Zum Einfluss von Landnutzungsänderungen, Stickstoffanreicherung und Erwärmung auf die Interaktionen von Xerothermrasenarten

Monika Partzsch

Zusammenfassung

Gegenwärtig finden gravierende globale Umweltveränderungen statt, die durch Landnutzungsänderungen und Prozesse wie Erwärmung und Stickstoffeintrag ausgelöst wurden und werden. All diese Prozesse führen zu Veränderungen der Interaktionen zwischen den Pflanzenarten, die eine Schlüsselrolle bei der Regulierung der Artenzusammensetzung, der Produktivität, der Struktur und der Dynamik der Pflanzengesellschaften und Ökosysteme spielen. Die Interaktionen sind sehr vielfältig zwischen den koexistierenden Arten und abhängig von den jeweiligen Umweltbedingungen sowie den spezifischen Pflanzeneigenschaften und können sowohl negativ im Form von Konkurrenz („competition") als auch positiv im Form von Förderung („facilitation") wirksam werden.

Eine Reihe von Ergebnissen weist darauf hin, dass die Verminderung der Biodiversität durch diese globalen Veränderungen fortschreitet. Um deren Effekte auf die pflanzlichen Interaktionen in Xerothermrasen zu untersuchen, wurden zwei Konkurrenzversuche durchgeführt, in denen die Anzahl der Individuen im Topf konstant blieb, aber die Anzahl der Individuen der koexistierenden Arten variierte. Als Modellorganismen wurden das expansive Gras *Festuca rupicola* und die geschützte dikotyle Art *Dianthus carthusianorum* ausgewählt. In einem zweijährigen Freiland-Topf-Versuch wurde der Einfluss von Landnutzungsänderungen durch Simulation von Auflassung bzw. Beweidung/Mahd untersucht. In einem Klimakammer-Versuch wurde der Einfluss von Eutrophierung und Erwärmung getestet, indem der Versuch sowohl auf nährstoffarmem (Simulation natürlicher Habitatbedingungen) als auch auf nährstoffreichem Substrat (Simulation von Nährstoffeintrag) angesetzt wurde. Eine Klimakammer wurde auf 20 °C Tages- und 10 °C Nachttemperaturen (Simulation aktueller Temperaturbedingungen während der Vegetationsperiode) und eine Klimakammer auf 22/15 °C (Simulation von prognostizierten Temperaturbedingungen) eingestellt. Die Entwicklung der Arten wurde anhand der Parameter oberirdische Biomasse, Blattanzahl, Blattlänge, Anzahl der Blüten bzw. Länge der Rispen erfasst und die positiven bzw. negativen Interaktionen mit dem „Relative Interaction Index" berechnet.

Die Ergebnisse des ersten Versuches zeigten, dass Landnutzungsänderungen im zweiten Jahr noch keinen deutlichen Effekt auf die Entwicklung von *D. carthusianorum* hatten, jedoch Biomasse und Rispenlänge von *F. rupicola* in den nicht geschnittenen Behandlungen (Simulation von Nutzungsauflassung) deutlich zunahmen. Die pflanzlichen Interaktionen zeigten eine Förderung von *F. rupicola* in Nachbarschaft mit *D. carthusianorum* sowie neutrale bis negative Interaktionen der dikotylen Art durch das Gras. Generell führt der Wegfall der traditionellen Landnutzung (Beweidung/Mahd) zu einer Expansion von *F. rupicola*, die den Rückgang der begleitenden dikotylen Arten verursachen kann.

Die Ergebnisse des zweiten Versuches zeigten, dass nach Nährstoffzugabe das Wachstum der beiden Arten generell stark gefördert wurde. Während sich *D. carthusianorum* nach Erwärmung deutlich besser entwickelte, zeigte *F. rupicola* keine signifikante Biomassezunahme und sogar eine signifikante Abnahme der Blattanzahl sowohl unter nährstoffarmen als auch unter nährstoffreichen Bedingungen. Während die beiden Arten unter nährstoffarmen Bedingungen nur geringfügig interagierten, wurde nach Nährstoffzugabe und unter aktuellen Temperaturbedingungen das Gras gefördert; die dikotyle Art litt unter Konkurrenz. Überraschenderweise verschoben sich in Interaktionen zwischen den beiden Arten nach Erwärmung ins Gegenteil, so dass *D. carthusianorum* gefördert, *F. rupicola* gehemmt wurde. Aus naturschutzfachlicher Sicht könnte dies einen positiven Einfluss auf den Erhalt bzw. die Zunahme der Biodiversität

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

in xerothermen Ökosystemen bewirken und dem Effekt der Landnutzungsänderungen, d.h. der Ausbreitung von Gräsern, entgegenwirken. Für die Bewertung der Interaktionen zwischen Gräsern und Dikotylen sind aber noch weitere Untersuchungen notwendig, um ein besseres Verständnis für deren Interaktionen und Dynamik unter verschiedenen Umweltbedingungen zu erlangen.

Abstract

Effects of land use change, nitrogen addition and warming on the interactions of dry grassland species

Currently a major global environment change as a result of traditional land use change and different processes like warming and nitrogen deposition takes place and leads to a change in plant-plant-interactions. These interactions are key drivers of regulating species composition, productivity, structure and dynamic in plant communities and ecosystems. The interactions are manifold between the co-existing species and depend on the environmental conditions and the particular plant traits. They can be positive in terms of facilitation and negative in terms of competition.

Several studies showed that the decrease in biodiversity is a result of global environmental change. In order to investigate the effect on plant-plant-interactions in dry grasslands two competition experiments were carried out, where the total number of individuals in the pots kept constantly but the number of individuals of the co-existing species varied. As study species the expanding grass *Festuca rupicola* and the dicot *Dianthus carthusianorum*, which is protected by law, were chosen. In a two-years-pot-experiment in the open field, the effect of land use change was tested by simulating grazing/mowing or abandonment. In a growth chamber experiment the effects of eutrophication and warming were tested, both under nutrient-poor (simulating natural habitat conditions) and under nutrient-rich conditions (simulating eutrophication). One growth chamber simulated current temperature conditions during vegetation period with 20 °C per day and 10 °C per night and the other chamber simulated predicated conditions with 22 °C during day and 15 °C during night. The plant parameters biomass, number and length of leaves, number of flowers and length of panicles were measured and the positive and negative interactions were calculated by Relative Interaction Index.

The results of the first experiment show that land use change has only a minor effect on the performance of *D. carthusianorum* in the second year, but the biomass and the length of panicles of *F. rupicola* significantly increased in unclipped treatments (simulating abandonment). The interactions suggested facilitation of *F. rupicola* in neighborhood of the dicot and neutral till competitive interactions of *D. carthusianorum* by the co-existing grass. In generally the abandonment of traditional land use (grazing or mowing) leads to the expansion of *F. rupicola*, which can caused the decline of the co-existing dicotyledonous species.

The results of the second experiment showed that the performance of the plant parameters and the interactions were species-dependent: under nutrient poor conditions the performance of both species was low and the interactions were minor, but after nutrient addition, both species grew better and interacted much stronger. Under both nutrient levels, *D. carthusianorum* was significantly promoted, but biomass and leaf length of *F. rupicola* did not differ and leaf number significantly decreased after warming. As such, the dicot became competed against and the grass facilitated under current conditions, while under warmed conditions the competitive ability of the grass declined and that of the dicot increased, indicating that interactions between both species reverses with warming climate. This suggests, that under predicted climate conditions, the current dominance of the grass will become reduced and the dicot will be promoted, which can have positive effects on biodiversity of dry grasslands. As a consequence, further investigations are needed for a better understanding of the plant dynamics and interactions under the ongoing global environmental change.

Keywords: competition, *Dianthus carthusianorum,* eutrophication, facilitation, *Festuca rupicola*, land use change, plant-interaction, warming.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

1. Einführung

Gegenwärtig finden gravierende Veränderungen der globalen Umwelt statt. Als Hauptprozesse gelten die zunehmende Fragmentierung durch Zerschneidung von Landschaftsräumen, Änderungen der traditionellen Landnutzung sowie die unter dem Begriff „Global change" ablaufenden Prozesse wie Klimaerwärmung, Stickstoffanreicherung und Anstieg der CO_2-Konzentration. All diese Prozesse führen zu Veränderungen der Interaktionen zwischen den Pflanzenarten (TYLIANSKIS et al. 2008). Dabei spielen die pflanzlichen Interaktionen eine wichtige Schlüsselrolle bei der Regulierung der Artenzusammensetzung, der Produktivität, der Struktur und der Dynamik der Pflanzengesellschaften und Ökosysteme (FOWLER 1986, CALLAWAY 1995, WHITFORD 2002, BROOKER 2006). Die Interaktionen sind sehr vielfältig zwischen den aufbauenden Arten und abhängig von den jeweiligen Umweltbedingungen sowie den spezifischen Pflanzeneigenschaften (HOLMGREN et al. 1997, CALLAWAY & WALKER 1997, CALLAWAY 2007). In der Vergangenheit wurden sie meist als negativ in Bezug auf Konkurrenz („competiton") um Licht, Nährstoffe, Wasser, Raum, Bestäuber usw. identifiziert, während in jüngerer Zeit der Focus der Vegetationsökologen vor allem auf positiven Interaktionen lag, in denen die benachbarten Pflanzen eine Förderung („facilitation") erfahren (BROOKER et al. 2008). Hierbei schützen sich die Pflanzen gegenseitig vor negativen Einflüssen von Konkurrenten und Herbivoren, klimatischen Extremen und Bodenauswaschungen, führen andererseits zu Nährstoffanreicherungen und bilden ein mikrobielles und mykorrhizierendes Netzwerk (DEL-VAL & CRAWLEY 2005, GAO et al. 2005, KUIJPER et al. 2005, WEIGELT et al. 2007). Während Konkurrenz häufiger in begünstigten Ökosystemen stattfindet (GRIME 1973, HUSTON 1979), ist die gegenseitige Förderung von Pflanzenarten eher in stressvollen Ökosystemen (BRUNO et al. 2003) wie Savannen, Wüsten, trockenem Grasland, Buschland oder Salzmarschen zu finden (BELSKY 1994, PUGNAIRE & LUQUE 2001, CALLAWAY et al. 2002, MAESTRE et al. 2003, MAESTRE & CORTINA 2004).

