

Die Xerothermrassenart *Veronica spicata* L.: Populationsstruktur, Etablierung und pflanzliche Interaktionen

Maria SCHULZE, Monika PARTZSCH und Isabell HENSEN

12 Abbildungen und 1 Tabellen

Abstract

SCHULZE, M., PARTZSCH, M., HENSEN, I.: The xerothermic species *Veronica spicata* L.: population structure, establishment and plant-plant interactions. - *Hercynia N. F.* 47 (2014): 87 – 112.

The high biodiversity of xerothermic grasslands in Central Germany developed due to traditional land use over centuries. The political upheaval in 1990 led to an abandonment of grazing in consequence of economical reasons and to a gradually depletion of former species-rich communities. Especially the dominance of particular grass species like *Festuca rupicola* results in a strong decline of dicotyledonous species. As a characteristic species of xerothermic grasslands the rare and endangered *Veronica spicata* was chosen as study species in order to investigate how many populations still exist in Central Germany's porphyry landscape, how big and vital they are, which chances of establishment *V. spicata* shows in grass stands with different densities of *F. rupicola* and how the dicot interacts with the co-existing grass *F. rupicola*.

The following methods were used: 1) In the field, population sizes and plant parameters like number and length of leaves, number and length of infructescences, generative biomass, seed traits of *V. spicata* and the plant communities in which this species occurs, were estimated. 2) Establishment was examined in a pot-experiment, with *F. rupicola*-individuals growing in different densities (F0, F1, F2, F3; six replications). In each pot 20 seeds of *V. spicata* were sown in summer; germination, mortality and growth performance were controlled. 3) Another pot-experiment was conducted in order to investigate the plant-plant interactions between *V. spicata* and *F. rupicola* in different mixtures (V3F6, V6F3) and monocultures (V9, F9; per each six replications). The above-ground biomass, growth height, number and length of leaves and flowering stems, length of infructescences (*V. spicata*) or panicles (*F. rupicola*) and seed traits were determined and the intensity and importance of interactions were calculated by using the Relative Interaction Index (RII) and the Index of Interaction Importance (I_{imp}).

Results showed that from the former 12 populations of *V. spicata* only seven were relocated: two of them were large and stable with ca. 600 individuals, three were mediate populations with ca. 50 till 90 individuals and two were very small with ca. 10 individuals. *Veronica spicata* was found in Fili-pendulo-Helictotrichetum as well as in Festuco-Brachypodietum, but showed no difference in growth performance between the two plant communities. Leaf length and seed weight significantly negatively correlated and the generative biomass significantly positively correlated with population size. In terms of establishment, *V. spicata* did not show significant differences in germination and mortality in the grass-stands with different densities but the survival likelihood was higher in the pots with *F. rupicola*-individuals. Without *F. rupicola* the dicot developed better in terms of growth height and diameter of rosettes. With regard to interactions, *V. spicata* grew significantly better in monocultures than in mixtures, but *F. rupicola* did not show any differences. Thus, the dicot stronger responded to interspecific than to intraspecific competition. Both interaction indices suggested competition against the dicot and neutral till facilitative effects to the grass.

In order to counteract the recent decline of *V. spicata* the reintroduction of a traditional grazing regime of the xerothermic vegetation is necessary, because browsing by animals reduces the competition ability of grasses and woody species and the damage by trampling creates new niches for establishment of actually endangered xerothermic species.

Key words: biodiversity, competition, facilitation, endangered species, establishment, semi-dry grasslands

1 Einleitung

Die Struktur von Pflanzenpopulationen kann anhand ihrer Größe sowie des Alters und der Vitalität und Fitness der Individuen bewertet werden (HARPER & WHITE 1974). Sie wird durch eine Vielzahl von biotischen und abiotischen Faktoren beeinflusst, die wichtig für Ausbreitungsmuster, Altersklasseneinteilung und genetische Struktur sind (HUTCHINGS 1997). Diese Einflussfaktoren regulieren räumliche und zeitliche Veränderungen in der Anzahl der Individuen innerhalb der Populationen (WATKINSON 1997, SILVERTOWN & CHARLESWORTH 2001). Infolge von Bestandsrückgängen von Arten bis hin zum Verlust ganzer Populationen kann es zu Veränderungen in der Vegetationsstruktur kommen, die durch Umweltveränderungen wie Habitatfragmentierung, Klimaveränderungen oder Eutrophierung durch luftgetragene Stickstoffemissionen verursacht werden (QUINN & HARRISON 1988, HOUGHTON et al. 1995, DEIL & LODI 2000, WALTER 2000, DIEKMANN & FALKENGREN-GRERUP 2002, POSCHLOD & WALLISDEVRIES 2002, DUPRÉ et al. 2010). Darüber hinaus führen Landnutzungsänderungen infolge wechselnder Wirtschaftsinteressen zu Veränderungen des biotischen und abiotischen Gefüges innerhalb der Pflanzengesellschaften und in den Verbreitungsmustern von Pflanzenarten (DONOHUE et al. 2000, PARTZSCH 2000, 2001, RÖMERMANN et al. 2005). Eine daraus resultierende Verringerung der Populationsgröße kann eine verminderte genetische Diversität und eine damit einhergehende Inzuchtdepression nach sich ziehen und zu einer verringerten Fitness führen (OOSTERMEIJER 1996, DANNEMANN 2000, HENSEN & WESCHE 2006, BECKER 2013).

