

Ber. d. Reinhold-Tüxen-Ges. 30, 47-56. Hannover 2018

Zur Pflanzendiversität von Habitatsinseln

— Martin Diekmann, Bremen —

Abstract

Biodiversity and more specifically phytodiversity are affected by many factors, acting sometimes differently on different spatial scales and interacting. When we attempt to answer the question why plot X has more species than plot Y, we thus need to consider several variables. Habitat factors related to soil or light play an important role, but are not sufficient to explain the species richness of plots. Apart from the large-scale location of a plot that via climatic factors (temperature, precipitation) and evolutionary processes contributes to the size of the regional species pool, species richness is also determined by time - such as through historic continuity - and habitat configuration. The analysis of the species richness and number of habitat specialists in more than 800 plots of equal size in forest fragments in two landscapes in NW Germany shows the importance of island biogeographic processes also in terrestrial habitats: The historical age, the size and the isolation of forest fragments can all contribute to explaining parts of the variation in species number, especially for true forest species. The explanation of local biodiversity patterns should therefore always take into account habitat quality in terms of soil and light, habitat age and habitat configuration.

1. Einleitung

Mit der Verabschiedung der Biodiversitätskonvention auf der UNCED-Konferenz in Rio de Janeiro im Jahr 1992 rückte der Begriff "Biodiversität" in den Mittelpunkt der ökologischen Forschung, aber auch in das politische Bewusstsein vieler Staaten. Biodiversität (oder biologische Diversität bzw. Vielfalt) kann dabei definiert werden als die Mannigfaltigkeit lebender Organismen in den terrestrischen und aquatischen Ökosystemen, welche die Vielfalt zwischen und innerhalb der Arten sowie die Vielfalt der Ökosysteme umfasst. Auch wenn die Artenvielfalt neben der genetischen und ökosystemaren Vielfalt nur eine von drei Ebenen der Biodiversität darstellt, spielt sie doch in der grundlegenden und angewandten Ökologie eine herausragende Rolle: Arten sind leichter abzugrenzen und zu bestimmen als Gene und Habitate, und mit ihnen lässt sich auch in Wissenschaft und Gesellschaft leichter kommunizieren.

Eine einfache Frage, deren Beantwortung indes ausgesprochen schwierig und gleichzeitig zentral für den Erhalt der Artenvielfalt und generell für den Naturschutz ist, lautet: "Warum ist die Untersuchungsfläche X artenreicher als die Untersuchungsfläche Y?". Konkret auf eine vegetationskundliche Aufnahme bezogen könnte die Frage auch lauten: "Warum besitzt Plot X mehr Arten als Plot Y?". Die Beantwortung dieser Frage setzt voraus, dass wir die Variablen identifizieren, die Artenvielfalt beeinflussen, d.h. Gradienten von Faktoren, entlang derer die Artenzahl in gerichteter Weise variiert. Dabei können die Arten verschiedener Organismengruppen verschieden auf diese Variablen oder Gradienten reagieren. Im Folgenden sollen diese Variablen / Gradienten näher betrachtet werden, mit einem Fokus auf Gefäßpflanzen und Beispielen aus der aktuellen Forschung UND Lehre der Arbeitsgruppe *Vegetationsökologie und Naturschutzbiologie* an der Universität Bremen.

2. Ursachen und Gradienten der Artenvielfalt

2.1 Flächengröße

Eine einfache Antwort auf die oben gestellte Frage könnte lauten: Plot X ist größer als Plot Y. Eines der am frühesten erkannten universellen ökologischen Muster ist der positive Zusammenhang zwischen Artenzahl und Flächengröße (ARRHENIUS 1921, ROSENZWEIG 1995). Dieser Zusammenhang ist nicht linear, nimmt aber in vielen Fällen bei einer doppellogarithmischen Auftragung eine lineare Form an. Der einfachste Erklärungsansatz für die positive Beziehung zwischen Artenzahl und Fläche geht von einem durch die Datenaufnahme hervorgerufenen Artefakt aus: Gewöhnlich ist die Untersuchungszeit in einer größeren Fläche länger als in einer kleineren Fläche. Damit steigt die Wahrscheinlichkeit einer größeren Zahl beobachteter und bestimmter Individuen, was wiederum die Wahrscheinlichkeit erhöht, mehr Arten zu erfassen (ROSENZWEIG 1995). Auch wenn diese Hypothese als alleinige Ursache für den positiven Zusammenhang zwischen Artenzahl und Fläche wenig plausibel erscheint, sollte sie doch überprüft werden. Dies kann mit Hilfe von Datensimulationen geschehen (s. GASTON & BLACKBURN 2000), aber auch mittels empirischer Daten. Im Rahmen eines Ökologie-Praktikums an der Universität Bremen wurde die Artenzahl von Gefäßpflanzen an sandigen Ruderalstandorten auf dem Universitätsgelände im Vergleich 1 m² und 100 m² großer Flächen erfasst. In einem ersten Ansatz hatten die Studierenden in beiden Flächengrößen genau 1 Minute Zeit, um möglichst viele Arten zu notieren, in einem zweiten Ansatz wurde die Zahl der erfassten Individuen (100) konstant gehalten. In beiden Fällen ergab sich eine signifikant höhere Artenzahl in den 100 m²-Flächen (Abb. 1), was im Einklang mit anderen Untersuchungen gegen die reine Artefakt-Hypothese spricht.

