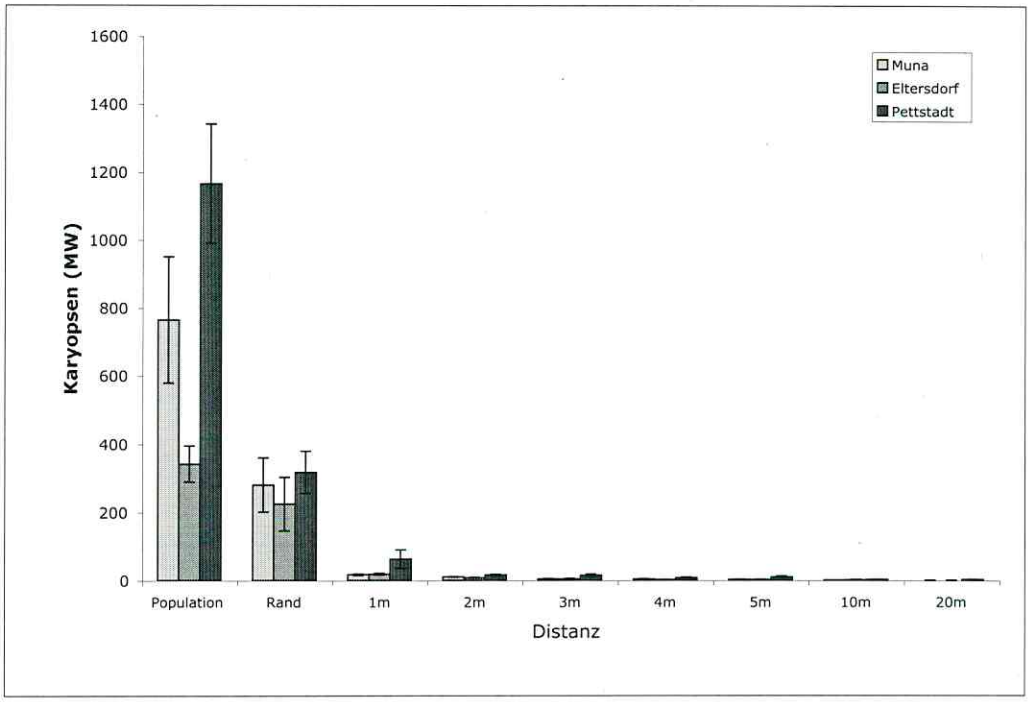


Abb. 5.13: Anzahl der gefangenen Karyopsen (MW mit Standardfehler.) pro Trichterfalle (102,07 cm²) in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation an drei Standorten (n= 9).

Während auf der Untersuchungsfläche in Pettstadt innerhalb der Population sehr große Diasporenmengen gefangen wurden, lagen die Werte im Munagelände Bamberg und in Eltersdorf deutlich darunter. Bereits am „Rand der Population" näherten sich die Werte der drei Standorte deutlich an. Gerade innerhalb der Population zeigte sich, dass z.T. sehr große Mengen von Karyopsen ausgestreut wurden (max. 19,5 Karyopsen pro cm²). Diese hohen Werte waren allerdings ausschließlich innerhalb der Population, also im unmittelbaren Nahbereich von Silbergrashorsten zu finden. Bereits in einer Entfernung von einem Meter traten wesentlich geringere Mengen auf.

Tab. 5.2: Anzahl der gefangenen Karyopsen (MW) pro cm² in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation (n= 9).

	Muna	**Eltersdorf**	**Pettstadt**
Population	7,48	3,35	11,41
Rand	2,75	2,2	3,12
1 m	0,17	0,18	0,62
2 m	0,10	0,08	0,16
3 m	0,04	0,04	0,15
4 m	0,04	0,02	0,08
5 m	0,03	0,02	0,10
10 m	0,01	0,02	0,03
20 m	0	0	0,03
60 m	-	-	0

In Tabelle 5.2 sind die Mittelwerte der pro cm² gefangenen Samen in den entsprechenden Distanzklassen dargestellt. Es wird deutlich, dass eine klare Abhängigkeit des Diasporenniederschlags von der Distanz, unabhängig von den Schwankungen innerhab einer Distanzklasse, vorliegt (vgl. Abb. 5.14). Da am Standort Pettstadt durch die Populationsgröße bedingt potentiell mehr Karyopsen für ein Ausbreitungsereignis zur Verfügung stehen und der Einfluss von Barrieren hier am geringsten ist, wurden zusätzlich Fallen in einer Entfernung von 60 m aufgestellt. In dieser Entfernung konnten jedoch keine Karyopsen von *C. canescens* gefunden werden.

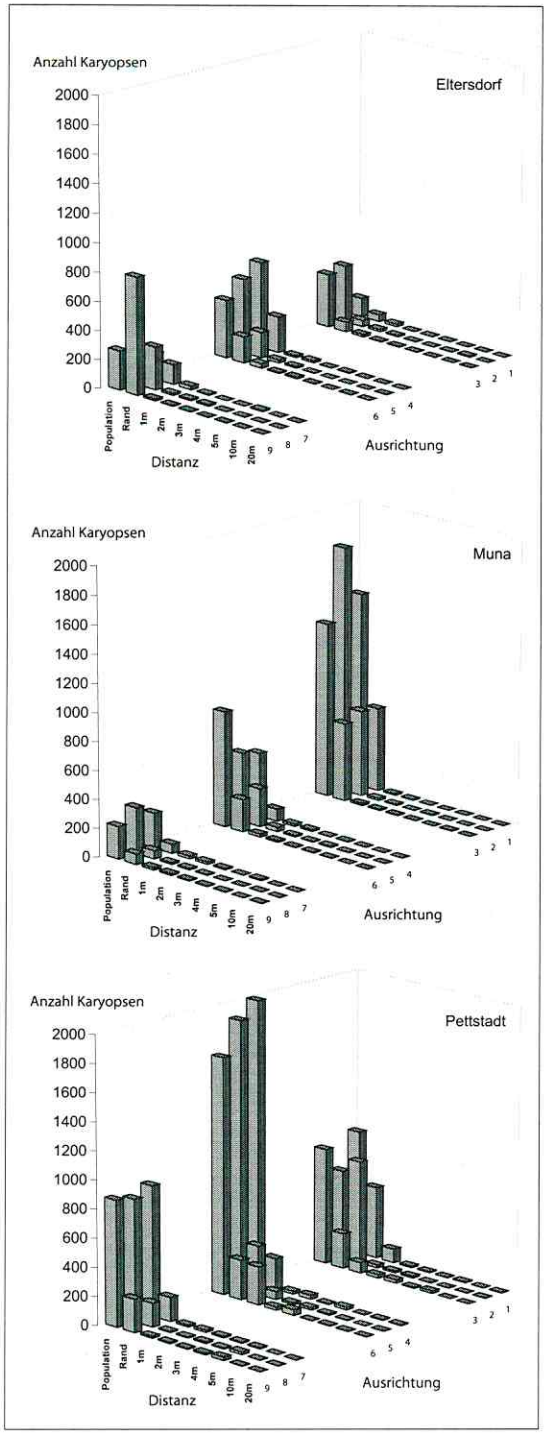


Abb. 5.14: Summe der gefangenen Karyopsen pro einzelner Trichterfalle (102,07 cm²) in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation und Ausrichtung an den Standorten Eltersdorf, Muna und Pettstadt. Einzelwerte der jeweils 81 Fallen pro Standort.

5.3.2 Räumliche Verteilung des Diasporenniederschlags

Die räumliche Verteilung des Diasporenniederschlags um eine Diasporenquelle (seed shadow, vgl. JANZEN 1971) ist vor allem für den Ausbreitungserfolg einer Art von Bedeutung. Die Populationen an den drei Standorten unterscheiden sich deutlich bezüglich der Diasporenmenge. Die räumliche Verteilung der ausgestreuten Karyopsen folgt jedoch dem gleichen Muster. So finden sich zwischen 56% (Eltersdorf) und 72% (Pettstadt) aller am Standort gefangenen Karyopsen innerhalb der Population wieder. Bereits am Rand der Population liegen diese Werte zwischen 37% und 19%. In einem Abstand von einem Meter sind gerade noch zwischen 1% und 3,9% der ausgestreuten Karyopsen zu finden.

Wie in Abbildung 5.14 dargestellt, gibt es deutliche Unterschiede in der räumlichen Verteilung des Diasporenniederschlags auch innerhalb der gleichen Distanzklasse. Hier ist die Anzahl der pro Falle gefangenen Karyopsen innerhalb einer Distanzklasse in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation dargestellt. Es wird deutlich, dass die Werte auch innerhalb der gleichen Distanz (z.B. „Population") stark streuen, obwohl die Fallen in drei Dreiergruppen nebeneinander angeordnet sind. So zeigen auch direkt benachbarte Fallen z.T. stark unterschiedliche Werte. Dieser Effekt ist an allen drei Standorten gleichermaßen zu beobachten. Auch in der Distanzklasse „Rand" der Population streuen die Werte stark. Dieser Effekt verringert sich mit zunehmender Distanz zur Ausgangspopulation.

5.3.3 Ausbreitungsdistanz

Abbildung 5.15 verdeutlicht die beschriebene hoch signifikante Abhängigkeit der gefundenen Samenmenge von der Distanz zur Ausgangspopulation (R^2 = 0,93).

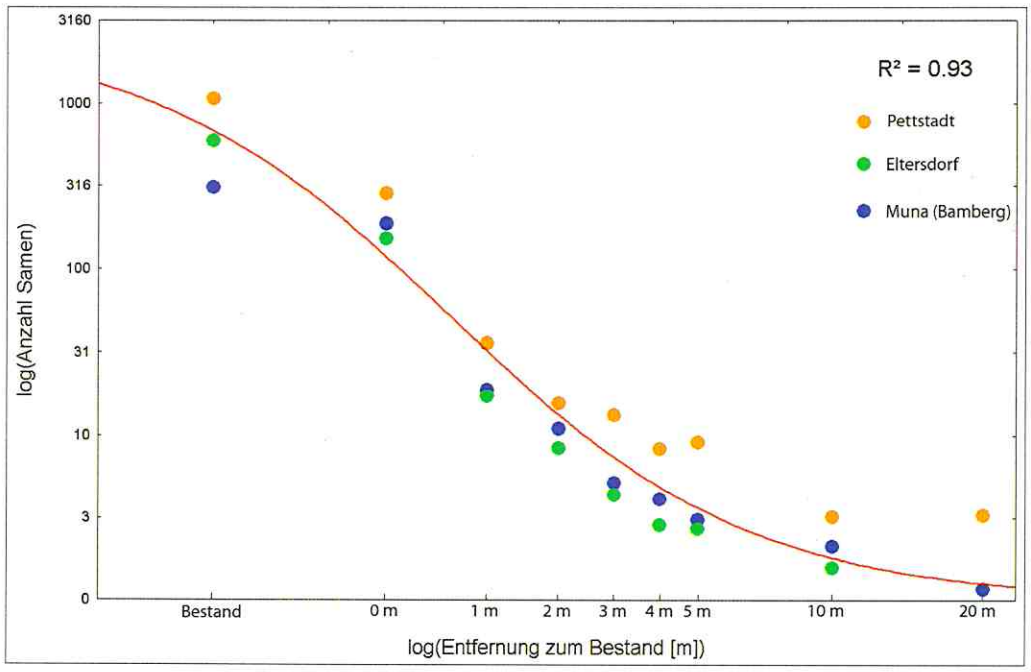


Abb. 5.15: Regressionskurve (log) Diasporenmenge in Abhängigkeit von der Distanz zum Bestand (n= 9).

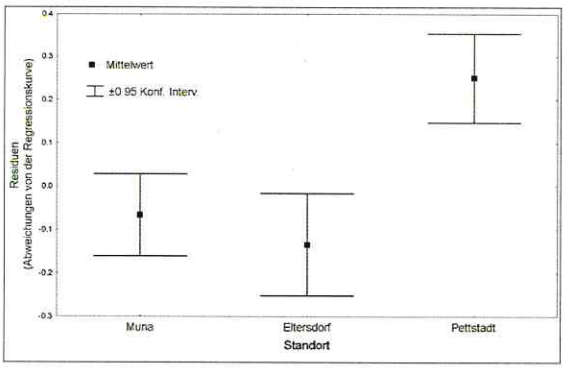


Abb. 5.16: Residuen, Abweichung von der Regressionsfunktion 95 % Konfidenzintervall.

Die dargestellte S-Kurve erreicht im Bestand einen Maximalwert und nähert sich mit zunehmender Distanz der Null an. Alle drei Populationen folgen dieser Verteilung. Es zeigen sich die bereits beschiebenen Unterschiede in der Diasporenmenge zwischen den Populationen (vgl. Abb. 5.16).

5.3.3.1 Populationsgrößen

Ergänzend zu den Experimenten zur Diasporenausbreitung wurden populationsbiologische Parameter an den der Standorten erhoben. In Tabelle 5.3 sind die Populationsgröße (z.T. hochgerechnet) sowie die Anzahl der im Nahbereich (5m) der Versuchsanordnung vorhandenen Horste dargestellt.

Tab. 5.3: Anzahl der blühenden Individuen von *C. canescens* im Nahbereich und gesamt an den drei Standorten Muna, Eltersdorf und Pettstadt.

	Muna	**Eltersdorf**	**Pettstadt**
Populationsgröße (Individuen)	235	>1000	>10000
Individuen im „Nahbereich" (15,4 m²)	165	123	479

Bei der Zählung bzw. Berechnung der Populationsgröße wurden nur Individuen berücksichtigt, deren Karyopsen durch Windeinfluss potentiell die Versuchsanordnung erreichen können. Individuen, die zwar am Standort vorhanden waren, jedoch durch Barrieren abgeschirmt waren, wurden nicht berücksichtigt. Wie in Vorversuchen bereits dargestellt, ist zu erwarten, dass für *C. canescens* vor allem Nahausbreitung eine Rolle spielt. Aus diesem Grund wurde neben der Gesamtpopulationsgröße auch die Anzahl der im unmittelbaren Einflussbereich (ca. 15 m²) der Versuchsanordnung vorhandenen fertilen Horste bestimmt.

5.3.3.2 Diasporenmenge

Wie aus den Abbildungen 5.17 und 5.18 hervorgeht, unterscheiden sich die Populationen aller drei Standorte bezüglich der Anzahl von Blüten pro Rispe signifikant voneinander (p<0,001; one-way ANOVA mit nachgeschaltetem post-hoc Test).

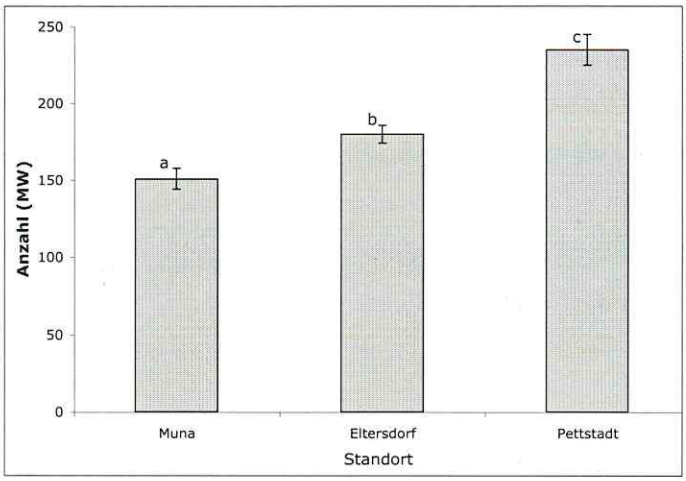


Abb. 5.17: Anzahl (MW) der Blüten pro Rispe (n=100) mit Standardfehler an den Standorten Munagelände, Eltersdorf und Pettstadt. Standorte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant.

Bezüglich der Anzahl von Rispen pro Horst unterscheidet sich die Population in Pettstadt signifikant von den Populationen in Eltersdorf und Munagelände (p<0,001; one-way ANOVA).

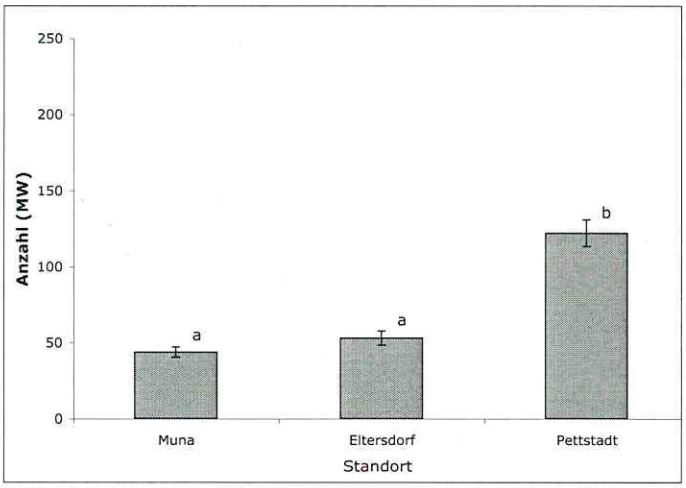


Abb. 5.18: Anzahl (MW) der Rispen pro Horst (n=125) mit Standardfehler an den Standorten Munagelände, Eltersdorf und Pettstadt. Standorte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant.

Aus den Daten wurde die Menge der potentiell möglichen Karyopsen pro Horst errechnet. Für die Berechnung wurde zugrunde gelegt, dass alle Blüten befruchtet werden und Karyopsen ausbilden. In der Population am Standort Pettstadt ist potentiell mit ca. 63030 Karyopsen pro Horst zu rechnen. Die Populationen in Eltersdorf und Munagelände liegen mit 9518 und 6593 Karyopsen deutlich niedriger.

5.3.4 Ausbreitungs- und Kolonisierungspotential (indirekter Nachweis)

Die Darstellung der räumlichen Muster des Ausbreitungs- und Kolonisierungspotentials von *C. canescens* erfolgt in Form von Karten und Diagrammen. Hierbei wird jeweils der zeitliche Verlauf der Individuenzahlen (Horste pro m^2) auf den jeweiligen Untersuchungsflächen in Form von Karten dargestellt. Die statistische Analyse der Verteilung der Muster wird in Form von Diagrammen dargestellt.

5.3.4.1 Räumliche Autokorrelationsanalyse (NSG Hainberg)

Im Folgenden sind die Individuenzahlen der drei Untersuchungsflächen im NSG Hainberg in Form von Karten dargestellt. Für die Kartendarstellung wurden die Werte in Klassen gruppiert.

Untersuchungsfläche H1:

Auf der Untersuchungsfläche H1 sind sehr geringe Individuenzahlen von *C. canescens* zu beobachten (Abb. 5.19). Im September 2003, direkt nach der Pflegemaßnahme, war die Fläche frei von jeglicher Vegetation. Im April 2004 hatten sich auf der Fläche lediglich 5 Keimlinge etabliert. Die Keimlinge waren allesamt in dem Bereich zu finden, der lediglich abgeschoben war. Im übersandeten Bereich waren keine Keimlinge zu finden (vgl. Kap. 7). Im Verlauf des Jahres 2004 konnten sich keine weiteren Horste etablieren. Die Anzahl der Horste ging von 5 im Juni 2004 auf 4 Horste im September 2004 zurück. Eine Erhöhung der Individuenzahl über das Winterhalbjahr war nicht zu beobachten. Vielmehr ging die Anzahl der Horste auf 3 im April 2005 bzw. 2 im Juni und September 2005 zurück. Die in der Umgebung der Maßnahmenfläche vorhandene Silbergraspopulation liegt in einer Entfernung von ca. 10 Metern. Die obere Hälfte der Fläche wurde bis zu einer Höhe von ca. 1m mit Sand aufgeschüttet. In diesem Bereich konnten sich keine Silbergrashorste etablieren (vgl. Kap. 7). Somit lag zwischen der Spenderpopulation und der unteren Hälfte der Maßnahmenfläche eine Distanz von ca. 30 Metern. Die Individuenzahl der Spenderpopulation betrug 204 (September 2003).

Bereits die in Kartenform dargestellten Deckungswerte zeigen, dass das Ausbreitungs- und Kolonisierungspotential von *C. canescens* unter den gegebenen standörtlichen Bedingungen äußerst gering ist.

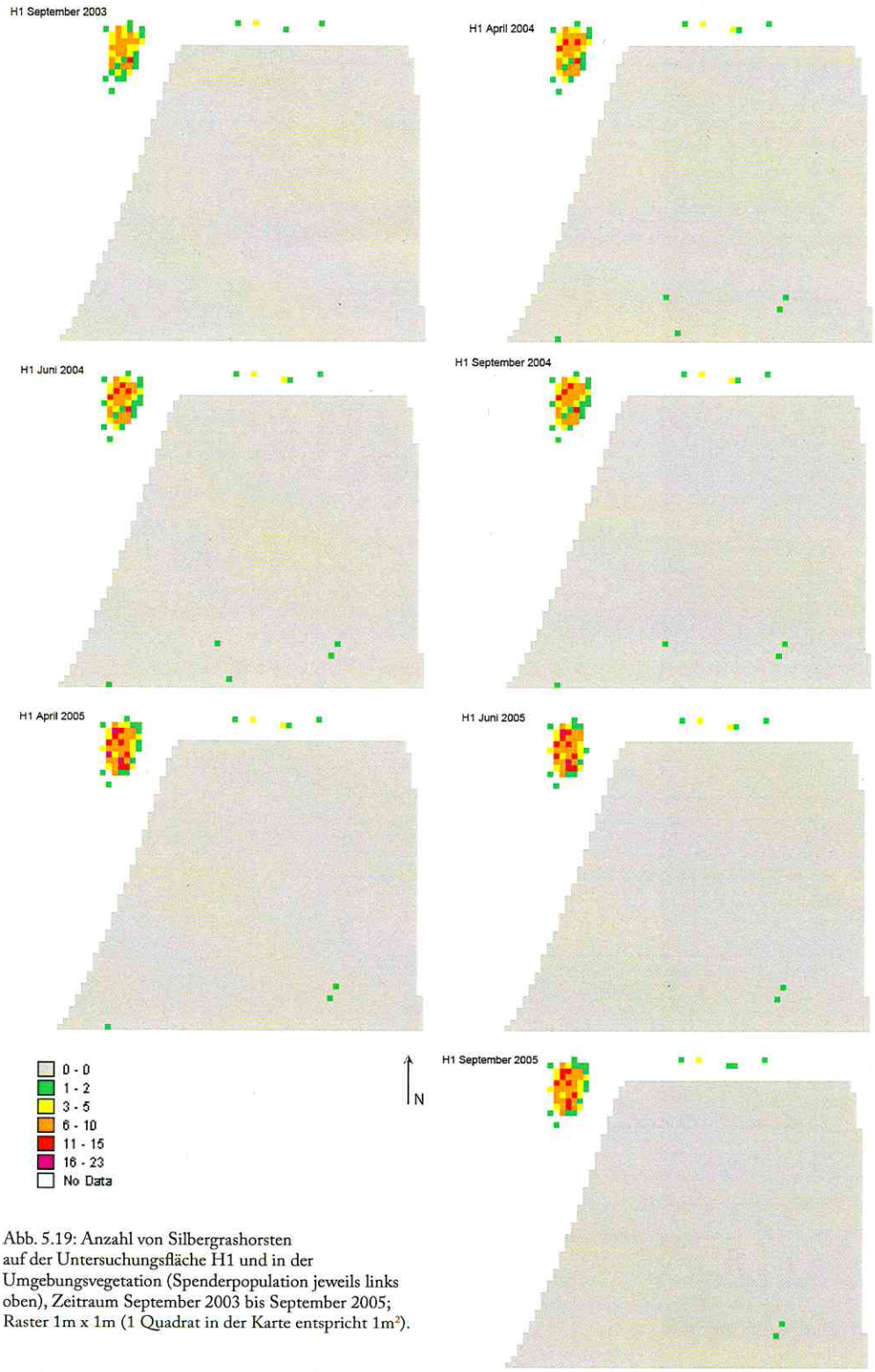


Abb. 5.19: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1 und in der Umgebungsvegetation (Spenderpopulation jeweils links oben), Zeitraum September 2003 bis September 2005; Raster 1m x 1m (1 Quadrat in der Karte entspricht 1m²).

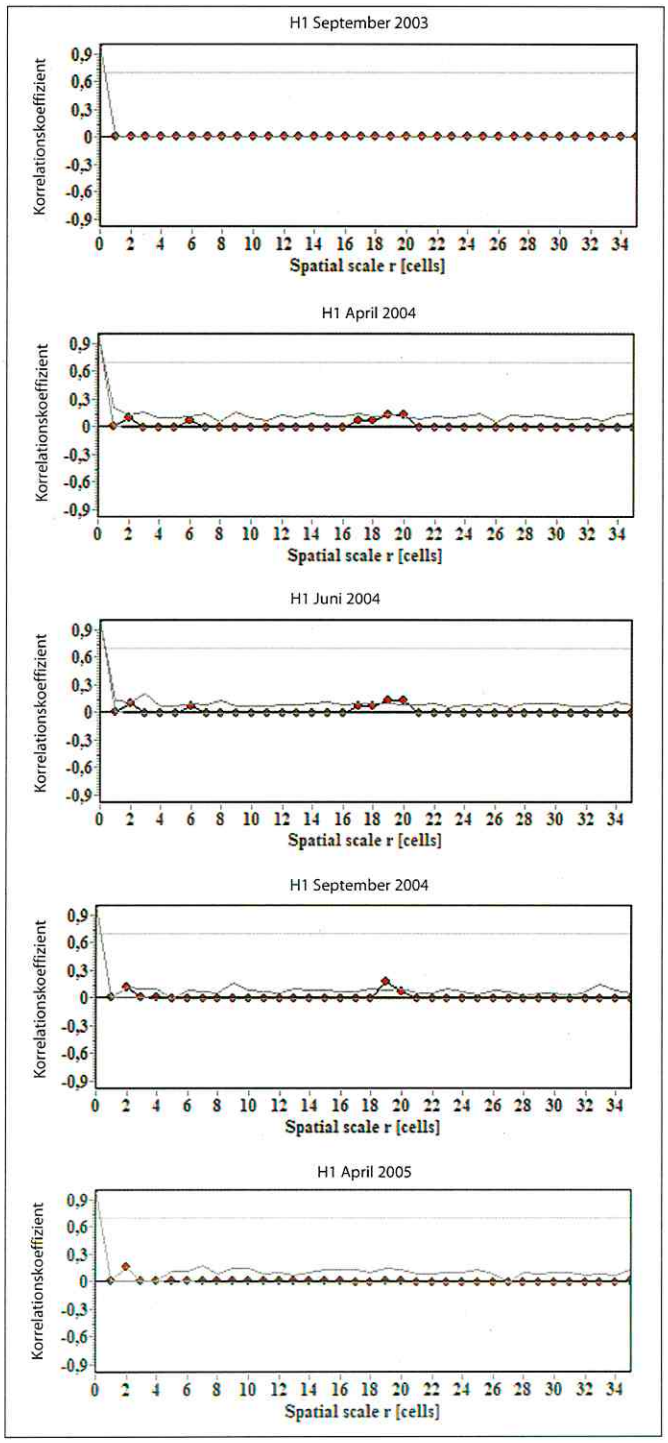


Abb. 5.20: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1, September 2003 bis April 2005.

Für die Untersuchungsfläche wurde ergänzend eine räumliche Autokorrelationsanalyse durchgeführt. In den Abbildungen 5.20 und 5.21 sind der Korrelationskoeffizient und die zugehörigen Konfidenzintervalle aufgetragen. Zu allen Zeitpunkten und bei allen Distanzen liegt der Korrelationskoeffizient im Bereich der Konfidenzintervalle, was als zufälliges Muster interpretiert werden muss. Dies ist aufgrund der geringen Individuenzahlen auch in dieser Form zu erwarten.

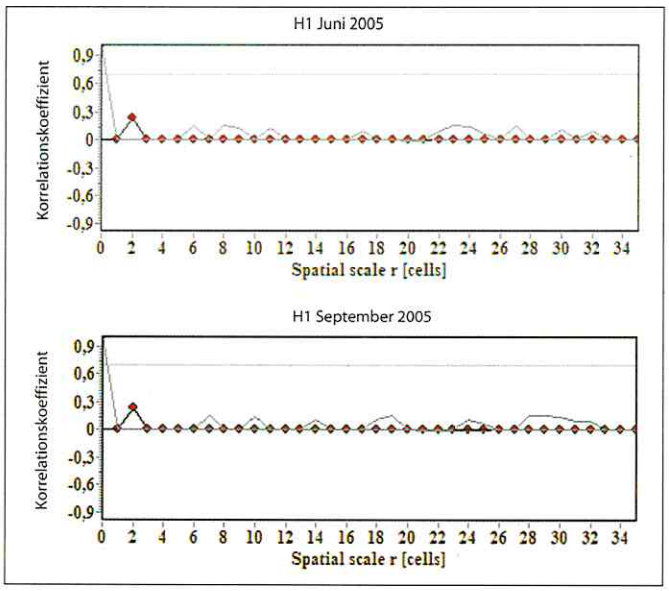


Abb. 5.21: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1, Juni bis September 2005.

Muster der Gesamtvegetation

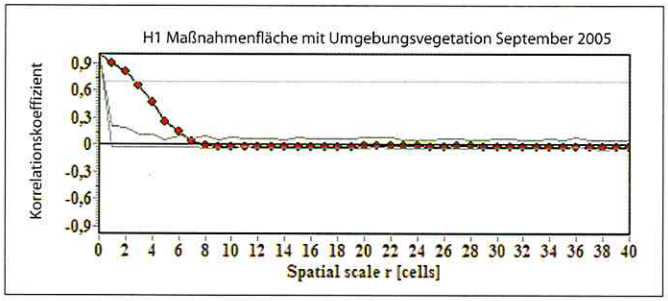


Abb. 5.22: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H1 inklusive Umgebungsvegetation, September 2005.

Für die Umgebungsvegetation inklusive der Maßnahmenfläche wurde ebenfalls eine räumliche Autokorrelationsanalyse durchgeführt (Abb. 5.22). Hier liegt bis zu einem Bereich von ca. 6 Metern ein signifikanter positiver Korrelationskoeffizient vor. Diese Klumpung des Musters ist auf die in der Umgebung der Maßnahmenfläche vorhandene Silbergraspopulation zurückzuführen. Es wird deutlich, dass das Muster ab einem Bereich von ca. 6 Metern zufällig verteilt ist. Der Korrelationskoeffizient liegt dann innerhalb des Konfidenzintervalls. Im September 2003 betrug die Individuenzahl der potentiellen Spenderpopulation 669.

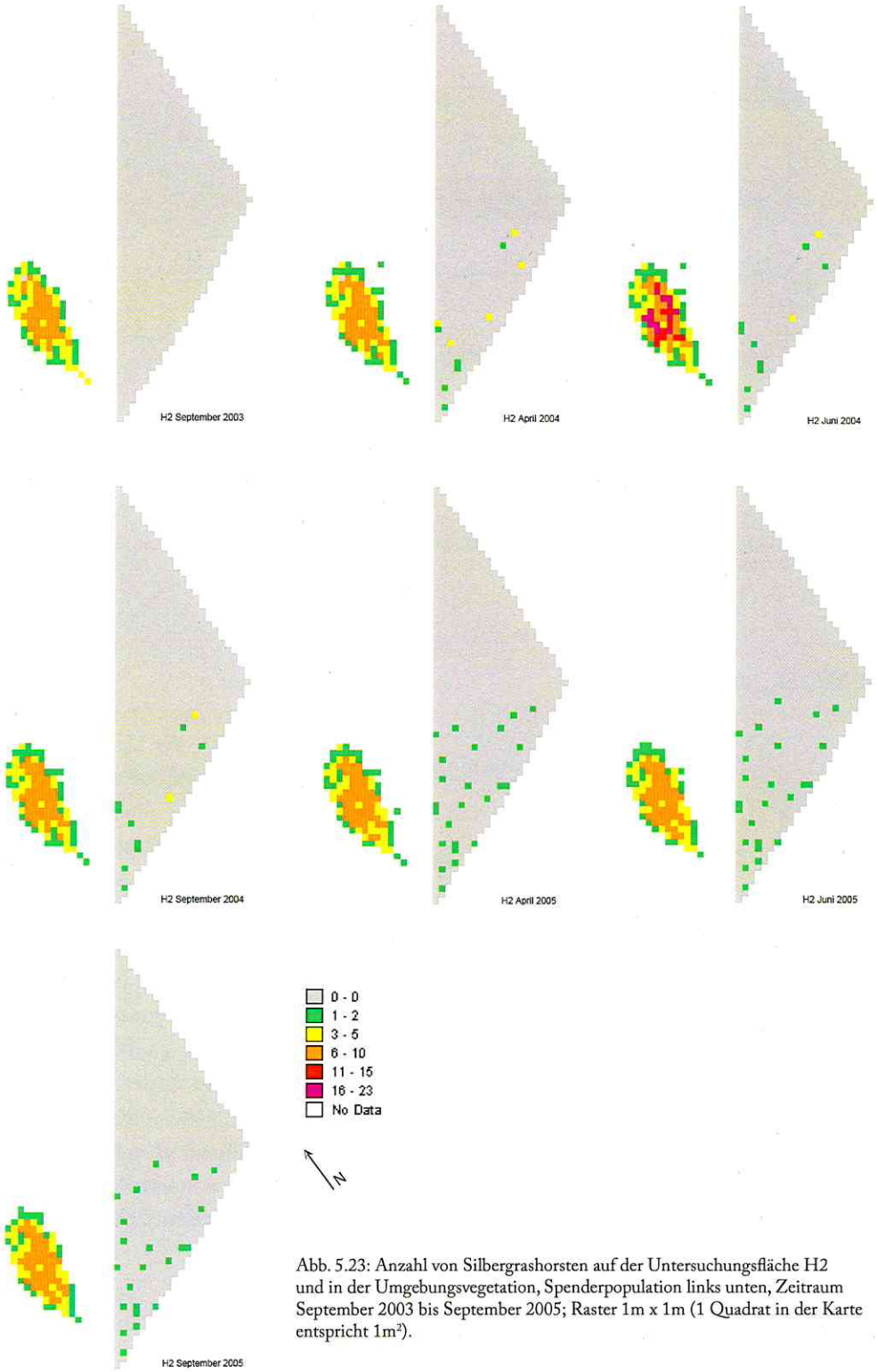


Abb. 5.23: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H2 und in der Umgebungsvegetation, Spenderpopulation links unten, Zeitraum September 2003 bis September 2005; Raster 1m x 1m (1 Quadrat in der Karte entspricht 1m²).

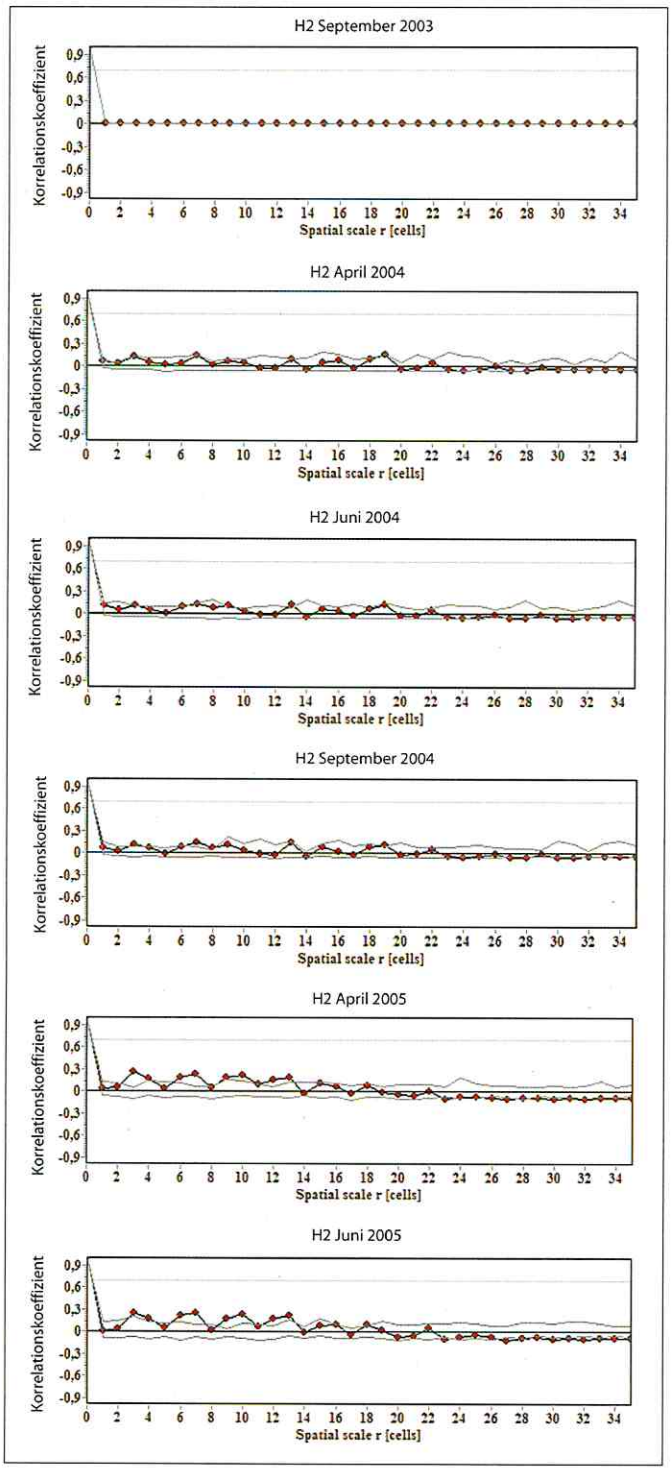


Abb. 5.24: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H2, September 2003 bis Juni 2005.

Untersuchungsfläche H2:

In Abbildung 5.24 sind die Individuenzahlen der Untersuchungsfläche H2 dargestellt. Es zeigt sich, dass hier deutlich höhere Werte auftreten. Die Besiedlung der Flächen erfolgte ebenfalls von September 2003 an. Im April 2004 waren 27 Keimlinge auf der Fläche zu finden. Bis Juni und September 2004 nahm die Zahl auf 19 bzw. 18 Horste ab. Im April 2005 stieg die Zahl der Keimlinge/Horste wieder auf 27 an. Im Juni und September 2005 hatten sich auf der Fläche 25 Horste etabliert. Wie auf der Untersuchungsfläche H1 fand auch hier die Etablierung ausschließlich im abgeschobenen Bereich statt.

Die räumliche Autokorrelationsanalyse lieferte ähnliche Ergebnisse wie bei Fläche H1. Auch wenn der Korrelationskoeffizient z.T. geringfügig oberhalb des Konfidenzintervalls liegt, so ist die Abweichung doch zu gering, um von einem geklumpten Muster zu sprechen. Dies bestätigt sich auch, wenn man die Verteilung der Horste in Abbildung 5.23 betrachtet. Für die Beurteilung des Ausbreitungspotentials von *C. canescens* ist hier jedoch ein anderer Aspekt von Bedeutung. Im Vergleich zu Untersuchungsfläche H1 beträgt die

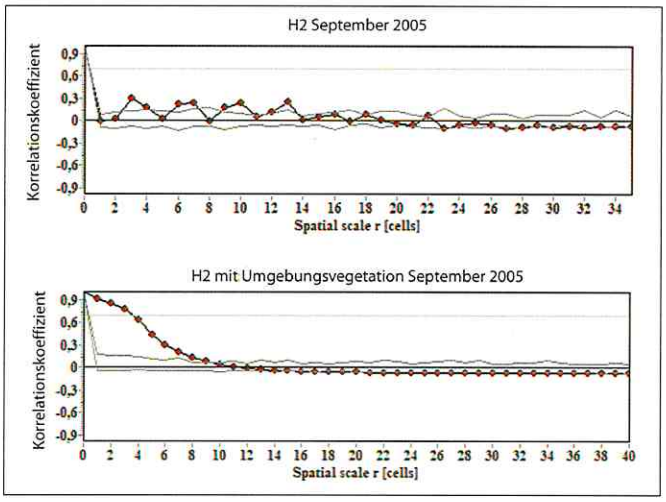


Abb. 5.25: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H2, September 2005 sowie mit Umgebungsvegetation.

Distanz zur Spenderpopulation lediglich fünf Meter. Des Weiteren liegt die Spenderpopulation parallel zu dem abgeschobenen Bereich, sodass keine Barrieren in Form von Sandaufschüttungen vorhanden sind. Die räumliche Autokorrelationsanalyse der Maßnahmenfläche inklusive der Umgebungsvegetation zeigt eine Klumpung des Musters bis zu einem Bereich von r=8, also ca. 8 Metern. Die positive Korrelation deckt sich gut mit dem beobachteten Muster auf der Untersuchungsfläche.

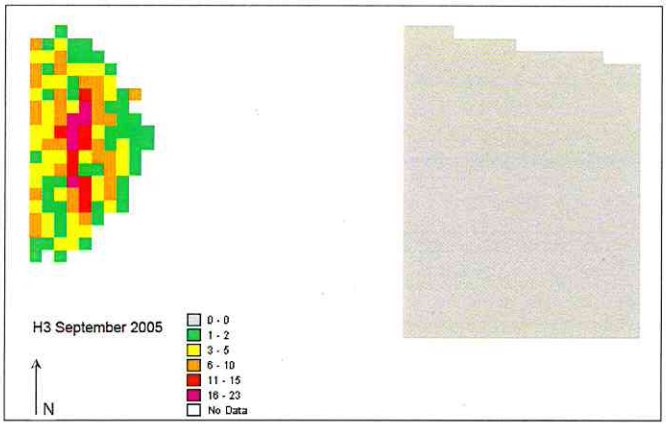


Abb. 5.26: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H3 und in der Umgebungsvegetation, Spender-population links, Zeitraum September 2003 bis September 2005; Raster 1m x 1m (1 Quadrat in der Karte entspricht 1m²).

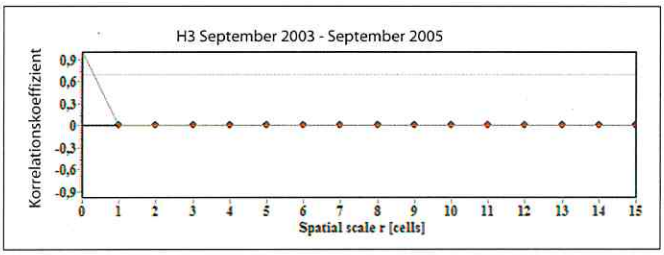


Abb. 5.27: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche H3, September 2003 bis September 2005.

Untersuchungsfläche H3:

Auf der Untersuchungsfläche H3 konnten sich im Untersuchungszeitraum keine Keimlinge von *C. canescens* etablieren. Im Vergleich zu den Flächen H1 und H2 lag die potentielle Spenderpopulation mit 22 Metern weiter entfernt. Des Weiteren war die Flächengröße geringer, sodass auch die Wahrscheinlichkeit, für die Diasporen eine geeignete Stelle für die Keimung und Etablierung zu erreichen, geringer war. Die Individuenzahl der Spenderpopulation war mit 687 im Vergleich der drei Flächen am größten.