Die Fitness einer Art zeigt sich vor allem im Erfolg ihrer Etablierung, einem Prozess, der sowohl die Keimung als auch das Überleben der aus den Samen hervorgegangenen Keimlinge umfasst. Nach JONGEJANS et al. (2006) und JORRITSMA-WIENK et al. (2006) gilt die Etablierungsphase als sensibelste Phase im Lebenszyklus einer Pflanze. Pflanzenmerkmale wie Samengröße und -gewicht, Dormanz, Keimrate und Ausbreitung sind zentrale Komponenten der individuellen Entwicklungsgeschichte (HARPER 1977, FENNER & THOMPSON 2005). Deren Bedeutung für die Fitness von Arten ist seit langem akzeptiert (GRUBB 1977, HIGGINS & RICHARDSON 1999). So lieferte SILVERTOWN (1981) die ersten Beweise für eine positive Korrelation zwischen Samengröße und Keimungsrate. MOLES & WESTOBY (2002) berichteten, dass sich Arten mit großen Samen in der Regel erfolgreicher etablieren als kleinsamige Arten. Der Etablierungserfolg ist dabei stark von der Umgebungsvegetation abhängig, die als kryptische Form der Konkurrenz wirksam werden kann (GRACE 1999). So berichteten eine Reihe von Autoren, dass die lebende Biomasse bzw. die Streuschicht sowohl die Keimung als auch das Überleben der Keimlinge hemmt (BROWN & BUGG 2001, JUTILA & GRAECE 2002, WILLIAMS et al. 2002, BACHMANN et al. 2005). Andererseits können koexistierende Arten in einer Pflanzengesellschaft die Etablierung benachbarter Arten fördern und somit als sogenannte „nurse plants“ fungieren (FRANCO & NOBEL 1988). Sie bewirken positive Effekte, indem sie die Luftfeuchtigkeit erhöhen, extreme Temperaturschwankungen verhindern, Bodeneigenschaften verbessern, Schatten spenden und Schutz vor Herbivoren bieten (HOLMGREN et al. 1997). RYSER (1993) entdeckte solche „nurse plant“-Effekte, die die Etablierung und das Überleben von verschiedenen dikotylen Arten begünstigten, in Halbtrockenrasen des Mesobromion.

Bereits etablierte Pflanzenarten weisen untereinander Interaktionen auf, die sowohl positiv in Form von Förderung („facilitation“) als auch negativ in Form von Konkurrenz („competition“) wirksam sein können. Die Interaktionen zwischen den Pflanzen sind dabei vielfältig und hängen von den Umweltbedingungen und Arteigenschaften ab (CALLAWAY & WALKER 1997, HOLMGREN et al. 1997). So konkurrieren sie um wichtige Ressourcen wie Licht, Nährstoffe, Raum, Bestäuber und Wasser, sie können sich aber ebenso gegenseitig vor negativen Einflüssen durch Herbivoren oder klimatischen Extremen schützen (BROOKER et al. 2008). Positive Wechselwirkungen finden vor allem in Ökosystemen mit hohem physischen Stress wie in Savannen, Wüsten, Trockenrasen, Buschland und Salzmarschen statt (BELSKY 1994, PUGNAIRE & LUQUE 2001, CALLAWAY et al. 2002, BRUNO et al. 2003, MAESTRE & CORTINA 2004). Generell stellen die pflanzlichen Interaktionen wichtige Schlüsselfaktoren für die Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften, deren Produktivität, Struktur und Dynamik dar (FOWLER 1986, CALLAWAY 1995, 2007), die nach DONOHUE et al. (2000) infolge Landnutzungsänderungen gestört werden und somit das Überleben

von Populationen negativ beeinflussen. So zeigten verschiedene Autoren (BALMER & ERHARDT 2000, POSCHLOD & WALLISDEVRIES 2002, MARIOTTE et al. 2013), dass die Beendigung der traditionellen Bewirtschaftung durch Beweidung zu einer Abnahme der Biodiversität infolge veränderter Bedingungen zwischen koexistierenden Arten führte (ZOBEL 1992).