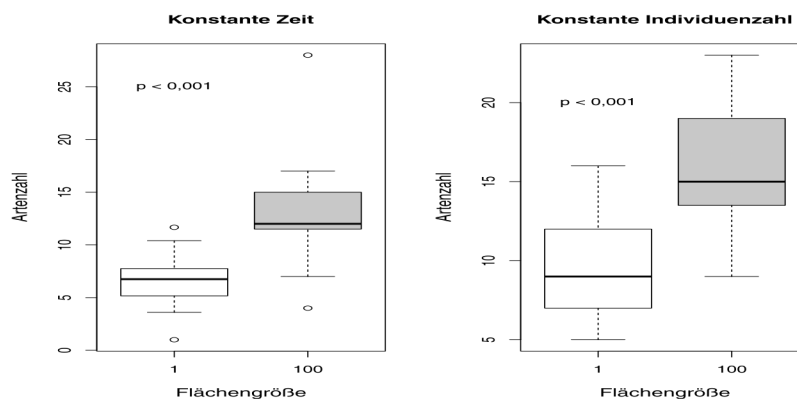


Abb. 1: Zahl der Gefäßpflanzenarten in Ruderalflächen an der Universität Bremen in verschiedenen Flächengrößen (1 und 100 m²). In einem Fall wurden die Zeit für die Vegetationsaufnahme mit 1 min konstant gehalten, im anderen Fall die Zahl der erfassten Individuen. In beiden Ansätzen ergab sich eine deutlich höhere Artenzahl in den größeren Untersuchungsflächen (gepaarter Wilcoxon-Test).

Ökologisch bedeutsamer ist die Habitathypothese, die davon ausgeht, dass größere Flächen mehr Arten beinhalten, weil mit zunehmender Flächengröße die Wahrscheinlichkeit steigt, eine größere Zahl an Habitattypen zu erfassen, also eine größere Spanne an Umweltbedingungen im Hinblick auf zum Beispiel Bodenfaktoren, Lichtverfügbarkeit und Störungen. Diese größere Umweltvariabilität wiederum begünstigt das Vorkommen einer größeren Zahl an

Arten mit ihren unterschiedlichen Nischen (ROSENZWEIG 1995, GASTON & BLACKBURN 2000). Diese Hypothese ist intuitiv einleuchtend und in einer Vielzahl an empirischen Untersuchungen belegt. Die Überprüfung der Hypothese im bereits erwähnten Praktikum brachte ebenfalls das erwartete Ergebnis: Die Studierenden verglichen die Artenzahl in 100 m² großen Flächen zwischen subjektiv eingeschätzt standörtlich homogenen und heterogenen Flächen und fanden für letztere eine größere Diversität an Gefäßpflanzen (Abb. 2).

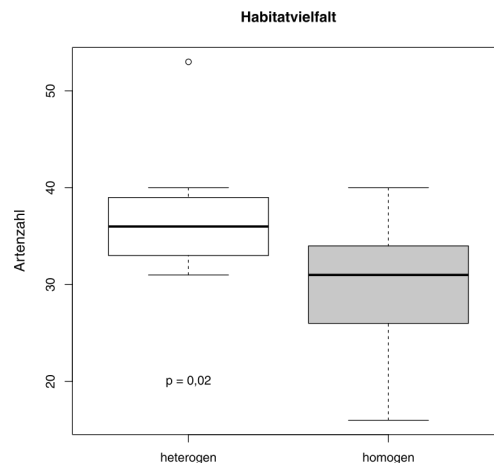


Abb. 2: Zahl der Gefäßpflanzen in Ruderalflächen an der Universität Bremen in standörtlich heterogenen und homogenen Flächen von 100 m² (Mann-Whitney U-Test).

Auch wenn die Zahl der Arten im Hinblick auf den Effekt der Habitatvielfalt korrigiert wird, bleibt oft ein positiver Zusammenhang zwischen Diversität und Flächengröße bestehen. Es ist wahrscheinlich, dass dieser Effekt mit den über längere Zeiträume wirksamen Prozessen von Einwanderung und Aussterben zu tun hat. Die Bedeutung von Immigration und Extinktion wurde besonders in der Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeographie beschrieben (MACARTHUR & WILSON 1967, WILLIAMSON 1981, WHITTAKER 1988), wonach sich auf größeren und weniger isolierten Inseln im Equilibrium eine größere Zahl an Arten finden sollte. Diese Theorie kann auch auf terrestrische Habitate übertragen werden, auch wenn die Matrix in Landlebensräumen (etwa Grünland und Äcker zwischen Waldfragmenten) eine meist weniger stark isolierende Funktion hat als das die Inseln umgebende Wasser in aquatischen Lebensräumen. Die Theorie der Inselbiogeographie ist weniger leicht zu überprüfen, weil sie auf langfristig wirkenden Prozessen beruht und Inselgröße in der Regel positiv mit Habitatvielfalt korreliert ist, aber die Bedeutung der Größe und Isolation von Habitatpatches wird noch weiter unten angesprochen.