5.3.4.2 Räumliche Autokorrelationsanalyse (NSG Exerzierplatz)

Die Untersuchungen zum Ausbreitungs- und Kolonisierungspotential von *C. canescens* sollen in erster Linie als Grundlage für Maßnahmen zum Erhalt von Sandmagerrasen dienen. Aus diesem Grund wurden die Untersuchungen auch an die standörtlichen Gegebenheiten angepasst. Folglich unterscheiden sich auch die Untersuchungsflächen an den zwei Standorten in Bezug auf die Behandlung und Distanz zu der potentiellen Ausgangspopulation.

Die Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz ist gekennzeichnet durch eine ca. 20 cm starke Sandschicht auf der gesamten Fläche. Des Weiteren ist sie nahezu komplett von einer dichten Silbergraspopulation umgeben.

In Abbildung 5.28 und 5.29 sind die Individuenzahlen auf der Untersuchungsfläche sowie in der Umgebungsvegetation in Kartenform dargestellt. Es wird sofort deutlich, dass auf der Untersuchungsfläche deutlich höhere Individuenzahlen auftreten (vgl. Legende).

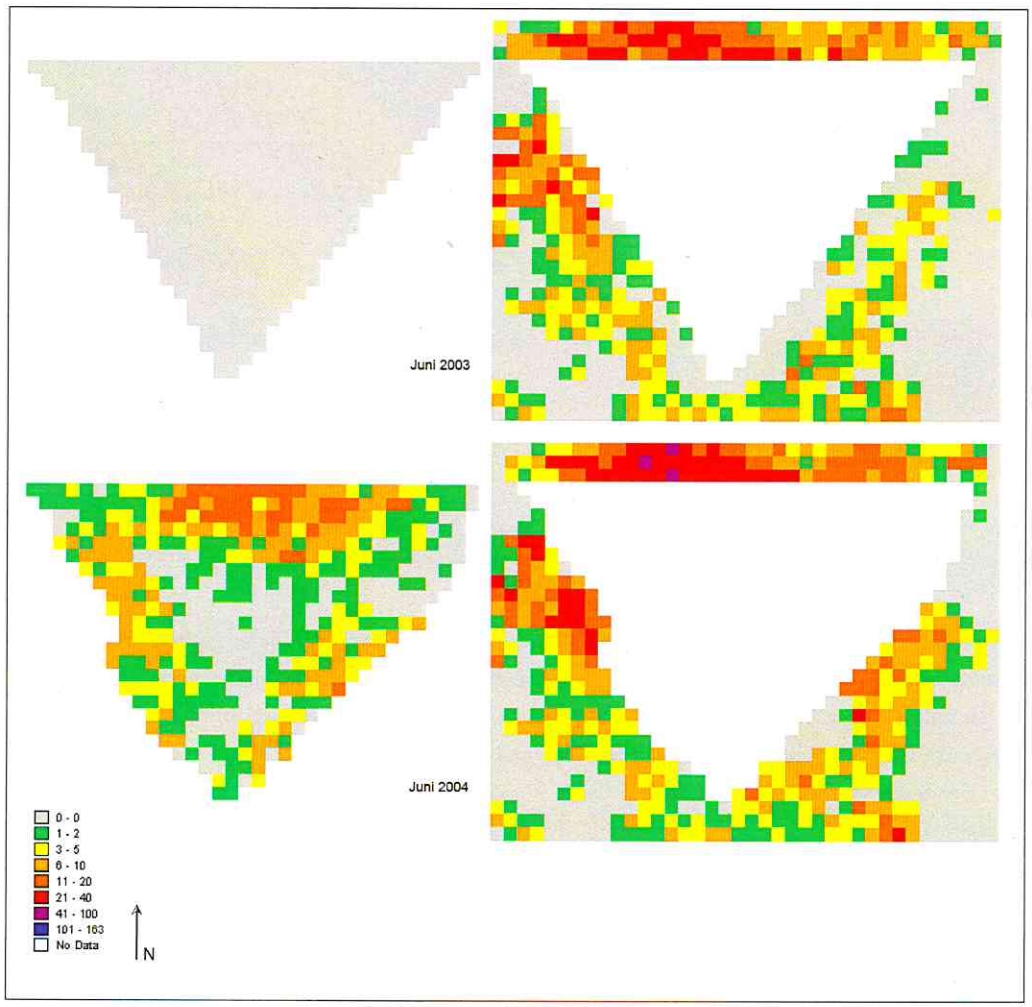


Abb. 5.28: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche und der Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz, Zeitraum Juni 2003 und Juni 2004; Raster 1m x 1m (1 Quadrat in der Karte entspricht 1m²).

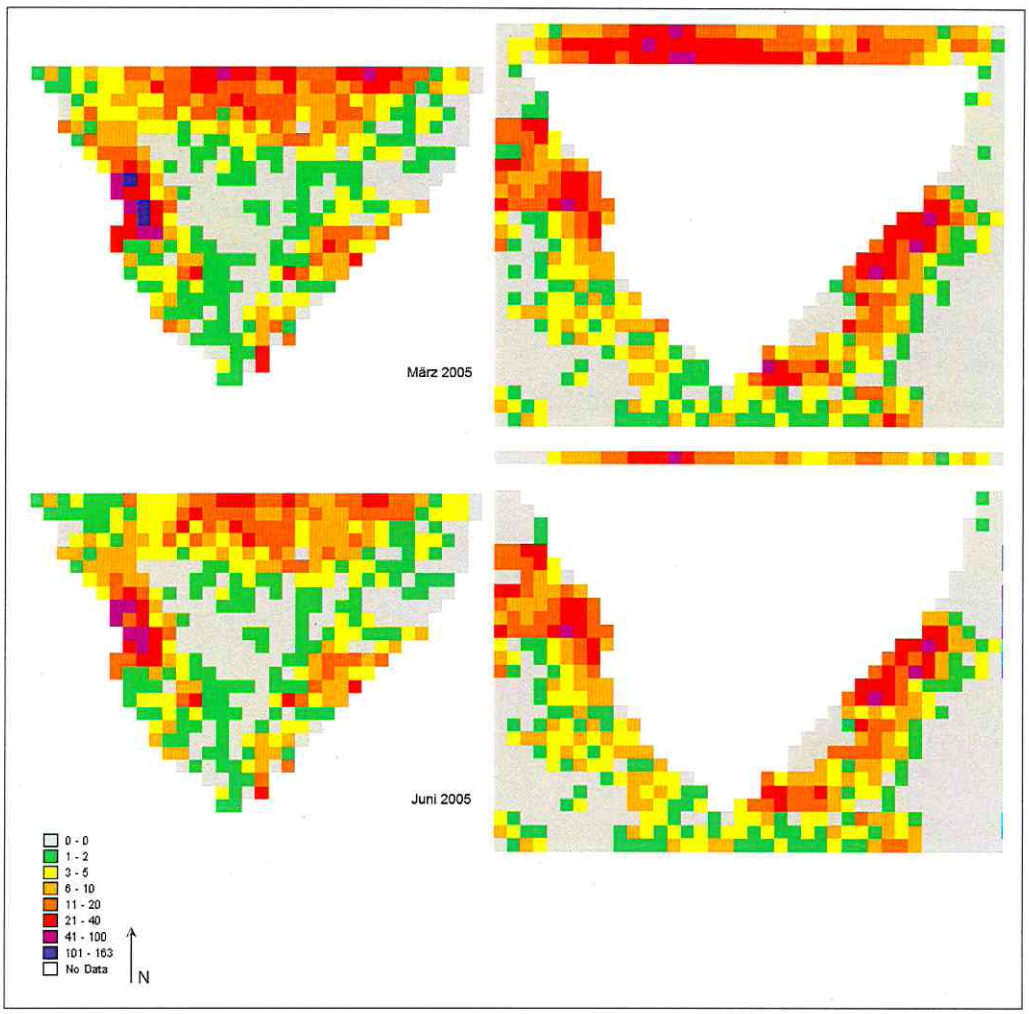


Abb. 5.29: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche und in der Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz, Juni 2005, Raster 1m x 1m (1 Quadrat in der Karte entspricht 1m²), fehlende Daten im rechten Bild aufgrund einer Pflegemaßnahme.

So waren im März 2005 3677 Individuen auf der Maßnahmenfläche zu finden. Im Vergleich hierzu finden sich auf der deutlich größeren Fläche H2 im NSG Hainberg gerade 27 Horste.

Bereits ein Jahr nach Durchführung der Pflegemaßnahme zeigten sich sehr hohe Deckungswerte im Grenzbereich zur Umgebungsvegetation. Dieser Effekt wird durch den Einfluss des im Untersuchungsgebiet vorherrschenden Nordwestwindes verstärkt. Hohe Deckungswerte fanden sich jedoch auch in den gegenüberliegenden Bereichen. So sind auf der Untersuchungsfläche überall dort hohe Keimlingsdichten zu finden, wo unmittelbar die Spenderpopulation angrenzt, also vor allem in den Randbereichen.

Abbildung 5.30 zeigt die Untersuchungsfläche zusammen mit der Umgebungsvegetation in einer Karte. Hier ist wie bei den Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz mit Samenfallen ein deutlicher Hinweis auf Nahausbreitung zu finden. Es sind Zentren zu sehen, in denen hohe Dichten auftreten. Diese liegen im direkten Kontaktbereich zur Umgebungsvegetation. Im

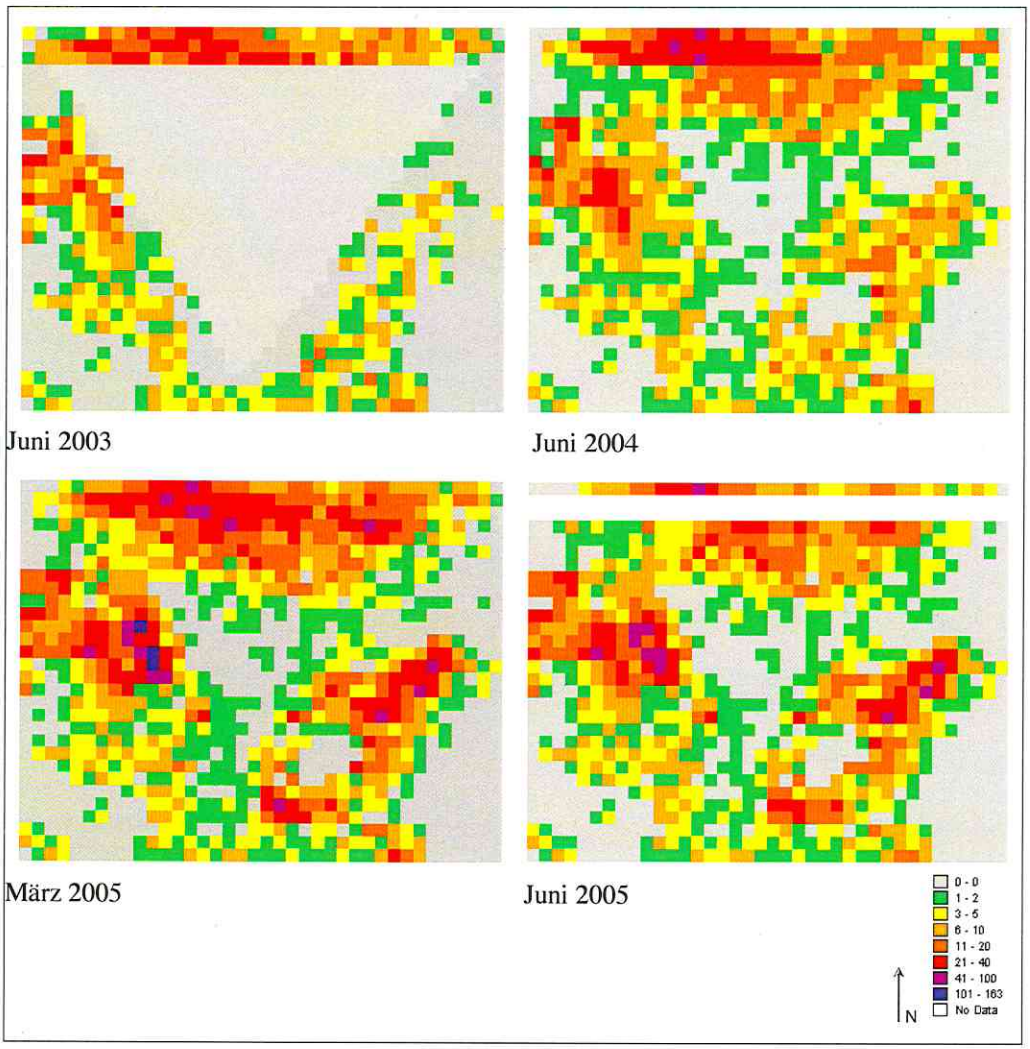


Abb. 5.30: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche und in der Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz in einer Karte, Zeitraum Juni 2003 bis Juni 2005; Raster 1m x 1m, (1 Quadrat in der Karte entspricht $1m^2$), fehlende Daten im Juni 2005 aufgrund einer Pflegemaßnahme.

Inneren der Untersuchungsfläche, wo gleiche Bedingungen für eine Keimung und Etablierung vorherrschen, sind jedoch weniger Individuen zu finden. Im März 2005 ist die Fläche in den Kontaktbereichen so dicht besiedelt, dass die ursprünglich vegetationsfreie Maßnahmenfläche kaum noch zu erkennen ist. Die in Abbildung 5.30 dargestellte Karte für den Zeitpunkt „Juni 2005" unterscheidet sich von den übrigen Karten insofern, als dass einige Daten fehlen, die weiß eingezeichnet sind. Die Daten mussten aus der Auswertung genommen werden, da der Bereich im Mai 2005 im Rahmen einer Pflegemaßnahme gefräst wurde. Die Maßnahmenfläche war davon jedoch nicht betroffen.

Die Abbildungen 5.28 bis 5.30 weisen bereits auf den Einfluss der Umgebungsvegetation auf die Besiedlung der Fläche hin. Die Distanz zu einer potentiellen Spenderpopulation spielt eine wichtige Rolle für die Besiedlung der Fläche.

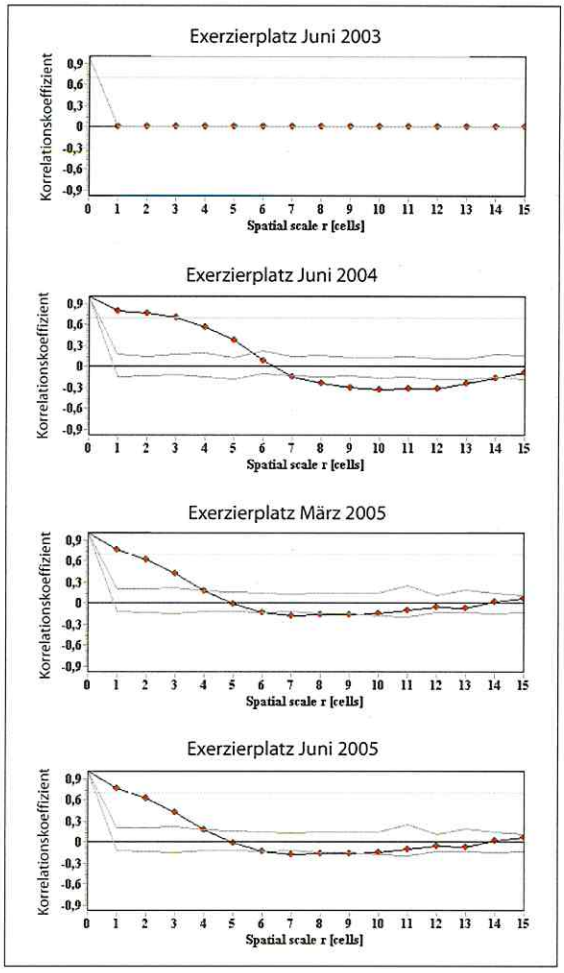


Abb. 5.31: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz Juni 2003 bis Juni 2005.

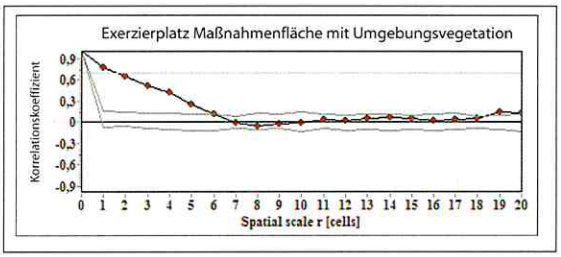


Abb. 5.32: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen (n=99) des Musters von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche mit Umgebungsvegetation im NSG Exerzierplatz, Juni 2005.

Die räumliche Autokorrelationsanalyse verdeutlicht diese Beobachtung (Abb. 5.31 und 5.32).

Im Vergleich zu den Untersuchungsflächen im NSG Hainberg zeigt sich hier bei allen Mustern ein signifikant positiver Korrelationskoeffizient. Dieser liegt im Juni 2004 in einem Bereich von r=6, was einem Radius von 6 Metern entspricht. Im März 2005 liegt er bereits in einem Bereich von 4 Metern. Bei größeren Distanzen liegt der Korrelationskoeffizient im Bereich des Konfidenzintervalls, was als zufälliges Muster zu interpretieren ist. Der Rückgang der Distanz von 6 auf 4 Meter ist durch den zusätzlichen Eintrag von Diasporen in die Bereiche mit hoher Dichte im Randbereich zu erklären. In diesen geklumpten Bereichen war jedoch noch ein zusätzlicher Diasporeneintrag zu beobachten. Durch die hohe Dynamik auf der Untersuchungsfläche kamen einzelne Horste bereits im Sommer 2004 zur Blüte und konnten im Herbst 2004 Diasporen in diese ohnehin schon dicht besiedelten Bereiche ausstreuen. Dieser Effekt spiegelt sich in dem positiven Korrelationskoeffizienten bei r=4 im März und Juni 2005 wieder. Wie in Abbildung 5.30 bereits zu erkennen war, ist die Maßnahmenfläche in Bezug auf die Individuenzahl in den Randbereichen kaum von der Umgebungsvegetation zu unterscheiden. Dies zeigt sich auch in der räumlichen Autokorrelationsanalyse der Maßnahmenfläche inklusive der Umgebungsvegetation. Der positive Korrelationskoeffizient bei r=5 liegt im selben Bereich wie der Korrelationskoeffizient der Maßnahmenfläche.

5.4 Diskussion

Die Untersuchung der Ausbreitungsdistanz der Karyopsen von *C. canescens* hat sehr klare und naturschutzfachlich wichtige Ergebnisse geliefert. Es hat sich bestätigt, dass die Ausbreitungsdistanz der Silbergraskaryopsen unter den gegebenen Standortbedingungen in einem Bereich von wenigen Metern liegt. Die Ausbreitungsdistanz konnte anhand eines direkten Nachweises von Karyopsen (Trichterfallen) und eines indirekten Nachweises der Ausbreitungsdistanz mittels etablierter Individuen ermittelt werden.

5.4.1 Direkter Nachweis der Ausbreitungsdistanz mittels Trichterfallen

5.4.1.1 Methodik

Die zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz gewählten Trichterfallen haben sich als sehr geeignet herausgestellt. Die gefangenen Karyopsen waren in sehr gutem Zustand und somit anhand ihrer morphologischen Merkmale (Granne, Haarkranz) eindeutig zu identifizieren. Obwohl es im Untersuchungszeitraum Niederschläge gab, waren keine Verluste durch Pilzbefall, Fäulnis oder Auskeimen der Samen zu verzeichnen.

Auch die gewählte Größe der Fallen hat sich als geeignet herausgestellt, da der Samenniederschlag sehr gut abgebildet werden konnte. Die räumliche Anordnung der Fallen im Gelände war gut an die standörtlichen Gegebenheiten angepasst. Im Untersuchunszeitraum wurden trotz des z.T. hohen Besucherdrucks keine Fallen entwendet oder zerstört, sodass vollständige Datensätze zur Verfügung standen. Bezüglich der Fangleistung haben sich die verwendeten Trichterfallen ebenfalls als geeignet herausgestellt. Obwohl die Fallen eine geringfügig kleinere Fangfläche als bei den Untersuchungen von Kunzmann (2000) aufwiesen, lag die Zahl der gefangenen Karyopsen an allen drei Standorten höher. Selbst in einer Entfernung von 20 Metern konnten mit dem gewählten Fallentyp trotz der geringen Fangfläche noch Karyopsen gefangen werden. Da die Untersuchungsflächen z.T. nicht frei zugänglich waren, mussten die Fallen über einen längeren Zeitraum aufgestellt werden, ohne dass eine zwischenzeitliche Leerung der Fallen möglich war. Die Expositionsdauer von 8 Wochen hat sich nicht negativ auf die Qualität der gefangenen Karyopsen ausgewirkt. Durch die Bauweise der Fallen hatten die Karyopsen in den Gaze-Säckchen keinen direkten Bodenkontakt. Die Fangöffnung war offensichtlich groß genug, um ein Abtrocknen der Karyopsen nach Niederschlagsereignissen zu gewährleisten. In den Fallen konnten keine gekeimten Karyopsen nachgewiesen werden. Die für Ausbreitungsereignisse anemochorer Arten nötigen Windgeschwindigkeiten von > 5m/s wurden an 12 bis 17 Tagen (je nach Wetterstation) erreicht, sodass die Bedingungen für mögliche Fernausbreitungsereignisse gegeben waren (vgl. Hensen & Müller 1997).

Unterscheiden sich Diasporen der gleichen Mutterpflanze in Form oder Größe (Heterodiasporie) kann es zu unterschiedlichen Ausbreitungsmustern kommen (van der Pijl 1982). Dieser für Poaceen beschriebene Effekt kann für die vorliegenden Ergebnisse ausgeschlossen

werden. Bei der Bestimmung der Karyopsen unter dem Binokular konnten keine Unterschiede bei den gefangenen Karyopsen in den einzelnen Distanzklassen festgestellt werden.

5.4.1.2 Menge und Verteilung des Diasporenniederschlags

Bei der Untersuchung des Ausbreitungspotentials von Silbergraskaryopsen durch den direkten Nachweis von Karyopsen wird deutlich, dass die überwiegende Anzahl der verbreiteten Karyopsen im unmittelbaren Nahbereich des Horstes wiederzufinden ist (vgl. Ellenberg 1996; Böger 2002). Bei Experimenten zur Nahausbreitung von *C. canescens* fand Kunzmann (2000) 86% der Diasporen in einer Distanz von bis zu 0,1 m wieder. Im Rahmen meiner Diplomarbeit (Böger 2002) konnte ich zeigen, dass in einem Bereich von bis zu 10 Metern 99% der Samen in einer Distanz von maximal 5 m zur Ausgangspopulation gekeimt sind. Die Anzahl der ausgebreiteten Diasporen nimmt im Allgemeinen mit zunehmender Distanz zu einer Spenderpopulation ab (Harper 1977). Innerhalb der Populationen, also im direkten Nahbereich der Horste, wurden bei den vorliegenden Untersuchungen bis zu 19,5 Karyopsen pro cm^2 gefunden. Bereits in einem Meter Entfernung lag dieser Wert lediglich noch bei durchschnittlich 0,3 Karyopsen pro cm^2. Auch Kunzmann (2000) fand bei seinen Untersuchungen nur 0,8% der gefangenen Diasporen im Bereich von > 5m wieder.

Verteilungsmuster

Das Muster des Diasporenniederschlags ist in Abhängigkeit von der Windrichtung meist asymmetrisch. Die Auswertung hat gezeigt, dass die Ausrichtung der Fallen (links, Mitte, rechts) in Bezug auf die Ausbreitungsdistanz keine Rolle spielt. Wie in Abbildung 5.15 dargestellt, folgt die Verteilung der Karyopsen einer typischen Ausbreitungskurve (vgl. Potorny & Willson 1993; Okube & Levin, 1989). Die Menge der ausgestreuten Karyopsen erreicht im Bestand einen Maximalwert und nähert sich mit zunehmender Distanz zur Ausgangspopulation der Null an.

Mögliche Abweichungen vom typischen Verlauf einer Ausbreitungskurve können unter anderem durch die „patchiness" des Standorts bedingt sein (Debussche & Isenmann 1994, Aguiar & Sala 1997). Dies hat bei den vorliegenden Untersuchungen keinen großen Einfluss auf die Ausbreitungsdistanz. Es zeigten sich zwar innerhalb einer Distanzklasse deutliche Unterschiede in der Menge der ausgestreuten Karyopsen (Abb. 5.14), jedoch beeinflussen diese nicht das Gesamtergebnis. Mittelt man die neun Werte innerhalb einer Distanzklasse, so zeigt sich für alle Populationen der gleiche Verlauf einer typischen Ausbreitungskurve. Somit bestätigen die Untersuchungen, dass es eine klare Verteilung des Diasporenniederschlags unabhängig vom Standort gibt. Auf kleinräumigem Maßstab, bis 0,2 m, hat der Faktor „patchiness" jedoch einen Einfluss (vgl. Abb. 5.14).

Barrieresituation

Auch die Barrieresituation kann einen Einfluss auf die Ausbreitungsdistanz haben. Die drei Untersuchungsflächen unterscheiden sich diesbezüglich voneinander (vgl. Abb 5.7). Während der Windeinfluss auf der Untersuchungsfläche in Eltersdorf durch einen Baumbestand eingeschränkt ist, zeichnet sich die Fläche in Bamberg durch eine günstigere Barrieresituation aus. Die Untersuchungsfläche in Pettstadt weist die günstigste Barrieresituation auf, da der Wind hier ungehindert auf die Population einwirken kann. Die nähere Quantifizierung der Barrieresituation durch Vermessen der Barrieren oder Strömungsmessungen konnte aufgrund der räumlichen Gegebenheiten nicht durchgeführt werden (Militärgelände, Firmengelände). Die Ergebnisse haben jedoch auch so deutlich gemacht, dass trotz unterschiedlicher Barrieresituation auf allen drei Flächen Nahausbreitung dominiert. Die überwiegende Zahl von Karyopsen wird auch bei unterschiedlichen Barrieresituationen im unmittelbaren Nahbereich ausgestreut. Dies lässt sich für alle drei Untersuchungsflächen direkt am Kurvenverlauf (Abb. 5.15) ablesen.

5.4.1.3 Ausbreitungstyp

Die Steilheit der Ausbreitungsfunktion lässt Rückschlüsse auf die Art der Ausbreitung zu. So zeigen die Ausbreitungskurven von barochor, autochor, semachor oder myrmekochor ausgebreiteten Arten einen steileren Verlauf als die von Arten, deren Diasporen zoochor oder anemochor ausgebreitet werden (Willson 1993). Demnach deuten die Ergebisse auf eine autochore oder semachore Ausbreitung der Diasporen bei *C. canescens* hin. Das Silbergras wird in der Literatur klar als anemochore Art eingestuft (Ellenberg 1996, Frey & Hensen 1995, Kunzmann 2000, Büren-Rieder 2000). Aufgrund morphologischer Anpassungen, wie z.B. einem Haarkranz, sowie der Verbindung von Karyopse und Deckspelze erscheint auch eine pterochore und trichometeochore Ausbreitung plausibel.

Über die tatsächlichen Ausbreitungsdistanzen sind jedoch widersprüchliche Angaben in der Literatur zu finden. Während Frey & Hensen (1995) eine weite Verwehung der nur 0,06 mg schweren Samen beschreiben, gehen Ellenberg (1996) und Kunzmann (2000) von Nahausbreitung aus. Diasporen mit einem Gewicht von bis zu 0,05 mg werden unabhängig ihrer morphologischen Anpassungen durch den Wind ausgebreitet, dagegen benötigen schwerere Diasporen entsprechende Anpassungen des Bautyps, die die Fallgeschwindigkeit reduzieren. Für die Diasporen des Silbergrases sind mehrere Ausbreitungstypen denkbar.

Herpochorie

Ein Ausbreitungstyp, der jedoch nur eine Ausbreitung über sehr kurze Distanzen ermöglicht, ist die Herpochorie. Hierbei kann es zu Kriechbewegungen durch die hygroskopische Granne kommen. Inwieweit hier nennenswerte Distanzen zurückgelegt werden können, bleibt zu klären. Die Morphologie der Karyopsen spricht eher dafür, dass die Drehbewegung der

Granne zu einer Verankerung der Karyopsen im Substrat führt, was den Etablierungserfolg erhöht (HARPER 1977).

Epizoochorie

Durch hakige Auswüchse der Deckspelzen, den Borstenkranz im Kniebereich der Granne sowie das keulenförmig gezähnte Ende der Granne liegt auch eine epizoochore Ausbreitung nahe. BUGLA (2007) konnte zeigen, dass *C. canescens* effektiv epizoochor durch Schafe ausgebreitet wird. Mit Hilfe der Schafe konnten auch Barrieren überwunden werden. Die Anzahl der Individuen war innerhalb eines nur für Wind und Arthropoden zugänglichen Exclosures am geringsten. In dem zusätzlich für Mäuse zugänglichen Exclosure waren deutlich mehr Individuen nachzuweisen. Ein noch höherer Wert war in dem Exclosure zu finden, das zusätzlich für Tiere der Größe von Kaninchen zugänglich war. Die höchsten Werte waren nach Beweidung zu finden. An dieser Stelle sei angemerkt, dass mit der im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen angewandten Methode (Trichterfallen) eine zoochore oder myrmekochore Ausbreitung nicht erfasst werden konnte.

Verlauf der Ausbreitungsfunktion und morphologische Anpassungen

Welche Bedeutung die einzelnen Abschnitte der Ausbreitungskurve für die Einschätzung des gesamten Ausbreitungserfolgs einer Art haben, ist umstritten (vgl. POTORNY & WILLSON 1993). Der Höhepunkt der Ausbreitungskurve, also die vorherrschende Ausbreitungsdistanz, lässt jedoch Rückschlüsse auf morphlogische Anpassungen zu. Mit zunehmender Entfernung rücken dann zufällige Ausbreitungsprozesse in den Vordergrund (BERG 1983). Es besteht prinzipiell für jeden Diasporentyp die Möglichkeit einer Fernausbreitung. Die Wahrscheinlichkeit, dass diese tatsächlich stattfindet, ist wiederum stark von morphologischen Anpassungen abhängig (BERG 1983). Ein Rückschluss von der Morphologie der Diasporen auf die tatsächliche Ausbreitungsfähigkeit führt jedoch häufig zu Fehlinterpretationen (JOHANNSON et al. 1996). Morphologische Anpassungen erhöhen zwar die Wahrscheinlichkeit, durch den entsprechenden Vektor ausgebreitetet zu werden, schließen weitere Ausbreitungswege jedoch nicht aus.

Semachorie

Die in Abbildung 5.13 dargestellten, extrem hohen Diasporenmengen im Bereich innerhalb der Population bzw. am Rand der Population weisen ganz klar auf semachore Ausbreitung bei *C. canescens* hin. Dies bedeutet jedoch nicht, dass keine anemochore Ausbreitung stattfindet. Allein die Tatsache, dass in den Fallen, die weiter als einen Meter von der Spenderpopulation entfernt liegen, Karyopsen gefunden wurden, belegt dies. Des Weiteren ist die Art aufgrund des Samengewichts von 0,06 mg als anemochor einzustufen. Die Unterscheidung, ob Anemochorie oder Semachorie, also die Ausstreu von Diasporen durch die Einwirkung äußerer Kräfte vorliegt, erweist sich als schwierig. Häufig sind auch mehrere Ausbreitungstypen nebeneinander

ausgebildet. LUFTENSTEINER (1982) ordnet dem Ausbreitungstypus „Semachorie" diejenigen Arten zu, deren Diasporen in Kapseln oder ähnlichen Behältnissen zu finden sind. Des Weiteren rechnet er aber auch die Arten dazu, denen Kapseln fehlen, die dafür aber elastische Stengel haben und somit eine Ausstreu durch die Einwirkung äußerer Kräfte ermöglichen. Hier sind vor allem die Poaceen zu nennen. VAN DER PIJL (1982) beschränkt die Verwendung des Begriffs jedoch ausschließlich auf Arten, die Kapseln besitzen und ordnet diesen Ausbreitungstypus der Anemochorie zu. Er bezeichnet Arten dieses Ausbreitungstyps als „ballistische Anemochoren". Im weiteren Verlauf soll der Klarheit wegen der Begriff Semachorie zur Verwendung kommen.

Der Grenzbereich zwischen rein durch Schwerkraft oder durch Wind bedingter Ausbreitung ist sehr undeutlich. Es können auch Diasporen, die z.B. durch die Einwirkung der Schwerkraft aus den Fruchtständen fallen, durch den Wind beeinflusst werden. Folglich ist der Begriff mit den gängigen Klassifikationssystemen schwer zu fassen. Dennoch lassen sich diejenigen Arten dem Ausbreitungstypus zuordnen, die aufgrund fehlender Anpassungen nicht schweben oder fliegen können.

Freisetzung der Diasporen

Die Verteilung des Samenniederschlags liefert ebenfalls Hinweise auf den Ausbreitungstypus. Diasporen semachorer Arten werden im direkten Nahbereich ausgestreut. Die Distanzen betragen hier maximal wenige Meter (LUFTENSTEINER 1982). Die Ausbreitungsdistanz ist hierbei von der Ausstreuhöhe, der Sinkgeschwindigkeit, der Elastizität der Stengel und auch von der Windrichtung und -stärke abhängig. Bei Poaceen ist, bedingt durch den Bau der Rispen, eine Mindestwindstärke nötig, um die Diasporen auszustreuen.

Auch spielt der Abtrennwiderstand für die Freisetzung der Diasporen eine Rolle. Dieser variiert zwischen den Individuen einer Art, aber auch zwischen den Rispen eines Individuums (AUGSPURGER & FRANSON 1987, FRIEDMAN & HARDER 2004). Bei *C. canescens* sind die Rispen nach der Blüte zusammengezogen, was auf einen hohen Abtrennwiderstand der Diasporen schließen lässt. Auch hier zeigt sich die Schwierigkeit, den semachoren Ausbreitungstypus klar vom anemochoren zu trennen. Es sind Faktoren von Bedeutung, die ebenso bei anemochoren Arten auf die Ausbreitung einwirken.

Einfluss der Winde

Vor allem Stürme führen dazu, dass Diasporen unabhängig von geeigneten anemochoren Anpassungen durch Wind verbreitet werden. Für SOONS (2004) ist die Windgeschwindigkeit der entscheidende Faktor für anemochore Ausbreitungsprozesse. Anemochoren Arten wird allgemein das größte Ausbreitungspotential zugeschrieben. Die Ausbreitungseffektivität ist jedoch relativ gering, da aufgrund des ungerichteten Transports eine geringe Wahrscheinlichkeit besteht, eine geeignete Schutzstelle zu finden. Dies wird häufig durch eine hohe Diasporenmenge kompensiert. Eine Ausbreitung über mehrere Kilometer stellt auch bei anemochoren

Arten die Ausnahme dar. Hierzu sind sowohl geeignete morphologische Anpassungen, wie z.B. ein Pappus sowie günstige thermische Bedingungen nötig, die die Diasporen in höhere Luftschichten befördern. Derartige Anpassungen sind bei *C. canescens* nicht zu finden. Der Einfluss von hohen Windstärken auf die Fernausbreitung von Diasporen wird häufig überschätzt (Tackenberg 2003). Bei seinen Untersuchungen konnte er zeigen, dass es keine Korrelation zwischen hohen Windstärken und Ausbreitungsdistanzen von > 100 Metern gibt. Soons et al. (2004) betonen in diesem Zusammenhang die hohe Bedeutung von Turbulenzen für Fernausbreitungsereignisse. Anemochore Arten sind oft in frühen Sukzessionsstadien oder häufig gestörten Standorten zu finden, die eine hohe Winddynamik aufweisen (van der Pijl 1982). Auch mit zunehmender Trockenheit steigt der Anteil anemochorer Arten an einem Standort (Howe & Smallwood 1982).

Zeitpunkt und Dauer der Diasporenausstreu

Weitere Hinweise für die Zuordnung zu einem oder mehreren Ausbreitungstypen liefern der Zeitpunkt und die Dauer der Diasporenausstreu. Die Hauptmenge der Diasporen von *C. canescens* wird nach der Samenreife ab Mitte Juli ausgestreut. Die höchsten Windgeschwindigkeiten werden im Untersuchungsgebiet jedoch im Frühjahr und Spätherbst erreicht. Dies lässt sich ebenfalls als Hinweis darauf deuten, dass mehrere Ausbreitungstypen nebeneinander verwirklicht sind. Verändert sich ein Ausbreitungsvektor, so kann dies drastische Folgen für die Ausbreitungsfähigkeit einer Art haben. Die gleichzeitige Ausprägung mehrere Ausbreitungstypen wie Semachorie, Anemochorie und Zoochorie, ermöglicht es der Art, Änderungen zu tolerieren. Fällt aufgrund einer Nutzungsänderung, wie z.B. der Aufgabe von Schafbeweidung, ein Vektor weg, so kann immer noch ein Ausbreitungserfolg durch Anemochorie oder Semachorie verwirklicht werden.

Sekundärausbreitung

Nachdem Diasporen die Mutterpflanze verlassen haben, müssen sie nicht direkt dort verbleiben, wo sie gelandet sind. Häufig ist eine Sekundär- oder Mehrfachausbreitung zu beobachten (Harper 1977). Im vorliegenden Fall wäre hier die in Lehrbüchern exemplarisch dargestellte Ausbreitung der Frühjahrstherophyten anzuführen. Die Diasporen dieser typischen Arten der Sandlebensräume, wie z.B. *Spergula morisonii* und *Teesdalia nudicaulis* werden, nachdem sie zu Boden gefallen sind, mit den offenen Sanden verfrachtet. Dies geschieht in der Regel bei starken Winden oder Stürmen. Dabei ist nach einer Ausstreu der Diasporen (Semachorie) eine nachfolgende anemochore Ausbreitung der Diasporen wahrscheinlich, wenn z.B. eine geringe Vegetationsdeckung am Standort vorherrscht. Neben der Offenheit des Bodens sind für eine anemochore Sekundärausbreitung vor allem der Windeinfluss und das Diasporengewicht von Bedeutung. Diese Art der Sekundärausbreitung über größere Distanzen ist im Raum Berlin (Belitz N: 52°12´59,3´´ EO 13°07´11,6´´) zu beobachten, wo auf mageren Äckern, die seit 1994 nicht mehr bewirtschaftet wurden, mehrere Stellen mit je ca. 30 Individuen von *C. canescens* zu

finden sind. Diese liegen in einer Entfernung von ca. 2-3 km von der nächstgelegenen Population. Dort erfolgte die Ausbreitung der Silbergraskaryopsen gemeinsam mit den Diasporen der Frühjahrs-Therophyten durch Sandstürme im Frühjahr bzw. Herbst. Der Erstfund von *C. canescens* auf dieser Fläche war im Sommer 2000. Seitdem breitet sich *C. canescens* auf dieser Fläche aus (mündl. Auskunft H. v. Büren-Rieder).

Eine Sekundärausbreitung hat nicht nur zur Folge, dass weiter entfernte Standorte erreicht werden können, sondern sie führt auch zu einer Verringerung der Diasporendichte im Nahbereich der Spenderpopulation. Eine nennenswerte anemochore Sekundärausbreitung ist aber nur dann möglich, wenn ein ausreichender Windeinfluss vorhanden ist. Für Diasporen, die primär durch den Wind verfrachtet werden, gewinnt die Sekundärausbreitung bei abnehmender Rispenhöhe an Bedeutung (Greene & Johnson 1997). Ausbreitungsmuster, die durch primäre Ausbreitungsprozesse entstanden sind (vgl. Ausbreitungsfunktion Abb. 5.15), können durch sekundäre Ausbreitungsprozesse deutlich verändert werden. Konkret bedeutet dies, dass die ermittelten Ausbreitungsdistanzen durch sekundäre Ausbreitungsprozesse, wie anemochore Ausbreitung auf offenem Substrat, deutlich vergrößert werden können.

Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse kann *Corynephorus canescens* als polychore Art eingestuft werden. Das Ausbreitungsmuster spricht für eine Dominanz der Semachorie bei gleichzeitiger anemochorer Ausbreitung. Daneben ist in Abhängigkeit von der Umgebungsvegetation eine Sekundärausbreitung möglich.

5.4.1.4 Populationsbiologische Faktoren

Neben dem Ausbreitungstyp ist auch die Ausstreudauer und die Menge der vorhandenen Diasporen für den Ausbreitungserfolg von Bedeutung. Büren-Rieder (2000) bezeichnet *C. canescens* als „Wintersteher". Die Rispen des Silbergrases sind vor und nach der Blüte zusammengezogen. Es ist häufig zu beobachten, dass über das gesamte Winterhalbjahr Karyopsen in den Rispen verbleiben und damit potentiell auch ausgestreut werden. Des Weiteren brechen Rispenäste häufig einzeln ab und können gemeinsam mit den verbliebenen Karyopsen ausgebreitet werden. Der Vorteil einer langen Ausstreudauer ist, dass die über einen längeren Zeitraum in Richtung und Stärke variierenden Winde für die Ausbreitung genutzt werden können. Habitatfragmentierung führt zu einem Rückgang der Anzahl und Größe von Populationen. Dies bedeutet nicht zwangsläufig, dass gleichzeitig das Ausbreitungspotential zurückgeht. Vielmehr wird die Anzahl der keimfähigen Diasporen reduziert, was zu einem Rückgang des Kolonisierungspotentials führt (Soons 2004). Somit hat auch die Populationsgröße einen Einfluss auf den Ausbreitungserfolg einer Art.

Einfluss der Populationsgröße auf den Ausbreitungserfolg

Der Verlauf einer Ausbreitungskurve wird auch von den „Eigenschaften einer Population", wie z.B. Größe und Dichte beeinflusst (Greene & Johnson, 1996). Hier zeigt sich, dass es Unterschiede zwischen den Populationen gibt. In Tabelle 5.3 sind die Populationsgrößen an

den jeweiligen Standorten dargestellt. Während im NSG Pettstadter Sande ca. 10000 Individuen für ein potentielles Ausbreitungsereignis zur Verfügung stehen, sind es auf den Flächen in Eltersdorf und Muna nur ca. 1000 bzw. 235 Individuen. Diese drastischen Unterschiede spiegeln sich in der Ausbreitungskurve nicht in diesem Ausmaß wieder (vgl. Residuen Abb. 5.16), jedoch liegt die Anzahl der gefangenen Karyopsen auf der Untersuchungsfläche in Pettstadt mit 14410 am höchsten. Orientiert man sich an der Populationsgröße, wäre zu erwarten, dass die Population in Eltersdorf (> 1000 Individuen) bei der Anzahl der gefangenen Karyopsen an zweiter Stelle liegt. Es zeigte sich jedoch, dass die Population im Munagelände (235 Individuen) mit 9762 gefangenen Karyopsen deutlich vor der Population in Eltersdorf mit 5443 gefangenen Karyopsen liegt.