FRANZ (1952/53) beschrieb ein biozönotisches Grundprinzip, nachdem der Artenreichtum einer Pflanzengesellschaft das Ergebnis einer langzeitig kontinuierlich verlaufenden Entwicklung von Umweltfaktoren ist, welches zu ausbalancierten und stabilen Gesellschaften führt. Ein wichtiger Umweltfaktor für die Entwicklung von Xerothermrasen war die traditionelle Landnutzung durch Beweidung (und Mahd), deren Anwendung bis in das frühe Mittelalter zurück reicht (POTT 1996). Auch die Trocken- und Halbtrockenrasen des Mitteldeutschen Trockengebietes hatten sich so über die Zeit zu artenreichen Gesellschaften entwickelt (RICHTER et al. 2003). Nach der politischen Wende um 1990 ist die traditionelle Bewirtschaftung jedoch mehr und mehr aus ökonomischen Gründen aufgegeben worden (PARTZSCH 2000, 2001). In der Folge wandelten sich die ehemals artenreichen Xerothermrasen in artenarme Bestände um. Dies scheint zurzeit ein globales Phänomen zu sein (BALMER & ERHARDT 2000, POSCHLOD et al. 2005, RÖMERMANN et al. 2005), bei dem verschiedene Grasarten wie *Arrhenatherum elatius* (DOSTÁLEK & FRANTÍK 2008), *Brachypodium pinnatum* (WILLEMS 1987, BOBBINK et al. 1998), *Bromus erectus* (BORNKAMM 2006), *Festuca* ssp. (PARTZSCH 2000, 2001, KLIMASCHEWSKI et al. 2006), *Poa angustifolia* (PARTZSCH 2000, WESCHE et al. 2005) oder *Stipa* ssp. (ENYEDI et al. 2008) zur Dominanz gelangen.

Andererseits hat der globale Wandel, der mit Klimaerwärmung und N-Anreicherung einhergeht, einen erheblichen Einfluss auf die pflanzlichen Interaktionen. So ist in den vergangenen 100 Jahren die globale Durchschnittstemperatur um ca. 0,6 °C gestiegen und für 2100 wird ein Anstieg zwischen 1,1 und 6,4 °C vorhergesagt (IPCC 2007). Eine Analyse von 143 Studien verschiedener Tier- und Pflanzenarten konnte zeigen, dass ein signifikanter Einfluss der Erwärmung sichtbar war und zum Umbau von Gesellschaften durch Artenwechsel, -rückgang bzw. -aussterben geführt hat (ROOT et al. 2003). Demgegenüber bewirkten vor allem die Intensivierung

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

der Landwirtschaft und die Nutzung fossiler Brennstoffe gravierende Veränderungen des N-Kreislaufes und somit eine erhöhte Verfügbarkeit und Mobilität von Stickstoff in großen Regionen der Erde, deren Konsequenzen für die Umwelt schwerwiegend und langanhaltend sind (VITOUSEK et al. 1997). Langzeitige Stickstoffanreicherung führt zum kompetitiven Ausschluss von charakteristischen Arten durch stärker nitrophile Vertreter vor allem unter oligo- und mesotrophe Bedingungen (BOBBINK et al. 1998). Dies impliziert einen floristischen Wandel in der Xerothermvegetation (HORSWILL et al. 2008, STEVENS et al. 2010), bei dem Grasarten gefördert und dikotyle Arten zurück gedrängt werden (WILLEMS & BOBBINK 1990, BORNKAMM 2006, DUPRÉ et al. 2010).

Eine Reihe von Untersuchungen zeigt, dass pflanzliche Interaktionen auch durch das Klima beeinflusst werden: So kann ein Witterungswechsel zwischen aufeinanderfolgenden Jahren (GREENLEE & CALLAWAY 1996, HERBEN et al. 2003, VEBLEN 2008), innerhalb einer Vegetationsperiode (BERTNESS & EWANCHUK 2002) oder entlang eines Klimagradienten mit steigender Höhenlage (CHOLER et al. 2001, KIKVIDZE et al. 2006) einen Wechsel zwischen „competition" und „facilitation" und umgekehrt bewirken. Generell führt zunehmender Umweltstress zu einer Verschiebung von negativen zu positiven Interaktionen. Der globale Wandel hin zu mehr trockenen mediterranen Ökosystemen wird sich in einem größeren Ausmaß an „facilitation" niederschlagen (BROOKER 2006).

Während es ein gerechtfertigtes Interesse an dem Einfluss von Umweltveränderungen auf seltene und gefährdete Sippen gibt (MASCHINSKI et al. 2006), ist auch das Schicksal von weitverbreiteten Arten von großer Bedeutung, weil eine verringerte Abundanz von dominanten Arten Konsequenzen in Bezug auf Habitatqualität und Ökosystemfunktionen haben kann (HOVENDEN et al. 2008). Für die hier vorgestellten Untersuchungen wählte ich deshalb das weitverbreitete Gras *Festuca rupicola* und die seltenere dikotyle Art *Dianthus carthusianorum* aus. Beide Arten sind Vertreter der Xerothermvegetation im Mitteldeutschen Trockengebiet (MAHN 1965), die an nährstoffarme Substrate und ein warmes, trockenes Klima angepasst sind. Für die Untersuchungen des Einflusses von Nutzungsänderungen auf die Interaktionen der beiden Arten wurde ein Konkurrenzexperiment in einem zweijährigen Freiland-Topf-Versuch mit Monokulturen und unterschiedlichen Mischungen der beiden Arten angesetzt. Nach den Auffassungen von DUPRÉ et al. (2010) werden die durch Landnutzungsänderungen bedingten Effekte auf die pflanzlichen Interaktionen unter den Bedingungen des „global change" noch verstärkt. Deshalb wurde ein weiteres Konkurrenzexperiment der beiden Arten, zum einen unter nährstoffarmen und zu anderen unter nährstoffreichen Bedingungen, durchgeführt, um sowohl die aktuellen Habitatbedingungen als auch Eutrophierung zu simulieren. In der einen Klimakammer wurden die Bedingungen eingestellt, die zurzeit die mittleren Tages- und Nachttemperaturen (20/10 °C) während der Vegetationsperiode in unserer Region simulieren. In der anderen Kammer wurde eine Temperaturerhöhung von ca. 3,5 °C eingestellt (22/15 °C). Folgende Fragen sollten mit Hilfe der beiden Experimente beantwortet werden:

1) Wie wirkt sich traditionelle Bewirtschaftung bzw. Auflassung der Nutzung auf verschiedene Pflanzenparameter aus, und welche positiven und negativen Interaktionen bestehen zwischen den beiden Xerothermrasenarten?

2) Wie wirken sich Eutrophierung und Erwärmung auf die Pflanzenparameter und Interaktionen aus?

3) Werden die Effekte der Landnutzungsänderungen auf die pflanzlichen Interaktionen durch Prozesse des „global change" verstärkt?

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

2. Material und Methode

2.1. Ausgewählte Pflanzenarten

Dianthus carthusianorum L. (Caryophyllaceae) ist ein ausdauernder, 15-45 cm hoher Hemikryptophyt und *Festuca rupicola* (Poaceae) ein ausdauerndes, 15-80 cm hohes, horstbildendes Gras. Beide Arten sind im submeridionalen bis südlich-temperaten Europa verbreitet (JÄGER 2011) und kommen hauptsächlich gemeinsam in den Gesellschaften der Festuco-Brometea vor. Während die dikotyle Art in Deutschland gesetzlich geschützt ist (KORNECK et al. 1996), ist das Gras weit verbreitet, hat sich zudem in den letzten 20 Jahren stark ausgebreitet und dominiert weite Bereiche in den Xerothermrasen, u. a. als Ergebnis der Änderung der traditionellen Landnutzung (PARTZSCH 2000, 2001, KLIMASCHEWSKI et al. 2006).

Die Diasporen beider Arten wurden in den Xerothermrasen in der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle (Saale) (51.48N, 11.97 E) Ende Juni 2007 und 2008 gesammelt. Das lokale Klima ist charakterisiert durch eine Jahresmitteltemperatur von 9,2 °C und eine mittlere, jährliche Niederschlagsmenge von 473 mm (DÖRING 2004).

2.2. Experiment zum Einfluss von Landnutzungsänderungen

Für die Untersuchung der Interaktionen zwischen *D. carthusianorum* und *F. rupicola* wurde ein Konkurrenzversuch mit "replacement design" nach DE WIT (1960) angesetzt. Dabei bleibt die Gesamtzahl der Individuen im Topf konstant, aber die Anteile der Arten variieren. In August 2007 wurden die Diasporen in Plastiktöpfen mit einer Kompost-Sand-Mischung (2:3, pH 7.0) im Gewächshaus kultiviert, im September in Mitscherlich-Gefäßen (jeweils 9 Individuen; Topfgröße 22 x 19 cm) umgepflanzt und im Freiland des Botanischen Gartens Halle platziert. Vier verschiedene Behandlungen wurden angesetzt; zwei Monokulturen von *D. carthusianorum* (D9) und *F. rupicola* (F9) und die zwei Artmischungen D6F3 und D3F6 mit jeweils 10 Wiederholungen (insgesamt 40 Töpfe). Die Töpfe wurden nach Bedarf gegossen und alle zwei Wochen randomisiert umgesetzt. Ende Juni 2008 wurde die Biomasse in der Hälfte der Töpfe von allen vier Behandlungen geschnitten, um Landnutzung zu simulieren. Im Juli 2009 wurden alle Töpfe abgeerntet und die Parameter oberirdische Biomasse, Länge und Anzahl der blühenden Triebe, Anzahl der Blüten bzw. Rispenlänge bestimmt.