2.2 Standortfaktoren

Standörtliche Faktoren haben eine überragende Wichtigkeit bei der Erklärung von Artenvielfalt. Die Bedeutung von Umweltbedingungen und Ressourcenverfügbarkeit wird schon bei einer allgemeinen Betrachtung verschiedener Lebensräume deutlich. Während extreme Habitate wie trockene und heiße Wüsten oder sehr kalte Tundren in Bezug auf Gefäßpflanzen artenarm sind, weisen ausgeglichen warme Gebiete eine hohe Artenvielfalt auf. Der auffälligste und für die meisten Organismengruppen (auf höherer systematischer Ebene) gut belegte Biodiversitäts-Gradient ist verknüpft mit der geographischen Breite: schon Alexander von Humboldt erkannte die extrem hohe Artenvielfalt in den Tropen und die starke Abnahme der

Artenzahl mit zunehmendem Breitengrad. Es besteht wenig Zweifel darüber, dass die hohe, durch gleichmäßig hohe Temperaturen und Niederschläge hervorgerufene Energieverfügbarkeit und Produktivität äquatorialer Ökosysteme eine wichtige Ursache der hohen Biodiversität in den Tropen ist (ROSENZWEIG 1995, GASTON & BLACKBURN 2000, GASTON & SPICER 2004), doch kann wiederum auch die große Fläche tropischer Regionen im Vergleich zu Regionen in höheren Breiten eine Rolle spielen (ROSENZWEIG & SANDLIN 1997). Zudem haben die tropischen Regionen erdgeschichtlich weniger klimatische Schwankungen (z.B. Eiszeiten) erlebt und somit längere Zeiten für evolutionäre Prozesse und Artbildung zur Verfügung gehabt. Eine Kombination von standörtlichen Effekten (Energieverfügbarkeit) und Flächeneffekten sowie Isolationsprozessen bedingt auch die in der Regel grundsätzlich abnehmende (wenn auch oft in Form einer Optimumkurve) Artenzahl auf regionaler Ebene entlang von Höhengradienten beim Übergang von niedrigen zu großen Höhen (GASTON & SPICER 2004).

Schwieriger, für den regionalen Naturschutz aber auch wichtiger, ist die Beantwortung der Frage nach der unterschiedlichen Artenvielfalt innerhalb von klimatisch einheitlichen Gebieten. Auch hier kommt dem Standort eine überragende Bedeutung zu: Während etwa Hochmoore mit extrem feuchten, sauren und nährstoffarmen Bedingungen zu den gefäßpflanzenärmsten Habitaten gehören, weisen Wälder oder Grünlandgesellschaften mit "mittleren" Bedingungen hohe Artenzahlen auf (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Die starken Unterschiede im Artenreichtum zwischen verschiedenen Pflanzengesellschaften werden durch eine ganze Reihe von Variablen bedingt, entlang derer Artenzahlen nicht konstant sind. Im Folgenden sollen die wichtigsten dieser Faktoren näher betrachtet werden.

Ein Faktor, der zwar keine Ressource an sich sondern eher das Resultat einer (günstigen) Kombination von Ressourcen wie Nährstoffverfügbarkeit und Licht darstellt, Artenvielfalt aber maßgeblich beeinflusst, ist die Produktivität. Während auf globaler Ebene Biodiversität positiv mit Produktivität verknüpft ist, sind die Beziehungen innerhalb einzelner Regionen weniger konsistent. Während zunächst eine unimodale Beziehung zwischen Artenzahl und Produktivität als allgemein akzeptiert galt (e.g. AL-MUFTI et al. 1977, GRIME 1979, HUSTON 1979), haben spätere Meta-Analysen (z.B. WAIDE et al. 1999, MITTELBACH et al. 2001) widersprüchliche Muster gezeigt. WHITTAKER (2010) legte dar, dass Generalisierungen hier riskant sind und die Art der Beziehung stark von methodischen Faktoren (Plotgröße, Größe des Untersuchungsgebiets) und vom untersuchten Habitattyp abhängt. Auch innerhalb von bestimmten Ökosystemen kann die Beziehung zwischen Gefäßpflanzenzahl und Produktivität (Biomasse) unterschiedlich ausfallen, etwa in Laubwäldern (siehe SCHUSTER & DIEKMANN 2005, AXMANOVÁ et al. 2012). Die in vielen Fällen niedrigere Artenzahl in produktiveren Ökosystemen wird häufig mit der dort stärkeren Konkurrenz (GRIME 1979), aber auch mit der dort geringeren Heterogenität in der Verfügbarkeit wichtiger Ressourcen (HUSTON 1979, 1994) erklärt. Verantwortlich für die geringe Biodiversität sehr produktiver Habitate in temperierten Regionen kann aber auch der generell kleine Pool an Arten sein, die sich im Verlauf der Evolution an diese in diesen Regionen eher gering verbreiteten Habitate angepasst haben (ZOBEL 1997).