Die Populationen an den drei Standorten unterscheiden sich, wie bereits erwähnt, vor allem in Bezug auf die Populationsgröße. Demnach müssten am Standort Eltersdorf mehr Karyopsen gefangen werden als am Standort Muna. Betrachtet man die Ausbreitungskurve, so wird deutlich, dass möglicherweise nicht alle Individuen an einem Standort auch tatsächlich an einem Ausbreitungsereignis beteiligt sind. Legt man die in den Abbildungen 5.13 und 5.15 dargestellten, geringen Ausbreitungsdistanzen zugrunde, bietet es sich an, zwischen potentiell und tatsächlich an einem Ausbreitungsereignis beteiligten Individuen zu unterscheiden. An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, dass mit den Trichterfallen nur die anemochor ausgebreiteten Karyopsen erfasst wurden, da die Vegetationsdeckung an den drei Standorten ein Einwehen von Karyopsen zusammen mit offenen Sanden verhinderte und die Fangöffnung der Fallen ca. 10 cm über der Bodenoberfläche lag.

Um die Frage zu klären, welche Individuen tatsächlich an einem Ausbreitungsereignis teilnehmen, wurde an den drei Standorten die Anzahl der fertilen Silbergrashorste im „Nahbereich" der Versuchsanordnung bestimmt. Als Nahbereich wurde hierbei eine Fläche definiert, die die Breite der Versuchsanordnung aufwies und 5m entgegen der Windrichtung gelegen war. Aufgrund vorherrschender Westwinde war zu erwarten, dass diese Individuen an einem potentiellen Ausbreitungsereignis beteiligt sein werden.

Vergleicht man die innerhalb dieser Fläche von 15,4 m^2 vorhandenen Horste mit der Anzahl der an dem Standort gefangenen Karyopsen, liegt der Schluss nahe, dass tatsächlich nur bestimmte Individuen an einem Ausbreitungsereignis beteiligt sind. Es zeigt sich, dass am Standort Eltersdorf, wo im Nahbereich die geringste Anzahl von fertilen Individuen zu finden ist, auch die geringste Menge von Karyopsen gefangen werden konnte. An den beiden anderen Standorten sind im Nahbereich mehr fertile Horste zu finden und auch die Werte der gefangenen Karyopsen liegen entsprechend höher.

Verfügbare Diasporenmenge für ein potentielles Ausbreitungsereignis

Neben der Anzahl der fertilen Horste ist auch die Anzahl der vorhanden Karyopsen von Bedeutung. Viele auf den Ausbreitungsprozess einwirkende Faktoren, wie z.B. die Größe der Individuen, haben neben einer genetischen auch eine stark umweltbedingte Komponente (Greene & Johnson, 1996). Wie in Abb 5.17 und 5.18 dargestellt, unterscheiden sich die

Individuen an den drei Standorten signifikant bezüglich der Anzahl der Rispen pro Horst und Blüten pro Rispen. Die Individuen der Population in Pettstadt sind größer (Durchmesser der vegetativen Teile im Mittel 10,89 cm) als in Eltersdorf (6,01 cm) und Muna (6,12 cm). Dies spiegelt sich auch in der Anzahl der Ripsen pro Horst und Blüten pro Rispen wider. Somit ist ein deutlicher Unterschied in der Anzahl der vorhandenen Karyopsen zu erwarten. Für die Individuen in Pettstadt kann anhand dieser Daten ein Wert von potentiell ca. 63000 Karyopsen pro Horst errechnet werden, für die Individuen in Eltersdorf liegt dieser Wert bei ca. 9500 und im Munagelände bei ca. 6500 potentiellen Karyopsen pro Horst. Hier wird deutlich, dass sehr viele Diasporen produziert werden könnten. Die Menge der potentiell produzierten Diasporen variiert zwischen den Standorten, sodass Unterschiede im Ausbreitungserfolg zu erwarten sind.

5.4.2 Indirekter Nachweis der Ausbreitungsdistanz mittels Quantifizierung etablierter Keimlinge

Um ökologische und evolutive Konsequenzen von Ausbreitungsmustern zu beurteilen, sind experimentelle Untersuchungen zum Ausbreitungserfolg und der Fitness der etablierten Individuen nötig (Potorny & Willson 1993). Die in den Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz mittels Trichterfallen abgebildeten Ergebnisse müssen nicht exakt den tatsächlich an einem Standort auftretenden Ausbreitungserfolg widerspiegeln. So wurden hier nur diejenigen Karyopsen erfasst, die durch Windeinfluss direkt verbreitet wurden. Sekundär- bzw. Mehrfachausbreitung wurde aufgrund des Fallentyps und der standörtlichen Gegebenheiten nicht erfasst.

Ausbreitungserfolg

Der Erfolg eines Ausbreitungsereignisses hängt nicht alleine von der zurückgelegten Distanz der Diasporen ab, sondern vor allem von der Fähigkeit, sich an der entsprechenden Stelle zu etablieren. Häufig scheitern Renaturierungsversuche aufgrund zu geringer Ausbreitungsfähigkeit der Zielarten (Bakker et al. 1996). Auf diesen Sachverhalt wird im folgenden Kapitel näher eingegangen. Auch die Bedeutung der Diasporenausbreitung für den Genfluss zwischen Populationen ist nicht zu unterschätzen. Bacles et al. (2006) konnten für *Fraxinus excelsior* zeigen, dass Diasporen für die Erhaltung der genetischen Konnektivität um das Sechsfache effektiver sind als Pollen. Der Ausbreitungserfolg, der anhand etablierter Individuen gemessen werden kann, lässt jedoch auch Rückschlüsse auf die Ausbreitungsdistanz der Diasporen einer Art zu.

Besiedlungsmuster

Die in Kap. 5.3.4 dargestellten Besiedlungsmuster der Maßnahmenflächen liefern ebenfalls naturschutzfachlich relevante Daten zur Ausbreitungsfähigkeit von *C. canescens*. Auf den vegetationsfreien Maßnahmenflächen konnten Besiedlungsmuster in Abhängigkeit von der Ent-

fernung zu einer Diasporenquelle untersucht werden. Hier bestätigten sich die im Rahmen der Ausbreitungsexperimente mit Trichterfallen gewonnenen Ergebnisse. Auf den Untersuchungsflächen im NSG Hainberg erfolgte eine sehr spärliche (H1, H2) oder gar keine Besiedlung (H3). Dies dürfte in allen drei Fällen auf die zu hohe Distanz zu einer potentiellen Spenderpopulation und den Ausbreitungstyp zurückzuführen sein. Die potentielle Spenderpopulation war ca. 10 Meter von der Maßnahmenfläche entfernt. Auf der Fläche H2 konnten sich mehr Individuen etablieren, was auf die geringere Distanz zur Spenderpopulation zurückzuführen ist (ca. 5m). Auf der Fläche H3, die 20 Meter von einer Spenderpopulation entfernt lag, konnten keine Keimlinge gefunden werden.

Anteil der Anemochorie an der Gesamtausbreitung

Wie bereits beschrieben, dürfte für *C. canescens* neben Anemochorie vor allem Semachorie von Bedeutung sein. Da die potentiellen Spenderpopulationen mit z.B. 669 fertilen Individuen ausreichend Diasporen für ein Ausbreitungsereignis zur Verfügung stellen dürften, wäre bei einer Dominanz von Anemochorie ein höherer Diasporeneintrag in die Fläche zu erwarten. Ist daneben jedoch als weiterer Ausbreitungstyp Semachorie vorhanden, so lässt sich der geringe Diasporeneintrag in die Fläche in Zusammenhang mit der Vegetationsdeckung erklären. Wenn ein Großteil der ausgestreuten Diasporen am Boden innerhalb einer geschlossenen Vegetationsschicht landet, stehen diese für eine weitere Ausbreitung nicht mehr zur Verfügung (Greene & Johnson 1997). Aufgrund des fehlenden Einflusses der Winde wird eine weitere Ausbreitung dieser Diasporen unterbunden. Durch Nährstoffeintrag kommt es zu verstärktem Pflanzenwachstum, was zu einem drastischen Rückgang der Ausbreitungsdistanz führt (Soons 2004). Eine Verfrachtung der Diasporen wird durch fehlenden Windeinfluss in höherwüchsigen Beständen zunehmend unwahrscheinlich.

Sekundärausbreitung

Die Diasporen, die tatsächlich auf der Fläche ankommen, wurden primär anemochor ausgebreitet. Auf der Untersuchungsfläche H2 lässt sich exemplarisch ein enger Zusammenhang zwischen der Distanz zur potentiellen Spenderpopulation und der Anzahl der eingetragenen Diasporen darstellen. Auch dieser Zusammenhang deckt sich mit den Ergebnissen der Ausbreitungsexperimente mit Trichterfallen. Es ist davon auszugehen, dass es sich auch hier um anemochor ausgebreitete Diasporen handelt. Die räumliche Verteilung der Individuen auf der Fläche lässt jedoch darauf schließen, dass die Diasporen nach einem primären Ausbreitungsereignis weiter verbreitet wurden. Die Verteilung auf der Fläche ist sehr gleichmäßig und unterscheidet sich von dem bereits vorgestellten Ausbreitungsmuster. So ist davon auszugehen, dass die Diasporen auf dem vegetationsfreien Untergrund, wohl in erster Linie durch den Wind, verteilt wurden. Folglich ist das Ausbreitungsmuster durch sekundäre Effekte verändert (vgl. Johnson & Fryer 1992). In diesem Zusammenhang sind weitere, auf der Fläche vorkommende Arten von Bedeutung. Bei semachoren Ausbreitungsprozessen kann die sekundäre Ausbreitung

der Samen durch die Umgebungsvegetation unterbunden sein. Auf vegetationsfreien Flächen dagegen kann es zu sekundären Ausbreitungsprozessen z.B. durch Windeinfluss kommen. Für das entstehende Vegetationsmuster können weitere, u. U. auch in geringer Deckung auf der Fläche vorhandene Arten, eine wichtige Rolle spielen. Bereits GRIME (1998) wies auf die Bedeutung von Begleitarten mit niedrigen Deckungswerten in Pflanzengesellschaften hin, die die Wiederansiedlung der dominanten Arten fördern. BOEKEN & SHACHAK (2006) konnten für *Stipa capensis* zeigen, dass auch Begleitarten den Etablierungserfolg nach einem Störereignis beeinflussen. So waren die Etablierungsraten auf vegetationsfreien Flächen geringer als auf Flächen mit Begleitarten.

Räumliche Statistik NSG Hainberg

Die räumliche Autokorrelationsanalyse konnte für die drei Untersuchungsflächen im NSG Hainberg keine signifikanten Muster oder Klumpungen aufzeigen. Dies liegt einerseits an der sehr geringen Individuenzahl auf den Flächen, andererseits aber auch an der sehr zufälligen Verteilung der wenigen Individuen und ist, wie bereits erwähnt, in erster Linie auf sekundäre Ausbreitungsprozesse zurückzuführen.

Besiedlungsmuster bei Kontakt mit der Spenderpopulation

Ein völlig anderes Bild zeigt sich auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz. Hier hat bereits im ersten Jahr nach der Diasporenausstreu eine effektive Besiedlung der Fläche eingesetzt. Dies ist ganz eindeutig auf die geringere Distanz zu der Spenderpopulation zurückzuführen. Die ermittelten Besiedlungsmuster decken sich mit der in Abbildung 5.15 dargestellten Ausbreitungskurve. Auch hier dominiert klar die Nahausbreitung. In Bezug auf den Ausbreitungstyp deuten die Ergebnisse ebenfalls auf Semachorie hin. In den Bereichen, die direkt an die Spenderpopulation grenzen, treten die höchsten Dichten auf. Dieser Effekt ist in und entgegen der Windrichtung zu sehen. Diese Beobachtung deckt sich mit Ergebnissen von FRIEDRICH (2006), die im NSG Hainberg ebenfalls eine Besiedlung von abgeschobenen Flächen entgegen der Windrichtung zeigen konnte. Auch hier waren in Bereichen, die direkt an eine Spenderpopulation von *C. canescens* grenzten, sehr hohe Individuenzahlen zu finden.

Räumliche Statistik NSG Exerzierplatz

Die räumliche Autokorrelationsanalyse bestätigt den in den Abbildungen 5.28 bis 5.30 dargestellten Sachverhalt. Bereits im Juni 2004 zeigte sich im Besiedlungsmuster der Fläche eine deutliche Klumpung in einem Bereich von bis zu ca. sechs Metern. In diesen Bereichen waren mehr Individuen zu finden als bei einer zufälligen Verteilung zu erwarten wären. Diese Klumpung verstärkt sich im Verlauf der Untersuchungen bis Juni 2005. So ist zum Ende der Untersuchungen eine Klumpung in einem Bereich von bis zu vier Metern zu finden.

Zusätzlicher Diasporeneintrag

Diese zunehmende Dichte auf der Fläche im NSG Exerzierplatz ist auf erneuten Diasporeneintrag aus den Randbereichen und von innerhalb der Fläche zu erklären. Durch die hohe Dynamik auf dieser Fläche wurden die etablierten Keimlinge in ihrem Wachstum gefördert, sodass sie bereits im ersten Jahr zur Blüte kamen. Im Folgejahr waren im Nahbereich der blühenden Horste bereits neue Keimlinge zu finden, was die Individuendichte zusätzlich erhöhte. Auch hier konnte beobachtet werden, dass im unmittelbaren Nahbereich der Mutterhorste eine sehr hohe Anzahl von Keimlingen zu finden war.

Übliche Ausbreitungsdistanz von Silbergraskaryopsen

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass trotz der direkt angrenzenden Population und dem damit verbundenen hohen Diasporeneintrag nicht die gesamte Fläche besiedelt wurde. Im Kernbereich der Fläche, die über 5 Meter von potentiellen Spenderindividuen entfernt lag, konnten sich auch nach zwei Jahren noch keine Horste etablieren. Dies deutet ebenfalls auf die Dominanz von Nahausbreitung und Semachorie bei *C. canescens* hin. Betrachtet man die in Abbildung 5.30 dargestellte Karte der Maßnahmenfläche inklusive der Umgebungsvegetation, so zeigt sich, dass bereits nach zwei Jahren die Grenzen zwischen diesen beiden Flächen verschwimmen. Es sind Zentren mit sehr hohen Individuenzahlen zu erkennen, die bis zu einem Bereich von ca. 6 Metern geklumpt sind (Abb. 5.31).

Fazit

Bei *C. canescens* sind mehrere Ausbreitungstypen ausgebildet. Die Ergebnisse weisen auf eine Dominanz der Semachorie hin. Daneben sind Anemochorie und Epizoochorie zu finden. Nach primären anemochoren oder semachoren Ausbreitungsereignissen kommt es auf vegetationsfreien Böden zu sekundären Ausbreitungsprozessen.

In Bezug auf die Ausbreitungsdistanz hat sich gezeigt, dass Nahausbreitung vorherrschend ist. Die Hauptmenge der Diasporen wird im unmittelbaren Nahbereich der Horste ausgestreut. Für ein erfolgreiches Ausbreitungsereignis ist die Nähe zu einer Spenderpopulation von entscheidender Bedeutung.

6. Etablierung

6.1 Einleitung: Verlauf der Etablierung und Fragestellungen

Die Ergebnisse der populationsgenetischen Untersuchungen liefern Hinweise, in welchem Umfang die Schutzstrategie eines Biotopverbundes für isolierte Populationen von *Corynephorus canescens* besondere Aktivitäten erfordert. Die Experimente zur Ausbreitungsdistanz geben Aufschluss darüber, in welcher Maximaldistanz zur Spenderpopulation ein potentielles Habitat liegen darf. Im Rahmen der Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit soll nun die Eignung des Habitats für eine erfolgreiche Etablierung untersucht werden. Durch sich wandelnde und kaum vorhersagbare Umweltveränderungen wird es zunehmend schwer, bedrohte Arten oder ihre Lebensräume langfristig zu sichern (Sutherland 2006). Planungen müssen deshalb immer Kenntnisse zu populationsbiologischen Eigenschaften zugrunde liegen, um diejenigen Lebensräume zu definieren, die ein langfristiges Überleben der Zielarten gewährleisten (Early & Thomas 2007). Um erfolgreiche Pflege- oder Biotopverbundmaßnahmen zum Erhalt bedrohter Arten durchzuführen, sind wissenschaftliche Grundlagen zur Effektivität dieser Maßnahmen nötig (Pullin & Knight 2005).

Der nach einem Ausbreitungsereignis wichtigste Schritt zu einer erfolgreichen Etablierung ist die Keimung der Samen unter den vorherrschenden Bedingungen. Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen Standortparametern und Keimungsprozess (Harper 1977). Für die erfolgreiche Etablierung eines Keimlings müssen „Schutzstellen" (Urbanska 1992), d.h. sehr kleine Habitate vorhanden sein, die die nötigen Ressourcen und mikroklimatischen Bedingungen für die Keimung aufweisen, vor Risiken schützen und u.U. auch Störungen aufweisen (Harper et al. 1965). Die Struktur einer Population wird nicht nur von räumlichen Distanzen sondern auch sehr stark von der Habitatqualität beeinflusst (Holdegger & Wagner 2006). Existenz und Dichte einer Keimlingspopulation hängen nicht nur von der Samenverfügbarkeit sondern auch von der Häufigkeit der Schutzstellen, den „safe-sites", ab (Harper et al. 1965). Für *Corynephorus canescens* sind dies diejenigen Flächen, auf denen kleinräumige Störungen z.B. durch Ameisen auftreten (vgl. Jentsch 2001; Friedrich 2001, Jentsch et al. 2002a). Auch Klinkhammer & De Jong (1988) betonen, dass dynamische Prozesse eine entscheidende Rolle für die Etablierung spielen. Nach Harper et al. (1965) treten Populationen einer Art nur dann in einem Gebiet auf, wenn für diese Art spezifische Schutzstellen vorhanden sind oder zugeführt werden. Schutzstellen haben eine eigene Dynamik, die von zahlreichen Faktoren abhängig ist. Für *C. canescens* sind neben der Verfügbarkeit von Offensanden vor allem auch kleinräumige Störungen nötig, um eine erfolgreiche Etablierung zu gewährleisten (Jentsch 2004, Tischew & Kirmer 2007). Die Wiederbesiedlung von Flächen durch „typische" Arten kann nur dann stattfinden, wenn noch passende Standortbedingungen vorherrschen, die Habitate nicht von standortfremden Arten besetzt sind und die Diasporen der Zielarten die Fläche erreichen (Standish et al. 2007).

In Sandlebensräumen sind Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit, extrem hohe Oberboden-Temperaturen, mechanische Störungen, Hemmung durch allelopathische Stoffe, inter- und intraspezifische Konkurrenz und Durchwurzelbarkeit des Bodens wichtige Faktoren, die eine Etablierung beeinflussen. Schutzstellen sind daher standortspezifisch und sollten vor allem durch ökosystemspezifische Risiken definiert werden, vor denen sie aufkommende Keimlinge schützen müssen (Urbanska 1992). Die Eigenschaften einer Schutzstelle ändern sich sehr rasch nach einer Besiedlung. Sie unterliegen neben einer räumlichen auch einer zeitlichen Dynamik. Für Keimlinge ist in erster Linie der zeitliche Aspekt von Bedeutung, da er über die Verfügbarkeit der Schutzstellen entscheidet. Fowler (1988) konnte zeigen, dass Keimlinge, die früh aufgelaufen sind, generell eine höhere Chance haben, das erste Jahr zu überleben als Keimlinge, die zu einem späteren Zeitpunkt aufgelaufen sind. Einen Zusammenhang zwischen Keimungszeitpunkt und Größe des Keimlings konnte er jedoch nicht feststellen.

Die Etablierung eines Individuums an einem Standort ist mit einem Wachstumsprozess verbunden. Nach Urbanska (1992) lässt sich das Wachstum höherer Pflanzen in folgende Gruppen einteilen: Anfangswachstum, Etablierungswachstum, expansives Wachstum, reproduktives Wachstum.

Die Begriffe werden wie folgt definiert (Urbanska 1992):

- Anfangswachstum ist gekennzeichnet durch Wachstumsprozesse und -muster, die mit der Keimung des Samens zusammenhängen und zu einem Keimling führen.
- Das Etablierungswachstum beinhaltet jene Wachstumsprozesse und -muster, die mit der Entwicklung eines Keimlings zur Jungpflanze verbunden sind. Als Etablierungswachstum wird der Prozess angesehen, der nach der Keimung eines Individuums einsetzt und zu seiner Etablierung führt. Im Laufe des Etablierungswachstums verlieren Radicula und Keimblätter allmählich ihre Leistungsfähigkeit und ihre Aufgaben werden von ersten Blättern und Wurzeln übernommen.
- Das expansive Wachstum einer Pflanze umfasst jene Wachstumsprozesse und -muster, die die räumliche Vergrößerung von etablierten Individuen bewirken. Es handelt sich also um Geschehnisse, die nach der Etablierung der Jungpflanzen auftreten und zu einer Vergrößerung des vegetativen Apparates (ober- und unterirdisch) führen. Es ist äußerlich durch eine deutliche Biomassezunahme zu erkennen. Nach diesen Definitionen wäre unter „Etablierung" die Wandlung eines Keimlings zur Jungpflanze zu verstehen. Sie sichert ihr Überleben, indem sie die Ressourcen der Umgebung ausschöpft.

Harper (1977) definiert den Begriff Etablierung als „diejenige Phase, in der der Keimling eine photosynthetisch aktive Oberfläche ausgebildet hat und dadurch zu einer von den Reserven der Diaspore unabhängigen Existenz fähig ist". In Sandlebensräumen wird angenommen, dass für viele Pflanzenarten nach der Phase der Keimung die Phase der Keimlingsetablierung die schwierigste Phase innerhalb eines erfolgreichen Lebenszyklus darstellt (Jentsch & Beyschlag 2003).

Wenn Diasporen zum richtigen Zeitpunkt eine Stelle erreichen, an der geeignete Temperatur- und Wasserverhältnisse und u.U. dormanzbrechende Faktoren vorherrschen, beginnt die Keimungsphase mit der Aktivierung des Stoffwechsels. Die Reservestoffe im Endosperm werden mobilisiert und zahlreiche Wachstumsvorgänge kommen in Gang. Dies lässt sich äußerlich am Austritt der Keimwurzel erkennen. Definitionsgemäß gilt dieses Ereignis als Beginn der Keimung (Larcher 1994). Der Keimungsvorgang ist mit dem Übergang von der reservestoffabhängigen zur autotrophen Ernährung abgeschlossen. Ein wichtiger Kontrollfaktor der Keimung ist neben Dormanz, Licht und Feuchtigkeit vor allem die Temperatur, die in feuchtem, gemäßigtem Klima Keimungsdauer und Tiefe der Keimruhe reguliert (Baskin & Baskin 1988). Der Zeitpunkt der Keimung hängt u.a. von primärer Dormanz, der Sensibilität der Samen auf tägliche Temperaturschwankungen und dem Phytochrom-System ab. Da Keimlinge sensibler auf Schatten, Trockenheit und Frost reagieren als adulte Individuen, entwickeln sie z.T. Strategien zur Vermeidung nachteiliger Verhältnisse (Schütz 2000). Viele an Trockenheit angepasste Arten sind durch ein schnelles Wurzelwachstum, ein hohes Wurzel-Spross-Verhältnis und die Bildung eines ausgedehnten Wurzelsystems gekennzeichnet.

Das Auflaufen der Keimlinge in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze hat intraspezifische Konkurrenz mit der Mutterpflanze, aber auch zwischen artgleichen Keimlingen zur Folge (Webb 1966). Für eine erfolgreiche Ausbreitung und Etablierung ist es nötig, aus dem direkten Umfeld der Mutterpflanze zu entkommen (Howe & Smallwood 1982) und somit auch einen Genfluss innerhalb von Populationen zu ermöglichen, um Inzuchterscheinungen vorzubeugen (Urbanska 1992, Wimberley 2006).

In geschlossenem Bewuchs können Störungen die Keimung und Etablierung von Arten mit generativer Vermehrung über Samen fördern (Peart 1989). Auch Nachbarpflanzen spielen bei der Etablierung von Keimlingen eine sehr komplexe Rolle. Es kann durchaus sein, dass positive Wirkungen wie z.B. Schutz vor der prallen Sonne, also eine Verbesserung des Bodenwasserhaushaltes und ein Schutz der Keimlinge vor Verbrennung, die Konkurrenzeffekte überlagern (Urbanska 1992). Fowler (1988) stellt heraus, dass Schutzstellen für Keimlinge nicht zwangsläufig mit einer verminderten Dichte der umgebenden Pflanzen verbunden sein müssen. So unterstützen Keimlinge der zwei Grasarten *Aristada longiseta* und *Bouteloua rigidiseta* die gegenseitige Etablierung, wenn sie in einem Abstand von weniger als 2 cm zueinander stehen. Fowler (1988) fand keine deutlichen Hinweise auf Konkurrenz zwischen den Keimlingen innerhalb einer Schutzstelle. Für *C. canescens* liegen hierzu allerdings andere Ergebnisse vor.

Eine hohe intraspezifische Wurzelkonkurrenz führt zu einer hohen Absterberate bei großer Keimlingsdichte (Büren-Rieder 2000). Erwachsene Nachbarn der gleichen Art haben sowohl positive als auch negative Effekte auf die Etablierung, wobei positive Effekte wohl nicht artspezifisch sind (Fowler 1988). Abgestorbene Pflanzen können, sofern sie nicht völlig zersetzt sind, für eine erfolgreiche Etablierung nicht nur von Vorteil, sondern unentbehrlich sein (Urbanska 1992). Zumindest ist das Vorhandensein von Nachbarpflanzen der gleichen Art als Indikator für die „past quality" der Schutzstelle zu sehen (Fowler 1988), d.h., dass die Schutzstelle zu einem früheren Zeitpunkt für die Keimung und Etablierung geeignet war. Die Frage, welche Faktoren Keimung, welche eine erfolgreiche Etablierung und welche beides ermöglichen, ist

wohl nur experimentell für den jeweiligen Standort zu klären, da mannigfaltige biotische und abiotische Einflüsse auf die Mikrohabitate einwirken.

6.1.1 Zielsetzung und Hypothesen

Zielsetzung dieses Vorhabens ist, mit Hilfe der erhobenen Daten zur genetischen Isolation, Ausbreitungsdistanz und Etablierungswahrscheinlichkeit einen Maßnahmenkatalog zum Verbund oder zur Pflege von Sandmagerrasen zu entwickeln.

Dieser Maßnamenkatalog muss vor allem praxistaugliche Angaben zur Planung und Durchführung beinhalten. Aus diesem Grund wurde die Etablierungswahrscheinlichkeit auf Flächen untersucht, die im Rahmen von Pflege- oder Biotopverbundmaßnahmen eingerichtet wurden und in der Umgebung bereits Silbergraspopulationen aufweisen. Diese Flächen bieten entscheidende Vorteile. Die erhobenen Daten zur Etablierungswahrscheinlichkeit können zu den durchgeführten Maßnahmen direkt in Beziehung gesetzt werden. Somit wird ein Praxisbezug hergestellt, da die Biotopverbund- bzw. Pflegemaßnahmen auf ihre Eignung untersucht werden. Die unterschiedlichen Maßnahmen können in Bezug auf die Etablierungswahrscheinlichkeit des Silbergrases verglichen werden. Auf den eingerichteten Flächen besteht die Möglichkeit, neben der Etablierung auch die Ausbreitung von Silbergras-Karyopsen zu beobachten.

Zur Untersuchung der Etablierungswahrscheinlichkeit wurden unterschiedliche Maßnahmen auf ihre Eignung getestet:

- Oberbodenabtrag
- Oberbodenabtrag mit anschließender Sandaufschüttung
- Oberbodenabtrag mit anschließender Aussaat
- Übertragung von Oberboden: Etablierung aus der Diasporenbank

Dabei wurden folgende Hypothesen aufgestellt:

- Da *C. canescens* auf Offensande angewiesen ist, findet eine erfolgreiche Etablierung nach Oberbodenabtrag auf der Fläche statt.
- Diese Etablierung verläuft bei hoher Dynamik durch Sandaufschüttung erfolgreicher, da das Wachstum von *C. canescens* hierdurch gefördert wird.
- Auf räumlich isolierten Flächen, auf denen kein Diasporeneintrag zu erwarten ist, kann die Zielart *C. canescens* durch Ansaat oder Diasporenübertrag mittels Oberbodenauftrag erfolgreich etabliert werden.
- Die Distanz zu potentiellen Spenderpopulationen und die der Eignung der Fläche in Bezug auf abiotische Standortbedingungen sind entscheidend für eine erfolgreiche Etablierung und Vernetzung von Silbergraspopulationen.

6.2 Methoden

Zur Untersuchung der Etablierungswahrscheinlichkeit des Silbergrases im Hinblick auf mögliche Biotopverbundmaßnahmen wurden an mehreren Standorten Untersuchungsflächen eingerichtet, auf denen in regelmäßigen zeitlichen Abständen das Vorkommen von *C. canescens* aufgenommen wurde. Da in diesem Teil der Arbeit die Praxisrelevanz im Vordergrund steht, wurden die Fragestellungen anhand von Pflegemaßnahmen untersucht, die auf diese Arbeit ausgerichteten waren.

6.2.1 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit im NSG Hainberg

Im Gebiet des NSG Hainberg wurden im Herbst 2003 drei Untersuchungsflächen im Rahmen von Pflegemaßnahmen eingerichtet. Die Durchführung der Maßnahmen sowie die Größe und Lage der Flächen wurden bereits in den Kapiteln 3.2.3 und 5.2.5 beschrieben.

Neben der Frage nach der Ausbreitungsdistanz sollte geklärt werden, ob die Etablierung von *C. canescens* durch Übersandung bzw. Schaffung dünenähnlicher Strukturen gefördert wird. Die Einrichtung der Flächen erfolgte, wie bereits beschrieben, durch Abschieben des Oberbodens mit einem Bagger und anschließende Sandaufschüttung. Somit entstanden drei Untersuchungsflächen, auf denen sowohl Offenflächen aufgrund von Oberbodenabtrag als auch dünenähnliche Strukturen mit hoher Dynamik zu finden sind. Auf diesen Flächen wurde im Herbst 2003 eine Anfangskartierung durchgeführt und dann in regelmäßigen Abständen das Vorkommen von *C. canescens* aufgenommen.

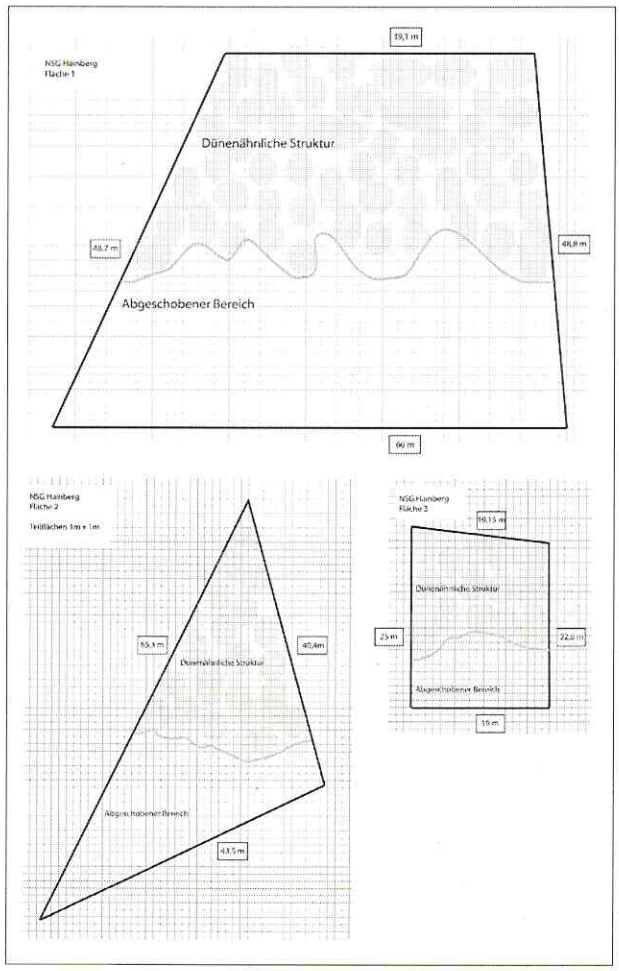


Abb. 6.1: Skizze der Untersuchungsflächen H1, H2 und H3 im NSG Hainberg.

Die Untersuchungen sollen Ergebnisse zur unterschiedlichen Etablierungswahrscheinlichkeit infolge der Behandlung (Oberbodenabtrag - Sandaufschüttung) liefern. Die Maßnahmenflächen und die Umgebungsvegetation wurden mit einem Zählrahmen (1 m x 1 m) kartiert (ausführliche Methodik vgl. Kap. 5.2.5).

6.2.2 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit im NSG Exerzierplatz

Im Bereich des NSG Exerzierplatz in Erlangen wurde im April 2003 eine Pflegemaßnahme durchgeführt, um Pionierstandorte für die Arten der Silbergrasfluren zu schaffen. Sowohl die Durchführung der Maßnahme als auch die Größe und Lage der Fläche wurden ebenfalls bereits in Kapitel 5.2.5 zur Ausbreitungsbiologie beschrieben. In einem Bereich von ca. 480 m^2 wurde der Oberboden in einer Stärke von ca. 20 cm mit einem Bagger abgetragen, wodurch die Vegetationsschicht (dichter Bestand von *Calamagrostis epigejos*) entfernt wurde. Dies stellt die gängige Methode dar, um in Sandlebensräumen, in denen die Sukzession bereits weit fortgeschritten ist, Konkurrenzarten zu entfernen, den Oberboden auszuhagern und Pionierstadien zu schaffen. Bei der durchgeführten Pflegemaßnahme wurde jedoch ein anderer methodischer Ansatz getestet. Auf der entstandenen Fläche wurde Sand aufgeschüttet, der auf einer nahegelegenen Baustelle angefallen war. Der Sand wurde mit einem Bagger auf der Fläche aufgebracht. Die gesamte Untersuchungsfläche war mit einer 20 cm - 30 cm starken Sandschicht bedeckt. Die Kartierung erfolgte ebenfalls mit einem Zählrahmen von 1m x 1m Größe (ausführliche Methodik vgl. Kap. 5.2.5).

6.2.3 Aussaatexperiment im NSG Hainberg

Ergänzend zu den Pflegemaßnahmen wurde der methodische Ansatz um einen Aspekt erweitert. Voranalysen zur Ausbreitungsdistanz sowie Ergebnisse aus meiner Diplomarbeit (Böger 2002) weisen darauf hin, dass die Ausbreitungsdistanz des Silbergrases relativ gering ist. Von einer Ausbreitung über mehrere hundert Meter kann aufgrund dieser Voranalysen nur in solchen Landschaftsbereichen ausgegangen werden, die kaum strukturelle Barrieren sowie eine hohe Dynamik aufweisen. Folglich stellt sich die Frage, wie sich Silbergrasfluren auf neu eingerichteten Flächen etablieren lassen, wenn keine Spenderpopulationen in der unmittelbaren Umgebung vorhanden sind.

Um eine mögliche Etablierung auch auf solchen "isolierten" Flächen zu untersuchen, wurde der Aspekt der Diasporenübertragung in die Untersuchungen mit einbezogen. Im Rahmen eines Aussaatexperimentes sollte untersucht werden, wie auf praxistaugliche Weise Saatgut geerntet und ausgesät werden kann.

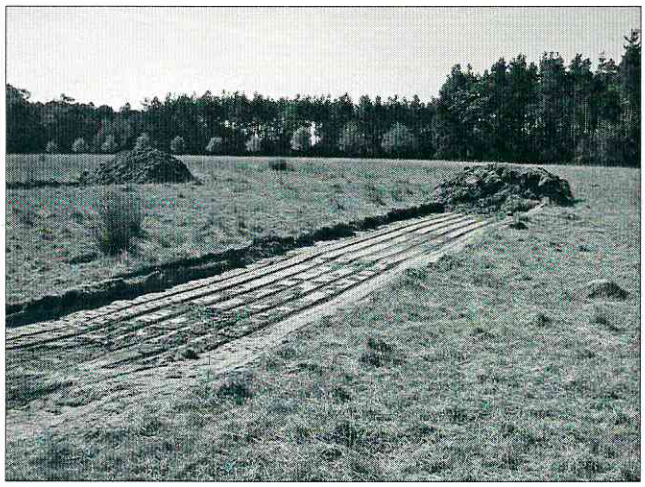


Abb. 6.2: Untersuchungsflächen zum Aussaatexperiment im NSG Hainberg.

Für ein Aussaatexperiment wurden im September 2003 zwei Flächen eingerichtet. Hierzu wurde mit einem Bagger Oberboden in einer Stärke von ca. 20 cm entfernt. Die zwei eingerichteten Flächen (je 2,9 m x 12 m) wurden mit einem Abstand von 10 m parallel zueinander angelegt. Sie befinden sich in einem Bereich, in dem in einem Umkreis von 300 m kein Silbergras-Bestand vorkommt, sodass ein Anflug von Silbergraskaryopsen in größeren Mengen auszuschließen ist (vgl. Kapitel 5).

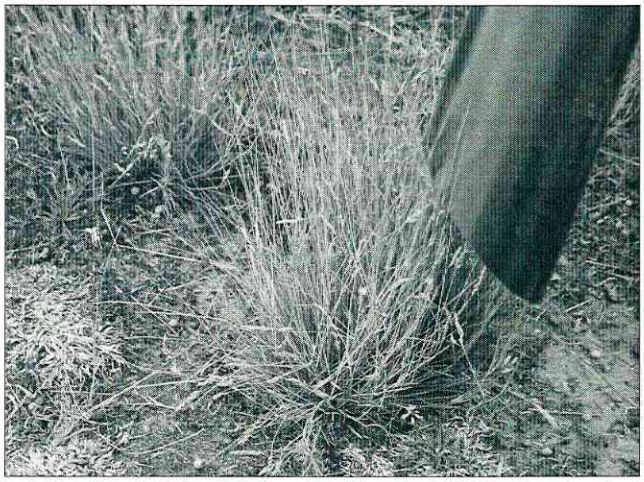


Abb. 6.3: Saatguternte mit Laubsauger im NSG Hainberg.

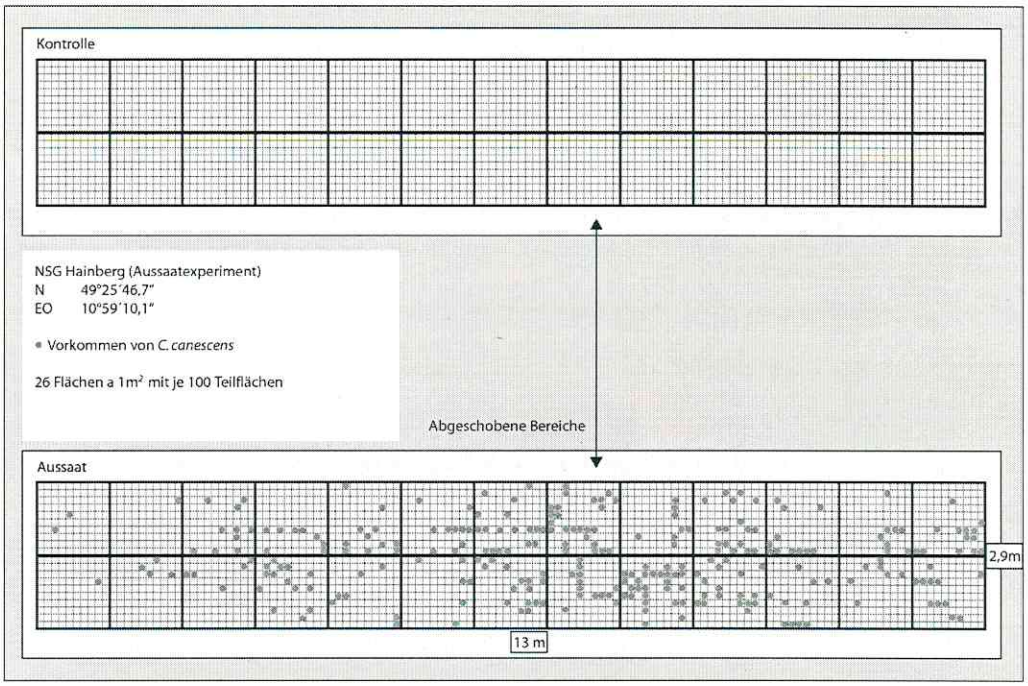


Abb. 6.4: Skizze der Untersuchungsflächen zum Aussaatexperiment im NSG Hainberg.

Das Saatgut wurde am 23.9.2003 im NSG Hainberg mit Hilfe eines Laubsaugers (Fa. Stihl) im Bereich einer dichten Silbergrasflur geerntet, indem unmittelbar im Bestand in Bodennähe gesaugt wurde. Das gewonnene Saatgut wurde mit Sand vermischt und auf eine der beiden Untersuchungsflächen ausgebracht, die zweite Fläche diente als Kontrolle. Zu Beginn der Untersuchungen waren beide Flächen frei von Vegetation. Es wurden jeweils 26 Flächen von je 1 m x 1 m kartiert, die wiederum in 100 Einzelflächen à 10 cm x 10 cm aufgeteilt waren.

6.2.4 Diasporenübertrag auf dem Flachdach der Fa. Kaufland Oberasbach

Ein Ansatz von Biotopverbundkonzepten ist, Trittsteine für die Vernetzung der Sandlebensräume einzurichten. Auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach wurde als Ausgleichsmaßnahme für die Flächenversiegelung beim Bau des Supermarktes im Mai 2003 Substrat aus dem nahegelegenen NSG Hainberg aufgebracht. Auf diese Weise wurde versucht, die Arten der Sandlebensräume auf dieser Fläche anzusiedeln.

Durch die Zusammenarbeit mit der Unteren Naturschutzbehörde Fürth war es möglich, diese Fläche in die Untersuchungen mit einzubeziehen. Das aufgetragene Substrat ist im Rahmen einer Pflegemaßnahme im März 2003 (Oberbodenabtrag) angefallen. Es wurde auf dem Flachdach in einer Stärke von ca. 10 cm aufgebracht. Auf diese Weise entstanden zwei Flächen mit jeweils ca. 600 m² Größe, die jedoch durch einige Aufbauten unterbrochen waren.

Zur Untersuchung der Etablierungswahrscheinlichkeit des Silbergrases konnten dort Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet werden.