Die Xerothermrassen der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle (Saale) haben sich durch jahrhundertelange Schafbeweidung kontinuierlich entwickelt (RICHTER et al. 2003) und zeichnen sich wie viele andere steppenähnliche Ökosysteme durch eine hohe Biodiversität aus (BAUMBACH & PFÜTZENREUTER 2013). Durch den großflächigen Rückgang der Beweidung nach der politischen Wende um 1990, infolge ökonomischer Zwänge, haben sich viele ursprünglich artenreiche Gesellschaften in artenarme Bestände, die vor allem durch *Festuca rupicola* dominiert werden, verwandelt (PARTZSCH 2000, 2001, WESCHE et al. 2005). Dabei gelten Gräser als starke Konkurrenten, die vor allem die niedrigwüchsigen, dikotylen Arten in ihrem Wachstum hemmen und zurückdrängen (DEL-VAL & CRAWLEY 2005). So gehört *Veronica spicata* zu jenen Arten, die nach FRANK & NEUMANN (1999) einen Bestandsrückgang in Sachsen-Anhalt zeigen. Die Art wurde von PARTZSCH (2001) als Zeiger historisch alter Xerothermrassen ausgewiesen. Sie gehört zu den typischen dikotylen Arten, die seit altersher mit dem gegenwärtig expandierenden Gras *F. rupicola* vergesellschaftet sind. Wir haben sie deshalb als Modellart für unsere Untersuchungen ausgewählt, um folgende Fragen zu klären: 1) Wie sieht die aktuelle Struktur und Vitalität der Populationen in der Porphyrkuppenlandschaft aus, und gibt es Zusammenhänge zwischen der Populationsgröße bzw. den Habitaten (Gesellschaften), in denen die Art vorkommt? 2) Wie erfolgreich kann sich *V. spicata* in unterschiedlich dichten Grasbeständen von *F. rupicola* etablieren? 3) Wie interagiert die seltene dikotyle Art *V. spicata* mit dem expandierenden Gras *F. rupicola*?

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsarten

Veronica spicata L. (Syn.: *Pseudolysimachion spicatum* L. (Opiz); Ähriger Blauweiderich; Plantaginaceae) ist ein ausdauernder, halbrosettiger, 15 – 40 cm hoher Hemikryptophyt. *Festuca rupicola* Heuff. (Furchen-Schwingel; Poaceae) ist ein ausdauerndes, 15 – 80 cm hohes, horstbildendes Gras. Beide Arten sind im submeridionalen bis temperaten Europa verbreitet (JÄGER 2011). Sie kommen hauptsächlich gemeinsam in den Gesellschaften der Festuco-Brometea vor. *Veronica spicata* ist in Sachsen-Anhalt gefährdet und in ihrer Bestandsentwicklung rückläufig (FRANK & NEUMANN 1999, FRANK et al. 2004). In Nordrhein-Westfalen und Schleswig-Holstein (mit Hamburg) ist sie bereits ausgestorben (JÄGER 2011). In Deutschland steht sie unter gesetzlichem Schutz (KORNECK et al. 1996). Demgegenüber ist *F. rupicola* weit verbreitet, hat sich in den letzten 20 Jahren stark ausgebreitet und dominiert weite Bereiche der Xerothermvegetation, u.a. als Ergebnis der veränderten Landnutzung durch Wegfall der Beweidung (PARTZSCH 2000, 2001, 2011).

2.2 Untersuchungsgebiet

Die Porphyrkuppenlandschaft nordwestlich von Halle (Saale) gehört zum östlichen Harzvorland, das durch seine Lage im Regenschatten des Harzes eine klimatische Sonderstellung aufweist. Das hier herrschende, kontinental getönte Klima des Mitteldeutschen Trockengebietes zeichnet sich durch eine jährliche Niederschlagsmenge zwischen 450 und 550 mm und eine Jahresmitteltemperatur von durchschnittlich 9,2°C aus, womit der Raum um Halle zu den trockensten Regionen Deutschlands zählt (DÖRING 2004).