2.3. Experiment zum Einfluss von Eutrophierung und Erwärmung

Ein weiterer Konkurrenzversuch mit „replacement design" (DE WIT 1960) wurde mit einer maximalen Zahl von fünf Individuen pro Topf (10 x 10 x 11 cm) und folgenden Behandlungen angesetzt: zwei Monokulturen F5 und D5 sowie vier Mischungen D4F1, D3F2, D2F3, D1D4, mit jeweils acht Wiederholungen. Die Behandlungen wurden einmal auf nährstoffarmem Substrat (Einheitserde) und einmal auf Substrat mit einer Nährstoffgabe von 1,0 g NPK-Granulatdünger (Bascote Plus 9M, 15 %N; COMPO GmbH & KG Münster) in einer Klimakammer (insgesamt 96 Töpfe je Kammer) mit einem Wechsel der Klimabedingungen zwischen Tag (20 °C, 65 % RH) und Nacht (10 °C, 80 % RH) angesetzt. Die Licht- und Dunkelphasen betrugen jeweils 10 h, und dazwischen waren Dämmerungsphasen mit allmählichem Anstieg bzw. Abfall von Licht und Temperatur geschaltet, um die aktuellen Klimabedingungen während der Vegetationsperiode zu simulieren. Der oben beschriebene Konkurrenzversuch wurde in einer zweiten Klimakammer

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

wiederholt, in der der Temperaturwechsel bei 22/15 °C lag und somit Erwärmung von ca. 3,5 °C simuliert wurde. Nach EASTERLING et al. (1997) werden die Nachttemperaturen in unserer Region wegen einer geringeren Ausstrahlung stärker ansteigen als die Tagestemperaturen. Der Versuch wurde nach neun Monaten beendet und die Parameter oberirdische Biomasse, Anzahl der Blätter pro Individuum und Länge des längsten Blattes bestimmt.

2.4. Datenanalyse

Für die Bewertung der positiven und negativen Interaktionen zwischen der beiden Graslandarten wurde der **R**elative **I**nteraction **I**ndex (ARMAS et al. 2004) verwendet. Die Berechnung erfolgte nach der Formel RII = P+N – P-N/P+N + P-N, dabei ist P+N die Biomasse der Pflanze, die mit einer Nachbarpflanze wächst und P-N die Biomasse der Pflanze ohne Nachbarpflanze. Der Index reicht von -1 bis +1 und ist symmetrisch um Null, wobei die positiven Werte Förderung („facilitation“) und die negativen Werte Konkurrenz („competition“) anzeigen.

Die Rohdaten der erhobenen Pflanzenparameter wurden logarithmisch transformiert, um die Bedingungen auf Normalverteilung für die Varianzanalyse zu erfüllen. Die einfaktorielle ANOVA mit anschließendem Post-Hoc Tukey-Test wurde genutzt, um die Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen festzustellen. Für den Vergleich der Entwicklung der Parameter beider Arten unter den verschiedenen Umweltfaktoren wurden mehrfaktorielle Varianzanalysen durchgeführt: eine zweifaktorielle ANOVA für die Untersuchungen zu Landnutzungsänderungen mit Landnutzung (mit/ohne Mahd) und den verschiedenen Behandlungen (Monokulturen/Mischungen) als feste Faktoren und eine dreifaktorielle ANOVA für die Untersuchungen von „global change“ mit verschiedenem Nährstoffgehalt (gering/hoch), Temperatur (aktuell/prognostiziert) und den Behandlungen (Monokulturen/Mischungen) als feste Faktoren mit jeweils den gemessenen Pflanzenparametern als abhängige Variablen. Alle Analysen wurden mit dem Statistikprogramm SPSS (2009) durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1. Auswirkungen von Landnutzungsänderungen

Die Entwicklung der Biomasse zum Ende des zweijährigen Versuches zeigte, dass es bei *D. carthusianorum* keinen signifikanten Unterschied zwischen der Monokultur und den beiden Mischungen gab (Abb. 1, Tab. 1). Ebenso waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den geschnittenen und nicht geschnittenen Behandlungen zu finden, und es gab auch keine Auswirkung der Interaktion Landnutzung*Behandlungen. Demgegenüber zeigten sich signifikante Unterschiede bei *F. rupicola* zwischen den Behandlungen, wobei die Biomasse mit steigender Anzahl an Grasindividuen in den Töpfen sank. Andererseits trat ein signifikanter Unterschied zwischen den Nutzungsformen auf, wobei in den Töpfen mit geschnittenen Individuen weniger oberirdische Biomasse des Grases gebildet wurde.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

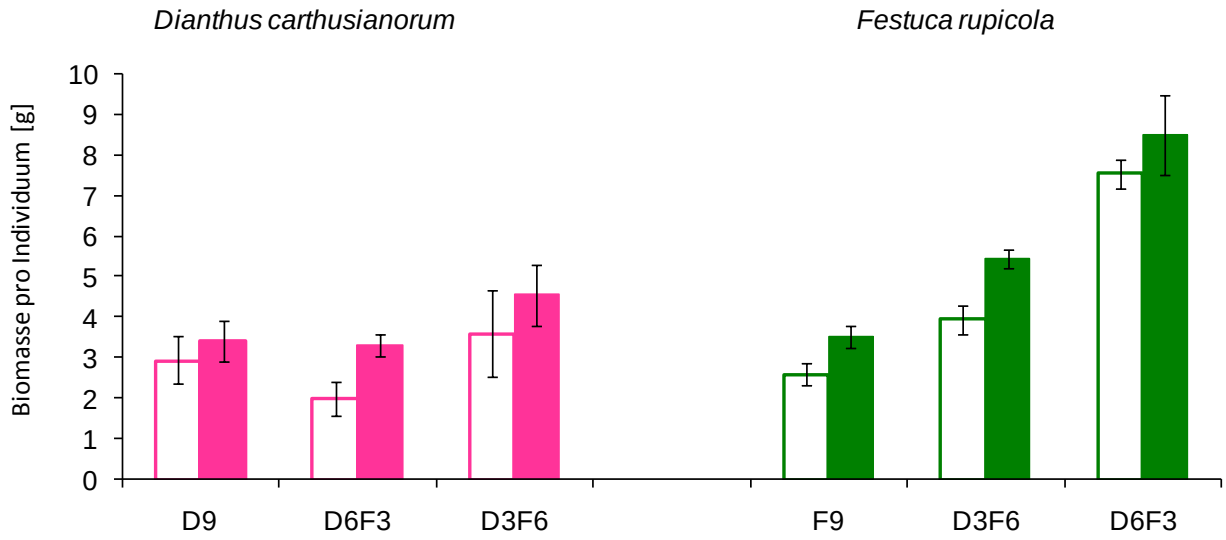

Abb. 1: Biomasse pro Individuum [g] in den Monokulturen und Mischungen von *Dianthus carthusianorum* und *Festuca rupicola* mit (☐) und ohne (■) Schnitt (Mittelwerte und Standardfehler).

Fig. 1: Biomass per individual [g] in monocultures and mixtures of *Dianthus carthusianorum* and *Festuca rupicola* with (☐) and without (■) clipping (mean + SE).

Die Fitness von *D. carthusianorum*, gemessen an der Anzahl der Blüten pro Individuum, zeigte keinen signifikanten Unterschied bezüglich der Landnutzung, der Mono- und Mischkulturen bzw. der Interaktion Landnutzung*Behandlungen (Abb. 2, Tab. 1). Demgegenüber nahm die Rispenlänge von *F. rupicola* signifikant in den Mischungen im Vergleich zur Monokultur zu, und die geschnittenen Individuen bildeten signifikant kürzere Rispen aus. Es gab jedoch keine signifikante Landnutzung*Behandlungen Interaktion.

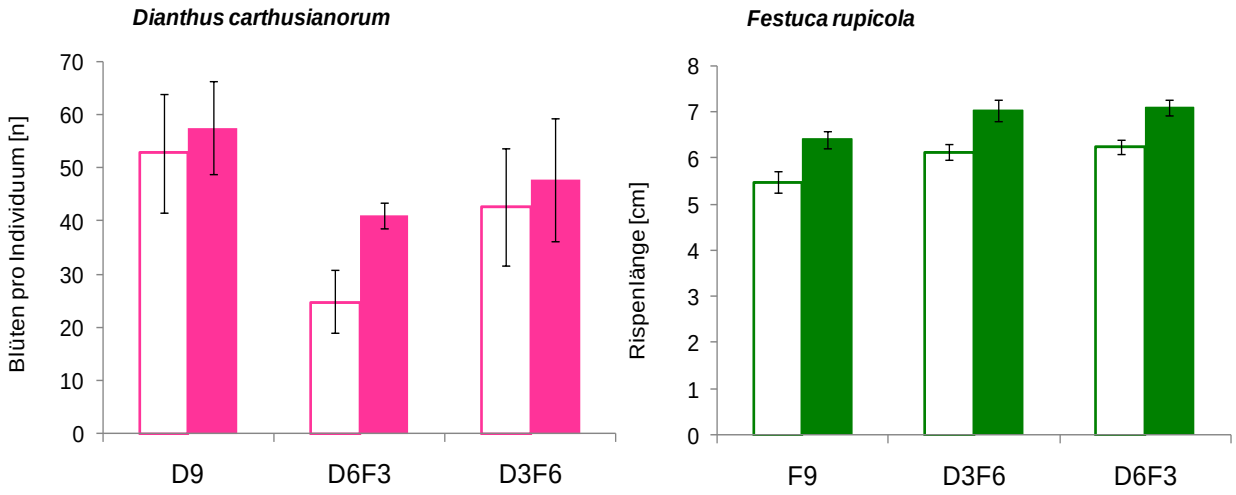

Abb. 2: Anzahl der Blüten pro Individuum [n] von *Dianthus carthusianorum* und Rispenlänge [cm] von *Festuca rupicola* in den Monokulturen und Mischungen der beiden Xerothermrasenarten mit (☐) und ohne (■) Schnitt (Mittelwerte und Standardfehler).

Fig. 2: Number of flowers per individual [n] of *Dianthus carthusianorum* and length of panicles [cm] of *Festuca rupicola* in monocultures and mixtures and with (☐) and without (■) clipping (mean + SE).

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

Die Berechnung des RII ergab keine signifikanten Effekte von Landnutzung, Behandlungen und Landnutzung*Behandlungen Interaktion auf *D. carthusianorum* (Abb. 3, Tab. 1). In Nachbarschaft mit dem Gras wurde die dikotyle Art gehemmt oder kaum beeinflusst. Demgegenüber zeigte *F. rupicola* eine Förderung, die signifikant am höchsten in der Mischung D3F6 war. Es traten jedoch keine signifikanten Effekte durch die Landnutzung bzw. Landnutzung*Behandlungen Interaktion auf.