Mit diesem methodischen Ansatz sollte untersucht werden, ob in dem aufgetragenen Material Diasporen von *C. canescens* enthalten sind, die zur Keimung kommen und ob sich die Keimlinge auf der Fläche etablieren können. Die Flächen waren zu Beginn der Untersuchungen im Juli 2003, wohl aufgrund der sehr geringen Niederschlagsmengen im Sommer 2003, vegetationsfrei. Die beiden Flächen sind durch ca. 3 m hohe und 5 m breite Aufbauten voneinander getrennt. Da das Dach nach Absprache der Unteren Naturschutzbehörde in Fürth mit dem Eigentümer (Fa. Kaufland) möglichst selten betreten werden sollte, wurden jährlich nur zwei Kartierungen durchgeführt. Des Weiteren war es nicht möglich, die baulichen Gegebenheiten (Drainage) näher zu untersuchen. Die Flächen wurden in ein Raster von 1m x 1m eingeteilt und auf das Vorkommen von Silbergrashorsten kartiert.

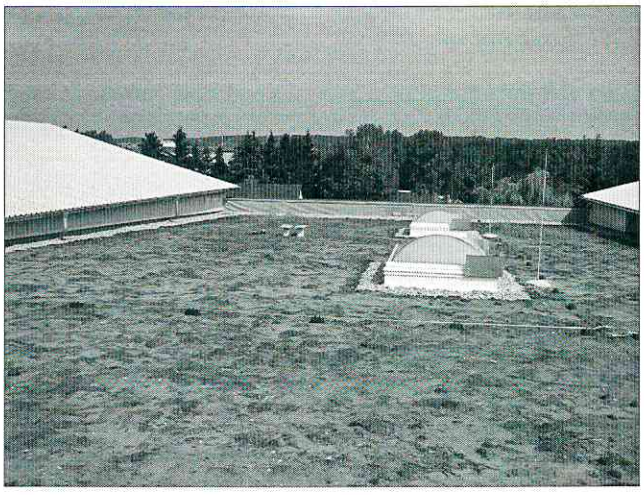


Abb. 6.5: Untersuchungsfläche auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach.

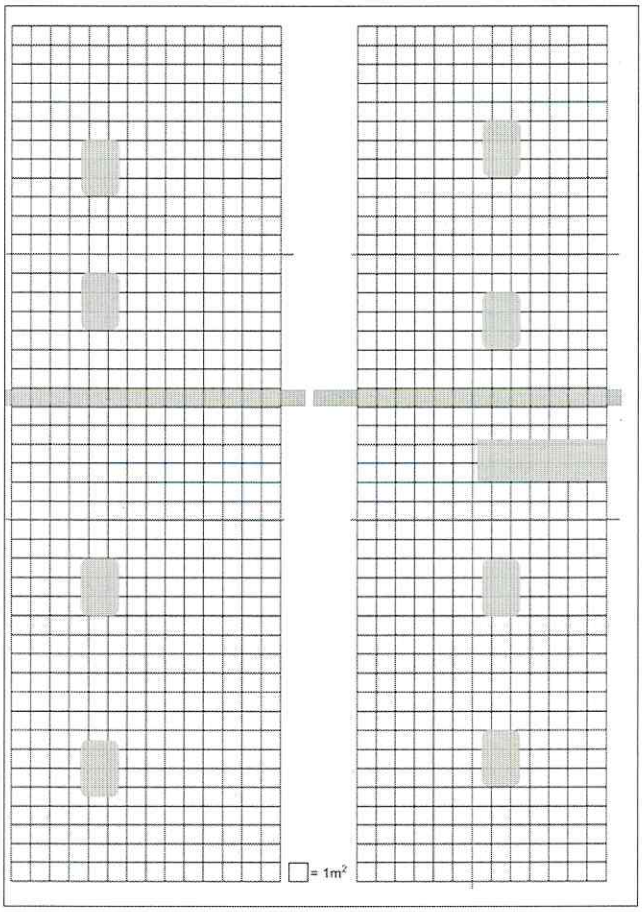


Abb. 6.6: Skizze der Untersuchungsfläche auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach.

6.2.5 Lebensdauer und populationsbiologische Parameter

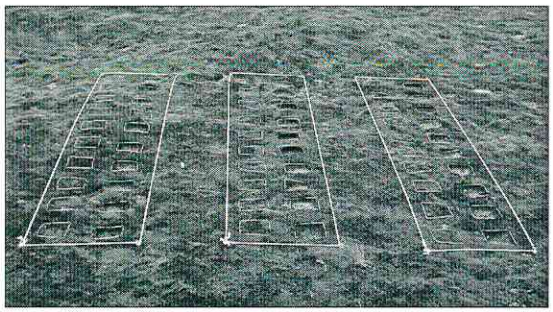


Abb. 6.7: Untersuchungsfläche in Eltersdorf. Plot mit 60 Einzelflächen à 10 cm x 10 cm.

Zur Interpretation des Verlaufs einer Flächenbesiedlung ist es notwendig, neben Kenntnissen zum Ausbreitungspotential auch populationsbiologische Parameter, wie Lebensdauer und Zeitpunkt der Diasporenausbreitung zu erheben. Diese Kenntnisse sind gerade für die Planung und Durchführung von Pflegemaßnahmen von Bedeutung. Um die Lebensdauer von *C. canescens* näher zu bestimmen, wurden im Herbst 2001 Untersuchungsflächen im Firmengelände der Fa. Rehau in Eltersdorf angelegt.

Im Bereich einer seit ca. 30 Jahren stabilen Silbergrasflur (Spergulo morisonii-Corynephoretum canescentis cladonietosum) wurden 180 Einzelflächen von 10 cm x 10 cm angelegt. Die Hälfte der Flächen wurde lediglich mit einem Draht markiert. Bei der anderen Hälfte wurde die Vegetationsschicht entfernt. So entstanden je 90 Flächen mit offenem Sand und mit geschlossener Vegetation (*Polytrichum piliferum*). Es wurden jeweils zehn Einzelflächen untereinander und je drei Flächenreihen mit und ohne Störung nebeneinander angeordnet. Auf diese Weise sind Plots mit 60 Einzelflächen entstanden. Diese Versuchsanordnung wurde dreimal in unterschiedlichen Distanzen zu einer Silbergraspopulation eingerichtet, sodass insgesamt 180 Einzelflächen entstanden sind (vgl. Böger 2002). Die Flächen wurden im ersten Winterhalbjahr (2001/2002) von September bis März im Abstand von 2 Wochen kartiert. Von Frühjahr 2002 an erfolgte die Kartierung jeweils im April, Juni und September, die letzte Kartierung erfolgte im September 2005. Es wurde dabei die Anzahl der Keimlinge bzw. Horste zum jeweiligen Zeitpunkt aufgenommen.

Ergänzend hierzu wurden im Sommer 2004 an den Standorten NSG Tennenlohe, Eltersdorf, NSG Hainberg, NSG Munagelände und NSG Pettstadter Sande populationsbiologische Parameter erhoben. Neben der Anzahl der Rispen pro Horst und der Anzahl der Blüten pro Rispe (Kap. Ausbreitungsbiologie) wurde der Horstdurchmesser bestimmt. Der Stichprobenumfang richtete sich nach den örtlichen Gegebenheiten bzw. der am Standort vorhandenen Individuen und lag zwischen 125 auf frei zugänglichen Flächen und 21 auf der Maßnahmenfläche NSG Hainberg, wo sich im Sommer 2004 lediglich 21 Individuen etabliert hatten.

6.2.6 Datenanalyse

Die Auswertung der Vegetationsmuster erfolgte mit dem Programm Programita (vgl. Kap. 5.2.7), die Darstellung als Karten mit DIVA-GIS, die Darstellung der Diagramme mit Microsoft Excel.

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Hainberg)

Auf allen drei Untersuchungsflächen im NSG Hainberg konnte sich *C. canescens* unabhängig von der Distanz zu einer potentiellen Spenderpopulation ausschließlich auf den abgeschobenen Bereichen etablieren. In den dünenähnlichen Strukturen war keine Etablierung zu beobachten.

Im Folgenden ist der Etablierungserfolg auf den drei Untersuchungsflächen nach zwei Jahren dargestellt. Da sich auf den übersandeten Bereichen keine Horste etablieren konnten, wurde auf eine getrennte Darstellung verzichtet. Die Anzahl der nach zwei Jahren etablierten Horste ist auf allen drei Flächen sehr gering. Fläche H2 weist aufgrund der geringeren Distanz zur Spenderpopulation (5m) höhere Werte auf (vgl. Kapitel 5).

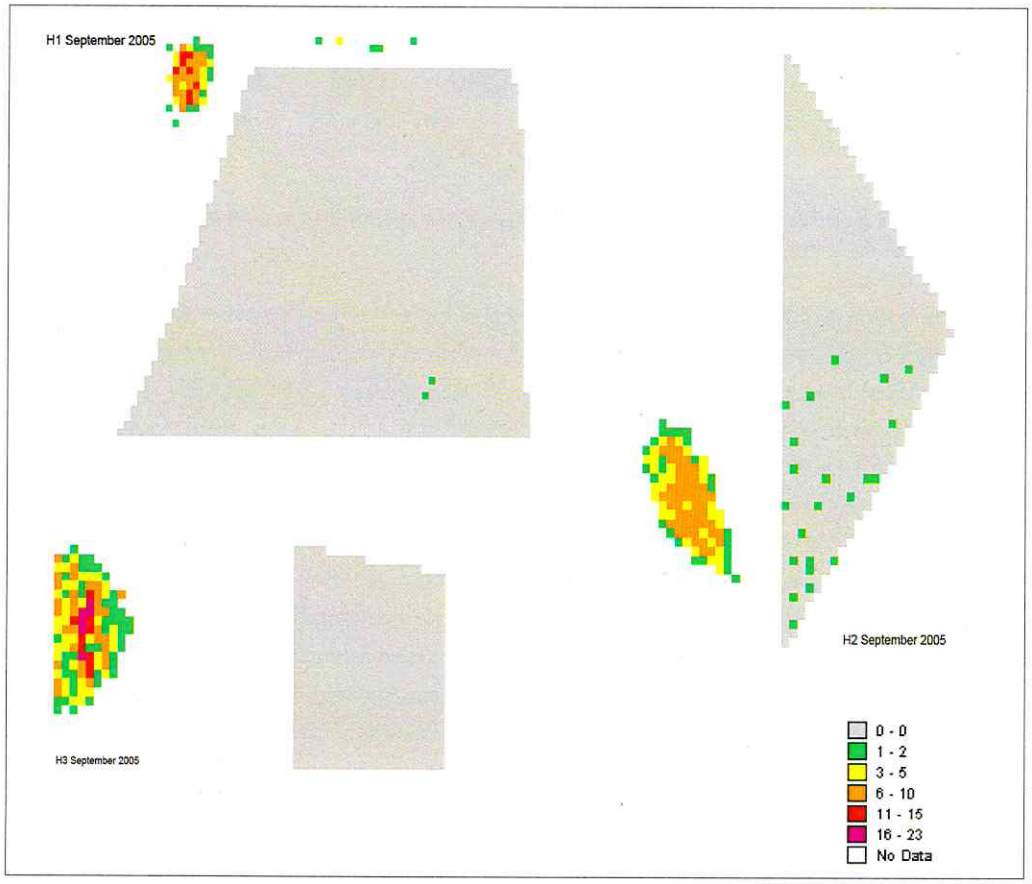


Abb. 6.8: Anzahl der Silbergrashorste auf den Untersuchungsflächen H1, H2 und H3 sowie in der Umgebungsvegetation im September 2005, Raster 1m x 1m (Ein Quadrat in der Karte entspricht 1m²).

Auf der Fläche H3 konnten sich aufgrund der zu großen Distanz zur Spenderpopulation (20m) keine Horste etablieren (vgl. Kap 5.3.4.1).

Die geringen Deckungswerte spiegeln sich auch in folgendem Diagramm wieder:

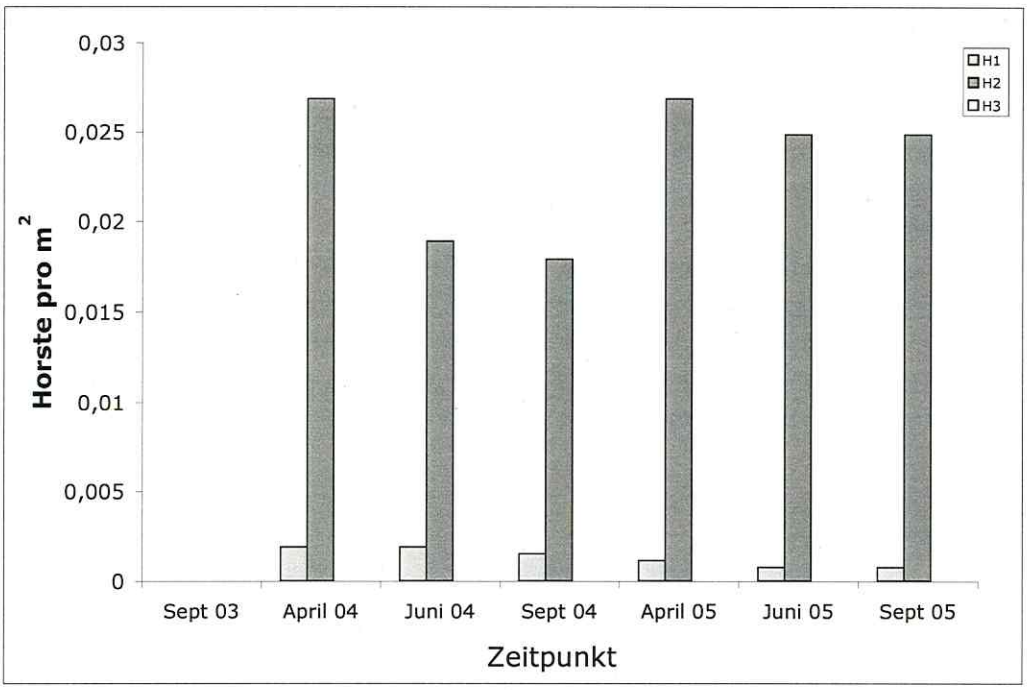


Abb. 6.9: Summe der Horste von *C. canescens* pro m² auf den Untersuchungsflächen H1, H2 und H3 im abgeschobenen Bereich, Zeitraum September 2003 bis September 2005, NSG Hainberg.

Fläche H2 zeigt hier die höchsten Werte, die jedoch im Vergleich zu den Etablierungsraten an anderen Standorten mit z.T. mehr als 100 Individuen pro m² auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz extrem gering ausfallen. Insgesamt lassen sich aufgrund der Datenlage keine Aussagen zur Etablierungswahrscheinlichkeit aufgrund der durchgeführten Maßnahmen treffen. Hierfür ist die geringe Ausbreitungsdistanz der Silbergraskaryopsen ausschlaggebend. In Bezug auf die Etablierung weiterer Arten haben sich die Maßnahmen als geeignet herausgestellt. Im Bereich der Übersandungen konnten sich neben *Oenothera biennis* vor allem *Verbascum densiflorum* und *Anchusa officialis* etablieren. Im abgeschobenen Bereich kam vor allem der Störungszeiger *Rumex acetosella* flächendeckend vor. Daneben waren die für frühe Silbergrasfluren typischen Arten *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis* mit größeren Beständen zu finden. Weitere häufige Arten waren *Polygonum aviculare*, *Trifolium repens*, *Plantago lanceolata*, *Deschampsia flexuosa*, *Echium vulgare*, *Festuca ovina*, *Holcus lanatus*, *Hypericum perforatum* und *Hypochoeris radicata*.

Die Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit von *C. canescens* im NSG Hainberg lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Entgegen der Annahme hat eine Etablierung der Zielart in den dünenähnlichen Bereichen nicht stattgefunden.
- Eine Etablierung von *C. canescens* nach Oberbodenabtrag ist möglich, jedoch ist die Individuenzahl zu gering, um von einer erfolgreichen Etablierung der Art sprechen zu können.
- Aussagen über die Eignung der Maßnahmen Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung sind an diesem Standort nicht möglich, da der Diasporeneintrag in die Untersuchungsflächen zu gering war.
- Die erfolgreiche Etablierung von *C. canescens* an einem Standort ist unter anderem abhängig von der Distanz zur nächstgelegenen Population (vgl. Kapitel 5).

6.3.2 Untersuchungen zur Etablierungswahrscheinlichkeit nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Exerzierplatz)

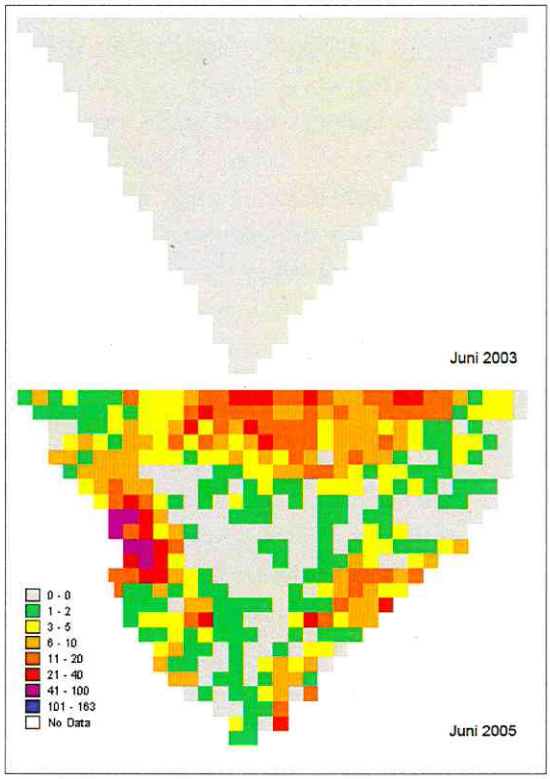


Abb. 6.10: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz, Juni 2003 und Juni 2005; Raster 1m x 1m.

Die Kombination von Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (20 cm) hat sich in Bezug auf die Etablierung von *C. canescens* als sehr geeignet herausgestellt. Bereits im Herbst 2003 waren zahlreiche Keimlinge auf der Untersuchungsfläche zu finden. Die Etablierung der Keimlinge verlief ebenfalls sehr gut. In Abbildung 6.10 ist die Anzahl der auf der Fläche etablierten Horste dargestellt. Vergleicht man diese mit den Karten der Untersuchungsflächen im NSG Hainberg, zeigen sich deutlich höhere Individuenzahlen.

Diese Beobachtung spiegelt sich auch in der Anzahl der Horste pro m^2 wider (Abbildung 6.11 folgende Seite). Auf den Untersuchungsflächen im NSG Hainberg waren nach zwei Jahren gerade durchschnittlich 0,008 Keimlinge pro m^2 zu finden. Auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz waren es dagegen im September 2005 5,96 Keimlinge pro m^2.

Wie bereits im Kapitel zur Ausbreitungsbiologie beschrieben, ist dieser Effekt zu einem großen Teil auf die geringere Distanz zu der hier direkt angrenzenden Spenderpopulation zurückzuführen.

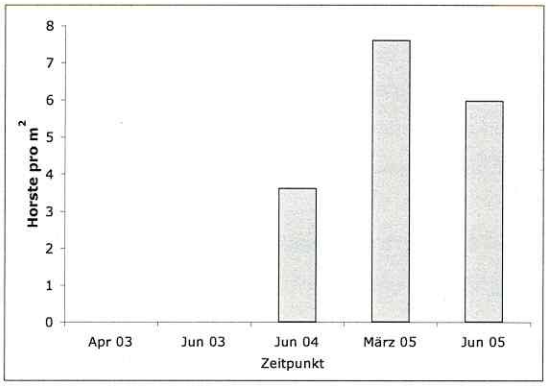


Abb. 6.11: Anzahl der Horste von *C. canescens* pro m² auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz.

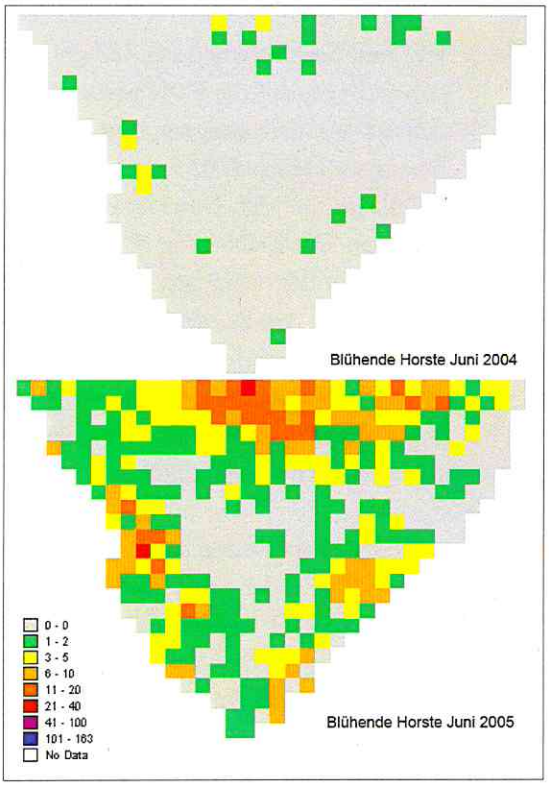


Abb. 6.12: Anzahl von blühenden Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz, Juni 2004 und Juni 2005; Raster 1m x 1m.

Neben diesem Aspekt hat sich auch gezeigt, dass eine Übersandung von ca. 20 bis 30 cm sehr positive Effekte auf die Etablierung der aufgelaufenen Keimlinge hat. Infolge der Aufschüttung herrscht eine hohe Dynamik auf dieser Fläche. *C. canescens* durchläuft im Jahr nach der Keimung üblicherweise eine vegetative Phase und kommt erst in der zweiten Vegetationsperiode zur Blüte. Im ersten Jahr etabliert sich der Horst und bildet lediglich vegetative Pflanzenteile aus. Bei hoher Dynamik jedoch kommen Horste bereits im ersten Jahr zur Blüte. Eine Übersandung der Horste führt zu verstärkter Wurzelbildung. Im Vergleich zu Horsten auf Flächen mit geringerer Dynamik sind diese Horste deutlich größer und blühen bereits in der ersten Vegetationsperiode. Die Individuen auf der Maßnahmenfläche weisen signifikant höhere Horstdurchmesser auf als die Individuen in der Umgebungsvegetation ($p<0{,}001$; one-way ANOVA). Das Erreichen der generativen Phase im ersten Jahr hat große Bedeutung für die Besiedlung einer Fläche. In Abbildung 6.12 ist die Anzahl blühender Horste auf der Untersuchungsfläche im Juni 2004 und Juni 2005 dargestellt. Es zeigt sich, dass die überwiegende Zahl der Horste im zweiten Jahr zur Blüte kommt (1417 blühende Individuen). Dennoch ist auch die Anzahl von 47 blühenden Horsten im Juni 2004 von großer Bedeutung. Sie weist einerseits auf die Dynamik der Fläche und somit auf gute Bedingungen für eine Etablierung hin. Andererseits verbreiten

diese Individuen bereits im Herbst wieder Diasporen auf der zu besiedelnden Fläche. Dies ist auch insofern von Bedeutung, als dass Horste auf Flächen mit hoher Dynamik größer sind und folglich auch deutlich mehr Karyopsen bilden, die direkt auf diese sehr gut geeigneten Fläche ausgestreut werden. Gerade in Zusammenhang mit der bereits besprochenen geringen Ausbreitungsdistanz von *C. canescens* kann es entscheidend sein, ob weitere Diasporen von außerhalb der Fläche zugeführt werden müssen oder bereits innerhalb einer Fläche ausgestreut werden. Die Analyse der räumlichen Korrelationsstruktur (spatial autocorrelation) zeigt, dass in diesen Bereichen eine Klumpung vorliegt, d.h. eine höhere Dichte der Horste vorherrscht, als bei zufälliger Verteilung zu erwarten wäre. Dieser Effekt wird auch deutlich, wenn man die räumliche Lage der blühenden Horste im Jahr 2004 betrachtet und mit den hohen Deckungswerten in diesem Bereich im März 2005 (Abb. 5.28 bis 5.30 in Kap. 5) vergleicht. Im unmittelbaren Nahbereich der im Jahr 2004 blühenden Horste war im März eine sehr hohe Zahl von Keimlingen zu finden (bis zu 160 Keimlinge pro m^2).

Betrachtet man die Gesamtfläche, so wird deutlich, dass bereits im ersten Jahr nach der Durchführung der Pflegemaßnahme eine erfolgreiche Besiedlung der Flächen stattgefunden hat. Im Gegensatz zu den Untersuchungsflächen im NSG Hainberg zeigt sich hier, dass die Besiedlung der Fläche sehr schnell und erfolgreich verlaufen ist, sehr hohe Deckungswerte auftreten und die etablierten Horste sehr vital sind. Die Besiedlungsmuster zeigen neben dem Einfluss der vorherrschenden Winde, dass eine Besiedlung der Fläche auch gegen die Windrichtung erfolgen kann. Dieser Effekt war jedoch nur in einem Bereich von 3-4 Metern Entfernung zur Ausgangspopulation zu beobachten.

Durch die Sandaufschüttung ist eine Fläche entstanden, die neben extremen abiotischen Bedingungen wie Trockenheit und Nährstoffarmut auch eine hohe Dynamik aufweist. Neben *Corynephorus canescens* konnten sich nur sehr wenige weitere Arten (vor allem *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis* und *Oenothera biennis*) auf der Fläche etablieren. Die sehr gute Eignung der durchgeführten Pflegemaßnahme zeigt sich in der erfolgreichen Etablierung der Zielart in einem sehr kurzen Zeitraum. *Calamagrostis epigejos* konnte erst zwei Jahre nach Durchführung der Maßnahme im Randbereich der Fläche gefunden werden. Die Besiedlung erfolgte durch klonales Wachstum durch die Sandschicht hindurch. Die Deckungswerte von *Calamagrostis epigejos* sind jedoch noch sehr gering.

6.3.3 Saatgutübertragung nach Oberbodenabtrag (NSG Hainberg)

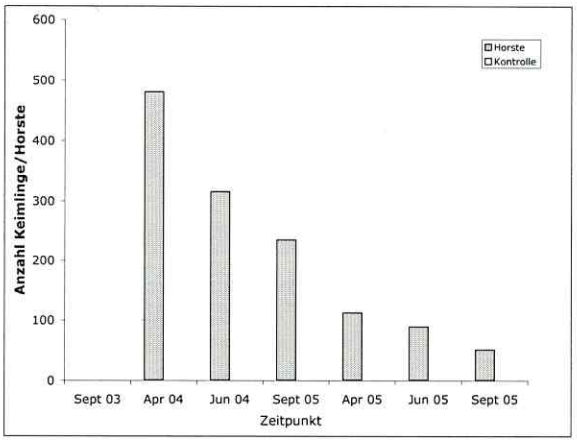


Abb. 6.13: Aussaatexperiment NSG Hainberg. Summe der Individuen von *C. canescens* auf 2600 Einzelflächen im Zeitraum von September 2003 bis September 2005.

Die gewählte Methode der Saatgutübertragung im NSG Hainberg zeigte im ersten Jahr der Untersuchungen gute Ergebnisse. Bei einer Begehung im Herbst 2003 waren bereits erste Keimlinge auf der Fläche zu finden. In Abbildung 6.13 ist der Verlauf der Etablierung auf der Maßnahmenfläche dargestellt.

Wie auch in Abbildung 6.14 deutlich wird, ist eine Übertragung von Diasporen durch Ansaat mit der gewählten Methode schnell und kostengünstig möglich. Bereits zwei Monate nach Ansaat waren Keimlinge von *C. canescens* zu finden. Im Frühjahr 2004 wurden auf dieser Fläche bereits hohe Keimlingsdichten registriert. Auch der Verlauf der Etablierung entspricht im ersten Winterhalbjahr den Erwartungen, da die Diasporen von *C. canescens* üblicherweise im Zeitraum von September bis März keimen. Folglich sind in diesem Zeitraum auch hohe Individuenzahlen zu beobachten. Im zeitlichen Verlauf ist jedoch ein deutlicher Rückgang der Individuenzahlen zu beobachten (Abb. 6.14). Vor allem im Winterhalbjahr war die Fläche nach Niederschlagsereignissen temporär überschwemmt.

Diese für *C. canescens* ungünstigen Standortbedingungen waren an abgestorbenen Silbergrashorsten sowie dem Vorkommen weiterer Arten abzulesen, die sich auf der Fläche etablieren konnten. Auf der Fläche fanden sich Arten ein, die an feuchtere Standortbedingungen angepasst sind und im Gegensatz zu *C. canescens* von diesen Bedingungen profitieren. Es waren dies im ersten Jahr vor allem *Holcus lanatus* und *Agrostis tenuis* sowie im zweiten Jahr zahlreiche Moose und in hohen Deckungswerten *Juncus tenuis* (vgl. Abb. 6.15).

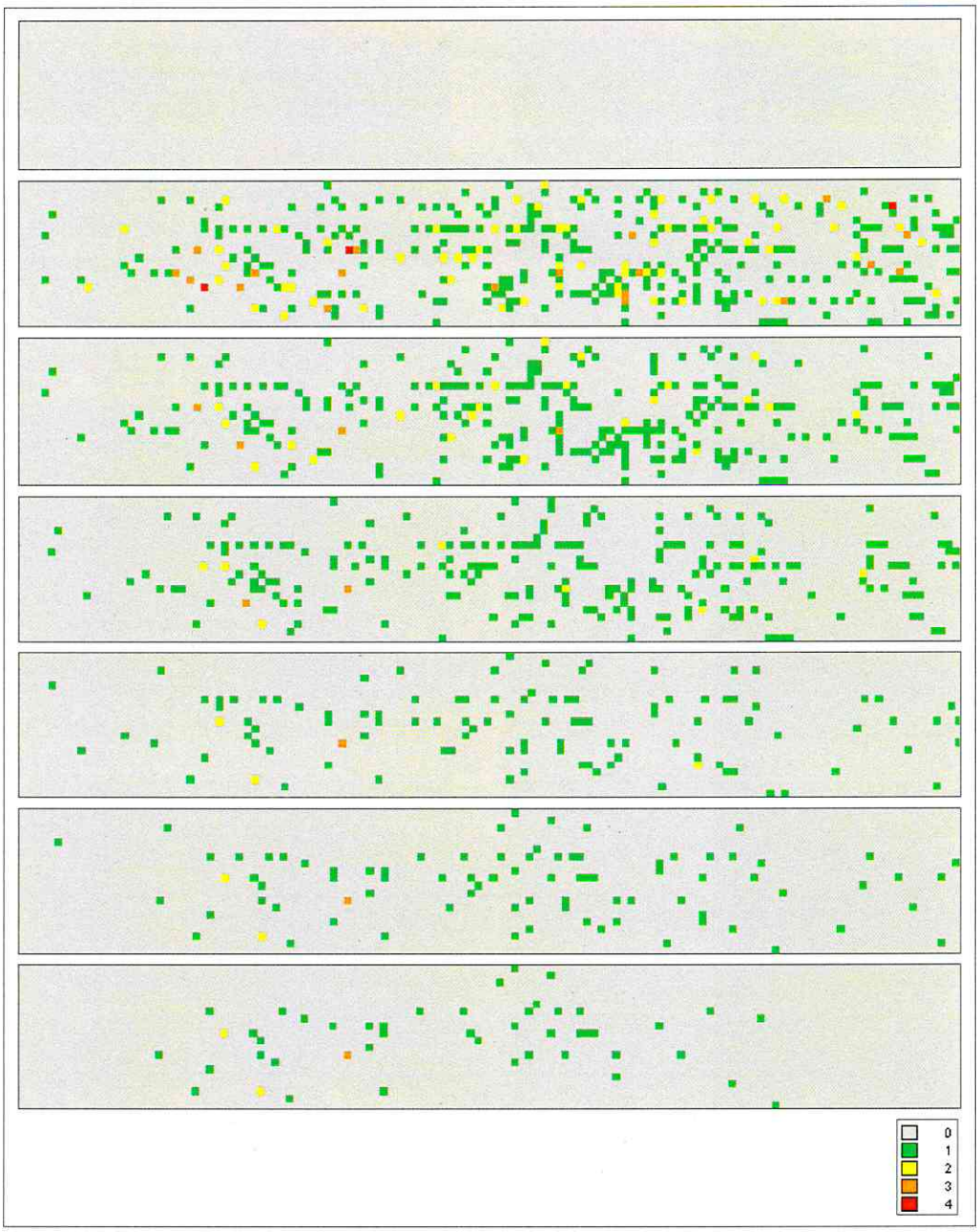


Abb. 6.14: Aussaatexperiment: Anzahl von Silbergrashorsten auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz; von oben nach unten: September 2003, April 2004, Juni 2004, September 2004, April 2005, Juni 2005 und September 2005. Raster: 10 cm x 10 cm.

Die Menge der im Substrat vorhandenen Diasporen konnte nicht näher quantifiziert werden, da die Maßnahme bereits vor Beginn dieser Untersuchungen durchgeführt wurde.

Die hier dargestellten Ergebnisse zeigen, ähnlich wie beim Aussaatexperiment im NSG Hainberg, dass eine Übertragung von Diasporen zu einer kurzfristigen Keimlingsetablierung führt (vgl. Abb. 6.16, April 2004).

Die Deckungswerte im Herbst 2003 sind aufgrund der extrem niederschlagsarmen Witterung im Sommer 2003 noch sehr gering. Im Folgejahr zeigt sich jedoch, dass mit dem Oberboden auch die Diasporen von *C. canescens* übertragen wurden. Im Zeitraum von September bis April ist mit einer Keimung der Diasporen von *C. canescens* zu rechnen. Die dargestellten Deckungswerte (April 2004) bestätigen dies. Über das Winterhalbjahr wies die Untersuchungsfläche offensichtlich Bedingungen auf, die der Keimung und Keimlingsetablierung zuträglich waren. Zu diesem Zeitpunkt war mit 194 Individuen der höchste Deckungsgrad im Untersuchungszeitraum zu finden.

Eine erfolgreiche Etablierung der Keimlinge auf der Untersuchungsfläche fand jedoch nicht statt. Bereits im Oktober 2004 waren sämtliche Keimlinge bzw. Horste abgestorben (vgl. Abb 6.17). Auch hier erwies sich die hohe Feuchte auf der Fläche als problematisch. Durch die unzureichend arbeitende Drainage waren die Pflanzen auf der Fläche zeitweilig mit Staunässe konfrontiert. Dies zeigte sich vor allem in der Ausbildung einer dichten Moosschicht auf der Fläche (vor allem *Polytrichum piliferum* aber auch *Brachythecium albicans* und *Ceratodon purpureus*).

Von den im Frühjahr 2004 vorhandenen Horsten sind im Sommer zwei Individuen zur Blüte gekommen, die offensichtlich Karyopsen ausgestreut haben. In Abbildung 6.16 ist zu erkennen, dass im April 2005 in zwei Bereichen wieder Silbergraskeimlinge aufgelaufen waren. Diese Keimlinge befanden sich in unmittelbarer Umgebung der Pflanzen, die im Vorjahr geblüht hatten. Die Keimlinge konnten sich im weiteren Verlauf jedoch nicht etablieren. Nachfolgend konnten auf der Fläche keine Silbergrashorste mehr gefunden werden.

Abb. 6.17: Dach der Fa. Kaufland im Oktober 2004, abgestorbene Silbergrashorste aufgrund mangelhafter Drainage.

Auch im Rahmen dieses Experimentes haben ungeeignetet Standortbedinungen, wie zu hohe Feuchte bzw. Staunässe eine erfolgreiche Etablierung der Zielart verhindert und zu einer Mortalitätsrate von 100 Prozent geführt.

6.3.5 Lebensdauer und populationsbiologische Parameter von *C. canescens*

Für den Fortbestand einer Population in einem Gebiet ist neben der Ausbreitungsfähigkeit vor allem der Etablierungserfolg entscheidend. Die Keimlingsetablierung ist hier der erste Schlüsselprozess. Für den langfristigen Fortbestand einer Art ist es jedoch von großer Bedeutung, welche Lebensdauer die Art an einem Standort hat und wann sie in die generative Phase eintritt. Im folgenden Diagramm sind diese Phasen über einen Zeitraum von vier Jahren dargestellt.

Abbildung 6.18 zeigt den Verlauf der Keimlingsetablierung. Die Anzahl der Keimlinge steigt im ersten Winterhalbjahr stark an und erreicht ihren Höchstwert im Oktober 2001. Der weitere Verlauf der Etablierung ist in Abbildung 6.19 dargestellt. Von April 2002 an geht die Anzahl der Horste deutlich zurück. Im Juni 2002 sind die ersten blühenden Horste zu finden. Es kam jedoch nur ein geringer Prozentsatz der vorhandenen Horste zur Blüte (3,4%). Im weiteren Verlauf nimmt die Anzahl der Horste weiter ab, sodass im Sommer 2003 noch ca. 200 Horste auf der Fläche vorhanden sind. Davon kamen 41,2 % zur Blüte. Im Jahr 2004 kamen alle zwanzig verbliebenen Horste zur Blüte. Die prozentuale Mortalitätsrate lag im ersten Jahr bei 68% und in den Folgejahren bei 73%, 85% und 100%. Im Juni 2005 waren alle Horste auf den Untersuchungsflächen abgestorben.

Somit beträgt die Lebensdauer von *C. canescens* an Standorten mit geringer Dynamik 3 bis 4 Jahre. Die überwiegende Anzahl der Individuen kommt in der zweiten und dritten Vegetationsperiode zur Blüte.

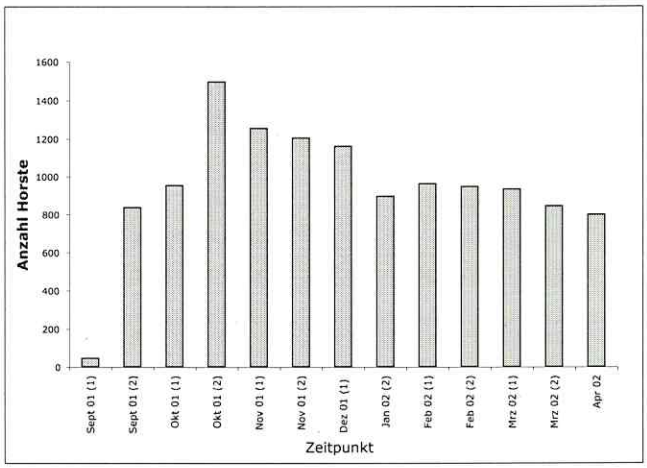


Abb. 6.18: Keimlingsetablierung von *C. canescens*, Summe der Individuen auf 180 Dauerbeobachtungsflächen von 10 cm x 10 cm Größe im Zeitraum von September 2001 bis April 2002.

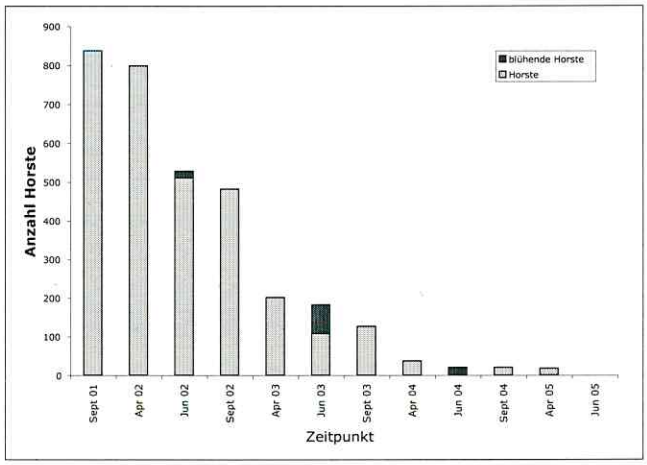


Abb. 6.19: Lebensdauer von *C. canescens*, Summe der Individuen (Keimlinge, Horste, blühende Horste) auf 180 Dauerbeobachtungsflächen von 10 cm x 10 cm Größe im Zeitraum von September 2001 bis Juni 2005.

Ein weiterer Aspekt, der bereits in Abschnitt 6.3.2 besprochen wurde, ist der Einfluss von Störungen und Dynamik auf die Fitness von Individuen. Die Horste auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz waren sehr vital und kamen z.T. bereits im ersten Jahr zur Blüte. Der Zusammenhang von Störungsereignissen bzw. hoher Dynamik auf einer Fläche und erhöhten Wachstumsraten ist auch im folgenden Diagramm dargestellt.

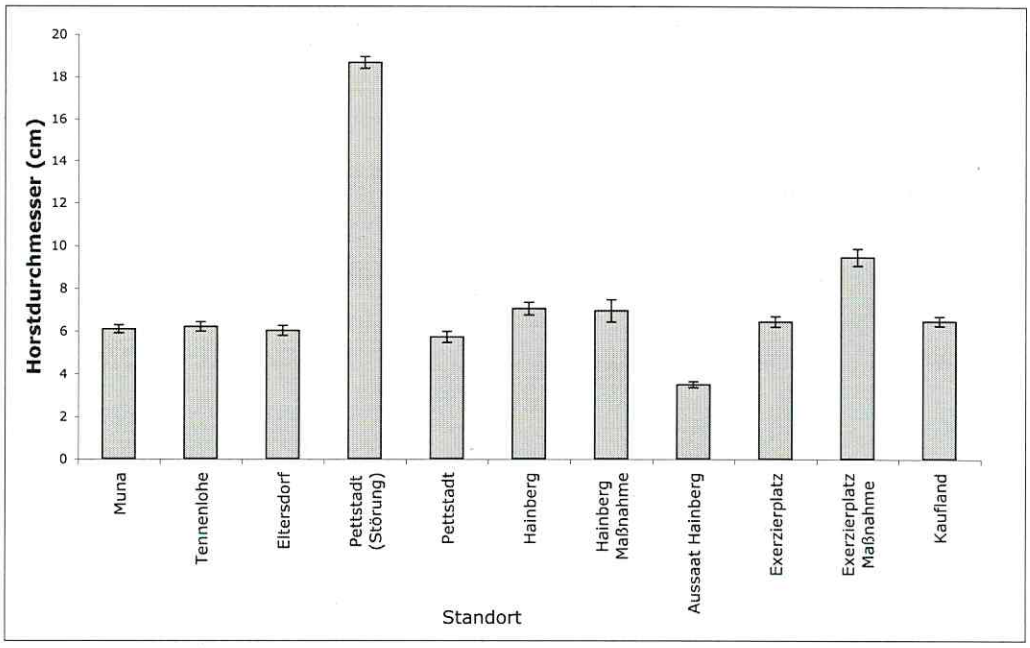


Abb. 6.20: Horstdurchmesser (MW mit Standardfehler) von *C. canescens* an den Standorten Pettstadt (n=75). Pettstadt (Störung): Individuen auf Fläche zwei Jahre nach Pflegemaßnahme (n= 50). Tennenlohe, Eltersdorf, Hainberg, Exerzierplatz (n=125), Aussaat Hainberg (n= 100), Maßnahmenfläche Hainberg (n=21), Maßnahmenfläche Exerzierplatz und Kaufland (n=100).