Die Geomorphologie des Gebietes wurde durch vorangegangene glaziale und periglaziale Aktivitäten und durch den erosiven Einfluss der Saale bestimmt. Das Grundgestein bildet überwiegend saurer Porphyry, der weitgehend von basischen Löss-Ablagerungen bedeckt ist. Diese sind an einigen Stellen erodiert und bilden isolierte Kuppen verschiedenen Alters und verschiedener Größe. Dabei sind besonders die größten

und ältesten Kuppen durch eine hohe Artendiversität gekennzeichnet (PARTZSCH 2001). Edaphisch sind die Kuppen durch kleinräumige Verteilungen von saurem Ranker und Syrosem, saurem Cambisol, neutralem bis schwach basischem (Para-)Tschernosem und zum Teil basischer Rendzina charakterisiert. Die edaphischen und mikroklimatischen Bedingungen verursachen ein vielfältiges Vegetationsmosaik, wobei die meisten Gesellschaften den Festuco-Brometea, Sedo-Scleranthetea und Nardo-Callunetea zuzuordnen sind (PARTZSCH 2000, 2013a, WESCHE et al. 2005). Die Gesellschaften sind größtenteils gefährdet und in der Roten Liste aufgeführt (SCHUBERT et al. 2004).

Die fruchtbaren Böden auf den Löss-Ablagerungen im Umfeld der Kuppen werden seit altersher ackerbaulich genutzt, während die weniger produktiven Porphyrkuppen seit dem frühen Mittelalter extensiv mit Schafen beweidet wurden (RICHTER et al. 2003). Nach der politischen Wende um 1990 wurde diese Form der traditionellen Landnutzung aus ökonomischen Gründen nahezu vollständig aufgegeben (PARTZSCH 2000, 2001).

2.3 Untersuchungen zur Populationsstruktur

Die Untersuchung von *V. spicata* sollte an 12 Populationen auf den Porphyrkuppen durchgeführt werden, die im Rahmen von floristisch-phytozoologischen Analysen in den 1990er Jahren mit genauen Standortangaben nachgewiesen wurden. Die Populationen befanden sich auf den Kuppen in Döblitz (I/34, I/35, II/1), Brachwitz (II/5, II/17, III/9), Lettin (IV/4, IV/5, IV/6, IV/8, IV/24) und in Mücheln (PARTZSCH & KRUMBIEGEL 1996).

Zur Charakterisierung der Populationsstruktur wurde jeweils die Populationsgröße über die Anzahl der blühenden Triebe bestimmt. Innerhalb der Populationen wurde in 1 x 1 m Plots die mittlere Wuchshöhe der Umgebungsvegetation durch jeweils 10 Messungen ermittelt. Innerhalb von 4 x 4 m Plots wurde je Population eine Vegetationsaufnahme erstellt. Die Benennung der Pflanzengesellschaften erfolgte nach MAHN (1965). Die Produktivität der Habitats wurde durch zufälliges Werfen (5 x) eines Ernterings ($d = 16,2$ cm) und Ernte der oberirdischen Biomasse (2 cm über dem Boden) bestimmt. Diese wurde ca. 8 h bei 80 °C getrocknet und danach ausgewogen.

Zur Erfassung der artspezifischen Merkmale in den Populationen wurde die Patch-Größe bestimmt, wofür Länge und Breite zur Berechnung der Fläche ausgemessen wurden. Weiterhin wurden folgende Parameter randomisiert erhoben (jeweils an 20 verschiedenen Individuen pro Population): Anzahl der Blätter, Länge des längsten Blattes, Anzahl und Länge der Fruchtstände und generative Biomasse. Zur Untersuchung von Diasporenmerkmalen und Keimungsbiologie wurden je Population zusätzlich 15 Fruchtstände abgeerntet. Auf Kuppe IV/5 konnten nur 5 Fruchtstände geerntet werden, da die Population sehr klein war. Von Kuppe II/17 in Brachwitz (4 Individuen) konnten keine Diasporen gesammelt werden. Zum Zeitpunkt der Datenaufnahme waren die Fruchtstände noch nicht vollständig reif; daher wurden nur Fruchtstände zur Bestimmung der generativen Biomasse geerntet.

Für die einzelnen Populationen wurde jeweils die Größe von 100 Samen von *V. spicata* mittels des Programms winseedle (DELTA-T DEVICES LTD) bestimmt. Zur Ermittlung des Samengewichts wurden pro Population 20 x 20 Samen auf der Analysenwaage gewogen. Zur Bestimmung des Keimverhaltens der jeweiligen Populationen wurden Fruchtstände von *V. spicata* abgeerntet, die Samen gemischt und deren Keimfähigkeit bei 20/10 °C bestimmt. Pro Population wurden sechs Petrischalen mit je 30 Samen angesetzt und über 45 Tage in Klimaschränken in zwei- bis dreitägigem Abstand kontrolliert.