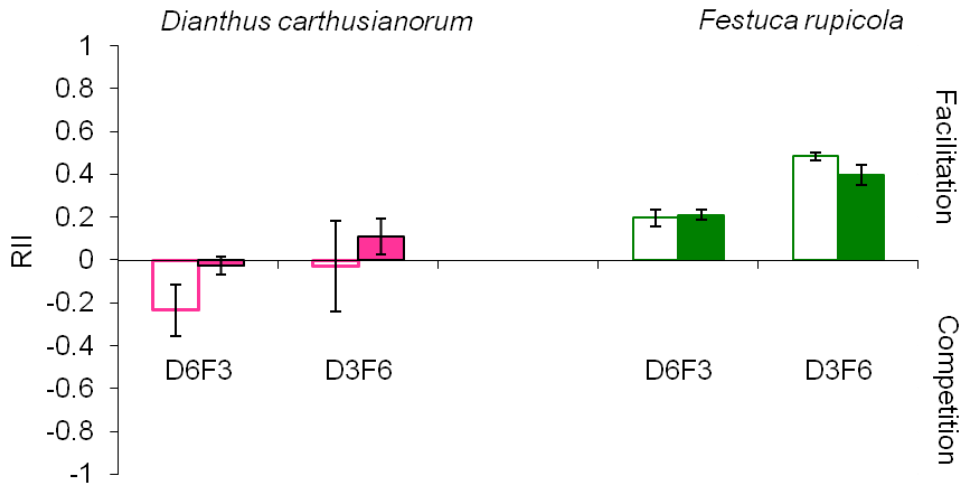

Abb. 3: Relative Interaction Index (RII) von *Dianthus carthusianorum* und *Festuca rupicola* in den Mischungen der beiden Xerothermrasenarten mit (☐) und ohne (■) Schnitt im zweiten Jahr (Mittelwerte und Standardfehler). Positive Werte bedeuten Förderung, negative Werte bedeuten Konkurrenz.

Fig. 3: Relative Interaction Index (RII) of *Dianthus carthusianorum* and *Festuca rupicola* in the mixtures of both grassland species with (☐) and without (■) clipping in the second year (mean + SE). Positive values show facilitation, negative values show competition.

Tabelle 1: Ergebnisse der zweifaktoriellen ANOVA der Pflanzenparameter im zweiten Jahr des Konkurrenzversuches (n.s. = nicht signifikant; * = P < 0,05, ** = P < 0,01, *** = P < 0,001).

Table 1: Results of the two-way ANOVA of the plant parameters in the second year of the competition experiment (n.s. = not significant; * = P < 0.05, ** = P < 0.01, *** = P < 0.001).

	Dianthus carthusianorum		*Festuca rupicola*	
Source of variation	F	Sign.	F	Sign.
Biomasse pro Individuum				
Landnutzung (mit/ohne)	2,989	n.s.	8,028	**
Behandlungen	2,456	n.s.	54,083	***
Landnutzung * Behandlungen	0,202	n.s.	0,226	n.s.
Fitnessparameter				
Landnutzung (mit/ohne)	1,343	n.s.	31,158	***
Behandlungen	2,989	n.s.	8,412	**
Landnutzung * Behandlungen	0,264	n.s.	0,018	n.s.
Relative Interaction Index (RII)				
Landnutzung (mit/ohne)	1,776	n.s.	1,059	n.s.
Behandlungen	1,705	n.s.	47,307	***
Landnutzung * Behandlungen	0,660	n.s.	2,136	n.s.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

3.2. Auswirkungen von Eutrophierung und Erwärmung

Unter nährstoffarmen Bedingungen unterschieden sich Biomasse und Anzahl der Blätter von *D. carthusianorum* nicht signifikant zwischen den einzelnen Artmischungen unter aktuellen Temperaturbedingungen (Abb. 4). Auch unter prognostizierten Temperaturbedingungen variierte die Biomasse nicht signifikant, jedoch die Blattanzahl. Nach Nährstoffzugabe stiegen Biomasse und Blattanzahl um ca. das Zehnfache an. Unter aktuellen Temperaturbedingungen nahm die Biomasse signifikant mit steigender Anzahl der Individuen von *D. carthusianorum* in den Töpfen zu, aber die Anzahl der Blätter unterschied sich nicht signifikant. Demgegenüber nahmen Biomasse und Blattanzahl signifikant mit steigender Anzahl der dikotylen Art unter prognostizierten Temperaturbedingungen ab.

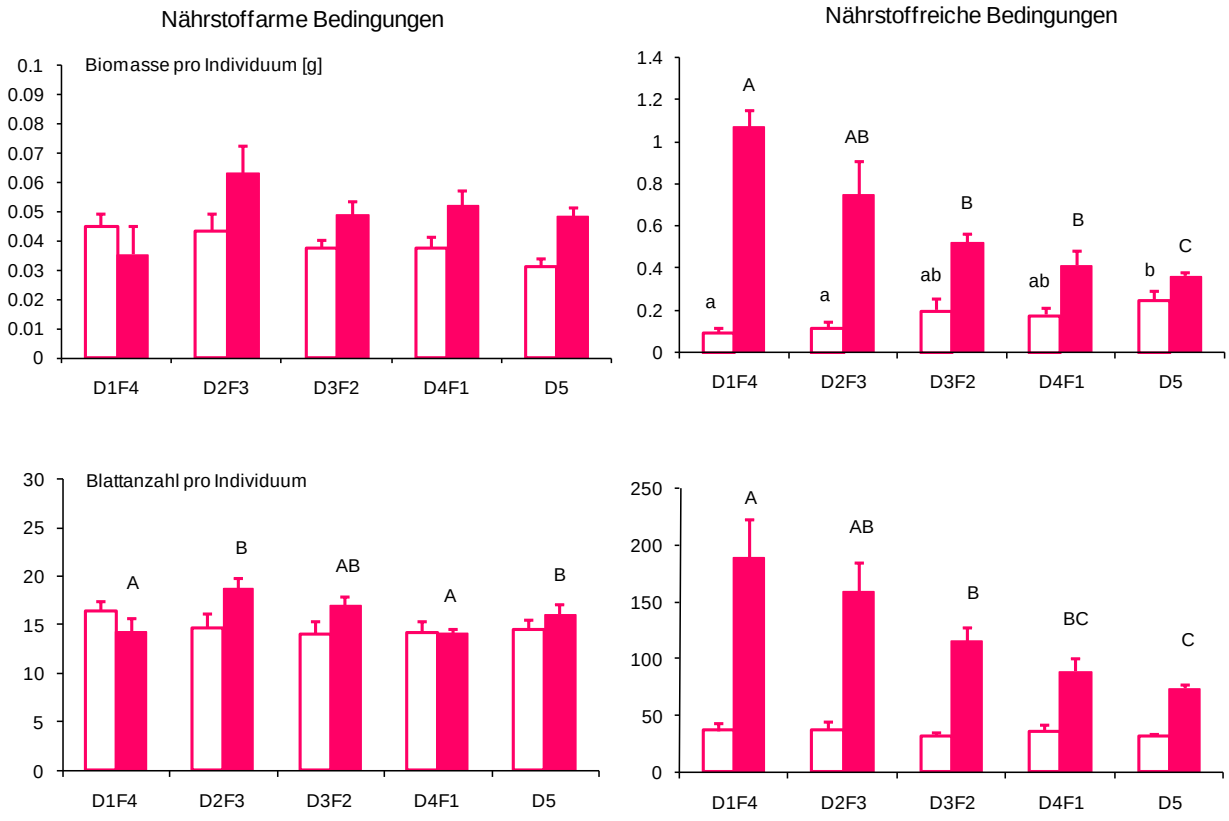

Abb. 4: Entwicklung von Biomasse und Blattanzahl pro Individuum von *Dianthus carthusianorum* in Monokulturen und Mischungen unter nährstoffarmen (links) und nährstoffeichen (rechts) Bedingungen sowie unter aktuellen (☐) und prognostizierten (■) Klimabedingungen (Mittelwerte und Standardfehler; Buchstaben zeigen signifikante Gruppen).

Fig. 4: Performance of biomass und number of leaves per individual of *Dianthus carthusianorum* in monocultures and mixtures under nutrient poor (left) and nutrient rich (right) conditions under current (☐) and predicted (■) climate conditions (mean + SE; letters show significant groups).

Unter nährstoffarmen Bedingungen zeigte *F. rupicola* keine signifikanten Unterschiede in der Biomasse unter aktuellen und prognostizierten Temperaturbedingungen, nur die Blattanzahl variierte signifikant unter aktuellen Temperaturbedingungen (Abb. 5). Die Zugabe von Nährstoffen verursachte einen Anstieg der Biomasse um das Zehnfache und eine vergrößerte Blattanzahl um das Dreifache. Unter aktuellen Temperaturbedingungen nahmen Biomasse und Blattanzahl

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

signifikant mit steigender Anzahl der *F. rupicola*-Individuen im Topf zu, wohingegen beide Parameter unter prognostizierten Bedingungen nicht variierten.