Hier sind die mittleren Horstdurchmesser von *C. canescens* an mehreren Standorten dargestellt. Es zeigt sich ein deutlicher Unterschied der Horstgröße zwischen Standorten, an denen eine Pflegemaßnahme durchgeführt wurde („Pettstadt Störung") und der unbeeinflussten Population („Pettstadt"). Auf dieser Maßnahmenfläche herrscht eine hohe Dynamik durch offene Sande, und folglich sind deutlich größere Horste zu finden.

Der Vergleich der Horste auf den Untersuchungsflächen und in einer unbeeinflussten Population am Standort Hainberg zeigt keine Unterschiede. Die Horstgröße entspricht in etwa der Horstgröße in der Kontrollpopulation. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass sich aufgrund des geringen Diasporeneintrags in die Untersuchungsflächen nur im abgeschobenen Bereich Horste etablieren konnten. Im übersandeten, also von hoher Dynamik geprägten Bereich, hatten sich keine Horste etabliert.

Im Gegensatz hierzu ist der positive Einfluss hoher Dynamik auf der Maßnahmenfläche im NSG Exerzierplatz an deutlich größeren Horsten abzulesen. Neben der Horstgröße ist auch der in Abb 6.12 dargestellte, infolge von Übersandung frühere Blütezeitpunkt von großer Bedeutung für die erfolgreiche Besiedlung einer Fläche.

6.4 Diskussion

Die Experimente zur Etablierungswahrscheinlichkeit von *C. canescens* in Abhängigkeit von unterschiedlichen Störungsereignissen bzw. Pflegemaßnahmen lieferten wichtige Hinweise für die Planung und Durchführung künftiger Biotopverbund- und Pflegemaßnahmen. Neben der Ausbreitungsfähigkeit bildet vor allem die Etablierungsfähigkeit einer Art die Grundlage für eine erfolgreiche Besiedlung neu geschaffener Flächen.

6.4.1 Etablierung nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Exerzierplatz)

Die Pflegemaßnahme im NSG Exerzierplatz hat im Vergleich aller durchgeführten Maßnahmen die besten Ergebnisse geliefert. Die Etablierung verlief hier sehr erfolgreich. Neben den z.T. sehr hohen Deckungswerten fiel vor allem auf, dass die Pflanzen größer und vitaler waren als auf den übrigen Untersuchungsflächen. Zahlreiche Horste kamen bereits im ersten Jahr zur Blüte, was auf die hohe Dynamik der Offensande zurückzuführen ist (vgl. Ellenberg 1996; Büren-Rieder 2000, Hegi 1935). Des Weiteren haben sich deutlich Muster bei der Verteilung der Horste auf der Maßnahmenfläche gezeigt. In den Randbereichen schließt an einigen Stellen eine dichte Silbergraspopulation an die Fläche an. In diesen Bereichen konnten sich auf der Maßnahmenfläche die meisten Horste etablieren. Mit zunehmender Distanz zu der angrenzenden Population wurden die Deckungswerte immer geringer. Obwohl sich ein Einfluss der im Gebiet vorherrschenden Nordwestwinde zeigt und strukturelle Barrieren fehlen, liegt die Ausbreitungsdistanz im Bereich von wenigen Metern. Dies wird durch die Beobachtungen im NSG Hainberg und die Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz bestätigt. Eine effektive Etablierung mit hohen Deckungswerten und vitalen, bereits im ersten Jahr blühenden Horsten, findet nur im Randbereich der Fläche statt.

Des Weiteren hat sich gezeigt, dass passende abiotische Bedingungen sowie hohe Dynamik einen starken Einfluss auf den Verlauf der Etablierung von *C. canescens* haben. Die Individuen auf dieser Untersuchungsfläche waren deutlich größer als in der Umgebungsvegetation (vgl. Abb. 6.20). Auch Hasse & Daniëls (2006) beschreiben eine Förderung von *C. canescens* durch Übersandung in allen Entwicklungsstadien. Auf der Untersuchungsfläche waren bereits nach einem Jahr blühende Horste zu finden. Betrachtet man die geringen Ausbreitungsdistanzen der Art, kann die Erschließung einer größeren Fläche durch Sameneintrag von Individuen innerhalb der Fläche beschleunigt werden. Innerhalb der Fläche entstehen „patches", von denen aus eine weitere Besiedlung stattfindet. Selbst bei abnehmender Dynamik auf der Fläche und möglicherweise fehlenden Winden kommt es so zu einem hohen Sameneintrag in der unmittelbaren Umgebung der Mutterpflanze. Eine große Anzahl von Individuen ist im Sommer 2005 zur Blüte gekommen, was einen immensen Sameneintrag zur Folge hat. Demnach sind für die folgenden Jahre noch höhere Individuenzahlen auf der Fläche zu erwarten.

6.4.2 Etablierung nach Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung (NSG Hainberg)

Die Pflegemaßnahmen im NSG Hainberg haben nur sehr unbefriedigende Ergebnisse geliefert. Eine Unterscheidung, ob sich die abgeschobenen oder die übersandeten Bereiche besser für die Etablierung der Art eignen, konnte aufgrund der geringen Anzahl etablierter Individuen von *C. canescens* nicht erfolgen.

Renaturierungsversuche scheitern häufig, auch wenn Standortbedingungen wiederhergestellt werden, aufgrund der geringen Ausbreitungsfähigkeit der Zielarten (Bakker et al. 1996, Van Groenendael et al. 1989, Kapfer 1996). Populationen mit einer negativen Wachstumsrate und geringer Ausbreitungsfähigkeit können dennoch z.T. lange Zeiträume an einem Standort überleben (Kiviniemi & Eriksson 1999; Eriksson & Eriksson 2000). Langfristig jedoch muss es das Ziel einer jeden Art sein, neue Standorte zu besiedeln, anstatt bei abnehmenden Individuenzahlen möglichst lange an einem Standort zu überleben.

In den abgeschobenen Bereichen konnten sich neben wenigen Individuen von *C. canescens* auch einige naturschutzfachlich relevante Arten, wie der Störungszeiger *Rumex acetosella* und Frühjahrs-Therophyten wie *Teesdalia nudicaulis* und *Spergula morisonii*, etablieren. Obwohl auf der Untersuchungsfläche vor der Durchführung der Pflegemaßnahme Individuen von *C. canescens* vorhanden waren, wurde offensichtlich keine Diasporenbank in den tieferen Bodenschichten ausgebildet (vgl. Jentsch 2004). Auch wenn der Oberbodenabtrag lediglich in einer Stärke von ca. 10 cm erfolgte, wurden damit sehr wahrscheinlich alle Diasporen entfernt. Die mit dem zu großen Abstand zur Spenderpopulation korrelierte geringe Individuenzahl auf den Flächen spricht gegen die von Sautter (1994) postulierte persistente Diasporenbank.

In den übersandeten Bereichen konnten sich keine Individuen von *C. canescens* etablieren.

6.4.3 Etablierung nach Saatgutübertragung (NSG Hainberg)

Im Rahmen der Konzeption von Verbundmaßnahmen stellt sich die Frage, wie sich Silbergrasfluren auf neu eingerichteten Flächen etablieren lassen, wenn keine Spenderpopulationen in der unmittelbaren Umgebung vorhanden sind. Kirmer et al. (2002) empfehlen Initialsetzungen, wenn eine Fläche rasch begrünt werden soll und keine geeigneten Diasporenquellen in unmittelbarer Umgebung sind. Je ungünstiger die Standortbedingungen sind und je weiter potentielle Diasporenquellen entfernt sind, desto länger dauert es, bis sich standortspezifische Arten etablieren können (Tischew 1996, Tischew & Kirmer 2007).

Eine gängige Methode, die Diasporen der Zielarten in eine Fläche einzubringen, ist die Aufbringung von Mähgut (Bank et al. 2002, Kratochwil 2004). Dabei handelt sich um eine Abwandlung der bereits im Mittelalter praktizierten „Heublumensaat" (Patzelt 1998). Die Methode gewinnt bei Renaturierungsmaßnahmen zunehmend an Bedeutung (vgl. Bank et al. 2002, Miller & Pfadenhauer 1997).

Durch die Aufbringung von Mähgut wird eine mehr oder weniger geschlossene Streuauflage erzeugt. Nach Kirmer et al. (2002) kann diese als Schutzstelle für die Keimung und Etablierung

der eingebrachten Arten dienen. Des Weiteren kann sie als Wasserspeicher und in geringem Maße als Nährstofflieferant fungieren (Stolle 1998). In den vorliegenden Versuchen wurde eine relativ geringe Mähgutschicht aufgetragen, da große Schichtdicken dazu führen können, dass die Keimwurzeln die Bodenoberfläche nicht erreichen (Miller & Pfadenhauer 1997). Des Weiteren sollte der Eingriff durch die Ernte von Mähgut möglichst gering gehalten werden (NSG). Die Frage, ob sich eine Population von *C. canescens* durch Saatgutübertragung langfristig auf einer isolierten Fläche etablieren kann, lässt sich aufgrund der vorliegenden Ergebnisse nicht eindeutig beantworten. Man kann jedoch festhalten, dass die gewählte Methode durchaus praxistauglich ist und mit geringem Zeit- und Kostenaufwand eine Übertragung von Diasporen ermöglicht.

Experimente zur Saatgutübertragung von Bank et al. (2002) haben für *C. canescens* gute Ergebnisse geliefert. Die Etablierung auf der Maßnahmenfläche im NSG Hainberg war zu Beginn der Untersuchungen ebenfalls sehr gut. Zu diesem Zeitpunkt waren noch keine Konkurrenzarten auf der Fläche und die abiotischen Bedingungen, vor allem die Feuchte, waren für die Keimung und Keimlingsetablierung gut geeignet. Der weitere Verlauf der Etablierung war jedoch unbefriedigend. Dies dürfte nur zu einem geringen Teil auf die eingewanderten Konkurrenzarten zurückzuführen sein. Den weitaus größeren Effekt hatten die abiotischen Bedingungen. Das Silbergras ist an extreme Trockenheit und Nährstoffarmut angepasst und unter diesen Bedingungen konkurrenzstark. Auf der Untersuchungsfläche war jedoch über den gesamten Untersuchungszeitraum eine gute Wasser- und Nährstoffversorgung gewährleistet, die in erster Linie die Konkurrenzarten gefördert hat. Für *C. canescens* erwiesen sich diese Bedingungen als ungünstig. Kirmer et al. (2002) weisen in diesem Zusammenhang auf die Bedeutung passender Standortbedingungen für eine erfolgreiche Etablierung hin.

Die etablierten Silbergrasindividuen kamen weder im ersten noch im zweiten Jahr zur Blüte. Im Vergleich zu den übrigen Untersuchungsflächen, auf denen die Silbergraspflanzen das gleiche Alter hatten, zeigte sich, dass die Pflanzen hier wesentlich kleiner waren (Kümmerexemplare vgl. Silvertown & Lovett-Doust 1993). Die durchschnittliche Horstgröße war deutlich geringer als bei den übrigen Untersuchungsflächen (vgl. Abb. 6.20). Diese Tatsache bringt deutliche Nachteile im Wettlauf um die Besiedlung der Fläche mit sich. Während die Konkurrenzarten im Sommer 2005 bereits in der reproduktiven Phase waren, konnte das Silbergras keine Diasporen bilden. Der Reproduktionserfolg spielt hier jedoch eine entscheidende Rolle, da auf diese Fläche kein weiterer Sameneintrag zu erwarten ist.

Diese von den abiotischen Bedingungen eher ungünstige Untersuchungsfläche wurde jedoch bewusst ausgewählt. Einerseits sollte sie isoliert liegen, also keinen Eintrag von Silbergraskaryopsen ermöglichen, andererseits sollte die Fläche weniger optimale Wachstumsbedingungen liefern. Eine der Fragen, die im Zusammenhang mit möglichen Biotopverbundmaßnahmen beantwortet werden soll, ist, ob sich die Zielart auch auf weniger geeigneten Flächen ansiedeln lässt. Die Experimente haben jedoch gezeigt, dass dies nicht ohne Weiteres möglich ist.

6.4.4 Etablierung nach Diasporenübertragung mittels Oberbodenauftrag (Oberasbach)

Ein Ansatz von Biotopverbundkonzepten ist es, Trittsteine für die Vernetzung der Sandlebensräume einzurichten. Auf dem Dach der Fa. Kaufland in Oberasbach wurde als Ausgleichsmaßnahme für die Flächenversiegelung beim Bau des Supermarktes im Mai 2003 Substrat aus dem nahegelegenen NSG Hainberg aufgebracht. Auf diese Weise wurde versucht, die Arten der Sandlebensräume auf dieser Fläche anzusiedeln und somit ein Trittsteinbiotop zu schaffen. Die Ergebnisse zeigen, dass mit dem abgetragenen Oberboden Diasporen übertragen werden konnten, jedoch erfolgte nach dem Auskeimen der Diasporen im Herbst 2003 keine weitere Nachlieferung. Dies bestätigt die Ergebnisse von Jentsch (2003) und Pickelmann (2001), die zeigen konnten, dass *C. canescens* keine persistente Diasporenbank aufbaut.

Die Methode der Sodenschüttung wird, wohl auch aus finanziellen Gründen, seltener angewandt als die Ansaat, liefert jedoch auch gute Ergebnisse (Bank et al. 2002). Bei dem experimentellen Ansatz, Diasporen mit Oberboden zu übertragen, haben sich ähnliche Ergebnisse gezeigt wie bei dem Aussaatexperiment im NSG Hainberg. Die Übertragung der Diasporen sowie die Keimung und anfängliche Etablierung der Keimlinge ist erfolgreich verlaufen. Durch die Sodenschüttung wird auf der Fläche ein Mikrorelief erzeugt, das die Keimungs- und Etablierungsbedingungen verbessern kann. Die Vegetationsentwicklung wird sowohl durch den Eintrag vegetativer Teile als auch durch eine Aktivierung der Diasporenbank initiiert (Kirmer & Mahn 1996). Die Horstgröße entsprach in etwa den durchschnittlichen Werten im NSG Hainberg (vgl. Abb. 6.20).

In der Folge ist die Etablierung der Art aber ebenfalls an abiotischen Bedingungen gescheitert. Ähnlich wie auf der Maßnahmenfläche im NSG Hainberg waren die Bedingungen für *C. canescens* ungeeignet. Auch hier trat im Sommerhalbjahr Staunässe auf. Da die aufgetragene Sandschicht lediglich 10 cm betrug, hatte sich durch die im Vergleich zum Vorjahr hohen Niederschlagsmengen Wasser gestaut. Inwieweit eine unzureichend funktionierende Drainage hier eine Rolle spielt, konnte leider nicht geklärt werden, da nur eine kurzfristige Betretungserlaubnis vorlag. Die hohe Feuchte auf der Fläche deutet aber klar darauf hin, dass die Drainage für diese Art der Dachbegrünung unzureichend ausgelegt ist und Staunässe verursacht. In der Folge haben sich vor allem Moose (*Polytrichum piliferum, Brachythecium albicans, Ceratodon purpureus*) auf der Fläche ausgebreitet. Aufgrund der Trockenheit auf Sandböden wächst *Polytrichum piliferum* hauptsächlich im Frühjahr und Herbst, wenn eine ausreichende Wasserversorgung gewährleistet ist (Corradini & Clément 1999). Besonders *Polytrichum piliferum* wird aber in seinem Wachstum durch Wärme und Feuchtigkeit im Sommer gefördert (Hobbs & Pritchard 1987). Die hohe Feuchte und das Fehlen von Störungen haben dazu geführt, dass sich die Moose flächendeckend ausgebreitet haben. Aufgrund der Staunässe sind auch hier sämtliche Individuen von *C. canescens* abgestorben. Staunässe führt zu einem Absterben der Wurzeln, das meist durch Pilze der Gattungen *Fusarium, Phytophthora, Pytium* hervorgerufen wird (Sachweh 1987).

Bank et al. (2002) konnten zeigen, dass sich die Arten der Sandlebensräume erfolgreich durch die Übertragung von Soden oder Diasporenbankmaterial etablieren lassen. Auf den

Untersuchungsflächen im Volkspark Marienberg kam es nach der Etablierung von *C. canescens* zu einer weiteren Ausbreitung. Allerdings herrschen dort auch geeignete Standortbedingungen vor. Auch Untersuchungen von KIRMER et al. (2002) belegen die Möglichkeit einer erfolgreichen Etablierung von *C. canescens* nach Mähgutaufbringung bzw. Sodenschüttung in Abhängigkeit von den Standortbedingungen. So konnten auf Flächen mit trockenen und sandigen Substraten nach sechs Jahren Ähnlichkeiten zu artenreichen Sandtrockenrasen von über 60% erreicht werden. Bei schluffigen Mischsubstraten betrug die Ähnlichkeit lediglich 25 - 45%.

6.4.5 Lebenszyklus von *C. canescens*

Neben den Standortfaktoren und der Menge der eingetragenen Diasporen spielt auch die Lebensdauer der Zielarten eine wichtige Rolle in der Populationsdynamik. Der Einfluss eines Störungsregimes auf die langfristige Dynamik einer Pflanzengemeinschaft hängt von komplexen Interaktionen zwischen den Eigenschaften der Störung aber auch von den „Life History"-Attributen der vorkommenden Arten ab (WIEGAND et al. 1997, WHITE & JENTSCH 2001, 2004). Der Vergleich der Maßnahmen im NSG Hainberg und NSG Exerzierplatz macht deutlich, dass in Abhängigkeit von der vorherrschenden Dynamik Änderungen im Lebenszyklus stattfinden können. So kamen auf der Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz einzelne Individuen bereits im ersten Jahr zur Blüte. Um den Ausbreitungs- und Etablierungserfolg einer Art abschätzen zu können, sind Kenntnisse zur Lebensdauer nötig. Hier ist neben dem Eintritt in die generative Phase vor allem die Dauer der Reproduktion zu nennen. Gerade die Frage, wann *C. canescens* erstmals blüht und Diasporen ausstreut und wann und wie häufig sich dieser Vorgang wiederholt, kann für die Planung und den Erfolg von Naturschutzmaßnahmen von großer Bedeutung sein. *Corynephorus canescens* wird in der Literatur als „ausdauernd" eingestuft (HEGI 1935 und 1998, CONERT 2000). Über das tatsächliche Lebensalter der Art sind jedoch keine Angaben zu finden.

Die Untersuchungen über einen Zeitraum von vier Jahren liefern klare Erkenntnisse über die Lebensdauer und den üblichen Eintritt in die reproduktive Phase. Im Verlauf des ersten Winterhalbjahrs ist eine hohe Keimlingssterblichkeit zu verzeichnen (vgl. BÖGER 2002). Von April des Folgejahres an geht die Anzahl der Horste nochmals deutlich zurück. Im Juni sind erste blühende Horste zu finden. Der Prozentsatz ist mit 3,4% jedoch sehr gering. Die überwiegende Anzahl der Horste durchläuft üblicherweise im ersten Jahr eine vegetative Phase. Die blühenden Horste waren durch Ameisenstörungen beeinflusst und kamen aufgrund der höheren Dynamik zur Blüte (vgl. Abb. 1.1, Abb. 6.12 und Abb. 6.19). Im Verlauf des zweiten Winterhalbjahres war ein weiterer Rückgang zu verzeichnen, sodass im Sommer 2003 noch ca. 200 von 1494 Individuen vorhanden waren. Die Mortalitätsrate beträgt pro Jahr zwischen 68 und 85 Prozent.

Üblicherweise blüht *Corynephorus* in der zweiten Vegetationsperiode. Auf der Untersuchungsfläche in Eltersdorf kamen jedoch nur ca. 41 % der Individuen zur Blüte. Dies kann in Zusammenhang mit der geringen Dynamik auf den Untersuchungsflächen erklärt werden.

Über das folgende Winterhalbjahr ging die Individuenzahl nochmals deutlich zurück, sodass im dritten Jahr nur noch 20 Individuen vorhanden waren, die jedoch alle zur Blüte kamen. Nach der Blüte starben die Individuen im Zeitraum zwischen September 2004 und Juni 2005 ab. An dieser Stelle sei angemerkt, dass am Standort aufgrund einer dichten Kryptogamenschicht (*Polytrichum piliferum*) kaum Übersandungen auftraten, die einen wachstumsfördernden Einfluss auf *C. canescens* hätten ausüben können (vgl. Hasse & Daniëls 2006).

Somit lässt sich festhalten, dass die Lebensdauer von *C. canescens* ca. 3 Jahre beträgt und die überwiegende Anzahl der Individuen in der zweiten bzw. dritten Vegetationsperiode zur Blüte kommt.

Fazit

Es wird deutlich, dass die Durchführung von Pflegemaßnahmen neben finanziellen Möglichkeiten und öffentlicher Akzeptanz vor allem auch die standörtlichen Gegebenheiten berücksichtigen muss.

Die Übertragung von Diasporen auf weniger optimale Standorte ist möglich, aber nur dann erfolgreich, wenn artspezifisch wichtige abiotische Faktoren gegeben sind. Nach der Keimung und Keimlingsetablierung hat Staunässe zum Absterben der Individuen von *C. canescens* geführt.

Im Hinblick auf die durchgeführten Pflegemaßnahmen hat sich gezeigt, dass ein Oberbodenabtrag mit anschließender Sandaufschüttung zu sehr guten Ergebnissen führen kann (NSG Exerzierplatz). Entscheidend für den Etablierungserfolg ist jedoch neben den bereits angeführten Faktoren, wie z.B. Feuchtigkeit, die Distanz zur nächstgelegenen Silbergraspopulation und eine hohe Dynamik. Übersandung hat sich als wachstumsfördernd herausgestellt, sodass zahlreiche Individuen bereits in der ersten Vegetationsperiode zur Blüte kamen. Diese Tatsache führte zu einer schnelleren und effektiveren Besiedlung der Fläche.

Auf den Flächen im NSG Hainberg konnte gezeigt werden, dass eine Etablierung nach Oberbodenabtrag mit anschließender Sandaufschüttung nur dann stattfindet, wenn ausreichender Diasporeneintrag in die Fläche stattfindet. Aufgrund der geringen Individuenzahlen konnte die Eignung der Maßnahmen hier nicht dargestellt werden.

Die Lebensdauer von *C. canescens* beträgt ca. 3 Jahre. An Standorten mit geringer Dynamik kommt die überwiegende Anzahl der Individuen in der zweiten und dritten Vegetationsperiode zur Blüte.

7. Maßnahmenkatalog zum Verbund oder Erhalt von Sandmagerrasen

Im Folgenden werden die Ergebnisse dieser Arbeit herangezogen, um Handlungsempfehlungen zum Verbund bzw. zum Erhalt von Silbergrasfluren zu formulieren, die in Form eines Maßnahmenkataloges dargestellt werden.

7.1 Biotopverbund

7.1.1 Definitionen

Der Begriff Biotopverbund beschreibt nach BURKHARDT et al. (2004) „die Erhaltung, die Entwicklung und die Wiederherstellung der räumlichen Voraussetzungen und funktionalen Beziehungen in Natur und Landschaft mit dem Ziel, Tiere, Pflanzen, ihre Lebensgemeinschaften und Lebensräume langfristig zu sichern."

Um die exakte Bedeutung des Begriffs zu fassen, unterscheidet JEDICKE (1994) zwischen Verbund und Vernetzung. Verbund bezieht sich demnach auf den räumlichen Kontakt zwischen Lebensräumen. Der Kontakt muss nicht zwangsläufig dadurch gegeben sein, dass die Lebensräume unmittelbar aneinander grenzen. Vielmehr muss die Distanz zwischen den beiden Lebensräumen von den Zielarten zu überbrücken sein, um einen Austausch zu ermöglichen.

Vernetzung beschreibt lediglich funktionelle Beziehungssysteme zwischen Organismen, „wie sie bereits seit Jahrmillionen in der Natur bestehen" und bringt somit eine Einengung des Konzeptes mit sich (JEDICKE 1994). Ziel sei nach JEDICKE, nicht nur ein Netz von Lebensräumen zu schaffen, sondern eine gleichzeitige Extensivierung menschlichen Handelns zu erreichen.

In der Definition von BURKHARDT ET AL. (2004) beziehen sich die „räumlichen Voraussetzungen" auf die Sicherung und Bereitstellung landschaftstypischer Lebensräume und Lebensraumkomplexe, die durch ein funktional zusammenhängendes Netz verbunden werden und den Auswirkungen räumlicher Verinselung entgegenwirken. Funktionale Beziehungen umfassen das komplette Spektrum ökologischer Prozesse, die einen Einfluss auf das Vorkommen und die Verbreitung von Lebensgemeinschaften haben (BURKHARDT ET AL. 2004). Hier sind neben abiotischen Standortfaktoren vor allem Vermehrungs- und Anpassungsstrategien der Arten sowie anthropogene Einflüsse zu nennen.

7.1.2 Rechtlicher Hintergrund, BNatSchG 2002 § 3 Biotopverbund

Die Verankerung des Biotopverbundes im Bundesnaturschutzgesetz von 2002 ist eine Neuerung, die bis April 2005 in Landesrecht umzusetzen war.

BNatSchG 2002 § 3 Biotopverbund

(1) Die Länder schaffen ein Netz verbundener Biotope (Biotopverbund), das mindestens 10 Prozent der Landesfläche umfassen soll. Der Biotopverbund soll länderübergreifend erfolgen. Die Länder stimmen sich hierzu untereinander ab.

(2) Der Biotopverbund dient der nachhaltigen Sicherung von heimischen Tier-und Pflanzenarten und deren Populationen einschließlich ihrer Lebensräume und Lebensgemeinschaften sowie der Bewahrung, Wiederherstellung und Entwicklung funktionsfähiger ökologischer Wechselbeziehungen.

(3) Der Biotopverbund besteht aus Kernflächen, Verbindungsflächen und Verbindungselementen. Bestandteile des Biotopverbunds sind:

- festgesetzte Nationalparke
- im Rahmen des § 30 gesetzlich geschützte Biotope
- Naturschutzgebiete
- Gebiete im Sinne des § 32 und Biosphärenreservate oder Teile dieser Gebiete
- weitere Flächen und Elemente, einschließlich Teilen von Landschaftsschutzgebieten und Naturparke, wenn sie zur Erreichung des in Absatz 2 genannten Zieles geeignet sind.

(4) Die erforderlichen Kernflächen, Verbindungsflächen und Verbindungselemente sind durch Ausweisung geeigneter Gebiete im Sinne des § 22 Abs. 1 durch planungsrechtliche Festlegungen, durch langfristige Vereinbarungen (Vertragsnaturschutz) oder andere geeignete Maßnahmen rechtlich zu sichern, um einen Biotopverbund dauerhaft zu gewährleisten.

Ziel des Biotopverbundes ist nach § 3 Abs. 2 BNatSchG die nachhaltige Sicherung heimischer Tier- und Pflanzenarten und deren Populationen einschließlich ihrer Lebensräume und Lebensgemeinschaften sowie die Bewahrung, Wiederherstellung und Entwicklung funktionsfähiger ökologischer Wechselbeziehungen. Demnach kann ein wirksamer Schutz der Lebensgemeinschaften nicht allein über die Sicherung einzelner Restflächen erreicht werden, sondern bedarf der Errichtung eines Biotopverbundes.

Bei dem Biotopverbund handelt es sich um keine Flächenschutzkategorie. Ziel ist nicht nur der Schutz bestimmter als besonders schutzwürdig eingestufter Lebensräume und Arten,

sondern der Erhaltung aller wild lebenden Tiere und Pflanzen. Die Zielsetzung geht also über die Ansprüche von anderen Schutzgebietskategorien hinaus.

Komponenten eines Biotopverbundsystems sind Kernbereiche, die auf möglichst großer Fläche schützenswerte oder zu entwickelnde Ökosysteme bzw. Lebensgemeinschaften beherbergen und Verbundelemente, die eine räumliche und funktionelle Vernetzung der Kernbereiche untereinander bzw. mit umgebender Landschaft herstellen. Kleinflächige Lebensraumtypen ohne unmittelbare räumliche Vernetzung, wie z.B. Trockenrasen oder Binnendünen, können als Trittsteine eine wichtige vernetzende Funktion zwischen größeren Vorkommen des gleichen Lebensraumtyps besitzen. Die Auswahl der Biotopverbundsflächen obliegt den Ländern bzw. ihren Naturschutzbehörden. Zuerst ist zu ermitteln, welche Flächen für den Biotopverbund in Frage kommen.

Grundsätzlich sind dies folgende Flächen:

- Nationalparke und gesetzlich geschützte Biotope nach § Abs. 3 Nr. 1 und 2 BNatSchG
- Naturschutzgebiete, ausgewiesene Europäische Vogelschutzgebiete, FFH-Gebiete und Biosphärenreservate gemäß § 3 Abs. 3 Nr. 3 BNatSchG
- Nach § 3 Abs. 3 Nr. 4 BNatSchG können weitere Flächen und Elemente einschließlich Landschaftsschutzgebiete und Naturparke Bestandteil eines Biotopverbundes sein.
- Flächen nach § 3 Abs. 3 Nr. 4 BNatSchG setzen keinen naturschutzrechtlichen Schutz voraus.
- Auch andere Flächen und Objekte können Funktionen im Biotopverbund erfüllen.

Wichtig bei der Auswahl der Flächen ist die Frage, ob sie gemäß § 3 Abs. 3 BNatSchG geeignet sind, das Ziel eines Biotopverbundes zu erreichen. Bereits vorhandene Schutzgebiete können als Grundlage für den zu schaffenden Biotopverbund dienen, jedoch sind nicht alle Gebiete unter fachlichen Gesichtspunkten als Bestandteil eines Biotopverbundes geeignet. Es können aber auch bislang noch nicht geschützte Gebiete die Eignung für die Zugehörigkeit zu einem Biotopverbund aufweisen. Für alle Flächen ist dies im konkreten Fall zu prüfen.

Die dauerhafte Sicherung geeigneter Flächen ist in § 4 BNatSchG geregelt. Nach § 4 Abs. 4 BNatSchG sind die Kernflächen und Verbindungsflächen für den Biotopverbund dauerhaft zu erhalten. Dies kann durch Ausweisung von Schutzgebieten nach § 22 Abs. 1 BNatSchG oder durch § 30 Abs. 1 BNatSchG erfolgen, der die Länder verpflichtet, das Verbot von Maßnahmen, die zu einer Zerstörung oder sonstigen erheblichen oder nachhaltigen Beeinträchtigung schützenswerter Biotope führen, zu regeln. Eine weitere Möglichkeit der Sicherung dieser Flächen ist durch planungsrechtliche Einwirkung auf Raumordnungs-, Flächennutzungs- und Bebauungspläne möglich. Des Weiteren wird der Vertragsnaturschutz als Mittel der rechtlichen Sicherung für alle Bestandteile des Biotopverbunds genannt. Neben den in § 3 Abs. 4 BNatSchG genannten Sicherungsinstrumenten sind auch zivilrechtliche Mittel, wie die Einräumung einer Grunddienstbarkeit, eines Nießbrauchrechtes oder die Übertragung von Flächen an Naturschutzverbände und -stiftungen möglich.

In der Koalitionsvereinbarung von CDU/CSU und SPD vom November 2005 wurde festgelegt, dass die Bundesregierung 80.000 bis 125.000 Hektar national bedeutsame Naturschutzflächen nicht privatisiert, sondern einer Bundesstiftung (z.B. der Deutschen Bundesstiftung Umwelt) oder den Ländern übertragen wird. Der Bund ist an die Bundeshaushaltsordnung gebunden, die vorschreibt, diejenigen Flächen zu verwerten, die nicht mehr für Aufgaben des Bundes (Verkehrswege oder Verteidigung) benötigt werden. Als Folge daraus wurden z.T. bedeutsame Flächen verkauft. Die Umsetzung des Beschlusses erfolgte in mehreren Schritten. Im Dezember 2005 wurde ein Verkaufsstopp für Bundesflächen beschlossen. Bis Mai 2006 wurden von Bund und Ländern relevante Flächen definiert. Dies sind Naturschutzgebiete, Nationalparke, Natura 2000-Gebiete und unmittelbar angrenzende Flächen, unzerschnittene und verkehrsarme Räume, Biosphärenreservate, Naturparke, Flächen mit besonderer Bedeutung für den bundesweiten, europäischen oder globalen Artenschutz, Flächen, die dem Nationalen Biotopverbund dienen oder mit ihnen in Funktionszusammenhang stehen sowie Flächen im Bereich des Grünen Bandes.

Im Mai 2006 beschlossen das Bundesministerium für Umwelt und das Bundesfinanzministerium die Umsetzungsformel „100.000 plus 25.000". Demnach sollen 100.000 Hektar national bedeutsame Naturschutzflächen sofort an Bundesländer oder eine Bundesstiftung übertragen werden. Im Laufe der nächsten Jahre sollen weitere 25.000 Hektar Flächen übertragen werden, die sich gegenwärtig noch in der Nutzung befinden. Wer Eigentümer der 100.000 ha Flächen werden soll, hängt stark von den Kriterien ab, die mit der Übertragung verbunden sind. Im Koalitionsvertrag sind die Länder und eine Bundesstiftung benannt, wobei die Länder die erste Wahl haben sollen. Als Bundesstiftung kommt zum gegenwärtigen Zeitpunkt nur die Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) in Frage. Es besteht jedoch noch Klärungsbedarf bezüglich der Übernahmekriterien. Hierbei spielen Personalkosten und ggf. noch auf den Flächen vorhandene Altlasten eine Rolle. Daneben sind auch naturschutzfachliche Kriterien, wie die Forderung nach einem Verzicht auf jegliche Nutzung und einem Vorrang für die eigendynamische Entwicklung der Flächen, in der Diskussion. Bis zu einer endgültigen Entscheidung über eine Übertragung der ausgewählten 100.000 Hektar wird das Bundesfinanzministerium die Flächen vorhalten und nicht privatisieren. Die rechtliche Sicherung nach § 3 Abs. 4 BNatSchG und somit der langfristige Schutz von Kernbereichen eines Biotopverbundsystems kann nur durch strenge ordnungsrechtliche Instrumentarien gewährleistet werden. Hier sind die Schutzgebietskategorien Naturschutzgebiet, Nationalpark und Natura-2000-Gebiet zu nennen. Des Weiteren empfiehlt es sich, die Kernbereiche und Verbundelemente durch die Raumordnung der Länder als Vorrangflächen des Naturschutzes im Sinne von § 7 Raumordnungsgesetz auszuweisen.

Für den Erfolg von Biotopverbundmaßnahmen sind Analysen zu populationsbiologischen Eigenschaften der Zielarten, aber auch ein Monitoring von großer Bedeutung, wie in dieser Arbeit aufgezeigt werden konnte. Gemäß § 3 BNatSchG besteht jedoch keine Monitoring- und Berichtspflicht. Für den Erfolg von Biotopverbundmaßnahmen sind diese aber wichtig, da eine wirksame Umsetzung nur anhand von fachlichen Analysen erfolgen kann. Deshalb sollten die Länder von Anfang an bei der Umsetzung des § 3 BNatSchG eine gesetzlich verpflichtende Erfolgskontrolle einführen.

§ 5 Abs.3 BNatSchG macht deutlich, dass auch Wirtschaftsflächen aus Biotopverbundsystemen nicht ausgenommen sind:

(3) Die Länder setzen eine regionale Mindestdichte von zur Vernetzung von Biotopen erforderlichen linearen und punktförmigen Elementen (Saumstrukturen, insbesondere Hecken und Feldraine sowie Trittsteinbiotope) fest und ergreifen geeignete Maßnahmen (planungsrechtliche Vorgaben, langfristige Vereinbarungen, Förderprogramme oder andere Maßnahmen), falls diese Mindestdichte unterschritten ist und solche Elemente neu einzurichten sind.

7.1.3 Theoretischer Hintergrund von Biotopverbundkonzepten

7.1.3.1 Inseltheorie

Die von Mac Arthur & Wilson (1967) aufgestellten Theorien zur Besiedlung von Inseln lassen sich auch auf Habitatinseln oder einzelne inselartige Pflanzenpopulationen übertragen. Stark vereinfacht besagt die Theorie, dass die Artenzahl auf einer solchen Insel durch die Raten der Einwanderung und Auslöschung von Populationen bestimmt wird. Große Inseln sind artenreicher als kleine, und mit zunehmender Distanz zu Kolonisationsquellen geht die Artenzahl zurück. Weisen zwei Inseln die gleiche Größe auf, so hat die weiter entfernte Insel die geringeren Artenzahlen. Die Gleichgewichtstheorie beschreibt die Abfolge von Arten auf einer Insel, die durch Absterben und Immigration verursacht wird. Die Artenzahl auf einer Insel sollte demnach im Laufe der Zeit annährend konstant werden. Hat sich dieser Gleichgewichtszustand eingestellt, kommt es zu einem kontinuierlichen Artenwechsel, da ansässige Arten mit der gleichen Rate aussterben, wie neue dazukommen. Das tatsächliche Vorkommen einer Art auf einer „Insel" ist von zahlreichen Faktoren abhängig. Hier sind vor allem populationsbiologische Faktoren zu nennen. Neben dem Stenökiegrad, der Populationsgröße („minimal viable population") und der genetischen Variabilität sind vor allem die Ausbreitungs- und Etablierungsfähigkeit von Bedeutung.

7.1.3.2 Das Mosaik-Zyklus-Konzept

Ein naturnahes Ökosystem besteht nach Aubreville (1938) aus einem Mosaik verschiedenster Entwicklungsstadien, in dem jeder Mosaikstein eine zyklische Abfolge jeweils systemtypischer Phasen durchläuft, die jeweils durch die Lebensdauer der dominierenden Arten determiniert werden. Die asynchrone Entwicklung der einzelnen Mosaiksteine ist das Ergebnis der Wirkung endogener störungsähnlicher Effekte. Durch das so hervorgerufene räumliche und zeitliche Nebeneinander verschiedener Besiedlungsstadien wird das Gesamtsystem in einem Gleichgewichtszustand gehalten, der aus dem Zusammenwirken der kleinräumigen Ungleichgewichte resultiert (Remmert 1991). Daraus folgt, dass verschiedene Habitattypen, die einen bestimmten Lebensraum charakterisieren, einschließlich ihrer spezifischen Artenzusammensetzung, immer wieder neu entstehen und auf der gesamten Fläche verfügbar sind. Arten, die

an die einzelnen Mosaike angepasst sind, können bei Veränderung ihres derzeitigen Habitats auf in der Nähe liegende Habitate ausweichen (vgl. auch DUELLI 1992).

7.1.3.3 Das Metapopopulationskonzept

Der Begriff Metapopulation bezeichnet eine regionale Hauptpopulation, die sich aus mehreren lokalen Populationen oder Subpopulationen zusammensetzt. Nach REICH & GRIMM (1996) lassen sich Metapopulationen anhand folgender Kriterien definieren:

- Der Genaustausch ist hauptsächlich auf die eigene Subpopulation beschränkt. Die abgrenzbaren Subpopulationen sind durch unterschiedliche Individuendichte und Eigendynamik gekennzeichnet.
- Einige Subpopulationen haben aufgrund ihrer geringen Individuenzahl eine hohe Aussterbewahrscheinlichkeit.
- Es findet ein Austausch von Individuen zwischen den Subpopulationen statt.
- Für eine Neugründung von Subpopulationen müssen die Individuen oder Diasporen in der Lage sein, neue Habitate zu erreichen und zu besiedeln.

Metapopulationen sind mosaikartige Populationen, die eine Populationsdynamik zwischen und innerhalb der Teilpopulationen aufweisen. Somit ermöglicht das Metapopulationskonzept, die Populationsdynamik mosaikartiger Populationen zu beschreiben. Es werden hier lokale Besiedlungs- und Aussterbeereignisse innerhalb aber auch zwischen Subpopulationen beschrieben. In Abhängigkeit von der Zahl der Besiedlungs- und Aussterbeereignisse lassen sich „Donor- und Rezeptorpatches" unterscheiden. Daneben lassen sich Kern- und Satellitenpopulationen unterscheiden. Erstere sind durch relativ konstante Individuenzahlen gekennzeichnet, während sich letztere durch stark variierende Populationsgrößen und gelegentliche Aussterbeereignisse auszeichnen (vgl. hierzu auch POSCHLOD 1996).

7.1.3.4 Kleinste überlebensfähige Population (MVP)

Die Mindestindividuenzahl, die den Fortbestand einer Population ermöglicht, ist artspezifisch und wird von Faktoren wie der genetischen Variabilität und von Umweltparametern beeinflusst. Die Populationsgröße, die trotz verschiedener möglicher katastrophaler Ereignisse mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% einen bestimmten Zeitraum überlebt, wird als kleinste überlebensfähige Population (MVP = minimal viable population) bezeichnet (vgl. WISSEL & STEPHAN 1994). Mithilfe von Populationsgefährdungsanalysen (population vulnerability analysis, PVA) lässt sich feststellen, ob Populationen gefährdeter Arten überlebensfähig sind oder nicht. Diese Analysen lassen wiederum Rückschlüsse auf die MVP zu.

7.2 Finanzierung von Naturschutzmaßnahmen

Die Umsetzung von Naturschutzzielen, die u.a. in § 1 und §3 BNatSchG festgeschrieben ist, lässt sich nur mit ausreichenden finanziellen Mitteln verwirklichen. Die Notwendigkeit solcher Maßnahmen ist nicht nur wissenschaftlich und rechtlich, sondern auch ethisch und ästhetisch begründet. Aufgrund der angespannten Situation öffentlicher Haushalte wird es zunehmend schwierig, die international vereinbarten und gesetzlich vorgeschriebenen Ziele zum Erhalt biologischer Vielfalt sowie zum Arten- und Biotopschutz umzusetzen. Die Aufrechterhaltung traditioneller oder extensiver Nutzungsformen ist meist nur durch den Einsatz finanzieller Mittel möglich. Nach Hampicke et al. (1991) müsste alleine für Maßnahmen, die den Erhalt der biologischen Vielfalt in Deutschland gewährleisten, ein jährlicher Betrag von umgerechnet ca. 1,6 Milliarden Euro aufgewendet werden. Schweppe-Kraft (2006) kommt zu ähnlichen Werten, indem er die gesetzliche Mindestanforderung an den Biotopverbund von 10% der Landesfläche mit einem Wert von 250 Euro pro Hektar als geschätzte Untergrenze für naturschutzfachliche Ausgleichszahlungen multipliziert. Die Ausgaben für Entschädigungen, Vertragsnaturschutz und Ausgleichszahlungen beliefen sich im Jahr 1999 auf 152 Millionen Euro. Vergleicht man diese tatsächlich geleisteten Zahlungen mit den von Hampicke ermittelten Bedarfszahlen, wird deutlich, dass nur ein geringer Teil dessen finanziert wird, was aus fachlicher Sicht nötig wäre.