2.4 Untersuchungen zur Etablierung

Im März 2013 wurden Jungpflanzen von *F. rupicola* in Mitscherlichgefäße gepflanzt und im Frühbeet des Botanischen Gartens platziert. Zu Versuchsbeginn, Anfang August 2013, waren die Horste bereits gut entwickelt, um eine mehr oder weniger dichte Vegetationsdecke zu simulieren. Folgende Behandlungen wurden mit jeweils sechs Wiederholungen angesetzt: [1] ohne *Festuca*-Horst (F0), [2] ein *Festuca*-Horst in der Mitte des Topfes (F1), [3] zwei *Festuca*-Horste rechts und links (F2) und [4] drei *Festuca*-Horste

im Dreieck gepflanzt (F3). Auf den freien Boden wurden im August 2013 jeweils 20 Samen von *V. spicata* aufgelegt. Die sich entwickelnden Keimlinge wurden markiert und in ihrem Wachstum bzw. Absterben bis Ende Oktober 2013 beobachtet. Sobald die Keimlinge erste Folgeblätter bildeten, wurden im Abstand von zwei Wochen folgende biometrische Daten erhoben: Durchmesser der Blattrosette, Anzahl der Blätter und maximale Wuchshöhe.

2.5 Untersuchungen der pflanzlichen Interaktionen

Im Sommer 2011 wurde ein Konkurrenzversuch im Replacement-Design (nach DEWIT 1960) zwischen *F. rupicola* und *V. spicata* in Mitscherlichgefäßen angesetzt und in der Freilandanlage des Botanischen Gartens in Halle platziert. Folgende Kombinationen wurden angesetzt, wobei die Anzahl der Individuen im Topf mit neun immer konstant blieb: [1] neun Individuen von *V. spicata* (V9), [2] neun Individuen von *F. rupicola* (F9), [3] drei Individuen von *V. spicata* und sechs Individuen von *F. rupicola* (V3F6) und [4] sechs Individuen von *V. spicata* und drei Individuen von *F. rupicola* (V6F3). Es wurden sechs Wiederholungen je Mischung bzw. Monokultur angesetzt und im Juli 2013 die oberirdische Biomasse geschnitten. Vor dem Abernten der Biomasse wurden folgende Parameter erhoben: Wuchshöhe, Blattanzahl pro Individuum, Länge des längsten Blattes, Anzahl der blühenden Triebe pro Individuum, Länge der gesamten blühenden Triebe, Länge der Blütenstände (bei *V. spicata*) bzw. Länge der Rispen (bei *F. rupicola*). Die geerntete oberirdische Biomasse wurde bei 80 °C für ca. 8 h im Trockenschrank getrocknet und anschließend gewogen. Samenmerkmale und Keimverhalten wurden wie oben erwähnt erfasst.

2.5 Auswertung der Daten

Für die statistische Auswertung der Daten der Populationsmerkmale im Freiland wurden die dazugehörigen Diagramme visuell geprüft und aufgrund unimodaler Datenverteilung mit dem nicht-parametrischen Kruskal-Wallis-Test und anschließendem paarweisen Mann-Whitney U-Test berechnet, wobei das Habitat/die Pflanzengesellschaft als konstanter Faktor einbezogen wurde. Zur Darstellung der Beziehungen zwischen der Populationsgröße und den erhobenen Parametern wurde der Pearson-Korrelationskoeffizient berechnet und auf Signifikanz geprüft.

Im Etablierungsversuch wurde die Wirkung der verschiedenen Dichtestufen von *F. rupicola* (konstanter Faktor) auf die Parameter Wuchshöhe, Blattanzahl und Durchmesser der Blattrosette sowie auf die Keimungs- und Mortalitätsraten von *V. spicata* mittels ANOVA und anschließendem Tukey-post-hoc-Test ($p < 0,05$) geprüft. Mit der Survivalanalyse nach Kaplan-Meier wurde die Überlebenswahrscheinlichkeit der aufgelaufenen Keimlinge von *V. spicata* in den verschiedenen Dichtestufen des Grases getestet und auf signifikante Unterschiede geprüft. Ebenso wurden die Wuchsparameter von *V. spicata* für den vierten Messtermin mittels ANOVA und Tukey-post-hoc-Test ($p < 0,05$) getestet.