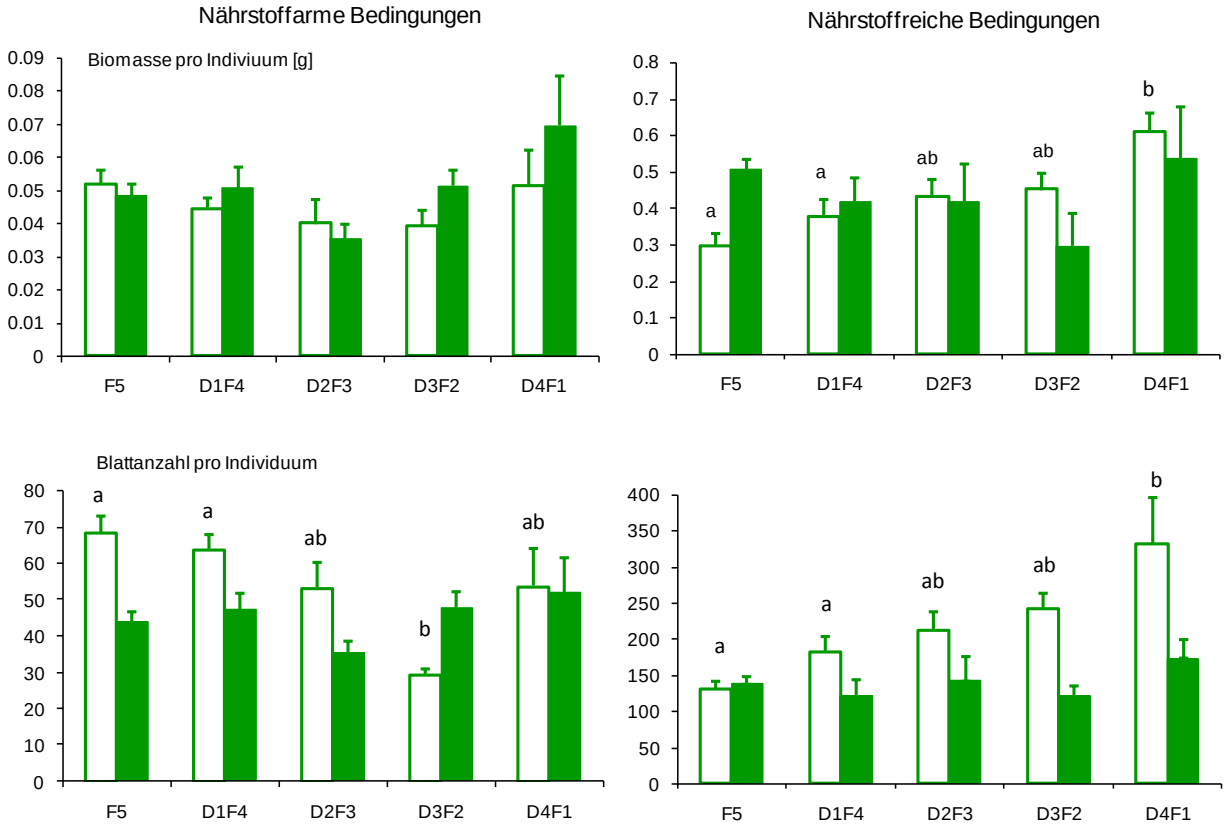

Abb. 5: Entwicklung von Biomasse und Blattanzahl pro Individuum von *Festuca rupicola* in Monokulturen und Mischungen unter nährstoffarmen (links) und nährstoffeichen (rechts) Bedingungen sowie unter aktuellen (☐) und prognostizierten (■) Klimabedingungen (Mittelwerte und Standardfehler; Buchstaben zeigen signifikante Gruppen).

Fig. 5: Performance of biomass und number of leaves per individual of *Festuca rupicola* in monocultures and mixtures under nutrient poor (left) and nutrient rich (right) conditions under current (☐) and predicted (■) climate conditions (mean + SE; letters show significant groups).

Die Ergebnisse der dreifaktoriellen ANOVA zeigten, dass Nährstoffzufuhr die Pflanzenparameter beider Arten signifikant förderte (Tabelle 2). Bei *D. carthusianorum* bewirkt auch der Anstieg der Temperatur einen signifikanten Zuwachs von Biomasse und Blattanzahl. Auch die Nährstoff*Temperatur Interaktion bewirkte ebenso eine signifikante Zunahme aller Pflanzenparameter der dikotylen Art, aber die Interaktion zwischen Temperatur*Mischungsverhältnis bewirkte nur eine signifikante Steigerung der Biomasse. Ebenso steigerte die Interaktion zwischen allen drei Umweltfaktoren die Biomasse von *D. carthusianorum*. Überraschenderweise wurde die Biomasse von *F. rupicola* nicht signifikant durch Temperaturerhöhung oder die unterschiedlichen Mischungen oder ihre Interaktionen beeinflusst. Nur die Interaktion von Nährstoff*Temperatur*Mischungsverhältnis zeigte signifikante Effekte. Die Anzahl der Blätter war unter Erwärmung sogar signifikant reduziert und wurde signifikant beeinflusst durch die Interaktionen, die den Faktor Nährstoff enthielten.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

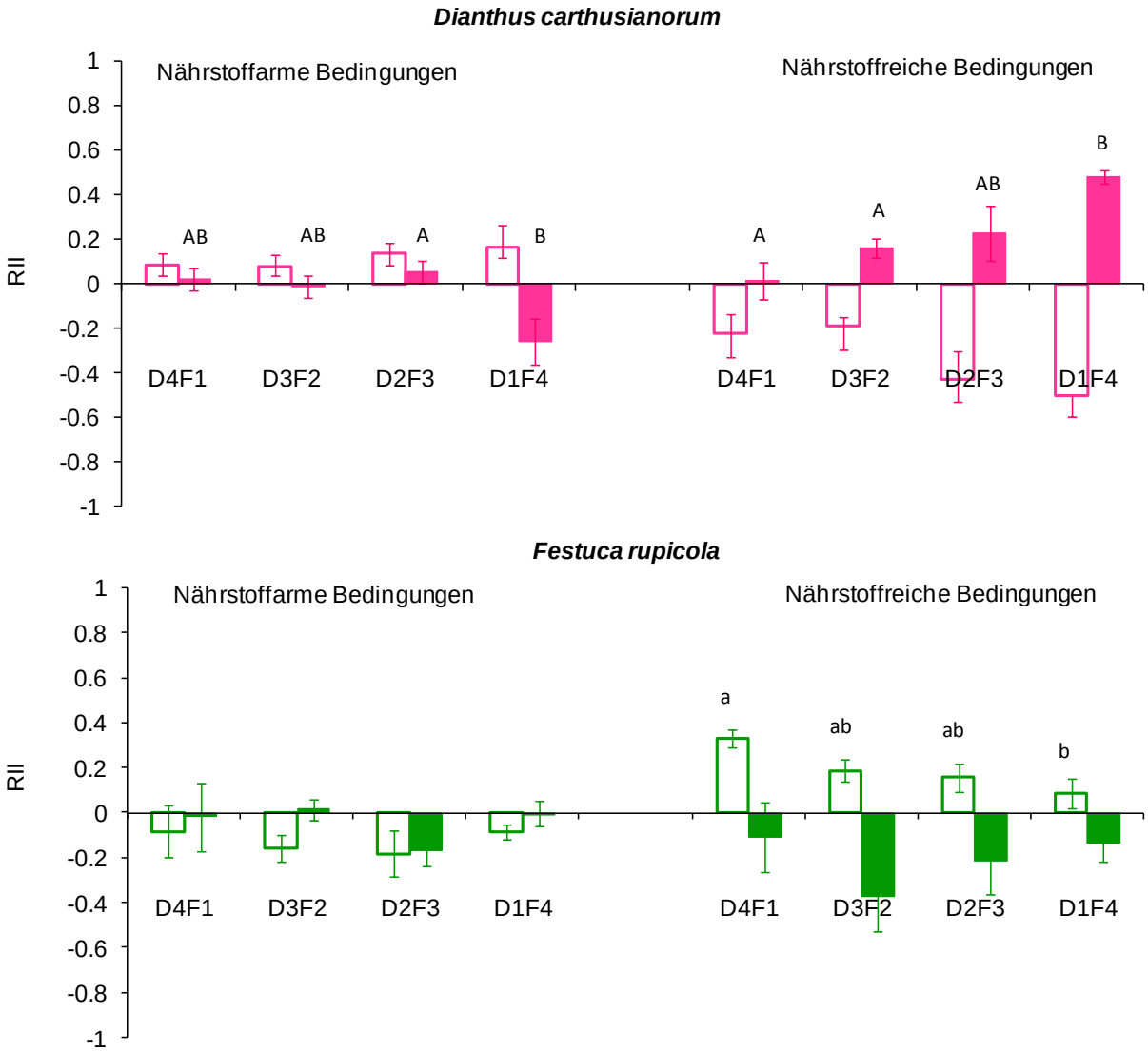

Abb. 6: RII von *Dianthus carthusianorum* und *Festuca rupicola* in den Mischungen der beiden Xerothermrasenarten unter nährstoffarmen (links) und nährstoffreichen Bedingungen (rechts) unter aktuellen (☐) und unter prognostizierten Klimabedingungen (■) (Positive Werte zeigen Förderung, negative Werte zeigen Konkurrenz (Mittelwerte und Standardfehler; Buchstaben zeigen signifikante Gruppen).

Fig. 6: RII of *Dianthus carthusianorum* and *Festuca rupicola* in the mixtures of both grassland species under nutrient poor (left) and under nutrient rich conditions (right) under current (☐) and under predicted climate conditions (■). Positive values show facilitation, negative values show competition (mean + SE; letters show significant groups).

Die positiven und negativen Interaktionen zwischen den beiden Arten waren generell gering unter nährstoffarmen Bedingungen (Abb. 6): Während *D. carthusianorum* unter aktuellen Temperaturen leicht durch die Nachbarschaft der anderen Art gefördert und *F. rupicola* leicht unterdrückt wurde, waren die pflanzlichen Interaktionen nach Temperaturerhöhung mehr oder weniger neutral. Nach Nährstoffzufuhr litt *D. carthusianorum* unter der Konkurrenz des Grases bei aktuellen Temperaturbedingungen; nach Erwärmung wurde die dikotyle Art jedoch gefördert. Die Förderung von *D. carthusianorum* stieg mit zunehmender Anzahl der Gras-Individuen im Topf signifikant an. Demgegenüber nahm die Förderung von *F. rupicola* unter aktuellen Temperaturen mit steigender Anzahl der dikotylen Art im Topf zu. Nach Erwärmung litt das Gras deutlich unter der Konkurrenz der dikotylen Art.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

Die Ergebnisse der dreifaktoriellen ANOVA zeigten (Table 2), dass der RII von *D. carthusianorum* signifikant durch Nährstoffzugabe und Temperaturveränderung und die Interaktionen Nährstoff*Temperatur und Nährstoff*Temperatur*Mischungsverhältnis beeinflusst wurden. Andererseits hatte nur die Temperaturänderung bzw. die Interaktion zwischen Nährstoffgabe und Temperaturänderung einen signifikanten Effekt auf den RII von *F. rupicola*.

Tabelle 2: Ergebnisse der dreifaktoriellen ANOVA für Biomasse und Anzahl der Blätter pro Individuum und dem RII der beiden Xerothermrasenarten (n.s. = nicht signifikant; * = P < 0.05, ** = P < 0,01, *** = P < 0,001).