Eine Frage, die sich aufgrund der angespannten Finanzsituation aufdrängt, ist, ob eine Inwertsetzung der Natur möglich ist. Altvater (2005) bezeichnet eine Inwertsetzung von Natur als erste Form der Aneignung. Demnach werde „die Natur daraufhin exploriert, welche Ressourcen sich lohnen, in Wert gesetzt zu werden, und welche als wertlos zu behandeln sind". Geschützt wird nach Altvater nicht die Natur, sondern deren Inwertsetzung durch die Vergabe von Eigentumsrechten. Wullweber (2004) betont in diesem Zusammenhang, dass eine Inwertsetzung von Natur bei entsprechendem Nutzen, z.B. bei Vorhandensein pflanzengenetischer Ressourcen, rasch erfolgt und letztlich in einer Warenform endet.

Hampicke (1989) fordert einen ethischen Rahmen bzw. ein System moralischer Grenzen, da „... nicht jede Präferenz und Zahlungsbereitschaft akzeptiert werden kann". Dies sei jedoch keineswegs ein Spezifikum der Bewertung von Natur, sondern gelte überall. Hampicke schließt eine monetäre Bewertung von Wesen oder Substanzen aus, was zur Folge hat, dass es auch keine monetäre Bewertung der gesamten Natur geben kann. Marginale Bewertungen von irreversibel vernichtbaren Naturbestandteilen, insbesondere Arten, verböten sich aus unterschiedlichen Gründen je nach biozentrischer oder anthropozentrischer Naturethik. Eine umfassende Übersicht zur Problematik der Monetarisierung von Natur findet sich bei Hampicke (1989).

Wie lassen sich nun jedoch notwendige und gesetzlich festgelegte Naturschutzmaßnahmen finanzieren? Im Folgenden sei ein kurzer Überblick über mögliche Finanzierungsinstrumente gegeben.

7.2.1 Förderung durch EU, Bund oder Länder

Die Förderung von Naturschutzmaßnahmen auf europäischer Ebene erfolgt überwiegend durch die Einbindung von Naturschutzzielen in die gesamte Entwicklung eines Raums durch Strukturfonds sowie die Agrarpolitik der Agrarumweltprogramme. Ein Großteil der EU-Mittel wird dabei durch die Bundesländer verteilt. Zusätzlich gibt es auch Fördermittel, die direkt auf ökologische Ziele ausgerichtet sind.

Etwa 30 Prozent des gesamten EU-Haushalts fließen derzeit in die Strukturfonds. Ziel dieser Fonds ist der Ausgleich der wirtschaftlichen und auch sozialen Unterschiede zwischen den Mitgliedstaaten bzw. Regionen. Das wichtigste Finanzierungsinstrument ist das Programm LIFE-Natur. Es ist auf konkrete und umsetzungsorientierte Projekte in FFH- und Vogelschutzgebieten ausgerichtet. Die Initiativen LEADER und INTERREG fördern eine Regionalentwicklung, die auch Naturschutzaspekte beinhalten kann. LEADER ist ein Programm für ländliche Räume und INTERREG für Grenzregionen.

Die Agrarumweltpolitik der EU (Agenda 2000) verfolgt zwei Ansätze. Der freiwillige Ansatz (z.B. Vertragsnaturschutz) honoriert freiwillig erbrachte Umweltleistungen. Beim hoheitlichen Ansatz (z.B. Ausgleichszulagen) für gesetzliche Nutzungsbeschränkungen werden Nutzungsauflagen entschädigt. Diese EU-Mittel werden über die entsprechenden Förderprogramme des Bundes und der Länder vergeben.

Die Bundesländer haben eine Vielzahl von Fördermöglichkeiten. Diese Förderung kann über Agrarumweltprogramme, Ausgleichszahlungen, Eingriffsregelungen, Maßnahmen der Landschaftspflege (z.B. Vertragsnaturschutz), Förderprogramme zum Biotop- und Artenschutz, Ausweisung großflächiger Schutzgebiete (z.B. Nationalparke und Biosphärenreservate), aber auch über Institutionen des Naturschutzes oder Landesstiftungen erfolgen.

Die meisten Bundesländer haben eine Koordinationsstelle für Agenda-21-Aktivitäten, zu denen auch Naturschutzaktivitäten gehören.

Eine Förderung von Naturschutzprojekten aus der Konzessionsabgabe von Lotterien wird z.B. in Bayern zu den Förderprogrammen für Naturschutzaktivitäten gerechnet. Als erfolgreiches Beispiel ist hier das Naturschutzgroßprojekt SandAchse Franken zu nennen (vgl. www.sandachse.de).

7.2.2 Fundraising

Unter Fundraising ist das systematische Einwerben von Mitteln wie Geld, Sachmittel, Arbeitsleistung oder Know-how ohne eine entsprechende Gegenleistung zu verstehen. Im Gegensatz hierzu steht die privatwirtschaftliche Förderung durch Unternehmen, das Sponsoring. Fundraising beruht auf Marketingprinzipien und ist auf eine ganze Palette von potenziellen Förderern wie Privatpersonen, Unternehmen oder Stiftungen ausgerichtet. Das Gesamtspendenaufkommen betrug 2004 in Deutschland etwa acht Mrd. Euro pro Jahr (Schweppe-Kraft 2006). Der größte Teil wird für Katastrophenhilfe, Gesundheit und Soziales gespendet. Etwa 6 Prozent der Spendensumme fließen in den Natur- und Umweltschutz (Urselmann 2002).

Eine Übersicht über die Entwicklung und Verteilung des Spendenaufkommens gibt der TNS-EMNID-Spendenmonitor (http://www.tns-emnid.com). Ein weiterer wichtiger Aspekt sind Erbschaften, deren Summe ca. 150 Mrd. Euro pro Jahr beträgt, wovon etwa eine Milliarde Euro pro Jahr für gemeinnützige Zwecke zur Verfügung gestellt werden. Angesichts der Verknappung öffentlicher Mittel gewinnt Fundraising auch im Umwelt- und Naturschutzbereich an Bedeutung. Problematisch ist jedoch, dass der Naturschutz in Konkurrenz mit anderen gemeinnützigen und karitativen Einrichtungen steht. Gespendet wird aufgrund eines spontanen Gefühls (Akutspenden) oder rationaler Überlegung über die Notwendigkeit einer Unterstützung (Konzeptspenden). Der Naturschutz kann beide Arten von Spendern ansprechen. Akutspenden bedürfen jedoch einer Emotionalisierung z.B. über die Zielarten. Das erfolgreiche Einwerben von Spenden kann über persönlichen Kontakt, „mailings", online-fundraising mittels Homepages, Veranstaltungen oder Anzeigen erfolgen. Um die langfristige Finanzierung eines Projekts sicherzustellen, muss darauf geachtet werden, dass eine Mischung verschiedener Finanzierungsinstrumente vorhanden ist. Dies können beispielsweise Mitgliedsbeiträge, Patenschaften, Spenden, öffentliche Mittel und Sponsoring sein. Eine Übersicht zu Fundraisingkonzepten gibt eine Studie des Fachbeirats Fundraising (2005).

7.2.3 Sponsoring

Sponsoring basiert im Gegensatz zu Spenden auf einer vertraglich festgelegten Gegenleistung wie z.B. Werbung. Dies ist vor allem auch steuerrechtlich relevant, da die Einnahmen aus Sponsoring in der Regel steuerpflichtig sind. Sponsoring ist aus Sicht der Unternehmen vor allem aus Imagegründen interessant. Sie stellen Dienstleistungen, Geld oder Sachmittel zur Verfügung, wofür sie an der Öffentlichkeitsarbeit des Sponsoringnehmers beteiligt werden. Der Sponsor kann die Aufwendungen unbegrenzt als Betriebsausgabe geltend machen. Vom Gesamtvolumen des Sponsoringmarktes von ca. 2,8 Milliarden Euro im Jahre 2001 entfielen ca. 153 Millionen auf den Bereich Umwelt- und Naturschutz (Neidlein et al. 2003).

7.2.4 Stiftungen

Stiftungen sind grundsätzlich auf Dauer angelegt und arbeiten mit den regelmäßigen Erträgen des Stiftungskapitals. Zur Zeit gibt es ca. 10000 Stiftungen in Deutschland, etwa 1000 davon engagieren sich für Umwelt- und Naturschutz. Das jährliche Fördervolumen liegt bei ca. 50 bis 100 Millionen Euro (vgl. Schweppe-Kraft 2006). Die größte und bekannteste Stiftung in diesem Bereich ist die Deutsche Bundesstiftung Umwelt, die u.a. auch einen Förderschwerpunkt Naturschutz hat. Im Rahmen des Stipendienprogramms der Deutschen Bundesstiftung Umwelt wurde auch die vorliegende Arbeit gefördert.

7.3 Umsetzung von Naturschutzmaßnahmen in der Praxis

7.3.1 SandAchse Franken

Ein herausragendes Beispiel für die Finanzierung und Umsetzung von Naturschutzprojekten ist die SandAchse Franken. Hierbei handelt es sich um eines der größten Naturschutzprojekte in Bayern. Im Rahmen des Projektes setzen sich zwölf Landkreise und Städte sowie die Verbände Landschaftspflegeverband Mittelfranken e.V., Bund Naturschutz in Bayern e.V. (BN) und der Landesbund für Vogelschutz in Bayern e.V. (LBV) unter Förderung des Bayerischen Naturschutzfonds für den Erhalt und die Optimierung der Sandlebensräume im Gebiet zwischen Bamberg und Weißenburg ein. Hier erfolgte eine Förderung durch die Stiftung Bayerischer Naturschutzfonds aus Zweckerlösen der GlücksSpirale unter Kofinanzierung durch die Europäische Union (EAGFL). Die SandAchse Franken gehört bezüglich ihres Projektgebietes, Finanzvolumens und der Zahl ihrer Projektakteure zu den größten bayerischen Naturschutzprojekten. Das Projektgebiet erstreckt sich über das größte zusammenhängende Lockersandgebiet Süddeutschlands von Bamberg im Norden bis Weißenburg im Süden. Sieben Landkreise (Bamberg, Forchheim, Erlangen-Höchstadt, Nürnberger Land, Fürth, Roth, Weißenburg-Gunzenhausen) und fünf kreisfreie Städte (Bamberg, Erlangen, Fürth, Nürnberg, Schwabach) arbeiten seit Juli 2000 gemeinsam mit den Projektträgern für den Schutz und die Förderung der Sandlebensräume. Während der ersten fünf Projektjahre wurden etwa 2 Millionen Euro im Rahmen der SandAchse in die Sandlebensräume im Regnitzgebiet investiert. Die Hauptziele des Projektes sind:

- der Erhalt und die Entwicklung wertvoller Sandlebensräume
- die Vernetzung der flächigen Kernbiotope mithilfe zahlreicher Trittsteinbiotope zu einem Biotopverbund
- Erhalt von stadtnahen Sandlebensräumen als Erlebnis- und Naherholungsgebiete

Zum Erreichen der Ziele wurden unterschiedliche Strategien und Instrumente eingesetzt. Neben Flächensicherung durch Grunderwerb und Pacht waren dies vor allem Initiativen zur dauerhaft umweltgerechten Nutzung sowie Öffentlichkeitsarbeit und Bildung. Hierzu wurden Maßnahmen durchgeführt, die eine Vielzahl von verschiedenen Akteuren einbezogen haben. Neben Universitäten, öffentlichen Einrichtungen, privaten Unternehmen und Planungsbüros waren Schulen, Nutzergruppen, Fachbehörden aller Ebenen sowie viele Einzelpersonen in Prozesse eingebunden.

Auch bei der Konzeption und Umsetzung dieser Arbeit fand eine enge Abstimmung mit den Verantwortlichen der SandAchse Franken statt. Durch diese Zusammenarbeit war es möglich, gezielt Flächen für die Experimente auszuwählen und die praxistaugliche Durchführung zu gewährleisten. Im Folgenden werden zwei Beispiele aufgezeigt, wie Pflegemaßnahmen effizient und ohne finanziellen Aufwand seitens der Kommunen durchzuführen sind (vgl. Kap. 5.2.5 und Kap. 6).

Durch Vermittlung des Umweltamtes Erlangen konnten Kontakte zu einer Firma hergestellt werden, die Gartenabfälle kompostiert und zur Beimischung Sand benötigt. Die Firma hat sich bereit erklärt, kostenlos Oberboden abzuschieben und den Abtransport des Materials zu übernehmen. Die Größe und Anzahl der abgeschobenen Flächen werden nach Rücksprache mit den Verantwortlichen im Umweltamt Erlangen festgelegt. Somit ist es möglich, effektiv und ohne finanziellen Aufwand Pflegemaßnahmen durchzuführen. Der Zeitpunkt der Maßnahmen, richtet sich im Rahmen der Naturschutzverordnung nach dem Bedarf der Kompostierungsanlage.

Ein weiteres Beispiel für solche Kooperationen ist die Einrichtung von Untersuchungsflächen im NSG Hainberg und dem Flachdach in Oberasbach. Die Maßnahmen erfolgten in Zusammenarbeit mit der Unteren Naturschutzbehörde Fürth sowie den Firmen Eon Bayern und Kaufland und konnten ohne Kostenaufwand für die Kommunen durchgeführt werden.

Die Kosten für die Durchführung der Pflegemaßnahmen im NSG Hainberg trug die Fa. Eon. Hier erfolgte ein Oberbodenabtrag und eine anschließende Sandaufschüttung (vgl. Kap. 5.2.5). Der Sand war im Sandfang des Kraftwerks angefallen und hätte entsorgt werden müssen. Analysen ergaben, dass der Sand unbelastet war und sich somit für die Verwendung im Rahmen von Pflegemaßnahmen eignete. Durch die Einbindung der Verantwortlichen in ein Gesamtkonzept (SandAchse Franken) konnte hier eine kostenneutrale Naturschutzmaßnahme durchgeführt werden.

Ebenfalls auf Vermittlung von Herrn Leßmann (UNB Fürth) erfolgte eine Biotopverbundmaßnahme auf dem Dach der Fa. Kaufland. Hier wurde aufgrund der Eingriffsregelung § 8 BNatSchG als Kompensation für eine Flächenversiegelung beim Bau eines Supermarktes das Dach als Trittsteinbiotop ausgestaltet (vgl. Kap. 6.2.4). Auch diese Maßnahme konnte kostenneutral durchgeführt werden.

Ein weiteres Beispiel ist die in Kapitel 5.2.5 vorgestellte Untersuchungsfläche im NSG Exerzierplatz in Erlangen. Auch hier konnte durch Vermittlung des Umweltamtes Erlangen eine Pflegemaßnahme durchgeführt werden. Auf einer an das NSG angrenzenden Großbaustelle war durch Aushubarbeiten Sand angefallen. Aufgrund der Nähe zur Baustelle erklärte sich der Bauträger bereit, in einem Bereich des NSG den Oberboden abzuschieben und anschließend den Sand in diesem Bereich aufzuschütten. Somit entstand eine „win-win-Situation" für beide Seiten.

Anhand dieser Beispiele wird deutlich, wie ein erfolgreiches Naturschutzkonzept durch Einbindung von Forschung und Naturschutzpraxis, Ideenreichtum und Kreativität der Beteiligten sowie guter Öffentlichkeitsarbeit auch kostengünstig durchgeführt werden kann.

7.3.2 Naturstiftung David

Seit 2001 setzt sich die Naturstiftung David zusammen mit Naturschutzorganisationen, wie z.B. der Deutschen Bundesstiftung Umwelt, für die langfristige Sicherung naturschutzrelevanter Militärflächen ein. Im Zeitraum von 2001 bis 2004 wurde die Datenbank „Naturschutz & Militär" erstellt. Auch dieses Projekt wurde zu großen Teilen aus Stiftungsmitteln finanziert. In das Projekt „Naturschutzrelevante Militärflächen" wurden insgesamt ca. 200 000 Euro investiert, wovon ca. 150 000 Euro aus Stiftungsmitteln stammten.

Neben bestehenden Großschutzgebieten haben ehemalige und noch genutzte militärische Übungsflächen große Bedeutung für den Naturschutz, da sie in der Regel unzerschnitten sind und aufgrund der militärischen Nutzung vor Einflüssen wie Nährstoffeintrag durch die Landwirtschaft geschützt waren. Durch zunehmende Truppenverlagerung, die sich aufgrund der EU-Osterweiterung verstärkt, werden viele Truppenübungsplätze aufgegeben. Hier liegt ein immenses Potential für Biotopschutz und Biotopverbund. Nach dem Truppenabzug und einer anschließenden Entmunitionierung werden die Flächen in der Regel verwertet. Eine Privatisierung hat jedoch oft zur Folge, dass sich bestimmte Naturschutzziele nur noch schwer durchsetzen lassen. Um eine Datengrundlage für die langfristige Sicherung dieser wertvollen Flächen zu schaffen, hat die Naturstiftung David mit der finanziellen Unterstützung der Deutschen Bundesstiftung Umwelt eine Datenbank naturschutzrelevanter Militärflächen erstellt (www.naturgebiete.de).

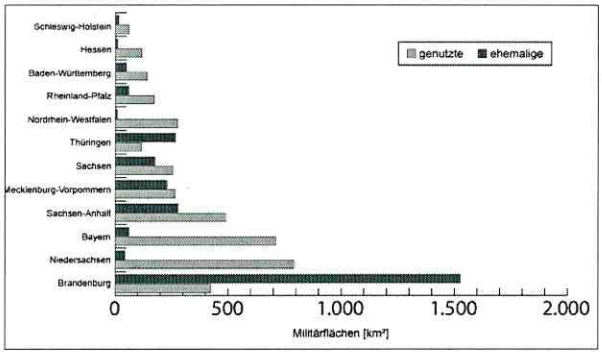


Abb. 7.1: Status der Nutzung naturschutzrelevanter Militärflächen in den Bundesländern. Abbildung: Naturstiftung David, verändert.

In Abbildung 7.1 ist der aktuelle Status der naturschutzrelevanten Militärflächen in den Bundesländern dargestellt. Es wird deutlich, dass es sowohl in der Größe der Militärflächen als auch in dem prozentualen Anteil der noch genutzten Flächen starke regionale Unterschiede gibt. Während in Brandenburg mehr als zwei Drittel der militärischen Übungsplätze bereits aus der Nutzung genommen wurden, befinden sich in Niedersachsen oder Bayern noch nahezu 90 % in Nutzung. In Abbildung 7.2 ist die Verteilung der ca. 660000 ha naturschutzrelevanter Flächen auf die Bundesländer dargestellt.

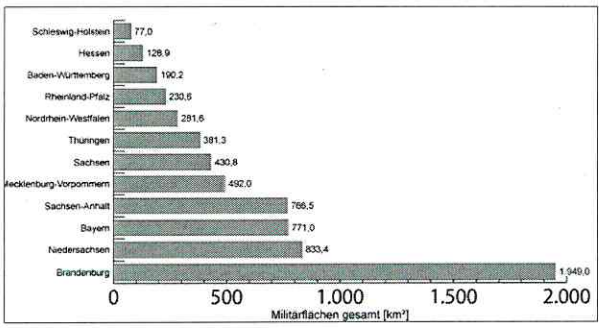


Abb. 7.2: Verteilung der ca. 660000 Hektar naturschutzrelevanter Militärflächen auf die Bundesländer. Abbildung: Naturstiftung David, verändert.

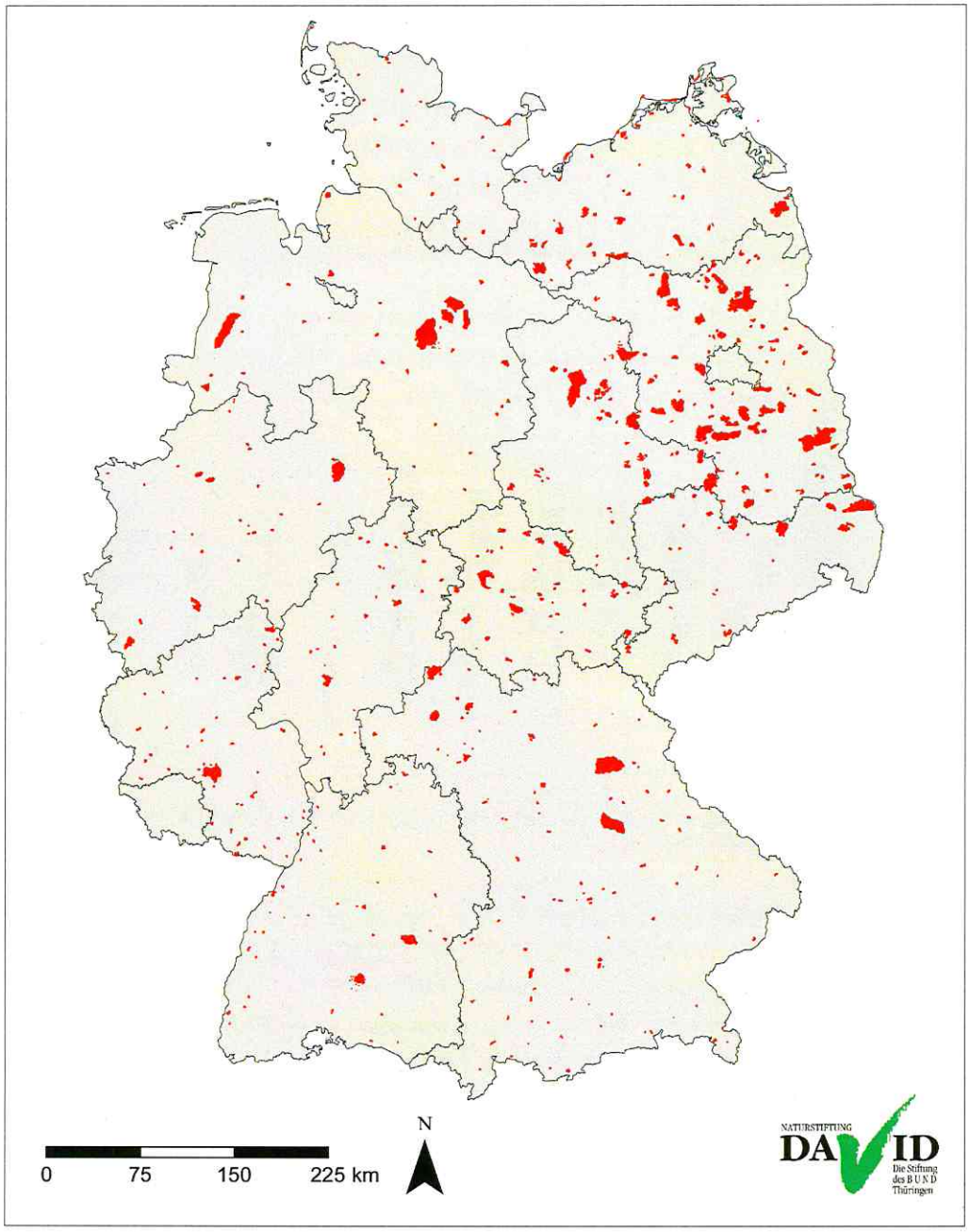


Abb. 7.3: Darstellung naturschutzrelevanter Militärflächen in Deutschland (rot). Abbildung: Naturstiftung David.

Abbildung 7.3 zeigt die Verteilung der Flächen im Bundesgebiet. Die größte Anzahl naturschutzrelevanter Militärflächen liegt in den neuen Bundesländern. Wie aus Abbildung 7.1 hervorgeht, sind viele davon bereits aus der Nutzung genommen und stünden somit potentiell für Verbundmaßnahmen zur Verfügung.

In Hinblick auf mögliche überregionale Biotopverbundmaßnahmen erfolgte eine Auswertung der Datenbank in Bezug auf potentielle Standorte für *Corynephorus canescens* bzw. Standorte, an denen die Art bereits vorhanden ist.

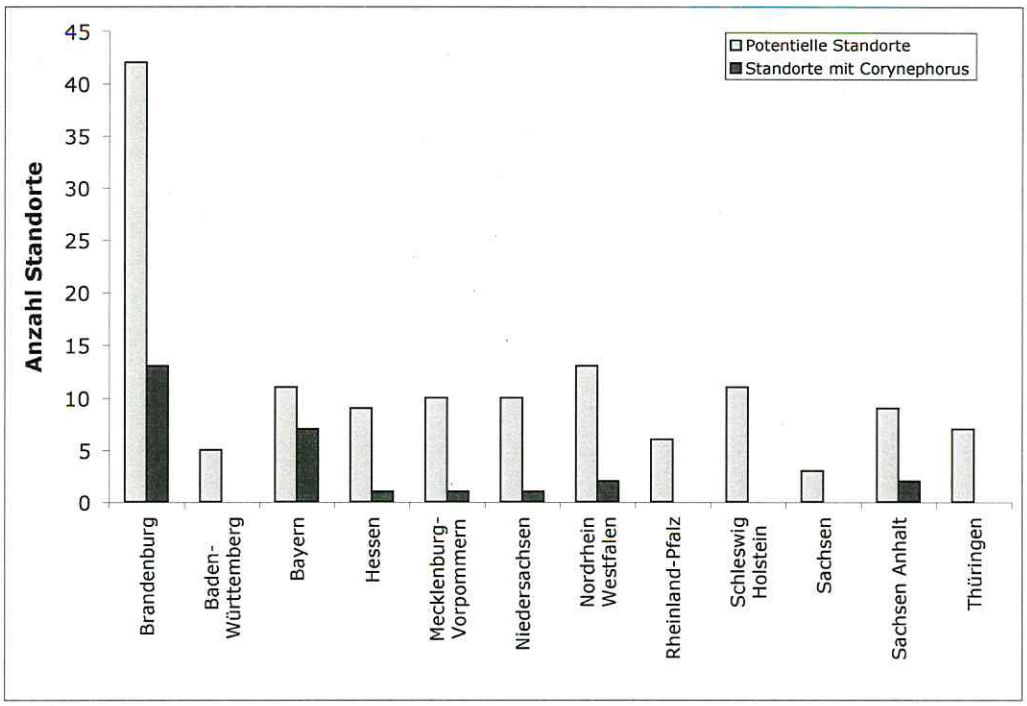


Abb. 7.4: Standorte mit Vorkommen von *C. canescens* und potentiell geeignete Standorte. Quelle: Datenbank „Naturschutzrelevante Militärflächen".

Die insgesamt 610 in der Datenbank erfassten Standorte weisen eine Gesamtfläche von 660000 ha auf. Anhand der Angaben über die Standortqualitäten und Artvorkommen konnten 136 Standorte ermittelt werden, die als potentielle Verbundflächen in Frage kommen. Bei 27 dieser Standorte ist bereits ein Vorkommen von *Corynephorus canescens* beschrieben (Abb. 7.4). Einschränkend ist anzumerken, dass nicht alle Datensätze vollständig sind. Zum Teil fehlen Angaben zum Standort oder Arteninventar, sodass eine Aussage über die Eignung des Standortes nicht möglich war. Des Weiteren ist eine Gesamtflächenangabe für die potentiell geeigneten Standorte nicht sinnvoll, da die Standorte infolge der Nutzung häufig ein Mosaik verschiedener Lebensraumtypen beherbergen. Dennoch wird deutlich, dass doch eine beachtliche Anzahl geeigneter Standorte für ein überregionales Biotopverbundkonzept zur Verfügung steht.

Die ausgewählten Standorte könnten potentiell als Grundlage für ein überregionales Biotopverbundkonzept für Sandmagerrasen dienen. Aufgrund des geringen Ausbreitungspotentials von *C. canescens* (vgl. Kap. 5) ist ein überregionaler Biotopverbund jedoch nicht zu verwirklichen.

7.4 Maßnahmenkatalog zum Verbund und Erhalt von Sandmagerrasen

Aus den in den Kapiteln 4 bis 6 vorgestellten Ergebnissen lassen sich Handlungsempfehlungen für einen Maßnahmenkatalog zum Erhalt und Verbund von Sandmagerrasen ableiten:

1. Aus den Ergebnissen der populationsgenetischen Analysen lässt sich keine Notwendigkeit für eine genetische Anreicherung der Populationen durch einen überregionalen Biotopverbund ableiten.
2. Auf kleinräumigen Skalen ist es durchaus sinnvoll und möglich, Populationen durch geeignete Maßnahmen zu verbinden um Genaustausch zu ermöglichen.
3. Aufgrund der geringen Ausbreitungsdistanz ist ein überregionaler Biotopverbund nicht zu verwirklichen.
4. Bei der Neuanlage von Flächen sollte eine lange schmale Streifenform einer großflächigen runden oder quadratischen Form vorgezogen werden. Generell sind mehrere kleine Flächen (Trittsteine) mit Kontakt zu Spenderpopulationen wenigen großen Flächen vorzuziehen.
5. Neue Flächen sollten ausschließlich in unmittelbarer Nähe zu einer Silbergraspopulation eingerichtet werden. Die Distanz zur nächstgelegenen Silbergraspopulation sollte im Bereich von wenigen Metern liegen.
6. Ausbreitungsrelevante Prozesse wie z.B. Winddynamik und Vektoren wie z.B. Schafbeweidung sollten gefördert werden.
7. Oberbodenabtrag ist gut geeignet, um Konkurrenzarten fernzuhalten und eine Etablierung von *C. canescens* zu ermöglichen, soweit eine Diasporenquelle in unmittelbarer Nähe ist.
8. Oberbodenabtrag in Kombination mit einer Sandaufschüttung liefert zusätzlich eine hohe Dynamik und führt zu einer effektiveren und schnelleren Besiedlung der Fläche. Diese Maßnahme ist gegenüber anderen Maßnahmen zu bevorzugen.
9. Förderung und Aufrechterhaltung natürlicher Störungen wie z.B. Kaninchenaktivität mittels Durchsetzung von Naturschutzverordnungen (Wegegebot, Leinenpflicht).
10. Bei einer Neuanlage sollten nur solche Standorte ausgewählt werden, deren abiotische Bedingungen den typischen standortspezifischen Anforderungen der Zielarten entsprechen.
11. Ein Diasporenübertrag (Karyopsen) lässt sich durch Ernte mit einem Laubsauger und anschließender Aussaat effektiv und kostengünstig durchführen. Eine erfolgreiche Etablierung ist jedoch nur bei passenden Standortbedingungen möglich.
12. Ein Diasporenübertrag (Diasporenbank) durch Auftrag von abgeschobenem Oberboden ist nur dann erfolgversprechend, wenn die Standortbedingungen für die Zielarten passen.
13. Die Durchführung von Pflegemaßnahmen sollte an die populationsbiologischen Eigenschaften der Art angepasst werden. Für *C. canescens* bietet sich der Zeitraum von August bis Mitte September an, da in diesem Zeitraum reife Karyopsen auf die Fläche eingetragen werden können.
14. Weiterführung von Naturschutzprojekten (z.B. SandAchse Franken), die durch Öffentlichkeits- und Bildungsarbeit das Bewusstsein für Naturschutz und die Akzeptanz von Pflegemaßnahmen fördern.

Unter Berücksichtigung der vorliegenden Ergebnisse drängt sich die Frage auf, inwieweit ein erfolgreicher Biotopverbund für Sandmagerrasen überhaupt möglich ist. Im Folgenden werden einige Handlungsempfehlungen näher erläutert.

(1) Die untersuchten Populationen von *C. canescens* sind im Mittel im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (vgl. Kap. 4). Dies spricht dafür, dass Selbstbestäubung hier eine geringe Rolle spielt. Folglich ist davon auszugehen, dass die Populationen genetisch nur langsam verarmen. Die Populationen in Bayern, wo das Silbergras in der Roten Liste als gefährdet eingestuft ist, sind genetisch nicht verarmt. Eine Empfehlung für einen überregionalen Biotopverbund lässt sich aus diesen Ergebnissen nicht ableiten.

(2) Auf regionaler Ebene zeigen jedoch einzelne Populationen signifikante Abweichungen vom HWG. Drei Populationen aus der Region Lüneburg, die lediglich ca. 100 m voneinander entfernt waren, zeigten signifikante Unterschiede in ihrer genetischen Diversität. Auf dieser Ebene ist ein Verbund der Populationen durch geeignete Maßnahmen durchaus zu empfehlen, um einen Genaustausch zu ermöglichen.

(3-5) Häufig ist eine Einschätzung des Gefährdungspotentials von Populationen schwierig, da aufgrund fehlender Kenntnisse zum Ausbreitungspotential einer Art unklar bleibt, ob es sich infolge fehlender Ausbreitungsmöglichkeiten um gefährdete Reliktbestände oder um stabile Populationen handelt. In Bezug auf die Ausbreitungsdistanz hat sich gezeigt, dass bei *C. canescens* Nahausbreitung vorherrschend ist. Die Hauptmenge der Diasporen wird im unmittelbaren Nahbereich der Horste ausgestreut. Die übliche Ausbreitungsdistanz liegt im Bereich von wenigen Metern. Für ein erfolgreiches Ausbreitungsereignis ist die Nähe zu einer Spenderpopulation von entscheidender Bedeutung. Ein überregionaler Biotopverbund ist demnach nicht zu verwirklichen.

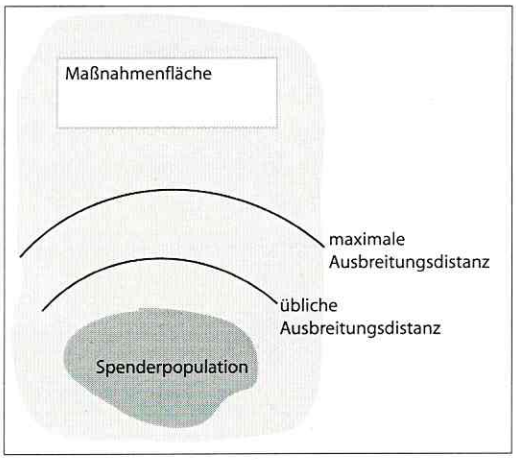


Abb. 7.5: Darstellung des Zusammenhangs der Ausbreitungsfähigkeit einer Art in Abhängigkeit von der Distanz zu einem potentiellen Standort.

In Abbildung 7.5 ist der Zusammenhang zwischen dem Ausbreitungspotential einer Art und der Distanz zu einer Maßnahmenfläche dargestellt. Hier wird deutlich, dass eine erfolgreiche Verbundmaßnahme die Ausbreitungsfähigkeit einer Art berücksichtigen muss, da eine Besiedlung sonst nicht stattfinden kann.

In Zusammenhang mit dieser Ausbreitungslimitierung (vgl. Bakker et al. 1996) sollten Maßnahmen zur Ausbreitungsförderung der Zielarten in Betracht gezogen werden. Dies kann durch die Herstellung räumlicher Nähe zwischen Spenderpopulation und zu besie-

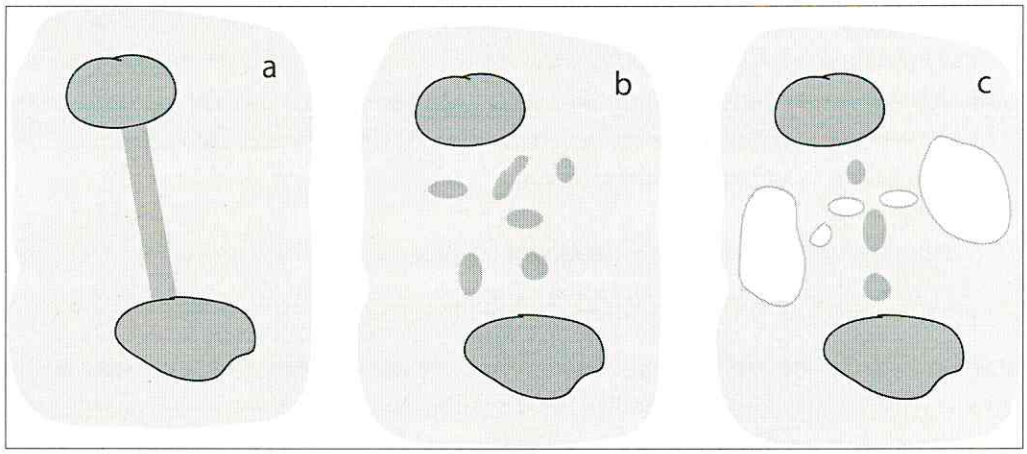


Abb. 7.6: Biotopverbund durch: a) lineare Korridore , b) Trittsteine, c) Verbund mehrerer Populationen durch Trittsteine.

delnder Fläche erreicht werden. Die Eignung von Korridoren für diesen Zweck ist umstritten (Reich & Grimm 1996). Neben dem positiven Aspekt der Verbindung zweier Populationen muss hierbei auch immer der negative Aspekt in Form einer Zerschneidung von zwischengelagerten Bereichen beachtet werden (Opdam 1990). Die Möglichkeiten, Populationen zu verbinden, sind in Abbildung 7.6 dargestellt. Die Verbindung zweier Elemente durch einen Korridor bringt zwangsläufig die Zerschneidung anderer Elemente mit sich (Verkaar 1990). Korridore eignen sich auch erst dann für eine erfolgreiche Vernetzung, wenn sie eine bestimmte Dynamik aufweisen (vgl. Punkt 8), die eine Ausbreitung und Etablierung der Zielarten fördern (Forman 1991). Ein Verbund über Trittsteine (Abb. 7.6 b) umgeht die Problematik der Zerschneidung, ist dafür aber stärker von der Ausbreitungsfähigkeit der Zielarten abhängig. Abbildung 7.6 c zeigt einen möglichen Verbund von Populationen ohne gegenseitige Isolation.

(6) In Zusammenhang mit der Ausbreitungslimitierung kann die Förderung ausbreitungsrelevanter Prozesse, wie z.B. Winddynamik, von entscheidender Bedeutung für den Erhalt von Populationen sein. Die ausschließliche Sicherung adäquater Standortbedingungen kann u.U. nicht ausreichend sein, um Populationen langfristig an einem Standort zu erhalten (Schneider et al. 1994). Plachter (1995) fordert hier die Einbeziehung ausbreitungsbiologisch relevanter Parameter. Auch ist eine Abkehr von einem zu statischen Naturschutz zu fordern, indem dynamischen Prozessen ein größerer Spielraum zugestanden wird (vgl. Pickett & White 1985).

Ein weiterer wichtiger Aspekt ist die Förderung von Vektoren der Diasporenausbreitung. Die Hüteschafhaltung ist eine der ältesten Formen der Landschaftspflege im süddeutschen Raum. Schafbeweidung hat in Sandlebensräumen eine sehr hohe Bedeutung, da sie häufig die kostengünstigste Pflegemaßnahme darstellt. Durch Schafbeweidung kann oft auf Mahd und Entbuschung verzichtet werden. Ein weiterer positiver Effekt ist die Verbreitung von Diasporen durch Anhaften im Fell oder in den Hufen (vgl. hierzu Bugla 2007, Schwabe & Kratochwil 2004). Somit können Schafe durchaus als mobile Verbundsysteme gesehen werden.

(7-8) Oberbodenabtrag hat sich als geeignete Maßnahme zur Entfernung von Konkurrenzarten und Schaffung von Offenstandorten herausgestellt. Eine anschließende Sandaufschüttung wirkt sich sehr positiv auf den Etablierungsverlauf aus. Die Zielart wird hier direkt durch die hohe Dynamik gefördert und reagiert mit verstärktem Wachstum und früherer Reproduktion. Diese Maßnahme ist unbedingt zu empfehlen.

(9) Auf die enorme Bedeutung von Störungen in Sandlebensräumen wurde bereits von JENTSCH (2002 b, 2004) hingewiesen. Die Aufrechterhaltung von natürlichen Störungen, die in großem Umfang durch Ameisen- und Kaninchenaktivität hervorgerufen werden (vgl. FRIEDRICH 2001), ist alleine deshalb nötig, weil dadurch offene Stellen für eine Besiedlung geschaffen werden. Ein weiterer Aspekt ist die Diasporenausbreitung durch Kaninchen (vgl. BUGLA 2007). Kaninchenpopulationen (z.B. im NSG Hainberg) sind folglich vor Störungen durch freilaufende Hunde oder anthropogenen Störungen zu schützen. Hierzu ist eine konsequente Durchsetzung der Naturschutzverordnungen aufgrund Art. 7, Art. 45 Abs. 1 Nr. 2 und Art. 37 Abs. 2 Nr. 2 BayNatSchG (siehe Anhang) zu empfehlen. Diese sieht vor allem eine Einhaltung der Leinenpflicht sowie ein Wegegebot vor.

(10-12) Der Diasporenübertrag mittels Karyopsen oder Oberboden inklusive der Diasporenbank hat sich als praktikabel erwiesen. Es stellt sich jedoch die Frage, ob man in dieser Form „gärtnerisch" eingreifen und aussäen soll (vgl. hierzu NEZADAL 1989). WESTHOFF (1996) postuliert, dass seit jeher eine anthropogene Überprägung von Ausbreitungsmustern stattgefunden hat. Bei der Durchführung solcher Maßnahmen sollte jedoch auf die Verwendung autochtonen Saatgutes geachtet werden, um einer Florenverfälschung vorzubeugen. Ein großes Problem bei Maßnamen mit Diasporenübertrag ist, dass damit eine generelle „Machbarkeit" der Wiederherstellung signalisiert wird und somit ursprüngliche Standorte möglicherweise leichter zur Disposition stehen. Somit sollte der Förderung natürlicher Ausbreitungsprozesse und Vektoren Vorrang gegeben werden. Bei der Auswahl der neu zu schaffenden Fläche sind jedoch die standörtlichen Gegebenheiten zu beachten, um einen Erfolg der Maßnahme zu gewährleisten. Hier zeigt sich, dass eine „Wiederherstellung" nicht immer ohne weiteres möglich ist.

(13) Um die Akzeptanz von Pflegemaßnahmen in Naturschutzgebieten zu verbessern, ist eine schnelle Etablierung der Zielarten nach Durchführung einer Maßnahme von Vorteil. Um dies zu erreichen, sollten populationsbiologische Eigenschaften der Zielarten berücksichtigt werden. Da Pflegemaßnahmen in Naturschutzgebieten nur in bestimmten Zeiträumen möglich sind (Vogelbrutzeit), ist eine Durchführung während oder direkt nach der Samenreife , also im Zeitraum von August bis Mitte September, zu empfehlen.

8. Zusammenfassung

Die Fragmentierung von Lebensräumen ist eines der bedeutendsten Probleme im Naturschutz weltweit. Sie äußert sich in der Veränderung von Biotopgrenzen, Vergrößerung der Isolation durch zunehmende Distanzen und strukturelle Barrieren, Verschlechterung der Habitatqualität und fehlende Korridore zur Ausbreitung von Tier- und Pflanzenarten. Die Arten der Sandlebensräume sind aufgrund von Nutzungsänderung, zunehmendem Nährstoffeintrag und Flächenverbrauch besonders stark gefährdet und hochgradig von Fragmentierung betroffen. Gerade für Entscheidungsträger in Gebietskörperschaften, Behörden und Naturschutzverbänden ist es wichtig, eine auf wissenschaftlichen Untersuchungen basierende Argumentationsgrundlage und praktische Handlungsempfehlungen für die Durchführung und Umsetzung von Naturschutz- und Biotopverbundmaßnahmen zur Verfügung zu haben.