Wie sieht es mit der Beziehung zwischen der Artenvielfalt und einzelnen als Ressourcen dienenden Faktoren aus, welche die Produktivität mitbestimmen? Betrachten wir einzelne Gradienten, so ist diese Beziehung zunächst immer auch abhängig von der Länge des betrachteten Gradienten, also der Spanne an untersuchten Standorten. Ist der Gradient sehr lang, können wir eher eine positive oder negative Beziehung oder gar eine nicht-lineare Beziehung erwarten als bei einem kleinen standörtlichen Spektrum. Oft eng mit der Produktivität ver-

knüpft und leichter zu messen als die meisten anderen Faktoren ist der pH-Wert des Bodens. Generell ist die Zahl an Gefäßpflanzen in Mitteleuropa auf kalkreichen Böden viel höher als die auf sauren Böden (EWALD 2003), und auch in den meisten Habitattypen (Wälder, Grünland, Moore und Sandökosysteme) gibt es eine generelle Zunahme an Arten entlang des pH-Gradienten (SCHUSTER & DIEKMANN 2003). Allerdings zeigt sich in vielen Untersuchungen keine lineare Zunahme, sondern ein Plateau bei sehr hohen Werten oder sogar eine unimodale Funktion mit den höchsten Artenzahlen bei pH-Werten im mittleren Bereich (DUPRÉ et al. 2002, SCHUSTER & DIEKMANN 2003). Die Beziehungen zwischen Artenvielfalt und einzelnen Variablen sollen beispielhaft an einem Datensatz aus dem smallFOREST-Projekt (<https://www.u-picardie.fr/smallforest/uk/>) aus der Umgebung Bremens erläutert werden: Hier wurden Laubwälder in zwei Landschaftsausschnitten (auf der einen Seite eine offene, stark ackerbaulich geprägte Gegend mit stark isolierten Waldfragmenten, auf der anderen Seite eine weniger offene, stärker durch Wiesennutzung geprägte Gegend mit vielen, oft durch Hecken verbundenen Wäldern) untersucht, indem innerhalb der Wälder in einem regelmäßigen Design Vegetationsaufnahmen durchgeführt wurden. Insgesamt wurden 884 Plots (295 in der "offenen Landschaft", 589 in der "Heckenlandschaft") einheitlicher Größe aufgenommen, in 116 dieser Flächen wurden auch Bodenproben entnommen und analysiert. Über alle Wälder hinweg ergab sich ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen der Zahl an Gefäßpflanzen in der Krautschicht und dem Boden-pH, der noch deutlicher ausfiel in der offenen Landschaft, aber in der Heckenlandschaft verschwand (Abb. 3). Dies zeigt, dass die Artenvielfalt entlang bestimmter Ressourcengradienten auch innerhalb einer Region nicht immer einheitlich verläuft.

Da der pH-Wert viele Bodeneigenschaften ganz wesentlich mitprägt, überrascht es nicht, dass die Artenzahl auch entlang anderer Bodenfaktoren variiert. Im smallFOREST-Datensatz zeigte auch das C/N-Verhältnis im Boden eine signifikante Beziehung zur Artenzahl, allerdings wiederum nicht in den Wäldern der Heckenlandschaft. Auch die Gehalte an Kationen (Calcium und Kalium) oder die Verfügbarkeit von Phosphat können linear oder unimodal mit der Artenzahl verbunden sein (SCHUSTER & DIEKMANN 2005). Aufgrund der großen Kovariation der verschiedenen Bodenfaktoren ist es indes schwierig, kausale Effekte von rein korrelativen Beziehungen zu trennen.

Weitere wichtige Standortfaktoren sind die Wasserverfügbarkeit, die ganz wesentlich die Produktivität mitbestimmt, und das Licht, das einen starken Einfluss auf die Phytodiversität ausübt, weil die meisten Arten in Mitteleuropa mehr oder weniger lichtbedürftig sind und starke Beschattung daher oft mit einem Verlust an Arten einhergeht, etwa in Grünland- und vor allem Waldgesellschaften (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Schließlich reagiert die Vegetation stark auf Störungen, die je nach Stärke, Länge und Häufigkeit Pflanzenarten schädigen, indirekt die Vielfalt aber auch begünstigen können (HUSTON 1994). So zeigt sich gemäß der "Intermediate Disturbance Hypothesis" die höchste Artenzahl oft bei mittleren Störungsintensitäten oder -Häufigkeiten (siehe z.B. DUPRÉ & DIEKMANN 2001).