Table 2: Results of the three-way ANOVA of biomass and number of leaves per individual and the RII of both grassland species (n.s. = not significant; * = P < 0.05, ** = P < 0.01, *** = P < 0.001).

Source of variation	df	Biomasse pro Individuum [g]		Blattanzahl pro Individuum		df	Relative Interaction Index (RII)	
		F	P	F	P		F	P
Dianthus carthusianorum								
Nährstoff	1	543,337	***	612,566	***	1	5,268	*
Temperatur	1	100,510	***	140,092	***	1	24,389	***
Mischungsverhältnis	4	0,414	n.s.	3,304	*	3	0,219	n.s.
Nährst. * Temp.	1	61,784	***	112,795	***	1	82,987	***
Nährst. * Misch.	4	1,474	n.s.	1,810	n.s.	3	1,810	n.s.
Temp. * Misch.	4	2,824	*	1,622	n.s.	3	1,655	n.s.
Nährst. * Temp. * Misch.	4	12,040	***	2,414	n.s.	3	9,586	***
Fehler	140					112		
Festuca rupicola								
Nährstoff	1	379,806	***	367,245	***	1	2,489	n.s.
Temperatur	1	0,670	n.s.	20,181	***	1	10,553	**
Mischungsverhältnis	4	1,954	n.s.	2,037	n.s.	3	1,487	n.s.
Nährst. * Temp.	1	3,401	n.s.	6,299	*	1	24,527	***
Nährst. * Misch.	4	0,981	n.s.	4,587	*	3	0,896	n.s.
Temp. * Misch.	4	1,323	n.s.	1,000	n.s.	3	0,390	n.s.
Nährst. * Temp. * Misch.	4	2,769	*	4,758	**	3	0,957	n.s.
Fehler	140					112		

4. Diskussion

4.1. Auswirkungen von Landnutzungsänderungen

Die Ergebnisse des zweijährigen Freilandversuches zeigten, dass das expansive Gras *F. rupicola* signifikant auf die simulierte Landnutzung mit geringerer Biomasseproduktion und verminderter Reproduktion (kürzeren Rispen) reagierte, während der Schnitt keinen signifikanten Effekt auf Biomasse und Blütenzahl von *D. carthusianorum* hatte. Der Vergleich der Entwicklung von *F. rupicola* zwischen der Monokultur und den Mischungen zeigte, dass das Gras stärker unter innerartlicher als unter zwischenartlicher Konkurrenz litt, wohingegen bei *D. carthusianorum* keine signifikanten Änderungen auftraten. Der RII wies auf eine Förderung von *F. rupicola* und einen mehr oder weniger kompetitiven Effekt auf *D. carthusianorum* hin. Dies stimmt mit den Ergebnissen von DEL-VAL & CRAWLEY (2005) überein, die eine kompetitive Hierarchie im Grasland nachwiesen, in denen monokotyle Arten wie Gräser stärkere Konkurrenten sind als dikotyle Arten. Auch CARLSEN et al. (2001) konnten mit einem Konkurrenzversuch zeigen, dass die in Kalifornien seltene endemisch annuelle Art *Amsinckia grandiflora* (Boraginaceae) durch die Konkurrenz von neophytischen annuellen Gräsern zurückgedrängt wurde, sich aber in Nachbarschaft mit dem einheimischen ausdauernden Gras *Poa secunda* besser entwickelte. Beide Grastypen

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

führten jedoch zu einer Reduzierung der Biomasse und zur Abnahme der Infloreszenzen bei *Amsinckia grandiflora*. In weiteren Versuchen wurde eine zunehmende Konkurrenz zwischen der niederwüchsigen Art *Alyssum montanum* und *F. rupicola* mit steigender Dichte des Grases nachgewiesen (PARTZSCH et al. 2011). Andererseits wurde die seltene Xerothermrasenart *Campanula glomerata* in Nachbarschaft mit *F. rupicola* teilweise gefördert, aber in Nachbarschaft mit *Poa angustifolia* deutlich unterdrückt (PARTZSCH & BACHMANN 2011), was durch die unterschiedlichen Wuchsformen beider Gräser und die verschiedenen Strategietypen bedingt ist. Das Zusammenspiel zwischen „facilitation" und „competition" soll durch die Strategietypen und die Umweltfaktoren beeinflusst werden (CHEN et al. 2009). Die in dieser Studie untersuchte *D. carthusianorum* gehört zu dem intermediären CSR-Typ und ist weniger konkurrenzkräftig, wohingegen das horstbildende Gras *F. rupicola* als stresstoleranter Konkurrent (CS-Stratege) eine höhere Konkurrenzkraft besitzt (FRANK & KLOTZ 1990).

Verschiedene Autoren konnten zeigen, dass Landnutzung unterschiedliche Auswirkungen auf die Entwicklung der Pflanzenarten haben kann. Zum einen kann der Schnitt zur Reduktion von Biomasse und Blütenzahl führen (EDWARDS 1985, KLUTH et al. 2003, HEJCMAN et al. 2010), ähnlich wie hier für *F. rupicola* demonstriert. Zum anderen kann aber auch eine verstärkte Biomasse- und Blütenbildung ausgelöst werden (MUEGGLER 1972, GEORGIADIS et al. 1989, ESMAEILI et al. 2009). Dies zeigt, dass Pflanzenarten in unterschiedlicher Weise auf Landnutzungsänderungen reagieren und die Beweidungsgeschichte einen großen Einfluss auf die Physiognomie von Grasländern hat und ihrer Fähigkeit Beweidung zu ertragen bzw. zu begünstigen (MACK & THOMPSON 1982, MILCHUNAS et al. 1988, POTT 1996). Es konnte nachgewiesen werden, dass Landnutzung (Beweidung/Mahd) die Biodiversität von Grasland steigert und vor allem langfristige Beweidung den Artenreichtum generell und den Anteil seltener und gefährdeter Pflanzenarten steigert (COLLINS et al. 1998, PARTZSCH 2001, PYKÄLÄ 2003).

4.2. Auswirkungen von „Global change"

Die beiden Xerothermrasenarten *D. carthusianorum* und *F. rupicola* reagierten unterschiedlich auf die manipulierten Umweltfaktoren. Während Eutrophierung einen starken Einfluss auf das Wachstum beider Arten hatte, war die Reaktion auf Erwärmung unterschiedlich. Dabei wurde die Biomasse der beiden Arten unter nährstoffarmen Bedingungen nicht durch die benachbarte Pflanze beeinflusst, und zwar sowohl unter aktuellen als auch unter prognostizierten Temperaturbedingungen. Nach Nährstoffzugabe war das Wachstum signifikant erhöht und die Arten erreichten ein Entwicklungsstadium, in dem sie viel früher als unter natürlichen, nährstoffarmen Bedingungen interagierten. Nach Erwärmung stiegen alle Parameter von *D. carthusianorum* stark an. Bei *F. rupicola* kam es aber zu keinem signifikanten Biomassezuwachs, die Anzahl der Blätter war sogar signifikant reduziert, sowohl unter nährstoffarmen als auch unter nährstoffreichen Bedingungen. Ähnliche, artspezifische Effekte fanden auch ZHANG et al. (2008), bei denen die Biomasse und Wuchshöhe von *Festuca rubra* abnahm, während die Parameter von *Trifolium pratense* mit steigender Temperatur und Nährstoffzugabe unverändert blieben. Dies stimmt auch mit den Ergebnissen aus arktischen und alpinen Ökosystemen überein, wo *Ledum palustre* und *Empetrum nigrum* eine Zunahme in Wuchshöhe und Biomasse zeigten, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* und *Arctostaphylos alpinus* aber nicht (KUODO & SUZUKI 2003), oder aus mediterranem Buschland, in dem *Erica multiflora* nach Erwärmung gefördert und *Globularia alypum* gehemmt wurde (LLORENS et al. 2004). Anderseits berichteten HOVENDEN et al. (2008), dass Keimlinge des temperaten Grases *Austrodanthonia caespitosa*, die von erwärmten Pflanzen stammten, um 20 % kleiner waren als die von nicht erwärmten Individuen und schlussfolgerten, dass die globale Erwärmung

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

wahrscheinlich zu einem reduzierten Populationswachstum und Ausbreitung des dominanten Grases führen wird.

Einerseits bewirkt Nährstoffzugabe das verstärkte Wachstum von Xerothermrasenarten (WILLEMS & BOBBINK 1990, BOBBINK et al. 1998, DUPRÉ et al. 2010), anderseits wird ein Verlust von Biomasse durch temperaturempfindliche Atmungsprozesse verursacht (YOSHIDA 1981, AMTHOR 2000), die den Anteil an verfügbaren Assimilaten für das Wachstum reduzieren (MONTEITH 1981). Der schnellere Anstieg der Nachttemperaturen im letzten Jahrhundert (EASTERLING et al. 1997) führte zu einer negativen Ertragsentwicklung von landwirtschaftlichen Produkten wie Mais, Weizen, Hirse und Soja (BROWN & ROSENBERG 1997). Bei Reis traten sogar Biomasseverluste von 10 % bei einer Erwärmung um jeweils 1 °C auf (PENG et al. 2004). Im Gegensatz dazu führte eine nächtliche Erwärmung zu einer Atmungssteigerung um 36,3 % bei zwei dominanten Gräsern der temperaten Steppe in Nordchina, die den Kohlehydratverbrauch in den Blättern förderte und eine Erhöhung der Photosynthese am darauffolgenden Tag um 19,8 % bewirkte (WAN et al. 2009). Derartige artspezifische Reaktionen auf Erwärmung führen zu einem Wechsel der kompetitiven Fähigkeiten entlang eines Umweltgradienten (ZHANG et al. 2008), wie auch die in dieser Studie vorgestellten Ergebnisse verdeutlichen.