Kleine, räumlich isolierte Populationen von Tier- und Pflanzenarten sind aufgrund ihrer demographischen oder genetischen Konstitution durch umweltbedingte Zufallsereignisse besonders gefährdet. Zur exemplarischen Darstellung der Gefährdungssituation des Silbergrases, *Corynephorus canescens*, einer typischen Pionierart der Sandlebensräume, wurden in Deutschland 34 und auf europäischer Ebene 53 Populationen bezüglich ihrer populationsgenetischen Struktur analysiert (Isoenzymanalyse, AFLP). Hierbei war keine deutliche Differenzierung der genetischen Diversität zwischen den Regionen in Deutschland festzustellen. Untersuchungen auf europäischer Ebene (AFLP) zeigten, dass ein Zusammenhang zwischen räumlicher und genetischer Distanz der Populationen besteht, der sich in einer Abnahme der genetischen Diversität von den potentiellen Glazialrefugien im Südwesten Europas über Zentraleuropa nach Osteuropa zeigt. Zwischen den deutschen Populationen konnte keine Limitierung des Genflusses (durch Pollen) festgestellt werden. Des Weiteren zeigten Bestäubungsexperimente, dass *C. canescens* selbstkompatibel, jedoch als auskreuzend einzustufen ist.

Um die Auswirkungen einer zunehmenden Fragmentierung der Sandlebensräume auf die Überlebenswahrscheinlichkeit regionaler Populationen einschätzen zu können, sind neben Kenntnissen zur genetischen Konstitution auch detaillierte Kenntnisse zum Ausbreitungspotential der Arten nötig. Sowohl das Migrationspotential von Arten unter sich ändernden klimatischen Bedingungen als auch der Erfolg von Naturschutzprojekten im Rahmen von Restitutionsprojekten, Biotopverbundmaßnahmen und bei der Schaffung neuer Lebensräume werden vom Ausbreitungspotential der Zielarten beeinflusst.

Für das Silbergras ist in erster Linie die Windausbreitung von Bedeutung. Im Rahmen der Experimente zur Ausbreitungsbiologie des Silbergrases wurde untersucht, welche räumlichen Entfernungen von den Karyopsen unter normalen Windbedingungen überbrückt werden können. Ein direkter Nachweis mittels Samenfallen hat ergeben, dass die größte Zahl der Karyopsen im Nahbereich des Mutterhorstes ausgestreut wird. Nennenswerte Samenmengen waren

nur bis zu einer Entfernung von ca. fünf Metern zu finden. Durch einen direkten Nachweis etablierter Keimlinge konnten diese Ergebnisse bestätigt werden. Hierbei hat sich gezeigt, dass bei *Corynephorus canescens* mehrere Ausbreitungsarten gemeinsam vorkommen und die Umgebungsvegetation einen deutlichen Einfluss auf die Ausbreitungsdistanz der Art hat.

Für die Untersuchung der Etablierungswahrscheinlichkeit der Keimlinge des Silbergrases wurden im Rahmen von Pflegemaßnahmen angelegte Dauerbeobachtungsflächen kartiert und die Etablierungsmuster räumlich und zeitlich quantifiziert. Diese Untersuchungen konnten aufzeigen, dass Pflegemaßnahmen wie Oberbodenabtrag und Sandaufschüttung für die Etablierung der Art sehr gut geeignet sind. Aufgrund der geringen Ausbreitungsdistanz ist jedoch Voraussetzung, dass eine vitale Silbergraspopulation in unmittelbarer Nähe der Maßnahmenfläche vorhanden ist, um einen natürlichen Diasporeneintrag aus der Matrixvegetation zu gewährleisten.

Die Ergebnisse der populationsgenetischen Untersuchungen haben aufgezeigt, dass die Silbergraspopulationen in Deutschland nicht genetisch verarmt sind und Genfluss stattfindet. Die Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz und Etablierungswahrscheinlichkeit belegen, dass Verbundmaßnahmen nur auf kleinräumigen Skalen zu realisieren sind. Aus den Ergebnissen dieser Arbeit wurde ein Maßnahmenkatalog für den Erhalt von Silbergraspopulationen in Deutschland entwickelt, welcher 14 konkrete Handlungsempfehlungen enthält. Darüber hinaus wurden rechtlicher Hintergrund, ökologisch-konzeptionelle Grundlagen eines Biotopverbundes und finanzielle Aspekte der Umsetzung von Maßnahmen zusammengestellt.

Summary

Habitat fragmentation is one of the most important challenges to nature conservation. It consists of reduction in habitat size and habitat connectivity, of increase in isolation between habitats and in barriers between populations, of degradation of habitat quality and missing corridors for plant dispersal and migration of animals. Particularly, species dwelling in dry acidic grasslands are highly threatened by land use change, increasing atmospheric nitrogen deposition, and habitat destruction. Thus, society is in the need of preserving endangered species in ecosystems, that are changing. Public actors, conservation managers and representatives of non-governmental organizations in nature conservation are demanding sound scientific analysis and evidence for their decision processes on suitable conservation action regarding habitat quality and habitat connectivity of dry acidic grasslands.

Small, isolated populations of plant and animal species are especially threatened by incidences of environmental change due to their particular demographic structure and genetic constitution. In this study, the status of endangerment of the grey-hair grass *Corynephorus canescens*, a key pioneer species of dry acidic grasslands in Europe, was analysed by determining the genetic structure of 34 populations in Germany and 53 populations all over Europe (using allozyme analysis and AFLP). In Germany, no clear differentiation in genetic diversity was found for *Corynephorus canescens*. However, at the European scale, there was a significant correlation between spatial distance and genetic distance. Here, genetic diversity within populations decreased with distance from the potential refugee areas during the glaciation period from southwest Europa to central Europe to east Europe. In the German populations analysed, gene flow (via pollen exchange) appeared not to be limited. Pollination experiments revealed that *Corynephorus canescens* is self compatible, though outcrossing.

In order to assess the effects of increasing habitat fragmentation in dry acidic grasslands on the viability of local populations of *Corynephorus canescens*, knowledge on the dispersal potential of the species is crucial in addition to knowledge on the genetic structure of the meta-populations. Dispersal mode and potential dispersal distance of a species also suggest its migration ability under scenarios of changing climatic conditions. For conservation action, knowledge on dispersal mechanisms of target species is crucial in order to assess the effects of measure for habitat restitution, habitat creation and habitat connectivity.

Corynephorus cancescens is mainly wind-dispersed. In thus study, experiments on dispersal distance of the target species were carried out under normal environmental conditions, particularly regarding wind direction, wind speed, and matrix vegetation. Data on dispersal distance collected in this study by using seed traps suggest that the bulk of all seeds is shed and positioned in direct vicinity of the adult bunches of the grey-hair grass. Hardly any seed travelled further than 5 m distance from its source population. Recordings on seed germination and

seedling establishment in the field in the following year were in full accordance with the analysis of dispersal distance. However, data of this study suggest that *Corynephorus canescens* is capable of combining several dispersal modes. Matrix vegetation appears to be a decisive factor for dispersal distance travelled.

Seedling establishment of *Corynephorus canescens* was another focus of analysis in this study. Here, monitoring of establishment dynamics and pattern was carried out along with different actions of conservation management in dry acidic grasslands. Data demonstrate, that conservation measures such as top-soil removal and sand deposition are powerful means of enhancing seedling establishment of the target species. However, due to its short dispersal distance, species composition of the matrix vegetation is crucial.

In sum, the analyses of the genetic structure of *Corynephorus canescens* show, that populations of the grey-hair grass are neither genetically impoverished nor disconnected from gene flow among themselves within Germany. The analyses on dispersal distance and seedling establishment demonstrate, that conservation action for enhancing habitat quality and connectivity needs to be carried out at small spatial scales. Consequently, in its final part, this study offers a catalogue of action containing 14 hints for conservation practitioners engaged in protecting dry acidic grasslands and improving habitat connectivity based on sound scientific analyses. Furthermore, juridical background of conservation management in Germany, ecological concepts addressing habitat connectivity and monetary aspects of conservation action are reviewed.

9. Literatur

Aguiar, M.R. & Sala, O.E. (1997): Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. - Ecology 78: 93-100.

Altschul, S.F., Madden, T.L., Schäffer, A.A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W. & Lipman, D.J. (1997): Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. - Nucleic Acids Res. 25: 3389-3402.

Altvater, E. (2005): Das Ende des Kapitalismus, wie wir ihn kennen. - Westfälisches Dampfboot, 240 S.

Amos, W. & Balmford, A. (2001): When does conservation genetics matter? - Heredity, 87: 257–265.

Andersen, M.C. (1991): Mechanistic models for the seed shadows of wind dispersed plants. - American Naturalist 137: 476-497.

Aubreville, A. (1938): La forêt coloniale: Les forêts de l'Afrique occidentale française. - Ann. Ac. Sci. colon. Paris 9: 1-245.

Augspurger, C.K. & Franson, S.E. (1993): Consequences for seed distributions of intra-crop variation in wing-loading of wind-dispersed species. - Vegetatio 108:121-132.

Avise, J. C. & Nelson, W. S. (1989): Molecular genetic relationships of the extinct dusky seaside sparrow. - Science 243: 646-648.

Baalen, J. van (1982): Germination ecology and seed population dynamics of Digitalis purpurea. - Oecologia 53: 61-67.

Bacles, C. F. E., Lowe, A. J. & Ennos, R. A. (2006): Effective Seed Dispersal Across a Fragmented Landscape. - Science 311(5761): 628-628.

Bailey, M.F. & McCauley, D.E. (2006): The effects of inbreeding, outbreeding and long-distance gene flow on survivorship in North American populations of Silene vulgaris. - Journal of Ecology 94 (1): pp. 98-109.

Bakker, J.P. Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & K. Thomson (1996): Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. - Acta Bot. Neerl. 45 (4): 461-490.

Bakker, J.P. & Berendse, F. (1999): Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. - Trends in Ecology and Evolution 14: 63-68.

Bank, P., Bemmerlein-lux, F., Böhmer, H.J. (2002): Übertragung von Sandmagerrasen durch Soden, Diasporenbank oder Heuauftrag? – Erkenntnisse aus acht Jahren Dauerbeobachtung. - Naturschutz und Landschaftsplanung 34 (2-3): 60-64.

Barrett, S.C.H. & Kohn, J.R. (1991): Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: Falk, D.A. & Holsinger, K.E. [Hrsg.]: Genetics and conservation of rare plants. - Oxford University Press pp. 3-30.

Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998): Seeds – Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. - San Diego (Academic Press) 666 pp.

Bastian, O., Schreiber, K.-F. [Hrsg.] (1994): Analyse und ökologische Bewertung der Landschaft. - Gustav Fischer, Jena/Stuttgart, 502 S.

Bauer, U. & Poschlod, P. (1994): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trockenfallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen Voralpengebiet – Veränderung der Phytozönose durch Sömmerung am Beispiel von Gloggere- und Tiefweiher. - Veröffentlichungen Projekt Angewandte Ökologie 8: 337-351.

Bauernschmitt, G. & Grebe, R. (1997): Pflege- und Entwicklungsplan Naturschutzgebiet Tennenloher Forst. - Gutachten, Planungsbüro Grebe, Nürnberg.

Begon M.E., Harper, J. L. & Townsend, C.R. (1991): Ökologie, Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. - Basel, Birkhäuser Verlag, 1012 S.

Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D.J. (1997): Populationsökologie. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 380 S.

Begon M.E., Harper, J. L. & Townsend, C.R. (1998): Ökologie. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg / Berlin, 750 S.

Bennett, K. (1996): Evolution and Ecology - The Pace of Life. - Cambrige University Press, Cambridge, 295 S.

Berg, R.Y. (1983): Plant distribution as seen from plant dispersal: General principles and basic modes of plant dispersal. - Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg 7:13-36.

Berge, G.; Nordal, I. & Hestmark, G. (1998): The effect of breeding systems and pollination vectors on the genetic variation of small plant populations within an agricultural landscape. - Oikos 81: 17-29.

Berger-Landefeldt, U. & Sukopp, H. (1965): Zur Synökologie der Sandtrockenrasen, insbesondere der Silbergrasflur. - Verh. Botan. Ver. Prov. Brandenburg, 102: 41-98.

Bockelmann, A.C., Reusch, T. B. H., Bijlsma R. & Bakker, J.P. (2003): Habitat differentiation vs. isolation-by-distance: the genetic population structure of Elymus athericus in European salt marshes. - Molecular Ecology 12: 505–515.

Böger, S. (2002): Keimlingsetablierung und Ausbreitung des Silbergrases Corynephorus canescens (L.) P.Beauv. - 107 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.

Boeken, B. & Shachak, M. (2006): Linking Community and Ecosystem Processes: The Role of Minor Species. - Ecosystems 9: 119-127.

Bösche, H. (2003): Klima. - in: Gatterer, K., Nezadal, W., Fürnrohr, F., Wagenknecht, J. & Welss, W.: Flora des Regnitzgebietes. Die Farn- und Blütenpflanzen im zentralen Nordbayern. - S. 26-29, IHW-Verlag, Eching bei München.

Bonn, S. & Poschlod, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. - Quelle & Meyer, Wiesbaden, 404 S.

Booy, G., R.J.J. Hendriks, M.J.M. Smulders, J.M. Van Groenendael & Vosman, B. (2000): Genetic diversity and the survival of populations. - Plant Biology 2: 379-395.

Brackel, W. von (2000): Moos- und Flechtengesellschaften im NSG Tennenloher Forst. - Natur und Mensch. Jahresmitteilungen der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg 1999, S. 17-38.

Braun-Blanquet, J. (1964): Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. - Wien, Springer-Verlag, 865 S.

Bröring, U. & Wiegleb, G. (1998): Ecological Orientors: Pattern and process of succession in relation to ecological orientors. In: Müller, F. & Leupelt, M. (eds.), Eco targets and goal functions, and orientors. - Springer, New York, pp. 34-62.

Brooker. L. & Brooker, M. (2002): Dispersal and population dynamics of the blue-breasted fairy-wren, Malurus pulcherrimus, in fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. - Wildlife Research 29: 225–233.

Bühringer, C. (2003): Botanische Untersuchung ausgewählter Pflegemaßnahmen auf Sandmagerrasen des NSG „Hainberg". - Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg, 109 S.

Büren-Rieder, H. v. (2000): Generative und vegetative Reproduktion bei Corynephorus canescens (L.) P.B. - Diplomarbeit, unveröff., Freie Universität Berlin, 135 S.

Bugla, B. (2007 in prep.): Untersuchung von dynamischen Ausbreitungsprozessen in fragmentierten Sandhabitaten. - Dissertation, Universität Regensburg.

Buhk, C., Beierkuhnlein, C., Jentsch, A. (2007): Plant species diversity in cultural landscapes: developing an effective tool for conservation and pattern prediction. - Agriculture, Ecosystems and Environment 122(2), In press.

Bullock, J.M. & R.T. Clarke (2000): Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. - Oecologia 124:506-521.

Burkhardt, R., Baier, H., Bendzko, U., Bierhals, E., Finck, P., Liegel, A., Mast, R., Mirbach, E., Nagler, A., Pardey, A., Riecken, U., Sachteleben, J., Schneider, A., Szekely, St., Ullrich, K., Hengel, U. van, Zeltner, U. & Zimmermann, F. (2004): Empfehlungen zur Umsetzung des § 3 BNatSchG „Biotopverbund", Ergebnisse des Arbeitskreises „Länderübergreifender Biotopverbund" der Länderfachbehörden mit dem BfN. - BfN, Bonn-Bad Godesberg, 84 S.

Busch, J.W. (2005): Inbreeding depression in self-incompatible and self-compatible populations of Leavenworthia alabamica. - Heredity 94: 159–165.

Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. - American Journal of Botany 87: 1217-1227.

Carlquist, S. (1966): The biota of long-distance dispersal. II. Loss of dispersibility in Pacific Compositae. - Evolution 20: 30-48.

Chamsa, C. (2003): Ausbreitung und Etablierung von Arten funktioneller Gruppen in Sandlebensräumen. - Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg, 93 S.

Charlesworth, D. & Charlesworth, B. (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 18: S. 237-268.

Clark, J.S., Lewis, M., McLachlan, J.S. & HilleRisLambers, J. (2003): Estimating population spread: what can we forecast and how well? - Ecology 84: 1979–1988.

Cody, M.L. & J.M. Overton (1996): Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. - Journal of Ecology 84:53-61.

Conkle, M.T., (1992): Genetic diversity - seeing the forest through the trees. - New Forests 6: 5-22.

Conert, H. (2000): Pareys Gräserbuch. - Eugen Ulmer Verlag, 592 S.

Corradini, P. & Clément, B. (1999): Growth pattern and modular reiteration of a hardy coloniser Polytrichum commune Hedw. - Plant Ecology 143: 67–76.

Cruden R.W. (1977): Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. - Evolution 31: 32-46.

Cruzan, M. B. (1998): Genetic markers in plant evolutionary ecology. - Ecology 79: 400–412.

Cunningham, S.A. (2000): Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. - Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 267: 1149-1152.

Dafni, A. (1992): Pollination Ecology - A practical approach. - Oxford (Oxford University Press) 250 S.

Debussche, M. & Lepart, J. (1992): Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time. - Landscape Ecology 6, 133-145.

Debussche, M. & Isenmann, P. (1994): Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. - Oikos 69, 414-426.

DeYoung, R. W. & Honeycutt, R. L. (2005): The molecular toolbox: genetic techniques in wildlife ecology and management. - Journal of Wildlife Management 69: 1362–1384.

Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998): Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. - Journal of Vegetation Science 9: 113-122.

Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1999): Functional implications of trait-environmental linkages in plant communities. - in: Weiher, E. & Keddy, P.: Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. - Cambridge, Cambridge University Press, pp. 338-362.

DiBattista, J.D. (2007): Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations. - Conservation Genetics, - Online Early Articles.

Dudash, M.R. (1990): Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, Sabatia angularis L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. - Evolution 44: 1129–1139.

Duelli, P. (1992): Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. - Verh. Ges. f. Ökol. 21: 379- 384.

Durka, W. (1999): Genetic diversity in peripheral and subcentral populations of Corrigiola litoralis L. (Illecebraceae). - Heredity 83:476-484.

Durka, W. (2000): Die Bedeutung der populationsgenetischen Struktur für den Artenschutz am Beispiel der Stromtalart Corrigiola litoralis L. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 32: 61-71, Bonn.

Durka, W. (2002): Blüten- und Reproduktionsbiologie. - In: Klotz, S., Kühn, I., Durka, W. (eds.): BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 38: 133-175, Bonn.

Durka, W., Woitke, M., Hartung, W., Hartung, S., Heilmeier, H. (2004): Genetic diversity in Chamaegigas intrepidus (Scrophulariaceae). - In: Breckle, S.W., Schweizer, B., Fangmeier, A. (eds.): Results of worldwide ecological studies. - Proceedings of the 2nd Symposium of the A.F.W. Schimper-Foundation., pp. 257-265. Verlag Günther Heimbach, Stuttgart.

Early, R. & Thomas, C.D. (2007): Multispecies conservation planning: identifying landscapes for the conservation of viable populations using local and continental species priorities. - Journal of Applied Ecology 44: 253–262.

Eichberg, C., Storm, C., Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2006): A differentiating method for seed bank analysis: validation and application in successional stages of subcontinental and subatlantic sand grassland. - Phytocoenologia 36 (2): 161-189.

Ellenberg, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. - In: Walter, H. (ed.) Einführung in die Phytologie. - Bd 4, Teil 1, Stuttgart, Eugen Ulmer, 136 S.

Ellenberg, H. (1996): Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - 5. Aufl., 1095 S., Stuttgart.

Ellstrand, N.C. & Elam, D.R. (1993): Population genetic consequences of small population size - implications for plant conservation. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 217-242.

Eriksson Å. & Eriksson O. (2000): Population dynamics of the perennial Plantago media in semi-natural grasslands. - Journal of Vegetation Science 11: 245–252.

Erikson O. & J. Ehrlén (2001): Landscape fragmentation and the viability of plant populations. - in: Silverstone J. & J. Antonovics (Hg.): Integrating Ecology and Evolution in a Spacial Context. - Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 157-175.

Ewers, R.M., Thorpe, S., Didham, R.K.(2007): Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. - Ecology 88(1):96-106.

Excoffier, L., P.E. Smouse & J.M. Quattro (1992): Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes - application to human mitochondrial DNA restriction data. - Genetics 131: 479-491.

Fachbeirat Fundraising (2005): Positionspapier: Umweltmanagement im Aufbruch. Quelle: http://www.izt.de/pdfs/Positionspapier_Umweltengagement.pdf

FENNER, M. (1985): Dispersal. - in Fenner, M. [ed.]: Seed ecology. - Chapman and Hall Ltd., London, pp. 38-57.

FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - Diss. Bot. 110: 234 S.

FISCHER, M. & SCHMID, B. (1998): Die Bedeutung der genetischen Vielfalt für das Überleben von Populationen. - Laufener Seminarbeitr. 2/98: 23-30.

FISCHER, M. & D. MATTHIES (1998a): Effects of population size on performance in the rare plant Gentianella germanica. - Journal of Ecology 86:195-204.

FISCHER, M. & D. MATTHIES (1998b): RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae): - Am. J. Bot. 85 S. 811-819.

FORMAN, R.T.T. & GORDON, M. (1986): Landscape Ecology. - New York, Wiley & Sons, 620 S.

FORMAN, R.T.T. (1991): Landscape Corridors: From Theoretical Foundations to Public Policy. - In: SAUNDERS, D.A. & HOBBS R.J. [eds.]: Nature Conservation: The Role of Corridors. - Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty. pp. 71 -84.

FOWLER, N.L. (1988): What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. - Ecology 69(4): 947-961.

FRANKHAM, R. (1996): Relationship of genetic variation to population size in wildlife. - Conservation Biology 10: 1500–1508.

FRIEDMAN J. & HARDER, L.D. (2004): Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. - Functional Ecology 18: 851-860.

FREY, W. & HENSEN, I. (1995a): Spergulo morisonii-Corynephoretum canescentis (Frühlingsspark-Silbergrasflur) - Lebensstrategien von Binnendünen- und Lockersandbesiedlern. - Feddes Repertorium 106: 533-553.

FREY, W. & HENSEN, I. (1995b): Lebensstrategien bei Pflanzen: Ein Klassifizierungsvorschlag. - Bot. Jahrb. Syst. 117: 187-209.

FREY, W. & LÖSCH, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. - G. Fischer Verlag Stuttgart, 436 S.

FRIEDMAN J. & HARDER, L.D. (2004): Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. - Functional Ecology 18: 851-860.

FRIEDRICH, S. (2001): Räumliche Muster von Bodenstörungen durch Ameisen und Kaninchen in offenen Sandlebensräumen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. - Diplomarbeit unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg, 128 S. + Anh.

FRIEDRICH, S. (2006): Bedeutung funktioneller Gruppen für die Systemdynamik offener Sandlebensräume - Störung, Etablierung, Musterbildung.- Dissertation, Universität Bielefeld, 216 S. + Anh.

FRIEDRICH, S., BEYSCHLAG, W., NEZADAL, W., JENTSCH, A. (2006): Von Wallenstein bis zum „Naturschutzpanzer" - Vergleich verschiedener Bodenstörungen hinsichtlich der Vegetationsdynamik im Naturschutzgebiet Hainberg bei Nürnberg/Fürth. - Anliegen Natur.

FUTUYMA, D. J. (1990): Evolutionsbiologie. - Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin. 679 S.

GALLOWAY, L.F. (2001): The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant Campanula americana (Campanulaceae). - American Journal of Botany 88: 832-840.

GATTERER, K., NEZADAL, W., FÜRNROHR, F., WAGENKNECHT, J. & WELSS, W. (2003): Flora des Regnitzgebietes. Die Farn- und Blütenpflanzen im zentralen Nordbayern. - IHW-Verlag, Eching bei München, 1048 S.

GIGON, A. & GRIMM, V. (1997): Stabilitätskonzepte in der Ökologie: Typologie und Checkliste für die Anwendung. - Handbuch der Umweltwissenschaften. (eds. O. FRÄNZLE, F. MÜLLER & W. SCHRÖDER), pp. 1-19. Ecomed, Landsberg.

GLÄSER, C. (1998): Geobotanische Untersuchungen an ausgewählten Pflanzengesellschaften unter Berücksichtigung naturschutzrelevanter Aspekte im NSG „Hainberg" südwestlich von Nürnberg. - Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg, 84 S.

GLEICH, A., HELM, I., NEZADAL, W. & WELSS, W. (1997): Synsystematische Übersicht der Pflanzengesellschaften im Zentralen Nordbayern. - Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 58: 253-312.

GLENN-LEWIN, D.C. & MAAREL, E. VAN DER (1992): Patterns and processes of vegetation dynamics. - In: GLENN-LEWIN DC, PEET RK, VEBLEN TT (eds.) Plant succession - Theory and prediction. - Chapman & Hall, London: 11-59.

GONZALEZ, A., LAWTON, J.H., GILBERT, F.S., BLACKBURN, T.M. & EVANS-FREKE, I. (1998): Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. - Science, 281, 2045–2047.

GRAY, A. (1997): Climate change and the reproductive biology of higher plants. - in HUNTLEY, B. (ed.): Past and Future Rapid Environmental Changes. - Springer-Verlag, Berlin, S. 371-380.

GREENE, D.F. & E.A. JOHNSON (1993): Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. - Oikos 67: 69-74.

GREENE, D.F. & JOHNSON, E.A. (1996): Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. - Ecology 77: 595-609.

GREENE, D.F. & JOHNSON, E.A. (1997): Secondary dispersal of tree seeds on snow. - Journal of Ecology 85: 329-340.

GRELKA, S. (1999): Einfluß von mechanischer Bodenstörung auf Vegetations- und Stickstoffdynamik ausgewählter Vegetationsbestände von Binnendünen des Naturschutzgebietes „Tennenloher Forst". - Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg, 116 S.

GRIME, J. P. (1979): Plant Strategies and Vegetation Processes. – 222 S., Chichester.

GRIME, J. P. (1985): Towards a functional description of vegetation. In: WHITE, J. (ed.): The population structure of vegetation. - Handb. Veg. Sci., Junk. Dordrecht 3: 503-514.

GRIME, J.P. (1998): Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. - Journal of Ecology, Vol. 86(6): 902-910.

GROENENDAHL VAN, J.M., BEKKER, R. & HEIST, M. VAN (1989): The accessibility of a former pasture for new species: implications for management. - Proc. of the Brighton Crop Protection Conference of Weeds, 1075-1080.

GUISAN, A., LEHMANN, A., FERRIER, S., AUSTIN, M., OVERTON,J. MC. C., ASPINALL, R., HASTIE, T. (2006): Making better biogeographical predictions of species' distributions. - Journal of Applied Ecology 43 (3): 386–392.

HAMILTON, J.A. & ECKERT, C.G (2007): Population genetic consequences of geographic disjunction: a prairie plant isolated on Great Lakes alvars. - Molecular Ecology 16: 1649–1660.

HAMPICKE, U. (1989): Was darf und was kann monetarisiert werden? - In: Möglichkeiten und Grenzen der Monetarisierung von Natur und Umwelt, Institut für Ökologische Wirtschaftsforschung (IÖW), Schriftenreihe des IÖW, Berlin, pp. 19–41.

HAMPICKE, U., HORLITZ, T., KIEMSTEDT, H., TAMPE, K., TIMP, D. & WALTER, M. (1991): Kosten der Wertschätzung des Arten- und Biotopschutzes. - Erich Schmidt, Berlin.

HANISCH, S. (2004): Impacts of nitrogen-fixing plants on plant communities in sandy ecosystems. Case study in a nature conservation area in Northern Bavaria including measurements of ^{15}N natural abundances. - Diplomarbeit, unveröff., Universität Bielefeld, 95 S.

HANSKI, I. & O. OVASKAINEN. (2000): The metapopulation capacity of a fragmented landscape. - Nature 404: 755-758.

HANSSON, L., SÖDERSTRÖM, L. & C. SOLBRECK (1992): The Ecology of Dispersal in Realtion to Conservation. - In: Hansson, L. (ed.): Ecological Principles of Nature Conservation. - London: Elsevier Applied Science: 162-200.

HARPER, J.L., WILLIAMS, J.T., SAGAR, G.R. (1965): The behaviour of seeds in soil. Part1. The heterogenity of soil surfaces and ist role in determining the establishment of plants from seed. - J.Ecol. 53: 273-286.

HARPER, J.L. (1977): Population biology of Plants. - Academic Press, San Diego, 892 S.

HARTL, D.L. & A.G. CLARK (1997): Principles of Population Genetics, 3.Aufl. - Sinauer Associates Inc., Sunderland Massachusetts, 542 S.

HASSE, T., DANIËLS, F.J.A. & VOGEL, A. (2002): Komplexkartierung der Vegetation zur Bewertung einer mosaikartig strukturierten Binnendünenlandschaft. - Natur und Landsch. 77: 340 348.

HASSE, T. & DANIËLS, F.J.A. (2006): Kleinräumige Vegetationsdynamik in Silbergrasfluren und ihre Bedeutung für ein Pflegemanagement auf Landschaftsebene. - Arb. Inst. Landschaftsökol. Münster 15: 15-26.

HATTEMER, H.H., (1991): Genetic analysis and population genetics. - in: FINESCHI, S., MALVOLTI, M. E., CANNATA, F. & HATTEMER, H.H.: Biochemical Markers in Population Genetics of Forest Trees. - SPB Academic Publishing bv, The Hague, pp. 5-22.

HATTEMER, H.H., BERGMANN, F. & ZIEHE, M. (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaften. - 2. Aufl., J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M., 492 S.

HEGI, G. (1998): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. - Bd.1 Teil 3, 3.Aufl. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, 898 S.

HEGI G. (1935): Illustrierte Flora von Mittel-Europa, mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. - I. Band, Carl Hanser Verlag, München, 528 S.

HEIL, G.W., NATHAN, R. & KATUL, G.G. (2004): Determinants of long-distance seed dispersal by wind in grasslands. - Ecology, 85: 3056–3068.

HEINTZE, A. (1932): Handbuch der Verbreitungsökologie der Pflanzen. - Stockholm, Selbstverlag, 134 S.

HELM, A., HANSKI, I. & PÄRTEL, M. (2006): Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. - Ecology Letters 9 (1): 72–77.

HENSEN I. & MÜLLER, C. 1997: Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. - Plant Ecology 133: 169-180.

HEWITT, G. (1993): Postglacial distribution and species substructure: lessons from pollen, insects and hybrid zones. - in: LEES, D. & D. EDWARDS (Hg): Evolutionary Patterns and Processes. - Academic Press, London, pp. 97-123.

HEWITT G. & IBRAHIM, K. (2001): Inferring glacial refugia and historical migration with molecular phylogenies - in: SILVERSTONE J. & J. ANTONOVICS (Hg.): Integrating Ecology and Evolution in a Spacial Context. - Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 271-294.

HOBBS, V. J. & PRITCHARD, N. M. (1987): Population Dynamics of the Moss Polytrichum Piliferum in North-East Scotland. - Journal of Ecology, Vol. 75 (1): 177-192.

HOBBS, R., JENTSCH, A. & TEMPERTON, V. (2006): Restoration as a process of assembly and succession mediated by disturbance. - In: WALKER, L., WALKER, J. & HOBBS, R. (eds.): Linking Restoration and Succession in Theory and Practice. - Springer Series of Environmental Management. pp. 150-167.

HODGSON, J:G: & J.R. GRIME (1990): the role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. - In: Bunce, R.G.H. & D.C. Howard (eds.): Species dispersal in agricultural habitats. - London, Belhaven Press, pp. 65-82.

HOHENESTER, A. (1960): Grasheiden und Föhrenwälder auf Diluvial- und Dolomitsanden im nördlichen Bayern. - Sonderdruck aus den Berichten der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, 33: 30-85.

HOHENESTER, A. (1978): Die potentielle natürliche Vegetation im östlichen Mittelfranken (Region 7): Erläuterungen zur Vegetationskarte. - Erlanger Geographische Arbeiten 38: 1-70, Erlangen.

HOLDEREGGER , R. & WAGNER, H.H. (2006): A brief guide to Landscape Genetics. - Landscape Ecology 21:793–796.

Holzhauer, S. I., Ekschmitt, K., Sander, A. C., Dauber, J. & Wolters, V. (2006): Effect of historic landscape change on the genetic structure of the bush-cricket Metrioptera roeseli. - Landscape Ecology 21(6): 891-899.

Holzner, W. [Hrsg.] (1986): Österreichischer Trockenrasenkatalog. - Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie, Band 6, Wien, 380 S.

Honnay, O. & Jacquemyn, H. (2007): Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. Conservation Biology. - Conservation Biology 21 (3): 823–831.

Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982): Ecology of seed dispersal. - Ann. Rev. Ecol. Syst.13, 201-228.

Hufford K.M. & S.J. Mazer (2003): Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. - Trends in Ecology and Evolution 18: 147-155.

Huntley, B. (1990): European Vegetation History: Palaeovegetation maps from pollen data - 13,000 b.p. to present. - J. Quat. Sci. 5: 103-122.

Ingvarsson, P.K. & Whitlock, M.C. (2000): Heterosis increases the effective migration rate. - Proceedings of the Roy Society, 267, 1321–1326.

Jackel, A.-K. & Poschlod, P. (1994): Diaspore production and the influence of the size of diaspore traps on the quantitive result of seasonal diaspore rain in two calcareous grassland sites. - Berichte des Instituts für Landschafts- und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim 3: 123-132.

Jacquemyn, H., Honnay, O., Galbusera, P. & Roldan-ruiz, I. (2004): Genetic structure of the forest herb Primula elatior in a changing landscape. - Molecular Ecology 13(1): 211-219.

Jakobsson, M. & Noah A. Rosenberg, N.A. (2007): The probability distribution under a population divergence model of the number of genetic founding lineages of a population or species. - Theoretical Population Biology 71: 502–523.

Janzen, D.H. (1971): Seed predation by animals. - Annual Review of Ecology and Systematics 2: 465-492.

Jax, K. (1994): Mosaik-Zyklus und Patch-dynamics: Synonyme oder verschiedene Konzepte? Eine Einladung zur Diskussion. - Z. Ökologie u. Naturschutz 3: 107-112.

Jedicke, E. (1994): Biotopverbund: Grundlagen und Maßnahmen einer neuen Naturschutzstrategie. - Ulmer Verlag, Stuttgart, 287 S.

JENTSCH, A. (2001): The Significance of Disturbance for Vegetation Dynamics. A Case Study in Dry Acidic Grasslands - 199 S., Dissertation, Universität Bielefeld.

JENTSCH, A., BEYSCHLAG, W., NEZADAL, W., STEINLEIN, T. & WELSS, W. (2002a): Bodenstörung - treibende Kraft für die Vegetationsdynamik in Sandlebensräumen. - Naturschutz und Landschaftsplanung 34(2/3): 37-44.

JENTSCH, A., S. FRIEDRICH, W. BEYSCHLAG & NEZADAL, W. (2002 b): Significance of ant and rabbit disturbances for seedling establishment in dry acidic grasslands dominated by Corynephorus canescens. - Phytocoenologia 32: 553-580.

JENTSCH, A. & BEYSCHLAG, W. (2003): Vegetation ecology of dry acidic grasslands in the lowland area of central Europe. - Flora 198: 3-25.

JENTSCH, A. (2003): Trocken- und Magerrasen: konkurrenzschwache Schönheiten. In: Institut für Länderkunde Leipzig (Hrsg.): Nationalatlas Bundesrepublik Deutschland 1: 122-123.

JENTSCH, A. (2004): Disturbance driven vegetation dynamics. Concepts from biogeography to community ecology, and experimental evidence from dry acidic grasslands in central Europe. - Dissertationes Botanicae Band 384: 218 S.

JENTSCH, A. (2006): Extreme climatic events in ecological research. - Frontiers in Ecology and the Environment 5 (4): 235-236.

JENTSCH, A. (2007): The challenge to restore processes in face of non-linear dynamics – on the crucial role of disturbance regimes. - Restoration Ecology 15(2): 334-339.

JENTSCH, A., FRIEDRICH, S., STEINLEIN, T., BEYSCHLAG, W., NEZADAL, W. (2007): Assessing conservation actions for substitution of missing dynamics on former military training areas in central Europe. - Restoration Ecology. In press.

JOHANSSON, M.E., NILSSON, C. & NILSSON, E. (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal? - Journal of Vegetation Science 7: 593-598.

JOHNSON, E.A. & FRYER, G.I. (1992): Physical characterization of seed microsites: movement on the ground. - Journal of Ecology 80: 823-836.

JULLIOT, C. (1997): Impact of seed dispersal by red howler monkeys Alouatta seniculus on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. - Journal of Ecology 85: 431-440.

KAPFER, A. (1996): Regeneration artenreichen Feuchtgrünlandes im Baden-Würtembergischen Alpenvorland - eine Bilanz nach 12 Versuchsjahren. - Veröff. PAÖ 16: 247-254.

Keller, L.F. & Waller, D.M. (2002): Inbreeding effects in wild populations. - Trends in Ecology and Evolution 17: 230–241.

Kery, M., Matthies, D. & Spillmann, H.H. (2000): Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants Primula veris and Gentiana lutea. - Journal of Ecology 88:17-30.

Kirmer, A., Jünger, G. und Tischew, S. (2002): Initiierung von Sandtrockenrasen auf Böschungen im Braunkohlentagebau Goitsche - Kriterien und Empfehlungen für Strategien der Renaturierung. - Naturschutz und Landschaftsplanung 34 (2-3): 52-59.

Kirmer, A., Mahn, E.-G. (1996): Verschiedene Methoden zur Initiierung von naturnaher Vegetationsentwicklung auf unterschiedlichen Böschungsstandorten in einem Braunkohlentagebau - erste Ergebnisse. - Verh. Ges. Ökol. 26: 377-385.

Kiviniemi K. & Eriksson O. (1999): Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. - Oikos 86:241–253.

Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Groenendael J.M. van, Klimes, L., Klimesová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A-K., Dannemann, A., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Fitter, A., Peco, B. (in prep.): The LEDA Traitbase: A database of plant life-history traits of North West Europe.

Klinkhamer, P.G.L. & De Jong, T.J. (1988): The importance of small-scale disturbance for seedling establishment in Cirsium vulgare and Cynoglossum officinale. - Journal of Ecology 76: 383-392.

Kohlbeck, M. (2006): Untersuchungen zur genetischen Variabilität und Populationsstruktur des Silbergrases Corynephorus canescens (L.) P.Beauv.. - 66 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.

Korn, H & Epple, C. (2006): Biologische Vielfalt und Klimawandel - Gefahren, Chancen, Handlungsoptionen. - Bundesamt für Naturschutz Bonn, BfN Scripten Bd. 148, 27 S.

Krach, J.E. & Nezadal, W. (1995): Naturschutz und Landschaftspflege 1995. Liste der Gefäßpflanzen Mittelfrankens (Rote Liste Mittelfranken). - Regierung von Mittelfranken, Ansbach 135 S.

KRATOCHWIL, A. (2004): Sand-Ökosysteme im Binnenland: Dynamik, Restitution und Beweidungsmanagement - das Beispiel: Emsland. - In: TENBERGEN, B., BEULTING, A. & FARTMANN (Hrsg.): Dünen und trockene Sandlandschaften - Gefährdung und Schutz. - Verlag Wolf & Kreuels, Münster: S. 13-21.

KUNZMANN, D. (2000): Untersuchungen zur Diasporenbank und des Samenflugs trockenmagerer Standorte als Beitrag zur Definition biotischer Entwicklungspotentiale. - Dissertationes Botanicae 326, Stuttgart. 338 S.

LACEY, E. P. (1982): Timing of seed dispersal in Daucus carota. - Oikos 39: 83-91.

LANDE, R. (1988): Genetics and demography in biological conservation. - Science 241: 1455–1460.

LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas - Methoden und Ergebnisse. - G. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York, 462 S.

LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen. - 5.Aufl., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 394S.

LEIMU, R. & MUTIKAINEN, P. (2005): Population History, Mating System, and Fitness Variation in a Perennial Herb with a Fragmented Distribution. - Conservation Biology 19 (2): 349–356.

LEIMU, R., MUTIKAINEN, P., KORICHEVA, J., FISCHER, M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? - Journal of Ecology 94 (5): 942–952.

LEIS, S.A., ENGLE, D.M., LESLIE, D.M. & FEHMI, J.S. (2005): Effects of short- and long-term disturbance resulting of military manoeuvres on vegetation and soils in a mixed prairie area. - Environmental Management 36/6: 849-861.

LUFTENSTEINER, H.W. (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiographie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. - Bibl.Bot. 135: 68 S.

LUX, H. (1964): Die biologischen Grundlagen der Strandhaferpflanzung und Silbergras-Ansaat im Dünenbau. - Dissertation, Christian-Albrecht-Universität Kiel, 64 S.

MAAREL, E. VAN DER (1981): Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence. - Vegetatio 47: 259-265.

Mac Arthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): Theory of island biogeography. - Princeton Univ. Press, 203 S.

Marshall, J.K. (1967): Biological Flora of the British Isles: Corynephorus canescens (L.) Beauv. (Aira canescens L.; Weingaertneria canescens (L.) Bernh.). - Journal of Ecology 55: 207-220.

Mayer, A. L. & Rietkerk, M. (2004): The dynamic regime concept for ecosystem management and restoration. - BioScience 54: 1013–1020.

Meijden, E. van der, Klinkhamer, P.G.L., De Jong, T.J. & Wijk, C.A.M. van (1992): Metapopulation dynamics of biennial plants: how to exploit temporary habitats. - Acta Botanica Neerlandica 41: 249-270.

Milbourne, et. al.(1997): Comparison of PCR-based marker systems for the analysis of genetic relationships in cultivated potato. - Mol. Breed. 3: 127-136.

Miller, U.J., Pfadenhauer, J. (1997): Renaturierung von Kalkmagerrasen. Zur Vorhersage der gelenkten Sukzession durch Ausbringung von diasporenhaltigem Mähgut. - Verh. Ges. Ökol. 27: 155-163.

Mitton, J.B. (1983): Conifers. - PP. 443 - 472 in: Tanksley, S.D. & Orton, T.J. (eds.), 1983: Isozymes in plant genetics and breeding. - Vol. 1B, 3rd impression (1989), Elsevier, Amsterdam /New York. 472 pp.

Müller-Schneider, P. (1977): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. - Zürich, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 61: 226S.

Nathan, R., G.G. Katul, H.S. Horn, S.M. Thomas, R. Oren, R. Avissar, S.W. Pacala, Levin, S.A. (2002): Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. - Nature 418: 409-413.

Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E., Delibes, M. (2003): Endangered species balancing between natural and human constrains: the case of brown bears (Ursus arctos) in northern Spain. - Conservation Biology 17: 1276-1289.

Nei, M. (1987): Molecular evolutionary genetics. - Columbia University Press, New York: 512 pp.

Neidlein, H.C, Lengefeld, M. & Rist , P. (2003): Finanzierung des Naturschutzes. - Schlußbericht zum Forschungsvorhaben FKZ 80182090, UFO-Plan 2001 des BMU. - BfN, Bonn.