Die im Interaktionsversuch von *V. spicata* und *F. rupicola* aufgenommenen Parameter wurden hinsichtlich ihrer Unterschiede in den verschiedenen Mischungen und Monokulturen (konstanter Faktor) mittels ANOVA und Tukey-post-hoc-Test ($p < 0,05$) getestet. Um die Intensität der Interaktionen bezüglich der benachbarten Pflanzen zu bestimmen, wurde der Relative Interaction Index (ARMAS et al. 2004) wie folgt berechnet:

$$RII = (P+N - P-N) / (P+N + P-N),$$

wobei P+N die „performance“ (= Entwicklung) der Pflanze bei Vorhandensein von Nachbarn und P-N die „performance“ bei der Abwesenheit von Nachbarn beschreibt. Zusätzlich wurde der Index of Interaction Importance (SEIFAN et al. 2010) berechnet, um die Bedeutung der Konkurrenz bezüglich der wirkenden Umweltbedingungen zu ermitteln:

$$I_{imp} = N_{imp} / (|N_{imp}| + |E_{imp}|),$$

wobei $N_{imp} = P+N - P-N$ ist und $E_{imp} = P-N - P_{max\pm N}$. E_{imp} stellt dabei den Beitrag der Umwelt zur „performance“ der Pflanze dar und N_{imp} den Beitrag der Nachbarn. $P_{max\pm N}$ beschreibt den maximalen Wert der „performance“, unabhängig von der An- oder Abwesenheit von Nachbarn. RII und I_{imp} wurden

jeweils auf der Basis der obengenannten Parameter ermittelt. Die Werte beider Indices bewegen sich zwischen -1 und 1, wobei positive Werte „facilitation“ (Förderung) und negative Werte „competition“ (Konkurrenz) anzeigen. Für die ANOVA von RII und Iimp wurden jeweils nur die Werte der Mischungen (V3F6 und V6F3) verwendet.

In diese Arbeit ist nur ein Teil der ausgewerteten Daten aufgenommen worden. Die gesamten Daten sind in der Masterarbeit von SCHULZE (2014) zu finden.

3 Ergebnisse

3.1 Merkmale der Populationen von *Veronica spicata* im Freiland

3.1.1 Populationsgröße

Insgesamt konnten von den ursprünglich 12 Populationen nur sieben wieder gefunden werden (Tab. 1). Dabei waren zwei Populationen mit ca. 10 Individuen sehr klein, drei Populationen mit ca. 50 bis 90 Individuen mittelgroß und zwei Populationen mit ca. 600 Individuen sehr groß. Das Vorkommen in Brachwitz III/9 konnte nicht bearbeitet werden, da die Kuppe kurz vorher beweidet wurde. Bei einer vorherigen Begehung konnte noch eine Population mittlerer Größe gesichtet werden (Partzsch, mündl. Mitt.). Auf den übrigen Kuppen waren die Populationen von *V. spicata* infolge starker Vergrasung bzw. Gehölzaufkommen nicht mehr auffindbar.

Tab. 1 Vorkommen der Populationen von *Veronica spicata* zwischen 1992 und 1995 (PARTZSCH & KRUMBIEGEL 1996), aktuelle Populationsgrößen von 2013 (SCHULZE 2014) und geografische Koordinaten.

Tab. 1 Occurrence of populations of *Veronica spicata* between 1992 and 1995. (PARTZSCH & KRUMBIEGEL 1996), recent population sizes in 2013 (SCHULZE 2014) and geographic coordinates.

Vorkommen 1992-95	Populationsgröße 2013	Koordinaten
Brachwitz (II/17)	4	51°32'33.68"N / 11°52'23.57"O
Brachwitz (III/9)	? (beweidet)	51°32'49.50"N / 11°52'52.88"O
Lettin (IV/5)	10	51°31'40.79"N / 11°53'24.33"O
Lettin (IV/4)	47	51°31'43.97"N / 11°53'21.47"O
Lettin (IV/6)	0 (verbuscht)	51°31'44.07"N / 11°53'25.79"O
Lettin (IV/8)	0 (vergrast)	51°31'44.40"N / 11°53'10.73"O
Brachwitz (II/5)	49	51°32'55.83"N / 11°51'56.53"O
Lettin (IV/24)	89	51°31'48.59"N / 11°53'57.68"O
Mücheln	594	51°34'44.95"N / 11°49'38.79"O
Döblitz (I/34)	0 (vergrast)	51°33'35.20"N / 11°51'11.59"O
Döblitz (I/35)	0 (vergrast)	51°33'31.49"N / 11°51'10.57"O
Döblitzhang (II/1)	603	51°33'21.25"N / 11°51'14.54"O