2.3 Zeit und historische Kontinuität

Die Bedeutung der Zeit für die Artenvielfalt wurde im Hinblick auf die Theorie der Inselbiogeographie (Einwanderung und Aussterben) und evolutionäre Prozesse (Klimastabilität in den Tropen) schon angesprochen. Sie spielt aber auch im Rahmen anderer ökologischer Phänomene eine große Rolle für die Biodiversität. So nimmt die Artenzahl von Pflanzen und von anderen Organismengruppen im Verlauf der Sukzession, also der zeitlichen Veränderung von Ökosystemen nach einer Störung, stark zu (NENTWIG et al. 2011). Dabei wird entweder ein Plateau oder ein Maximum an Arten in mittleren Sukzessionsstadien erreicht - im letzteren Fall also wiederum ein Optimum in der Mitte des (hier zeitlichen) Gradienten. Aber selbst

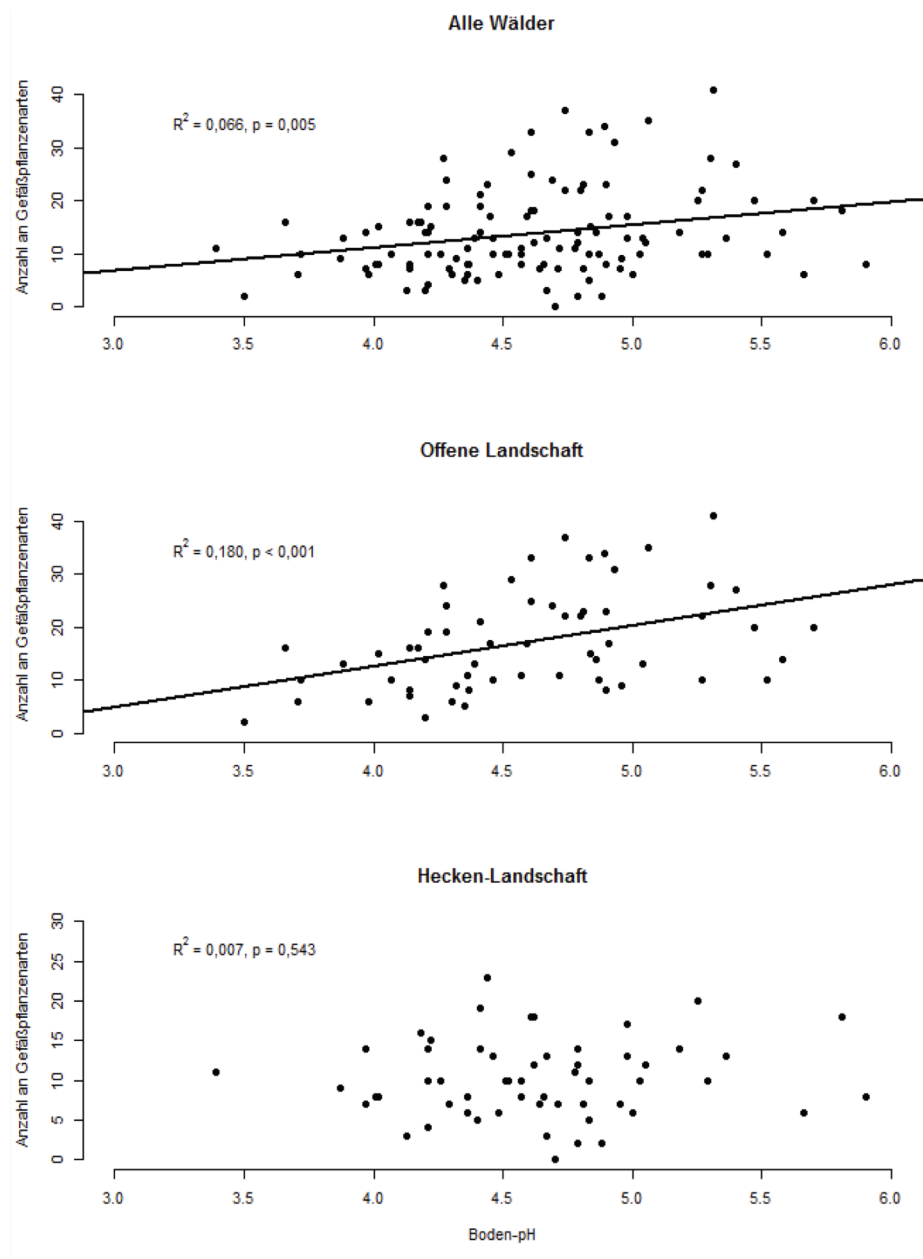


Abb. 3: Beziehung zwischen der Artenzahl an Gefäßpflanzen und dem pH-Wert des Bodens in Untersuchungsflächen konstanter Größe in Wäldern in zwei kontrastierenden Landschaftstypen NW-Deutschlands bei Bremen. Oben sind alle Wälder wiedergegeben ($n = 116$), in der Mitte die Wälder in der offenen Landschaft ($n = 59$), unten die in der Heckenlandschaft ($n = 57$; lineare Regressionen).