Während die beiden Xerothermrasenarten unter nährstoffarmen Bedingungen kaum oder gar nicht interagierten, waren aufgrund des verstärkten Wachstums nach Nährstoffzugabe die Interaktionen deutlich ausgeprägt. Dabei litt *D. carthusianorum* unter aktuellen Temperaturbedingungen unter Konkurrenz der benachbarten Grasart, wohingegen *F. rupicola* durch die Anwesenheit der dikotylen Art gefördert wurde. Überraschenderweise schlugen die pflanzlichen Interaktionen nach Erwärmung genau ins Gegenteil um, so dass *D. carthusianorum* gefördert und *F. rupicola* gehemmt wurde. Auch KUODO & SUZUKI (2003) fanden, dass Konkurrenz nach Erwärmung (zwischen 1,5 - 2,3 °C) begünstigt wird und die weniger konkurrenzkräftige *Vaccinium vitis-idaea* durch andere Arten unterdrückt wurde. Ebenso wurde ein Wechsel zwischen Förderung und Konkurrenz von GREENLEE & CALLAWAY (1996), CHOLER et al. (2001), BERTNESS & EWANCHUK (2002) und KIKVIDZE et al. (2006) beschrieben, was die vorgestellten Ergebnisse bestätigen.

Die Unterschiede in den physiologischen und morphologischen Merkmalen der Pflanzen bewirken unterschiedliche Entwicklungen und Interaktionen (ZHANG et al. 2008). So bestimmen Lebensform/-dauer und Strategietyp (GRIME 1977) der koexistierenden Pflanzen sowie die Art der Stressfaktoren, die in ressourcenbedingte (z. B. Wasser, Nährstoffe, Licht) und nicht ressourcenbedingte Faktoren (z. B. Temperatur, Wind, Salinität, Bodenstruktur) unterschieden werden, das Zusammenspiel zwischen „facilitation" und „competition" (CHEN et al. 2009, MAESTRE et al. 2009). Die Kombination der beiden Stressfaktoren (Nährstoffe und Temperatur) führte einerseits zu einer Verminderung der Konkurrenzkraft des Grases und anderseits zu einer Verstärkung der kompetitiven Fähigkeit der dikotylen Art. Dies stimmt mit SALA et al. (2000) überein, wonach multiple Umweltveränderungen synergistische oder antagonistische Effekte bewirken können.

5. Schlussfolgerungen

Die hier vorgestellten Ergebnisse der ersten Studie (vgl. PARTZSCH 2011) zeigen, dass der Wegfall der traditionellen Landnutzung (Beweidung/Mahd) zum einen zu einer Expansion der Grasart *F. rupicola* führen, zum anderen einen Rückgang der begleitenden dikotylen Arten verursachen kann. Für einen zukünftigen Schutz von artenreichen Xerothermrasen ist deshalb die Wiedereinführung der traditionellen Landnutzung von ausschlaggebender Bedeutung, um den gegenwärtigen Trend der Ausbreitung von Grasarten entgegenzuwirken.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

Anderseits zeigen die Ergebnisse der zweiten Studie (vgl. PARTZSCH 2013), dass Umweltveränderungen in Bezug auf Eutrophierung und Erwärmung einem Wechsel der Artenkombination in der Xerothermrasen bewirken können, indem das gegenwärtig stark dominierende Gras *F. rupicola* gehemmt und die seltenere dikotyle Art *D. carthusianorum* gefördert wird. Aus naturschutzfachlicher Perspektive kann dies einen positiven Effekt auf den Erhalt bzw. die Zunahme der Biodiversität in steppenähnlichen Ökosystemen bewirken. Für die Bewertung der Interaktionen zwischen Gräsern und Dikotylen sind aber noch weitere Untersuchungen notwendig, um ein besseres Verständnis für deren Interaktionen und Dynamik unter verschiedenen Umweltbedingungen zu erlangen.

Danksagung

Für die Hilfe bei der Durchführung der Konkurrenzversuche bedanke ich mich bei Frau Christine Voigt und für die kritische Sichtung des Manuskripts bei Frau Prof. Isabell Hensen und Dr. Anselm Krumbiegel.

Literatur

AMTHOR, J.S. (2000): Direct effect of elevated CO_2 on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small. – Tree Physiol. 20: 139–144.

ARMAS, C., ORDIALES, R. & PUGNAIRE, F.I. (2004): Measuring plant interactions: a new comparative index. – Ecology 85: 2682–2686.

BALMER, O. & ERHARDT, A. (2000): Consequences of succession on extensively grazed grassland for central European butterfly communities: rethinking conservation practices. – Conserv. Biol. 14: 746–757.

BELSKY, A. J. (1994): Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree grass competition. – Ecology 75: 922–932.

BERTNESS, M.D. & EWANCHUK, P.J. (2002): Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. – Oecologia 132: 392–401.

BOBBINK, R., HORNUNG, M. & ROELOFS, J.G.M (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. – Plant Ecology 86: 717–738.

BORNKAMM, R. (2006). Fifty years vegetation development of a xerothermic calcareous grassland in Central Europe after heavy disturbance. – Flora 201: 249–267.

BROOKER, R.W. (2006): Plant-plant interaction and environmental change. – New Phytologist 171: 271–284.

BROOKER, R.W., MAESTRE, F.T., CALLAWAY, R.M., LORTIE, C.L., CAVIERES, L.A., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P., TIELBÖRGER, K., TRAVIES, J.M.J., ANTHELME, F., ARMAS, C., COLL, L., CORCKET, E., DELZON, S., FOREY, E., KIKVIDZE, Z., OLOFSSON, J., PUGNAIRE, F., QUIROZ, C. L., SACCONE, P., SCHIFFERS, K., SEIFAN, M., TOUZARD, B., & MICHALET, R. (2008): Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. – J. Ecology 96: 18–34.

BROWN, R.A. & ROSENBERG, N.J. (1997): Sensitivity of crop yield and water use to change in a range of climatic factors and CO_2 concentrations: A simulation study applying EPIC to the central United Stated. – Agricult. Forest Meteo. 83: 171–203.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J. & BERTNESS, M.D. (2003): Inclusion of facilitation into ecological theory. – Trends Ecol. Evol. 18: 119–125.

CALLAWAY, R.M. (1995): Positive interactions among plant. – Bot. Rev. 61: 306–349.

CALLAWAY, R.M. (2007): Positive interactions and interdependence in plant communities. – Springer, Dordrecht.

CALLAWAY, R.M. & WALKER, L.R. (1997): Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. – Ecology 78: 1958–1965.

CALLAWAY, R.M., BROOKER, R.W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C.J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F.I., NEWINGHAM, B., ASCHEHOUG, E.T., ARMAS, C. & COOK, B.J. (2002): Positive interaction among plants increase with stress. – Nature 417: 844–848.

CARLSEN, T.M., MENKE, J.W. & PAVILK, B.M. (2001): Reducing competitive suppression of a rare annual forb by restoring native California perennial grasslands. – Restoration Ecol. 8: 18–29.

CHEN, S.-Y., XU, J., MAESTRE, F.T., CH, C.-J., WAND, G. & XIAO, S. (2009): Beyond dual-lattice models: Incorporating plant strategies when modeling the interplay between facilitation and competition along environmental severity gradients. – J. Theor. Biol. 258: 266–273.

CHOLER, P., MICHALET, R. & CALLAWAY, R.M. (2001): Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. – Ecology 82: 3295–3308.

DE WIT, C.T. (1960): On competition. – Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen 66: 1–82.

DEL-VAL E. & CRAWLEY, M.J. (2005): What limits herb biomass in grasslands: competition of herbivory? – Oecologia 142: 202–211.

COLLINS, S.L., KNAPP, A.K., BRIGGS, J.M., BLAIR, J.M. & STEINAUER, E.M. (1998): Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. – Science 280: 754–747.

DÖRING, J. (2004): Zu den Klimaverhältnissen im östlichen Harzvorland. – Hercynia N.F. 37: 137–154.

DOSTÁLEK, J. & FRANTÍK, T. (2008): Dry grassland plant diversity conservation using low-intensity sheep and goat grazing management: case study in Prague (Czech Republic). – Biodivers. Conserv. 17: 1439–1454.

DUPRE, C., STEVENS, C.J., RANKE, T., BLEEKER, A., PEPPLER-LISBACH, C., GOWING, D.J.G., DISE, N.B., DORLAND, E., BOBBINK, R. & DIEKMANN, M. (2010): Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. – Global Change Biol. 16: 344–357.

EASTERLING, D.R., HORTON, B., JONES, P.D., PETERSON, T.C., KARL, T.R., PARKER, D.E., SALINGER, M.J., RAZUVAYEV, V., PLUMMER, N., JAMASON, P. & FOLLAND, C.K. (1997): Maximum and minimum temperature trends for the globe. – Science 277: 363–367.

EDWARDS, J. (1985): Effects of herbivory by moose on flower and fruit production of *Aralia nudicaulis*. – J. Ecol. 73: 861–868.

ENYEDI, Z.K., RUPRECHT, E. & DEÁK, M. (2008): Long-term effects of the abandonment of grazing on steppe-like grasslands. – Appl. Veg. Sci. 11: 53–60.

ESMAEILI, M.M., BONIS, A., BOUZILLÉ, J.-B., MONY, C. & BENOT, M.-L. (2009): Consequence of ramet defoliation on plant clonal propagation and biomass allocation: Example of five rhizomatous grassland species. – Flora 204: 25–33.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

FOWLER, N. (1986): The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. – An. Rev. Ecol. Syst. 17: 89–110.

FRANK, D. & KLOTZ, S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. – Wiss. Beitr. Martin-Luther Univ., Halle-Wittenberg. 1990/32 (P41).

FRANZ, H. (1952/53): Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. – Ver. Verbreitung naturwissensch. Kenntnisse 93: 27–45.

GAO, Y.Z., WANG, S.P., HAN, X.G., PATTON, B.D. & NYREN, P.E. (2005): Competition between *Artemisia frigida* and *Cleistogenes squarrosa* under different clipping intensities in replacement series mixtures at different nitrogen levels. – Grass and Forage 6: 119–127.

GEORGIADIS, N.J., RUESS, R.W., MCNAUGHTON, S.J. & WESTERN, D. (1989): Ecological conditions that determine when grazing stimulates grass production. – Oecologia 81: 316–322.

GREENLEE, J.T. & CALLAWAY, R.M. (1996): Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. –Am. Nat. 148: 386–396.

GRIME, J.P. (1973): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. – Nature 242: 344–347.

GRIME, J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. – Am. Nat. 111: 1169–11.

HEJCMAN, M., ČEŠKOVÁ, M., SCHELLBERG, J. & PÄTZOLD, S. (2010): The Rengen Grassland Experiment: Effect of Soil Chemical Properties on Biomass Production, Plant Species Composition and Species Richness. – Folia Geobot. 45: 125–142.