3.1.2 Habitateigenschaften

Die Vegetationsaufnahmen (siehe SCHULZE 2014) zeigen, dass *V. spicata* in den beiden Pflanzengesellschaften *Festuco rupicolae*-Brachypodietum pinnati Mahn 1959 (Kuppen II/17, IV/5, II/5 und II/1) und *Filipendulo vulgaris*-Helictotrichetum pratensis Mahn 1959 (Kuppen IV/4, IV/24, Mücheln) vorkam. Dabei ist das Artenspektrum beider Gesellschaften ähnlich, da beide häufig räumlich ineinander übergehen. Die zwei größten Populationen mit ca. 600 Individuen kamen zum einen im *Festuco*-Brachypodietum, zum anderen im *Filipendulo*-Helictotrichetum vor. Die kleinsten Populationen mit vier bzw. zehn Individuen kamen nur im *Festuco*-Brachypodietum vor.

Bei den beiden großen Populationen war die Patchgröße mit 100m² am größten. Sie wurde kleiner, je geringer die Individuenzahl von *V. spicata* war. Eine Ausnahme bildete die Population auf der Kuppe IV/4 (Lettin), hier verteilten sich 47 Individuen auf 20m². Auf der Kuppe II/17 (Brachwitz) war die Patchgröße mit 0,3m² bei der kleinsten Population am geringsten.

Neben den Pflanzengesellschaften wurden die Habitateigenschaften über die mittlere Wuchshöhe und die Produktivität der Umgebungsvegetation bestimmt. Die mittlere Wuchshöhe zeigte zwar signifikante Unterschiede zwischen den Habitaten von *V. spicata*, aber nicht zwischen den beiden Pflanzengesellschaften (Abb. 1, oben). Die oberirdische Biomasse der Umgebungsvegetation war im Filipendulo-Helictotrichetum im Vergleich zum Festuco-Brachypodietum signifikant erhöht (Abb. 1, unten). Beide Parameter korrelierten negativ, aber nicht signifikant, mit der Populationsgröße von *V. spicata*.

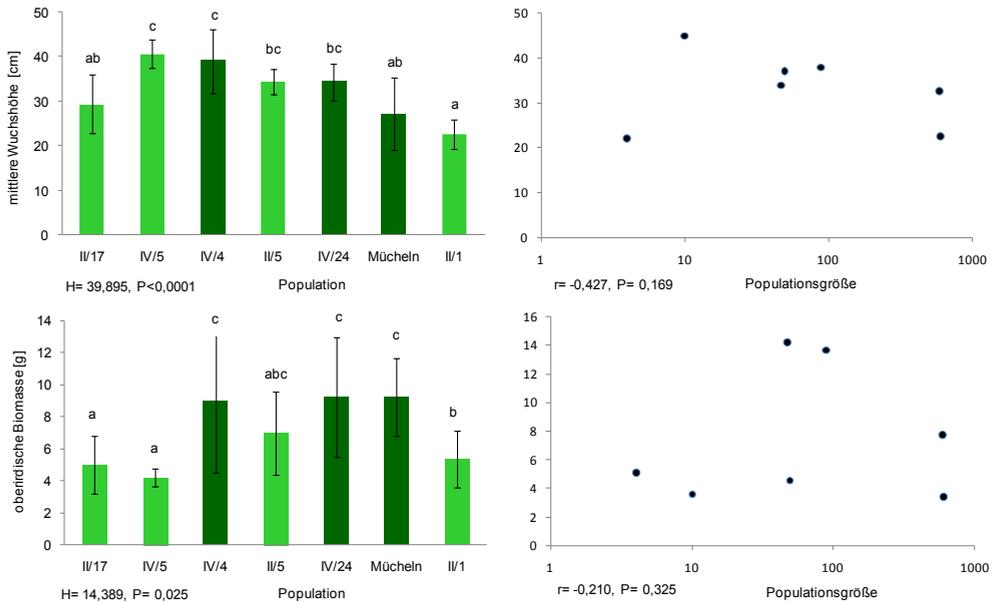


Abb. 1 Mittlere Wuchshöhe und oberirdische Biomasse der Umgebungsvegetation der verschiedenen Populationen von *Veronica spicata* in den beiden Pflanzengesellschaften (Filipendulo-Helictotrichetum: dunkelgrüne Balken; Festuco-Brachypodietum: hellgrüne Balken; linke Seite) (Mittelwerte mit Standardabweichung) und deren Korrelation mit der Populationsgröße (logarithmiert; rechte Seite). Es sind die Ergebnisse des Kruskal-Wallis-Test (H- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) sowie der Korrelationskoeffizient r (mit Signifikanz) angegeben.