wenn Untersuchungsflächen eines Habitattyps in ähnlichen Sukzessionsstadien miteinander verglichen werden, können Unterschiede in der Artenvielfalt bestehen, nämlich dann, wenn sich die Flächen in ihrer historischen Kontinuität unterscheiden. So haben viele Untersuchungen gezeigt, dass historisch alte Wälder, die seit Jahrhunderten ununterbrochen in Waldnutzung gewesen sind, eine höhere Zahl an typischen Waldarten beherbergen als historisch junge Wälder, die zwischenzeitlich landwirtschaftlich genutzt wurden (WULF 1997, HERMY et al. 1999). Hauptursache hierfür ist die schlechte Ausbreitungsfähigkeit vieler Waldarten, die nur sehr langsam in die sich neu etablierenden Waldflächen einzuwandern vermögen. In den untersuchten Beständen bei Bremen zeigte sich weder in der Hecken- noch in der Offenlandschaft ein signifikanter Unterschied in der Gesamtartenzahl zwischen historisch alten und jungen Wäldern, aber in beiden Landschaftstypen gab es eine höhere Anzahl typischer Waldarten in den historisch alten Wäldern (Abb. 4). Waldstandorte mit unterschiedlicher historischer Kontinuität können sich allerdings auch in ihren bodenchemischen Eigenschaften unterscheiden, weil zwischenzeitlich ackerbaulich genutzte Böden häufig gedüngt wurden und dann höhere Nährstoffgehalte aufweisen (VERHEYEN et al. 1999). Im Bremer smallFOREST-Untersuchungsgebiet ließen sich diese Unterschiede allerdings nicht klar nachweise

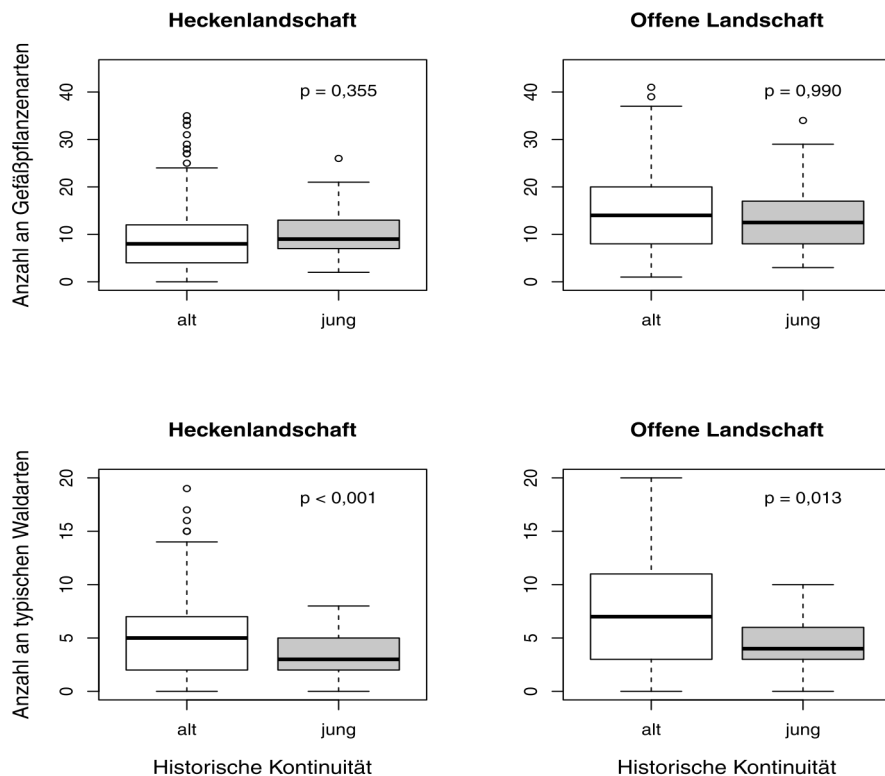


Abb. 4: Beziehung zwischen Artenzahl und historischer Kontinuität von Untersuchungsflächen in Laubwäldern in zwei kontrastierenden Landschaftstypen NW-Deutschlands bei Bremen. Die oberen Abbildungen zeigen die Gesamtartenzahl, die unteren Graphiken die Zahl der typischen Waldarten nach SCHMIDT et al. (2011). (Statistische Analyse mit *Generalized linear mixed models*)

Neben bodenchemischen Eigenschaften, der Landschaftsstruktur und der Waldkontinuität kann auch die Waldgröße eine Bedeutung für die Artenvielfalt in einem Plot haben, also ob die Flächen gleicher Größe in einem großen oder kleinen Wald liegen, entsprechend der inselbiogeographischen Theorie. Im Bremer Untersuchungsraum sind große Wälder wenig überraschend artenreicher als kleine Wälder, was wie oben bereits angesprochen mit der größeren Habitatvielfalt in den großen Wäldern und mit Prozessen der Einwanderung und Extinktion zusammenhängen kann. Auf der Ebene einzelner Arten zeigen viele typische Waldarten eine signifikant größere Häufigkeit in größeren Wäldern als in kleineren Wäldern, z.B. *Carex sylvatica*, *Brachypodium sylvaticum*, *Chrysosplenium alternifolium* und *C. oppositifolium*, *Equisetum hyemale*, *Gagea spathacea*, *Galium odoratum*, *Melica uniflora*, *Phyteuma spicatum*, *Stellaria nemorum* und *Veronica montana* (KOLB & DIEKMANN 2004, und unveröff.). Negativ auf größere Isolation reagieren zum Beispiel *Convallaria majalis*, *Lysimachia nemorum* und *Sanicula europaea*.