HERBEN, T., KRAHULEC, F., HADINCOVÁ, V., PECHÁCKOVÁ, S. & WILDOVÁ, R. (2003): Year-to-year variation in plant competition in a mountain grassland. – J. Ecol. 91: 103–113.

HOLMGREN, M., SCHEFFER, M. & HUSTON, M.A. (1997): The interplay of facilitation and competition in plant communities. – Ecology 78: 1966–1975.

HORSWILL, P., O'SULLIVAN, O., PHOENIX, G.K., LEE, J.A. & LEAKE, J.R. (2008): Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. – Environ. Pollution 155: 336–349.

HOVENDEN, M.J., WILLS, A.E., CHAPLIN, R.E., VANDER SCHOOR, J.K., WILLIAMS, A.L., OSANAI, Y. & NEWTON, P.C.D. (2008): Warming and elevated CO_2 affect the relationship between seed mass, germinability and seedling growth in *Austrodanthonia caespitosa*, a dominant Australian grass. – Global Change Biol. 14: 1633–1641.

HUSTON, M. (1979): General hypothesis of species-diversity. – Am. Nat. 113: 81–101.

IPCC (2007): Intergovernmental Panel on Climate Change. Fourth Assessment Report. – Working Group I Report on "The Physical Science Basis".

JÄGER, E.J. (ed.) (2011). Exkursionsflora von Deutschland, begründ. von ROTHMALER, W. Gefäßpflanzen: Grundband. – Spektrum, Akad. Verlag, Heidelberg.

KIKVIDZE, Z., KHETSURIANI, L., KIKODZE, D. & CALLAWAY, R.M. (2006): Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. – J. Veg. Sci. 17: 77–82.

KLIMASCHEWSKI, B., EVERS, C. & BRANDES, D. (2006): Untersuchungen zur Einwanderung von Festuco-Brometea- und Koelerio-Corynephoretea-Arten in Brachflächen. In: BÜLTMANN H., HARTMANN T. & HASSE T. (eds.), Trockenrasen auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen. – Arb. Inst. Landschaftsökol. Münster 15: 97–111.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

KLUTH, S., KRUESS, A. & TSHARNTKE, T. (2003): Influence of mechanical cutting and pathogen application on the performance and nutrient storage of *Cirsium arvense*. – J. Appl. Ecol. 40: 334–343.

KORNECK, D., SCHNITTLER, M. & VOLLMER I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen. – SchrR. Vegetationskunde 28: 21–187.

KUIJPER, D.P.J., DUBBELD, J. & BAKKER, J.P. (2005): Competition between two grass species with and without grazing over a productivity gradient. – Plant Ecol. 179: 237–246.

KUODO, G. & SUZUKI, S. (2003): Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan. – Oecologia 135: 280–287.

LLORENS, L., PENUELAS, J., ESTIARTE, M. & BRUNA, P. (2004): Contrasting growth changes in two dominant species of a mediterranean shrubland submitted to experimental drought and warming. – Ann. Bot. 94: 843–853.

MACK, R.N. & THOMPSON, J.N. (1982): Evolution in steppe with few large, hooved mammals. – Am. Nat. 119: 757–773.

MAHN, E.G. (1965): Vegetationsaufbau und Standortverhältnisse der kontinental beeinflußten Xerothermrasengesellschaften Mitteldeutschlands. – Abh. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Math-naturwiss. Kl. 49(1): 1–138.

MAESTRE, F.T., BAUTISTA, S. & CORTINA, J. (2003): Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. – Ecology 84: 3186–3197.

MAESTRE, F.T. & CORTINA, J. (2004): Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from the semiarid steppe. – Proceedings Royal Soc. London B 271: 331–333.

MAESTRE, F.T., CALLAWAY, R.M., VALLADARES, F. & LORTIE, C.J. (2009): Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. – J. Ecol. 97: 199–205.

MASCHINSKI, J., BAGGS, J.E., QUINTANA-ASCENCIO, P.F. & MENGES, E.S. (2006): Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, *Arizona cliffrose*. – Conserv. Biol. 20: 218–228.

MILCHUNAS, D.G., SALA, O.E. & LAUENROTH, W.K. (1988): A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. – Am. Nat. 132: 87–106.

MONTEITH, J.L. (1981): Evaporation and surface temperature. – Quart. J. Royal Meteorol. Soc. 107: 1–27.

MUEGGLER, W.F. (1972): Influence of competition on the response of Bluebunch Wheatgrass to clipping. – J. Range Manage. 25: 88–92.

PARTZSCH, M. (2000): Die Porphyrkuppenlandschaft des unteren Saaletals - Strukturwandel ihrer Vegetation in den letzten vier Jahrzehnten. – Tuexenia 20: 153–187.

PARTZSCH, M. (2001): Die Porphyrkuppenlandschaft des unteren Saaletals - Vergleich der Vegetation der Kuppen in Abhängigkeit von Flächengröße und Genese der Porphyrkuppen. – Bot. Jahrbücher Syst. 123/1: 1–45.

PARTZSCH, M. (2011): Does land use change affect the interaction between two dry grassland species? – Flora 206: 550–558.

PARTZSCH, M. (2013): Growth performance and species interaction of *Festuca rupicola* Heuff. and *Dianthus carthusianorum* L. subjected to temperature increase and Nitrogen addition. – J. Plant Studies 2/ 2: 122–135.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

PARTZSCH, M. & BACHMANN, U. (2011): Is *Campanula glomerata* threatened by competition from expanding grasses? Results from a 5-year pot-experiment. – Plant Ecol. 212: 251–261.

PARTZSCH, M., PIESCH, C. & HENSEN, I. (2011): A comparative study of germination behaviour and plant performance of two dry grassland species. – Folia Geobot. 46: 35–48.

PENG, S., HUANG, J., SHEEHY, J.E., LAZA, R.C., VISPERAS, R.M., ZHONG, X., CENTENO, G.S., KHUSH, G.S. & CASSMAN, K.G. (2004): Rice yields decline with higher night temperature from global warming. – PNAS 101: 9971–9975.

POSCHLOD, P., BAKKER, J.P. & KAHMEN, S. (2005): Changing land use and its impact on biodiversity. – Basic Appl. Ecol. 6: 93–98.

POTT, R. (1996): Die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung xerotherme Vegetationseinheiten in Mitteleuropa unter dem Einfluß ds Menschen. – Tuexenia 16: 337–369.

PUGNAIRE, F.L. & LUQUE, M.T. (2001): Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. – Oikos 93: 42–49.

PYKÄLÄ, J. (2003): Effects of restoration with cattle grazing on plant species composition and richness of semi-natural grasslands. – Biodiv. & Conserv. 12: 221–2224.

RICHTER, B., PARTZSCH, M. & HENSEN, I. (2003): Vegetation, Kultur- und Nutzungsgeschichte der xerothermen Hügellandschaft bei Mücheln/Wettin (Sachsen-Anhalt). – Hercynia 36: 91–121.

RÖMERMANN, C., DUTOIT, T., POSCHLOD, P. & BUISSON, E. (2005): Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. – Biol. Conserv. 121: 21–33.

ROOT, T.L., PRICE, J.T., HALL, K.R., SCHNEIDER, S.H., ROSENZWEIG, C. & POUNDS, J.A. (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – Nature 421: 57–59.

SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M. &WALL, D.H. (2000): Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. – Science 10: 1770–1774.

SPSS (2011): SPSS for Windows 19.0. – SPSS, Chicago.

STEVENS, C.J., THOMPSON, K., GRIME, J.P., LONG, C.J. & GOWING, D.J.G. (2010): Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. – Funct. Ecol. 24: 478–484.

TYLIANAKIS, J.M., DIDHAM, R.K., BASCOMPTE, J. & WARDLE, D.A. (2008): Global change and species interaction in terrestrial ecosystems. – Ecol. Letter 11: 1351–1363.

VEBLEN, K.E. (2008): Season- and herbivore-dependent competition and facilitation in a semiarid savanna. – Ecology 89: 1532–1540.

VITOUSEK, P.M., ABER, J.D., HOWARTH, R.W., LIKENS, G.E., MATSON, P.A., SCHINDLER, D.W., SCHLESINGER, W.H. & TILMAN, D.G. (1997): Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. – Ecol. Appl. 7: 737–750.

WAN, S., XIA, J., LIU, W. & NIU, S. (2009): Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. – Ecology 90: 2700–2710.

WEIGELT, A., SCHUMACHER, J., WALTHER, T., BARTELHEIMER, M.., STEINLEIN, T. & BEYSCHLAG, W. (2007): Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. – J. Ecol. 95: 53–64.

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

WESCHE, K., PARTZSCH, M., KREBES, S., HENSEN, I. (2005): Gradients in dry grassland and heath vegetation on rock outcrops in eastern Germany – an analysis of a large phytosociological data set. – Folia Geobot. 40: 341–356.

WILLEMS, J.H. (1987): Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to species-rich ecosystem. – Biol. Conserv. 40: 301–314.

WILLEMS, J.H. & BOBBINK, R. (1990): Spatial processes in the succession of chalk grassland on old fields in The Netherlands. In: KRAHULEC, F., AGNEW, A.D.Q., AGNEW, S. & WILLEMS, J.H. (eds.): Spatial processes in plant communities. – Academia Prague 237–249.

WHITFORD, G. (2002): Ecology of desert systems. – Academic Press, London.

YOSHIDA, S. (1981): Fundamentals of rice crop science. – Internat. rice research Institute, Los Banos, Philippines.

ZHANG, J., CHENG, G., YU, F., KRÄUCHI, N. & LI, M.H. (2008): Intensity and importance of competition for a grass (*Festuca rubra*) and a legume (*Trifolium pratense*) vary with environmental changes. – J. Integr. Plant Biol. 50: 1570–1579.

Autorin:
Dr. Monika Partzsch
Institut für Biologie/Geobotanik und Botanischen Garten
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Am Kirchtor 1
D-06108 Halle (Saale)
E-Mail: monika.partzsch@botanik.uni-halle.de

http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00059071 09/03/2015

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Braunschweiger Geobotanische Arbeiten

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Partzsch Monika

Artikel/Article: Zum Einfluss von Landnutzungsänderungen, Stickstoffanreicherung und Erwärmung auf die Interaktionen von Xerothermrasenarten 301-320