Neidlein, H.C. & Walser, M. (2004): Finanzierungshandbuch für Naturschutzmaßnahmen. - Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (Hrsg.), Berlin, 155 S.

NEITZKE, M. (2001): Analysis of vegetation and nutrient supply in calcareous grassland border zones to determine critical loads for nitrogen. - Flora 196: 292-303.

NEZADAL, W. (1989): Artenschutzprobleme bei kurzlebigen Pflanzengesellschaften. - Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz 92 (Beiträge zum Artenschutz 8): 51-60.

NIKLFELD, H. ET AL. (1999): Rote Liste gefährdeter Pflanzen Österreichs. - Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt Jugend und Familie. Band 10, Graz, 292 S.

OBERDORFER (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 7. Aufl., 1050 S., Stuttgart.

OKUBE, A. & LEVIN, S.A. (1989): A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. - Ecology 70: 329-338.

OOSTERHOUT, C. VAN, HEUVEN, M. K. VAN. & BRAKEFIELD, P. M. (2004): On the neutrality of molecular genetic markers: pedigree analysis of genetic variation in fragmented populations. - Molecular Ecology 13 (5): 1025–1034.

OPDAM, P. (1990): Dispersal in fragmented populations: The key to survival. - In: BUNCE, R.G.H. & D.C. HOWARD (EDS.): Species dispersal in agricultural habitats. - London: Belhaven Press, 3-17.

OUBORG, N.J. (1993): Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulationapproaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system. - Oikos 66: 298-308.

OUBORG, N. J., PIQUOT, Y., GROENENDAEL, J. M. VAN (1999): Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. - Journal of Ecology 87: 551–568.

PARKER, K., MARKWITH, S. (2007): Expanding Biogeographic Horizons with Genetic Approaches. - Geography Compass 1 (3): 246–274.

PATZELT, A. (1998): Vegetationsökologische und populationsbiologische Grundlagen für die Etablierung von Magerwiesen in Niedermooren. - Diss. Bot. 297, 215 S.

PEART, D.R. (1989): Species interactions in a successional grassland I. Seed rain and seedling recruitment. - Journal of Ecology 77: 236-251.

PFADENHAUER, J. (1997): Vegetationsökologie - ein Skriptum. - IHW-Verlag, Eching, 2. verbesserte und erweiterte Auflage, 448 S.

PHILIPPI, G. (1971): Zur Kenntnis einiger Ruderalgesellschaften der nordbadischen Flugsandgebiete um Mannheim und Schwetzingen. - Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl. 30(2): 113-131.

Pickelmann, I. (2001): Untersuchungen zur Diasporen-Langlebigkeit und zum Keimungsverhalten dominanter Arten von Sandtrockenrasen. – 78 S., Zulassungsarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.

Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985a): Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. - in: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.): The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. - pp. 3-13, San Diego.

Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985b): Patch Dynamics: A Synthesis. - in: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.): The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. - pp. 371-384, San Diego.

Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987): A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. - Vegetatio 69: 109-114.

Pijl, L. van der (1982): Principles of dispersal in higher plants. - Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, 161 S.

Plachter, H. (1995): Functiona Criteria for the Assessment of cultural Landscapes. - In: Droste, B., Plachter, H. & Rössler, M. [eds.]: Cultural Landscapes of Universal Value. - Jena: G. Fischer. S. 393-404.

Poschlod, P. (1990): Vegetationsentwicklung in abgetorften Hochmooren des bayerischen Alpenvorlandes unter besonderer Berückschtigung standortskundlicher und populationsbiologischer Faktoren. - Diss. Bot. 152, Berlin, Stuttgart: 330 S.

Poschlod, P., Bonn, S. & Bauer, U. (1996): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trocken fallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen und schwäbischen Voralpengebiet – Vegetationskundlicher Teil. - Veröffentlichungen Projekt Angewandte Ökologie 17: 287-501.

Poschlod, P. (1996): Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. - Zeitschrift Ökologie und Naturschutz 5: 161-185.

Porcher, E. & Lande, R. (2005): Loss of gametophytic selfincompatibility with evolution of inbreeding depression. - Evolution 59: 46–60.

Portnoy, S. & Willson, M.F. (1993): Seed dispersal curves:behavior of the tail of the distribution. - Evolutionary Ecology 7: 25-44.

Powell, W., Morgante, M., Andre, C., Hanafey, M., Vogel, J., Tingey, S., Rafalski, A. (1996): The comparison of RFLP, RAPD, AFLP and ssr (microsatellite) markers for germplasm analysis. - Mol. Breed. 2: 225-238.

PRAY, L.A., SCHWARTZ, J.M., GOODNIGHT, C.J., STEVENS, L. (1994): Environmental dependency of inbreeding depression: implications for conservation biology. - Conservation Biology, 8: 562–568.

PRENTICE, H.C., LÖNN, M., LAGER, H.; ROSEN, E. & VAN DER MAAREL, E. (2000): Changes in allozyme frequencies in Festuca ovina populations after a 9-year nutrient/water experiment. - Journal of Ecology 88: 331-347.

PRENTICE, H.C., LÖNN, M., ROSQUIST, G., IHSE, M., KINDSTRÖM, M. (2006): Gene diversity in a fragmented population of Briza media: grassland continuity in a landscape context. - Journal of Ecology 94 (1): 87–97.

PRIMACK, R.B. & S.L. MIAO (1992): Dispersal can limit local plant distribution. - Conservation Biology 6(4): 513-519.

PULLIN, A.S. & KNIGHT T.M. (2005): Assessing Conservation Management's Evidence Base: a Survey of Management-Plan Compilers in the United Kingdom and Australia. - Conservation Biology 19(6): 1989–1996.

QUINGER, B. & MEYER, N. (1995): Lebensraumtyp Sandrasen - Landschaftspflegekonzept Bayern, Band II.4. - Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen (StMLU) und Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL) (Hg.), 253 S., München.

REED, D.H. & FRANKHAM, R. (2003): Correlation between fitness and genetic diversity. - Conservation Biology, 17: 230–237.

REGENFUSS, C. (1999): Diasporenbanken in verschiedenen Sukzessionsstadien von Binnendünen mit unterschiedlicher Störungsgeschichte. - 139 S., Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg.

REICH, M. & GRIMM, V. (1996): Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: eine kritische Bestandsaufnahme. - Z. Ökologie u. Naturschutz 5: 123-139.

REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems. - Ecological studies, Vol. 85, Berlin / Heidelberg / New York, 168 S.

REUTTER, C. (1995): Die Bodenverhältnisse auf dem Exerzierplatz unter besonderer Berücksichtigung rezenter, anthropogener Veränderungen. . Diplomarbeit Universität Erlangen-Nürnberg, (unveröff.).

RIECKEN, U., RIES, U. & SSYMANK, A. (1994): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. - Schr.-R. Landschaftspfl. u.Naturschutz 41, Bonn-Bad Godesberg.

ROACH, D.A. & WULFF, R.D. (1987): Maternal effects in plants. - Annual Review of Ecology and Systematics 18: 209-235.

ROSSNER, R. (2003): Geologie. - in: GATTERER, K., NEZADAL, W., FÜRNROHR, F., WAGENKNECHT, J. & WELSS, W.: Flora des Regnitzgebietes. Die Farn- und Blütenpflanzen im zentralen Nordbayern. - S. 31-45, IHW-Verlag, Eching bei München.

ROTHANZL, J., KOTOUOVÁ, M., HRABINOVÁ, I., PLAKOVÁ, I. & HERBEN, T. (2007): Genetic differentiation of Agrostis capillaris in a grassland system with stable heterogeneity due to terricolous ants. - Journal of Ecology 95:1 197-207.

SACHWEH, U. [Hrsg.] (1987): Der Gärtner 1 - Grundlagen des Gartenbaues. - 3. Aufl., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 520 S.

SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R. (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentatione. A Review.- Conservation Biology 5:18-32.

SAUTTER, R. (1994): Untersuchungen zur Diasporen- und Samenökologie in bedrohten Pflanzengesellschaften sandiger Böden. - Diss. Bot. 226, 155 S.

SCHADT, S., E. REVILLA, T. WIEGAND, F. KNAUER, P. KACZENSKY, U. BREITENMOSER, L. BUFKA, J. CERVENY, P. KOUBEK, T. HUBER, C. STANISA & TREPL, L. (2002): Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. - Journal of Applied Ecology 39:189-203.

SCHEFFER, M. & CARPENTER, S. R. (2003): Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. - Trends in Ecology and Evolution 18: 648–656.

SCHMIDT, K. & K. JENSEN (2000): Genetic structure and AFLP variation of remnant population in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population to population size and reproductive components. - Am. J. Bot. 87: 678-689.

SCHNEIDER, C., SUKOPP, U. & SUKOPP, H. (1994): Biologisch-ökologische Grundlagen des Schutzes gefährdeter Segetalpflanzen. - Schr.R. f. Vegetationskunde 26: 356 S.

SCHÖNFELDER, P. & BRESINSKY, A. (1990): Verbreitungsatlas der Farn und Blütenpflanzen Bayerns. - Verlag Eugen Ulmer, 752S.

SCHÖNSWETTER, P., O. PAUN, A. TRIBSCH & H. NIKLFELD (2003): Out of the Alps: colonization of Northern Europe by East Alpine population of the Glacier Buttercup *Ranunculus glacialis* L. (Ranunculaceae): - Mol. Ecol. 12: 3373-3381.

Schönswetter, P., Tribsch, A., Stehlik, I. & Niklfeld, H. (2004): Glacial history of high alpine Ranunculus glacialis (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. - Biological Journal of the Linnean Society 81(2): 183–195.

Schütz, W. (2000): The importance of seed regeneration strategies for the persistence of species in the changing landscape of Central Europe. - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz (9): 73-83, Urban & Fischer Verlag.

Schulz, I. (1950): Studien zur Gattung Corynephorus. - Math. nat. Diss. Freie Univ. Berlin.

Schwabe, A. & Kratochwil, A. , Hrsg. (2004): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? - NNA-Berichte 17. Jg., H. 1. Schneverdingen. 237 S.

Schweppe-Kraft, B. (2006): Private Naturschutzfinanzierung. Bedarf und Chancen. - LÖBF-Mitteilungen, Recklinghausen, 1/2006, S. 12-17.

Seifert B., Ristow M., Herrmann A. & Fischer M. (2006): Biotopverbundsysteme im botanischen Artenschutz? Zur Metapopulationsdynamik und Populationsbiologie der Sand-Grasnelke (Armeria maritima ssp. elongata) in Brandenburg. - In: Ein Netzwerk für Botanischen Naturschutz. Neue Herausforderungen für die Botanikerinnen und Botaniker Deutschlands. - BfN-Skripten 178.

Sheldon, J.C. & Burrows, F.M. (1973): The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. - New Phytologist 72: 665-675.

Silvertown, J.W. & Lovett-Duost, J. (1993): Introduction to plant population biology. - Blackwell, London, 210 pp.

Silvertown, J. (2001): Plants stand still, but their genes don´t: non-trivial consequences of the obvious. - in: Silverstone J. & J. Antonovics (Hg.): Integrating Ecology and Evolution in a Spacial Context. - Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 3-20.

Skarpaas, O., Auhl, R. & Shea, K. (2006): Environmental variability and the initiation of dispersal: turbulence strongly increases seed release. - Proceedings of the Royal Society B, 273: 751–756.

Solé, M., W. Durka, S. Ebert & R. Brandl (2004): Genotypic and genetic diversity of the common weed *Cirsium arvense* (Asteraceae): - Int. J. Plant Sci. 165: 437-444.

Soltis, D. E. & Soltis, P. S. (1989): Isozymes in Plant Biology. - Advances in Plant Sciences Series Vol. 4, T. R. Dudley, Gen. Editor. Dioscorides Press, Portland, Oregon. 268 pp.

Soons, M.B., Nathan, R. & Katul, G.G. (2004): Human effects on long-distance wind dispersal and colonization by grassland plants. - Ecology 85(11): 3069-3079.

Soulé, M.E. (1987): Viable populations for conservation. - University Press Cambridge. Cambridge.

Sousa, W.P. (1984): The role of disturbance in natural communities. - Ann. Rev. Ecol. System 15: 353-391.

Spielman, D., Brook, B.W. & Frankham, R. (2004): Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. - Proceedings of the National Academy of Science 101: 15261–15264.

Standish, R.J., Cramer, V.A., Wild, S.L. & Hobbs, R.J. (2007): Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in western Australia. - Journal of Applied Ecology 44 (2): 435–445.

Stehlik, I., Schenller, J.J., Backmann, K. (2001): Resistance or emigration: response of the high-alpine plant Eritrichium nanum (L.) Gaudin tothe ice age within the central alps. - Molecular Ecology 10: 357–370.

Stoyan, D. & Stoyan, H. (1994): Fractals, Random Shapes and Point Fields. Methods of geometrical statistics. - John Wiley & Sons, 406 pp.

Strasburger, E.e.a., neubearb. von, Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. (1998): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. - 34. Aufl., Stuttgart/Jena/Lübeck/Ulm, 1007 S.

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): 595-626.

Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Bakker, J.P. (1998a): Assessment of dispersule availability: its practical use in restoration management. - Acta Botanica Neerlandica 47: 57-70.

Strykstra, R.J., Pegtel, D.M. & Bergsma, A. (1998b): Dispersal distance and achene quality of the rare anemochorous species Arnica montana L.: implications for conservation. - Acta Botanica Neerlandica 47: 45-56.

Su H, Qu LJ, He K, Zhang Z, Wang J, Chen Z & Gu H. (2003): The Great Wall of China: a physical barrier to gene flow? - Heredity. 90(3): 212-9.

Swofford, D. L. & B. Selander (1981): BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. Journal of Heredity 72: 128–283.

Taberlet, P., L. Fumagalli, A. Wust-Saucy & J. Cossons (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. - Mol. Ecol. 7: 453-464.

Tackenberg, O. (2003): Modeling long distance dispersal of plant diaspores by wind. - Ecological Monographs 73: 173-189.

Taylor, D.R., Trimble, S. & McCauley, D.E. (1999): Ecological genetics of gynodioecy in Silene vulgaris: Relative fitness of females and hermaphrodites during the colonization process. - Evolution 53: 745–751.

Temperton, V. M., Hobbs, R. J., Nuttle, T. & Halle, S. (2004): Assembly rules in restoration ecology - bridging the gap between theory and practice. - Island Press, Washington, D.C., 424 pp.

Tilman, D. (1985): The resource ratio hypothesis of succession. - Americ. Nat. 125: 827-852.

Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994): Habitat destruction and the extinction debt. - Nature 371: 65-66.

Tischew, S. (1996): Analyse von Mechanismen der Gehölzsukzession auf Braunkohlentagebaukippen. - Verh. Ges. Ökol. 26: 407-416.

Tischew, S. & Kirmer, A. (2007): Implementation of Basic Studies in the Ecological Restoration of Surface-Mined Land Restoration. - Ecology 15(2): 321–325.

Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., Richardson, D.M. (2005): The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. - Diversity and Distributions 11 (2): 173–181.

Travis, S.E., J. Maschinski & P. Keim (1996): An analysis of genetic variation in *Astragalus cremnophylax* var. *cremnophylax*, a critically endangered plant, using AFLP markers. - Mol. Ecol. 5: 735-745.

Tüxen, R. (1975): Dauer-Pioniergesellschaften als Grenzfall der Initialgesellschaften. - In: Schmidt, W. (Red.): Sukzessionsforschung. - Vaduz. S. 13-30. (Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde Rinteln 1973).

Turner, M.G., Romme W.H., Gardner R.H., O'Neil, R.V. & Kratz, T.K. (1993): A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. - Landscape Ecology 8: 213-227.

Tyler T. (2002a): Large-scale geographic patterns of genetic variation in *Melica nutans*, a widespread Eurasian woodland grass. - Plant Syst. Evol. 236: 73-87.

Tyler, T. (2002b): Geographical distribution of allozyme variation in relation to post-glacial history in *Carex digitata*, a widespread European woodland sedge. - J. Biogeogr. 29: 919-930.

Tzedakis, P. (1994): Vegetation change through glacial-interglacial cycles: a long pollen perspective. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. 345: 403-432.

Urbanska, K.M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. - G. Fischer Verlag, Stuttgart / Jena, 374S.

Urselmann, M. (2002): Fundraising. - Haupt Verlag (Bern Stuttgart Wien), 3. Aufl., 225 S.

Vandergast, A.G., Bohonak, A.J., Weissman, D.B. & Fisher, R.N. (2007): Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatus). - Molecular Ecology 16: 977–992.

Verdú, M. & García-Fayos, P. (1998): Old-field colonization of Daphne gnidium: seedling distribution and spatial dependence at different scales. - Journal of Vegetation Science 9: 713-718.

Verkaar, H. J. P. A. (1990): Corridors as a tool for plant species conservation? - In R. G. H. Bunce & D. C. Howard (Eds.), Species dispersal in agricultural habitats. - London, New York: Belhaven Press.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997): Human domination of Earth's ecosystems. - Science 277:494-499.

Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van De Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M. & Zabeau, M. (1995): AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. - Nucleic Acid Research 23: 4407-4414.

Walker, L.R. & del Moral, R. (2003): Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. - 456 pp. Cambridge University Press, Cambridge.

WARREN, S.D., HOLBROOK, S., DALE, D., WHELAN, N., ELYN, M., GRIMM, W., JENTSCH, A. (2007): Biodiversity and a heterogeneous disturbance hypothesis: evidence from military training lands. - Restoration Ecology 15(4). In press.

WEBB, S.L. (1966): Dispersal and establishment: what do we really know? In: Reproductive biology and taxonomy of vascular plants. - Botanical Society of the British Isles Conference Report 9: 93-102.

WEIBULL, P.; GHATNEKAR, L.; FRYKMAN, I. & BENGTSSON, B.O. (1988): Electrophoretic variation in Festuca ovina L. - Agri Hortique Genetica 44: 25-37.

WEIGELT, A. (2001): Plant competition on inland dunes: influence of water availability, nitrogen supply and the role of belowground processes. - Dissertation, Universität Bielefeld, 150 S.

WEIHER, E. & KEDDY, P., HG. (1999): Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. - Cambridge, Cambridge University Press.

WELSCH, A. (1995): Pioniergesellschaften und Calluna-Heiden auf dem ehemaligen Standortübungsplatz Tennenlohe/Mfr. - Diplomarbeit, unveröff., Universität Erlangen-Nürnberg, 121 S.

WERNER, P.A. (1975): A seed trap for determining patterns of seed distribution in terrestrial plants. - Can. J. Bot. 53: 810-813.

WESTHOFF, V. (1996): Der Mensch innerhalb der Natur. - Naturschutz und Landschaftsplanung 28(12): 370-374.

WHITE, P.S. & PICKETT, S.T.A. (1985): Patch dynamics: A synthesis. - In: PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S. (eds.): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. - Academic Press, San Diego: 371-384.

WHITE, P.S., HARROD, J., WALKER, J.L. & JENTSCH, A. (2000): Disturbance, Scale and Boundary Issues in Wilderness Management. -In: COLE D.N. & S.F. MCCOOL (eds.): Wilderness Science in a Time of Change. Wilderness within the Context of Larger Systems. Ogden, UT; US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Proceedings USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-15 (2): 27-42.

WHITE, P.S. & JENTSCH, A. (2001): The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. - Progress in Botany 62: 399-449.

WHITE, P.S. & JENTSCH, A. (2004): Disturbance, succession and community assembly in terrestrial plant communities. - In: TEMPERTON, V.M., HOBBS, R., FATTORINI, M. & HALLE, S. (eds.): Assembly rules in restoration ecology - bridging the gap between theory and practise. - Island Press Books, pp. 341-366.

WIEGAND, T., MILTON, S. J., ESLER, K. J. & MIDGLEY, G. (2000.): Live fast, die young: estimating size-age relations and mortality pattern of shrubs species in the semi-arid Karoo, South Africa. - Plant Ecology, 150: 115-131.

WIEGAND, T. & MOLONEY, K. (2004): Rings, Circles and Null-Models for Point Pattern Analysis in Ecology. - Oikos 104: 209-229.

WILLI, Y., BUSKIRK, J. VAN, SCHMID & B., FISCHER, M. (2007): Genetic isolation of fragmented populations is exacerbated by drift and selection. - Journal of Evolutionary Biology 20 (2): 534–542.

WILLSON, M.F. (1993): Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. - Vegetatio 107/108: 261-280.

WILSON, J.B., GITAY, H., ROXBURGH, S.H., KING, W.M. & TANGNEY, R.S. (1992): Egler's concept of ‚Initial floristic composition' in succession - ecologists citing it don't agree what it means. - Oikos 64: 591-593.

WILSON, J.B. (1994): Who makes the assembly rules? - Journal of Vegetation Science 2: 289-290.

WIMBERLY, M.C. (2006) Species Dynamics in Disturbed Landscapes: When does a Shifting Habitat Mosaic Enhance Connectivity? - Landscape Ecology 21(1): 35-46.

WISSEL, C. & STEPHAN, T. (1994): Bewertung des Aussterberisikos und das Minimum-Viable-Population-Konzept. - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 3: 155-159.

WOLF, J. (2003): Auswirkungen verschiedener Pflegemaßnahmen auf die Vegetationsdynamik ausgewählter Sandmagerrasenbestände im Naturschutzgebiet „Hainberg" südwestlich von Nürnberg. - 120 S., Diplomarbeit universität Erlangen-Nürnberg unveröff.

WRIGHT, S. (1965): The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. - Evolution 19: 395-420.

WULLWEBER, J. (2004): Umkämpfte Natur: Genetische Ressourcen als Medium der Kapitalakkumulation. - PROKLA. Zeitschrift für kritische Sozialwissenschaft 135 (2): 245-261.

ZWAENEPOEL, A., ROOVERS, P. & HERMY, M. (2006): Motor vehicles as vectors of plant species from road verges in a suburban environment. - Basic and Applied Ecology 7: 83-93.

Anhang

Lage der Untersuchungsflächen für die Isoenzymanalysen

Nr		site	Gauss Krüger	Gauss Krüger	Lat N	Min	Sek	Long O	Min	Sek
1	bor	Borkum	2549,397	5941,952	53	36	23,8	6	44	44,1
2	jui	Juist	2569,654	5950,744	53	40	59,9	7	3	12,8
3	emd	Emden	2587,32	5912,351	53	20	8,9	7	18	36,6
4	has	Hassler	3477,429	5756,93	51	56	45,1	8	40	14,3
5	oer	Oerlinghausen	3477,794	5754,462	51	55	25,3	8	40	34
6	aug	Augustdorf	3479,036	5748,384	51	52	8,8	8	41	40,3
7	ebe	Eberstadt	3475,047	5521,696	49	49	52,5	8	39	7,6
8	gri	Griesheim	3469,195	5523,12	49	50	37,6	8	34	14,4
9	grae	Gräfenhausen	3470,772	5534,855	49	56	57,7	8	35	30,1
10	zie	Ziebchenberg	4575,78	5795,948	52	17	30,5	13	6	32,8
11	sha	Schönhagen	4576,645	5787,577	52	12	59,3	13	7	11,6
12	bau	Baumberge	4583,314	5830,3	52	35	57,7	13	13	41
13	pet	Petersroda	4521,384	5715,076	51	34	11,2	12	18	24,8
14	swd	Schwedenschanze	4524,029	5714,661	51	33	57,4	12	20	42
15	grb	Gröbern	4529,782	5729,684	51	42	2,5	12	25	45,3
16	ex	Exerzierplatz	4430,057	5494,799	49	35	9,3	11	1	53,9
17	elt	Eltersdorf	4426,917	4590,594	49	32	51,9	10	59	19
18	ten	Tennenlohe	4432,506	5492,499	49	33	55,9	11	3	65,8
19	hai	Hainberg	4427,385	5477,328	49	25	42,8	10	59	51,1
20	büg	Büg	4431,859	5512,884	49	44	92,4	11	3	18,2
21	pst	Pettstadt	4424,261	5522,438	49	50	2,1	10	56	
22	wei	Weiden	4500,882	5503,008	49	39	49,6	12	0	38,7
23	abs	Abensberg	4487,615	5401,969	48	45	18,6	11	49	48,6
24	mdl	Mandlesmühle	4425,374	5443,555	49	7	28,8	10	58	34
25	sc	Schwabach	4430,445	5466,948	49	20	8,1	11	2	29,4
26	alt	Altdorf	4451,705	5476,082	49	25	11,2	11	19	58,4
27		Gülpe / Havel	4515,536	5843,79	52	43	36,2	12	13	42,2
28		Sienawa / PL			50	49	52,4	23	39	0
29	mis	Misselhorn 1	3576,899	5855,066	52	49	22	10	8	22,7
30		Misselhorn 2	3576,576	5855,002	52	49	20,1	10	8	5,4
31		Misselhorn 3	3577,011	5855,131	52	49	24	10	8	28,7
32	hai	Hainberg 2	4427,385	5477,328	49	25	42,8	10	59	51,1
33		Hainberg 3	4427,493	5477,289	49	25	41,5	10	59	56,4
34		Hainberg 4	4426,899	5477,34	49	25	42,9	10	59	26,9

Lage der Untersuchungsflächen für die AFLP-Analysen

Land	Ort	Arbeitstitel	Lage
Portugal	Mira	D_mir	Lat. 40,43 Long. -8,75
Portugal	Figueira da Foz	D_foz	Lat. 40,15 Long. -7,63
Portugal	Serra da Estrela	D_est	Lat. 40,35 Long. -7,63
Portugal	Troia	D_tro	Lat. 38,47 Long. -8,88
Portugal	Melides	D_mel	Lat. 38,13 Long. -8,78
Spanien	Donana Park	D_don	Lat. 37,03 Long. -6,56
Spanien	Punta Camarinal	D_pun	Lat. 36,08 Long. -5,78
Spanien	Buitrago	F_bui	Lat. 41,83 Long. -2,42
Frankreich	Contis Plage	F_con	Lat. 44,08 Long. -1,32
Frankreich	Cap Ferret	F_cap	Lat. 44,78 Long. -1,22
Frankreich	Ile d´ Yeu	F_yeu	Lat. 46,71 Long. -2,23
Frankreich	Ile de Normoutier	F_nmo	Lat. 46,95 Long. -2,18
Frankreich	La Falaise	D_laf	Lat. 49,25 Long. -2,16
Großbritannien	Great Yarmouth	GB_yar	Lat. 52,35 Long. 1,43
Niederlande	Amsterdam	NL_ams	Lat. 51,92 Long. 4,55
Niederlande	Deelense Zand	NL_dee	Lat. 52,06 Long. 5,85
Niederlande	Otterlose Zand	NL_ott	Lat. 52,12 Long. 5,81
Deutschland	Borkum	D_bor	Lat. 53,60 Long. 6,73
Deutschland	Juist	D_jui	Lat. 53,67 Long. 7,05
Deutschland	Emden	D_emd	Lat. 53,33 Long. 7,30
Deutschland	Vilm	D_vil	Lat. 54,32 Long. 13,53
Deutschland	Misselhorn	D_mis	Lat. 52,82 Long. 10,13
Deutschland	Hassler	D_has	Lat. 51,93 Long. 8,67
Deutschland	Oerlinghausen	D_oer	Lat. 51,92 Long. 8,67
Deutschland	Augustdorf	D_aug	Lat. 51,87 Long. 8,68
Deutschland	Gülpe/Havel	D_guel	Lat. 52,72 Long. 12,25
Deutschland	Ziebchenberg	D_zie	Lat. 52,28 Long. 13,10
Deutschland	Baumberge	D_bau	Lat. 52,58 Long. 13,22
Deutschland	Schönhagen	D_sha	Lat. 52,20 Long. 13,12
Deutschland	Petersroda	D_pet	Lat. 51,57 Long. 12,30
Deutschland	Schwedenschanze	D_swd	Lat. 51,55 Long. 12,33
Deutschland	Tagebau Gröbern	D_grb	Lat. 51,70 Long. 12,42
Deutschland	Eberstadt	D_ebe	Lat. 49,81 Long. 8,65

Deutschland	Griesheimer Düne	D_gri	Lat. 49,83 Long. 8,57
Deutschland	Gräfenhausen	D_grae	Lat. 49,93 Long. 8,53
Deutschland	NSG Exerzierplatz	D_ex	Lat. 49,53 Long. 11,02
Deutschland	Eltersdorf	D_elt	Lat. 49,53 Long. 10,98
Deutschland	Tennenloher Forst	D_ten	Lat. 49,55 Long. 11,05
Deutschland	NSG Hainberg	D_hai	Lat. 49,42 Long. 10,98
Deutschland	Büg	D_bug	Lat. 49,73 Long. 11,05
Deutschland	NSG Pettstadter Sande	D_pst	Lat. 49,83 Long. 10,93
Deutschland	Weiden Opf.	D_wei	Lat. 49,65 Long. 12,00
Deutschland	Abensberger Sande	D_abs	Lat. 48,75 Long. 11,82
Deutschland	Mandlesmühle	D_man	Lat. 49,12 Long. 10,97
Deutschland	Schwabach	D_sc	Lat. 49,33 Long. 11,03
Deutschland	Altdorf	D_alt	Lat. 49,41 Long. 11,31
Polen	Sieniawa	PL_sie	Lat. 50,10 Long. 23,60
Tschechien	Bzenec	CZ_bze	Lat. 48,92 Long. 17,27
Ungarn	Darány	H_dar	Lat. 46,00 Long. 17,50
Ungarn	Bagamér	H_bag	Lat. 47,45 Long. 21,95
Ungarn	Martinka	H_mar	Lat. 47,57 Long. 21,78
Ungarn	Vámospércs	H_vam	Lat. 47,53 Long. 21,93
Ungarn	Eger/Bükk	H_bkk	Lat. 47,92 Long. 20,43

Gruppeneinteilung der Populationen in Teilareale

Anzahl untersuchter Individuen (Ind.) pro Population, geschätzte Populationsgröße (klein: <500 Ind.; mittel: 500-1000 Ind.; groß: >1000 Ind.) und genetische Diversität der 53 analysierten (AFLP) Populationen von *C. canescens*.

Population	Teilareal	Anzahl untersuchter Pflanzen	Populations-größe	Genetische Diversität (H_e)
P_mir	Iberische Halbinsel	8	groß	0,230
P_foz	Iberische Halbinsel	7	mittel	0,217
P_est	Iberische Halbinsel	8	mittel	0,236
P_tro	Iberische Halbinsel	8	klein	0,282
P_mel	Iberische Halbinsel	8	mittel	0,264
E_don	Iberische Halbinsel	10	mittel	0,269
E_pun	Iberische Halbinsel	6	groß	0,272
E_bui	Iberische Halbinsel	8	groß	0,240
F_con	Küste	8	groß	0,245
F_cap	Küste	8	groß	0,219
F_yeu	Küste	8	groß	0,255
F_nmt	Küste	7	groß	0,226
F_laf	Küste	8	groß	0,246
GB_yar	Küste	7	groß	0,205
NL_ams	Küste	6	groß	0,238
NL_dee	Küste	8	groß	0,237
NL_ott	Küste	7	groß	0,233
D_bor	Küste	8	groß	0,167
D_jui	Küste	8	groß	0,226
D_emd	Küste	8	klein	0,194
D_vil	Küste	8	mittel	0,250
D_mis	Zentraleuropa	8	klein	0,204
D_has	Zentraleuropa	8	groß	0,189
D_oer	Zentraleuropa	8	mittel	0,159
D_aug	Zentraleuropa	8	mittel	0,219
D_guel	Zentraleuropa	8	groß	0,238
D_zie	Zentraleuropa	8	klein	0,190
D_bau	Zentraleuropa	7	groß	0,237
D_sha	Zentraleuropa	8	klein	0,262
D_pet	Zentraleuropa	8	groß	0,220
D_swd	Zentraleuropa	7	groß	0,216
D_grb	Zentraleuropa	8	groß	0,198
D_ebe	Zentraleuropa	8	groß	0,198
D_gri	Zentraleuropa	7	groß	0,257
D_grae	Zentraleuropa	8	groß	0,199
D_ex	Zentraleuropa	8	groß	0,236
D_elt	Zentraleuropa	8	groß	0,208

Population	Teilareal	Anzahl untersuchter Pflanzen	Populations-größe	Genetische Diversität (H_e)
D_ten	Zentraleuropa	8	groß	0,216
D_hai	Zentraleuropa	8	groß	0,220
D_bug	Zentraleuropa	8	groß	0,207
D_pst	Zentraleuropa	7	groß	0,244
D_wei	Zentraleuropa	8	mittel	0,227
D_abs	Zentraleuropa	8	klein	0,212
D_man	Zentraleuropa	8	groß	0,248
D_sc	Zentraleuropa	8	klein	0,254
D_alt	Zentraleuropa	8	groß	0,231
PL_sie	Osteuropa	8	groß	0,262
CZ_bze	Osteuropa	8	groß	0,207
H_dar	Osteuropa	8	groß	0,214
H_ bag	Osteuropa	7	mittel	0,188
H_mar	Osteuropa	8	groß	0,162
H_vam	Osteuropa	7	groß	0,203
H_bkk	Osteuropa	8	klein	0,171

Verordnung
über das Naturschutzgebiet „Hainberg" Landkreis Fürth und Stadt Nürnberg Vom 31. Januar 1995

Auf Grund von Art. 7, Art. 45 Abs. 1 Nr. 2 und Art. 37 Abs. 2 Nr. 2 des Bayerischen Naturschutzgesetzes - BayNatSchG - (BayRS 791-1-U), zuletzt geändert durch Gesetz vom 28. April 1994 (GVBl S. 299), erläßt die Regierung von Mittelfranken folgende Verordnung:

§ 1 Schutzgegenstand

[1]Der östlich der Stadt Oberasbach liegende ehemalige Standortübungsplatz mit seinen ausgedehnten Sandmagerrasen verschiedener Sukzessionsstadien, Wäldern und parkähnlichen Strukturen, dem Bachlauf und den gewässerbegleitenden Vegetationsstrukturen sowie dem Westufer der Rednitz wird unter der Bezeichnung „Hainberg" in den in § 2 näher bezeichneten Grenzen als Naturschutzgebiet geschützt.

[2]Das Naturschutzgebiet beinhaltet Teile des Gebietes der Stadt Oberasbach, Gemarkung Oberasbach, der Stadt Stein, Gemarkung Stein, Landkreis Fürth und der Stadt Nürnberg, Gemarkung Großreuth bei Schweinau.

§ 2 Schutzgebietsgrenzen

(1) Das Schutzgebiet hat eine Größe von ca. 213 Hektar.

(2) [1]Die Grenzen des Schutzgebietes ergeben sich aus den Schutzgebietskarten M 1:25.000 und M 1:5.000 (Anlagen 1 und 2), die Bestandteil dieser Verordnung sind.
[2]Maßgebend für den Grenzverlauf ist die Karte M 1:5.000; es gilt die Innenkante der Begrenzungslinie.

§ 3 Schutzzweck

Zweck der Festsetzung als Naturschutzgebiet ist es,

1. die landesweit bedeutsamen Sandmagerrasen unterschiedlichster Sukzessionsstadien und Ausprägungen und die für die Tier- und Pflanzenwelt wichtigen Pionierstandorte zu erhalten,
2. das strukturreiche Mosaik aus offenen Bereichen, Gehölz- und Gebüschgruppen, parkähnlichen, Beständen und Wäldern zu bewahren,
3. den Artenreichtum der kleinräumig wechselnden, hochbedrohten Pflanzengesellschaften mit zahlreichen seltenen und gefährdeten Arten ungestört zu erhalten, deren Fortbestand zu sichern und weiterzuentwickeln,
4. die Lebensräume einer vielfältigen, von seltenen und gefährdeten Arten geprägten Tierwelt zu bewahren und Störungen von empfindlichen Lebensgemeinschaften fernzuhalten.

§ 4 Verbote

[1]Nach Art. 7 Abs. 2 BayNatSchG sind alle Handlungen verboten, die zu einer Zerstörung, Beschädigung oder Veränderung des Naturschutzgebietes oder seiner Bestandteile oder zu einer nachhaltigen Störung führen können.

[2]Es ist deshalb verboten:

1. **Im Schutzgebiet** mit Fahrzeugen aller Art oder mit Wohnwagen zu fahren oder diese dort abzustellen sowie **zu reiten,**
2. **in der Zone A das Gelände <u>außerhalb befestigter Wege</u> zu betreten,**
3. **in der Zone B das Gelände <u>außerhalb befestigter Wege</u> in der Zeit <u>vom 01.04. bis 30.06.</u> zu betreten,**
4. **Hunde**, ausgenommen Jagdhunde beim Einsatz nach § 5 Nr. 4 der Verordnung, **frei laufen zu lassen,**
5. bauliche Anlagen im Sinne der Bayerischen Bauordnung zu errichten, auch wenn dies keiner öffentlich-rechtlichen Erlaubnis bedarf,
6. Bodenbestandteile abzubauen, Aufschüttungen, Ablagerungen, Grabungen, Sprengungen oder Bohrungen vorzunehmen oder die Bodengestalt in sonstiger Weise zu verändern,
7. Straßen, Wege, Pfade, Steige, Plätze oder Stege neu anzulegen,
8. oberirdisch über den zugelassenen Gemeingebrauch hinaus oder unterirdisch Wasser zu entnehmen, die Wasserläufe und Wasserflächen einschließlich deren Ufer, den Grundwasserstand oder den Zu- und Ablauf des Wassers zu verändern oder neue Gewässer anzulegen,
9. Leitungen jeder Art zu errichten oder zu verlegen,
10. die Lebensbereiche (Biotope) der Tiere und Pflanzen zu stören oder nachteilig zu verändern, insbesondere durch chemische oder mechanische Maßnahmen,
11. **Pflanzen einzubringen oder Tiere auszusetzen,**
12. **Pflanzen oder Pflanzenbestandteile zu entnehmen oder zu beschädigen oder deren Wurzeln, Knollen oder Zwiebeln auszureißen, auszugraben oder mitzunehmen,**
13. Bäume mit Horsten oder Höhlen zu fällen,
14. Erstaufforstungen vorzunehmen,
15. Flächen umzubrechen,
16. **freilebenden Tieren nachzustellen, sie zu fangen, zu verletzen, zu töten oder ihre Entwicklungsformen, Brut- oder Wohnstätten oder Gelege fortzunehmen oder zu beschädigen,**
17. Wildäcker oder Wildfütterungsstellen anzulegen oder zu betreiben,

18. **Sachen jeder Art im Gelände zu lagern,**
19. **Feuer zu machen oder zu grillen,**
20. **zu zelten,**
21. Bild- oder Schrifttafeln anzubringen,
22. **zu lärmen oder Tonübertragungs- oder Tonwiedergabegeräte zu benutzen,**
23. **Tiere an ihren Nist-, Brut-, Wohn- oder Zufluchtsstätten durch Aufsuchen, Ton-, Lichtbildaufnahmen oder ähnliche Handlungen zu stören,**
24. mit Luftfahrzeugen zu starten oder zu landen oder flug- oder Bootsmodelle zu betreiben.

§ 5 Ausnahmen

Ausgenommen von den Verboten nach Art. 7 Abs. 2 und 3 BayNatSchG sowie § 4 dieser Verordnung **sind**:

1. unbeschadet anderweitiger Regelungen durch Grundstückseigentümer und Behörden **das Radfahren, das Reiten** und das Fahren mit Pferdekutschen und Krankenfahrstühlen **auf befestigten Wegen**,
2. die Angelfischerei im vorhandenen Teich bis zum Auslaufen des bestehenden Pachtvertrages,
3. die ordnungsgemäße forstwirtschaftliche Nutzung der bisher so genutzten Flächen in Form der einzelstamm- bis femelweisen Entnahme, soweit sie dem längerfristigen Zweck dient, die standortheimischen Waldungen zu erhalten oder nichtstandortheimische Waldungen einer Bestockung mit standortheimischen Baumarten zuzuführen; es gilt jedoch § 4 Abs. 1 Satz 2 Nr. 14,
4. die Jagd einschließlich der Errichtung von Ansitzleitern; es gilt jedoch § 4 Abs. 1 Satz 2 Nr. 18; die Beizjagd darf in den Monaten April bis Juni nicht ausgeübt werden,
5. Unterhaltungsmaßnahmen an bestehenden Wegen und Gewässern im gesetzlich zulässigen Umfang im Benehmen mit der zuständigen Kreisverwaltungsbehörde - untere Naturschutzbehörde -,
6. Wartung, Unterhaltung und Instandsetzung bestehender Versorgungs-, Entsorgungs- und Fernmeldeanlagen im Benehmen mit der zuständigen Kreisverwaltungsbehörde - untere Naturschutzbehörde-;
7. das Aufstellen oder Anbringen von Zeichen oder Schildern, die auf den Schutz oder die Bedeutung des Gebietes hinweisen, oder von Wegemarkierungen, Warntafeln, Ortshinweisen, Sperrzeichen der sonstigen Absperrungen, wenn die Maßnahme auf Veranlassung oder mit Genehmigung der zuständigen Kreisverwaltungsbehörde erfolgt,
8. die zur Erhaltung der Funktionsfähigkeit des Schutzgebietes notwendigen und **von den Naturschutzbehörden** angeordneten oder **zugelassenen Überwachungs-, Schutz-** sowie Pflege- und Entwicklungs**maßnahmen**.

§ 6 Befreiungen

(1) Von den Verboten des Bayerischen Naturschutzgesetzes und dieser Verordnung kann gemäß Art. 49 BayNatSchG im Einzelfall Befreiung erteilt werden.

(2) Zuständig für die Erteilung der Befreiung ist die Regierung von Mittelfranken - höhere Naturschutzbehörde -, soweit nicht nach Art. 49 Abs. 3 Satz 1 Halbsatz 5 BayNatSchG das Bayerische Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen - oberste Naturschutzbehörde - zuständig ist.

§ 7 Ordnungswidrigkeiten

Nach Art. 52 Abs. 1 Nr. 3, Art. 7 Abs. 3 Satz 4 BayNatSchG kann mit **Geldbuße bis zu fünfzigtausend Euro** belegt werden, **wer** vorsätzlich oder fahrlässig einem **Verbot des § 4 Satz 2** Nrn. 1-24 dieser Verordnung **zuwiderhandelt**.

§ 8 Inkrafttreten

Diese Verordnung tritt am 1. März 1995 in Kraft.

Ansbach, 31. Januar 1995

Regierung von Mittelfranken
Dr. h.c. von Mosch
Regierungspräsident

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbst angefertigt habe und nur die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Alle aus der Literatur ganz oder annähernd entnommenen Stellen habe ich als solche kenntlich gemacht.

Des Weiteren erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation weder vollständig noch teilweise einer anderen Fakultät mit dem Ziel vorgelegt worden ist, einen akademischen Titel zu erwerben. Hiermit bewerbe ich mich erstmals um den Doktorgrad der Naturwissenschaften der Universität Bayreuth.

Bayreuth, den 13. Juni 2007