Während eine positive Beziehung zwischen Gesamtartenzahl bzw. dem Vorkommen einzelner Waldarten und der Waldgröße ein erwartetes Ergebnis darstellt, ist es eine spannendere

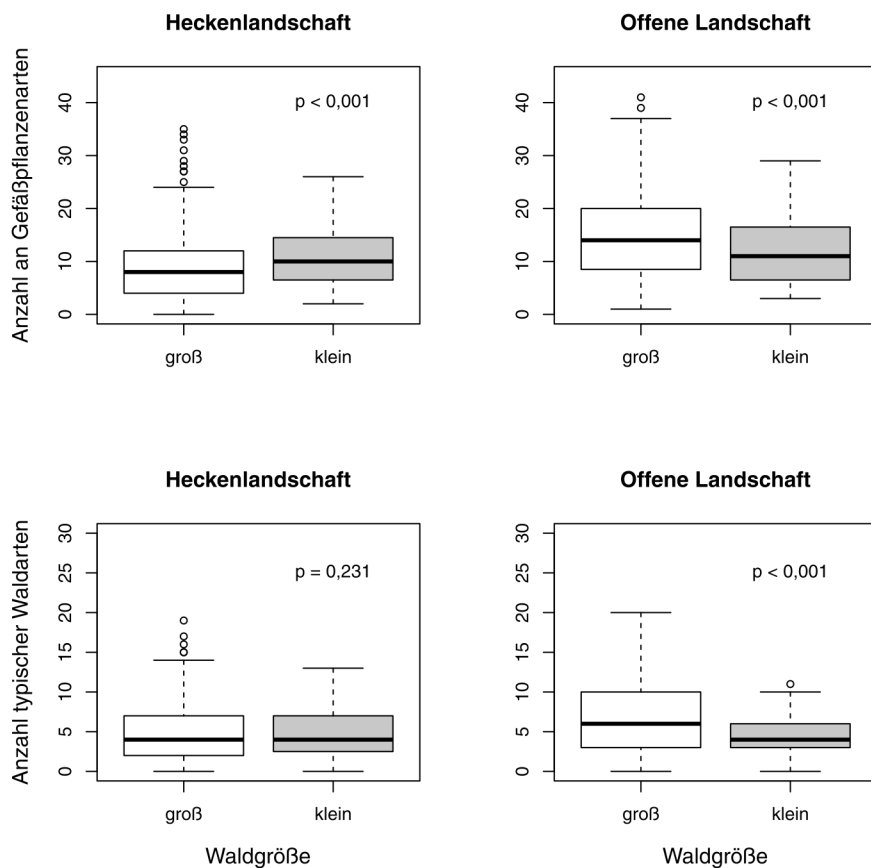


Abb. 5: Beziehung zwischen Artenzahl und Waldgröße von Untersuchungsflächen (gleicher Plotgröße!) in Laubwäldern in zwei kontrastierenden Landschaftstypen NW-Deutschlands bei Bremen. Die oberen Abbildungen zeigen die Gesamtartenzahl, die unteren Graphiken die Zahl der typischen Waldarten nach SCHMIDT et al. (2011). (Statistische Analyse mit *Generalized linear models*)

Frage, ob sich die Artenzahlen gleich großer Plots in kleinen und großen Wäldern unterscheiden. Im Bremer Untersuchungsraum ist dies in der offenen Landschaft der Fall: hier haben Plots in großen Wäldern generell mehr Arten und auch mehr Waldarten als Plots gleicher Größe in kleinen Wäldern (Abb. 5), was als indirekte Bestätigung der inselbiogeographischen Annahmen gewertet werden kann. In den Wäldern der Heckenlandschaft zeigen sich indes andere, nicht konsistente Muster.

4. Fazit

Die pflanzliche Artenvielfalt und Biodiversität im Allgemeinen wird von einer Vielzahl an Faktoren beeinflusst, die auf verschiedenen räumlichen Skalen zum Teil verschiedene Auswirkungen haben und interagieren. Die Beantwortung der Frage "Warum ist die Untersuchungsfläche X artenreicher als die Untersuchungsfläche Y?" muss daher ganz unterschiedliche Variablen berücksichtigen. Standortfaktoren wie bodenchemische Faktoren oder Lichtverfügbarkeit spielen dabei eine entscheidende Rolle, können aber Unterschiede im Artenreichtum zwischen Flächen oft nicht hinreichend erklären. Neben der großräumigen Lage, die über großklimatische Faktoren wie Temperatur oder Niederschläge und evolutionäre Prozesse den "species pool" von Regionen bestimmt, wird Biodiversität auch durch die Zeit (etwa über die historische Kontinuität) und die Landschaftskonfiguration beeinflusst. Das historische Alter, die Größe und Isolation eines Habitatfragments können ganz wesentlich zur Erklärung hoher oder niedriger Artenzahlen in Untersuchungsflächen beitragen. Inselbiogeographische Prozesse haben somit neben standörtlichen Faktoren eine große Bedeutung für die pflanzliche Artenvielfalt von Habitatinseln und sollten möglichst immer in die Analyse der Biodiversität verschiedener Untersuchungsflächen einfließen.

Literatur

- AL-MUFTI, M.M., SYDES, C.L., FURNESS, S.B., GRIME, J.P. & S.R. BAND (1977): A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. - *Journal of Ecology* **65**: 759-791.
- ARRHENIUS, O. (1921): Species and area. - *Journal of Ecology* **9**: 95-99.
- AXMANOVÁ, I., CHYTRÝ, M., ZELENÝ, D., LI, C.-F., VYMAZALOVÁ, M., DANIHELKA, J., HORSÁK, M., KO Í, M., KUBEŠOVÁ, S., LOSOSOVÁ, Z., OTÝPKOVÁ, Z., TICHÝ, L., MARTYNENKO, V.B., BAISHEVA, E.Z., SCHUSTER, B. & M. DIEKMANN (2012): The species richness-productivity relationship in the herb layer of European deciduous forests. - *Global Ecology and Biogeography* **21**: 657-667.
- DUPRÉ, C. & M. DIEKMANN (2001): Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. - *Ecography* **24**: 275-286.
- DUPRÉ, C., WESSBERG, C. & M. DIEKMANN (2002): Species richness in deciduous forests: Effects of species pools and environmental variables. - *Journal of Vegetation Science* **13**: 505-516.
- ELLENBERG, H. & C. LEUSCHNER (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 6. Aufl. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? - *Folia Geobotanica* **38**: 357-366.
- GASTON, K.J. & T.M. BLACKBURN (2000): *Pattern and process in macroecology*. - Blackwell Science, Oxford.
- GASTON, K.J. & J.I. SPICER (2004): *Biodiversity. An introduction*. - Blackwell Publishing, Oxford.
- GRIME, J.P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. - John Wiley, Chichester.
- HERMY, M., HONNAY, O., FIRBANK, L., GRASHOF-BOKDAM, C. & J.E. LAWESSON (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. - *Biological Conservation* **91**: 9-22.
- HUSTON, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. - *The American Naturalist* **113**: 81-101.
- HUSTON, M.A. (1994): *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. - Cambridge University Press, Cambridge.

- KOLB, A. & M. DIEKMANN (2004): Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. - *Journal of Vegetation Science* **15**: 199-208.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967): The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton.
- MITTELBACH, G.G., STEINER, C.F., SCHEINER, S.M., GROSS, K.L., REYNOLDS, H.L., WAIDE, R.B., WILLIG, M.R., DODSON, S.I. & L. GOUGH (2001): What is observed relationship between species richness and productivity? - *Ecology* **82**: 2381-2396.
- NENTWIG, W., BACHER, S. & R. BRANDL (2011): *Ökologie kompakt*, 3. Aufl. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995): Species diversity in space and time. - Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-O. & J. EWALD (Red.) (2011): Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. - BfN-Skripten 299, Bonn.
- SCHUSTER, B. & M. DIEKMANN (2003): Changes in species density along the soil pH gradient - evidence from German plant communities. - *Folia Geobotanica* **38**: 367-379.
- SCHUSTER, B. & M. DIEKMANN (2005): Species density and environmental factors in deciduous forests of Northwest Germany. - *Forest Ecology and Management* **206**: 197-205.
- VERHEYEN, K., BOSSUYT, B., HERMY, M. & G. TACK (1999): The land use history (1278-1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. - *Journal of Biogeography* **26**: 1115-1128.
- WAIDE, R.B., WILLIG, M.R., STEINER, C.F., MITTELBACH, G., GOUGH, L., DODSON, S.I., JUDAY, G.P. & R. PARMENTER (1999): The relationship between productivity and species richness. - *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**: 257-300.
- WHITTAKER, R.J. (1988): *Island biogeography*. - Oxford University Press, Oxford.
- WHITTAKER, R.J. (2010): Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. - *Ecology* **91**: 2522-2533.
- WILLIAMSON, M. (1981): *Island populations*. - Oxford University Press, Oxford.
- WULF, M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. - *Journal of Vegetation Science* **8**: 635-642.
- ZOBEL, M. (1997): The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species co-existence. - *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 266-269.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Martin Diekmann, Vegetationsökologie und Naturschutzbiologie, Institut für Ökologie, FB 2, Universität Bremen, Leobener Str. 5, DE-28359 Bremen

E-Mail: mdiekman@uni-bremen.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2018

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Diekmann Martin

Artikel/Article: [Zur Pflanzendiversität von Habitatinseeln 47-56](#)