Fig. 1 Mean growth height and above-ground biomass of surrounding vegetation in the populations of *Veronica spicata* in both plant communities (Filipendulo-Helictotrichetum: dark green bars; Festuco-Brachypodietum: bright green bars)(means and standard deviation; left part) and the correlation with population size (logarithmic; right part). Results of the Kruskal-Wallis test (H- and P-values; letters show homogenous groups) and the correlation coefficient r (with significance) are shown.

3.1.3 Artbezogene Merkmale von *Veronica spicata*

Die mittlere Blattanzahl pro Individuum schwankte von minimal 7,5 und maximal 24,8 zwischen den Habitaten, jedoch ohne signifikanten Bezug zur Pflanzengesellschaft bzw. zur Populationsgröße von *V. spicata* (Abb. 2, oben). Ähnliches zeigte sich bei der mittleren Blattlänge, die ebenso zwischen den Ha-

bitaten (Minimum: 2,8 cm, Maximum: 4,8 cm) signifikant variierte, allerdings ohne signifikante Unterschiede zwischen den beiden Pflanzengesellschaften. Die Blattlänge zeigte keine signifikante Korrelation zur Populationsgröße (Abb. 2, unten).

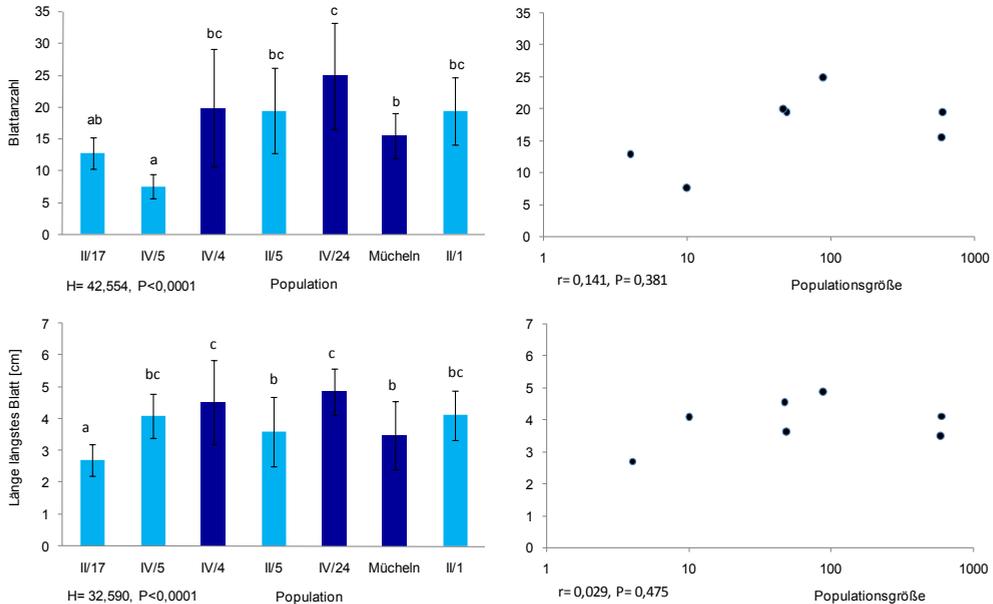


Abb. 2 Mittlere Blattanzahl und Länge des längsten Blattes von *Veronica spicata* in den verschiedenen Populationen in den beiden Pflanzengesellschaften (Filipendulo-Helictotrichetum: dunkelblaue Balken; Festuco-Brachypodietum: hellblaue Balken; Mittelwerte mit Standardabweichungen; linke Seite) und deren Korrelation mit der Populationsgröße (logarithmiert; rechte Seite); es sind die Ergebnisse des Kruskal-Wallis (H- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) sowie der Korrelationskoeffizient r (mit Signifikanz) angegeben.

Fig. 2 Mean number of leaves and leaf length in the populations of *Veronica spicata* in both plant communities (Filipendulo-Helictotrichetum: dark green bars; Festuco-Brachypodietum: bright green bars; means and standard deviation; left part) and the correlation with population size (logarithmic; right part). Results of the Kruskal-Wallis test (H- and P-values; letters show homogenous groups) and the correlation coefficient r (with significance) are shown.

Die mittlere generative Biomasse pro Individuum von *V. spicata* (Abb. 3, oben) schwankte zwischen 0,02 g in der kleinsten Population und 0,21 g in der größten Population und zeigte somit eine signifikant positive Korrelation zur Populationsgröße. Allerdings gab es keine Unterschiede zwischen den Pflanzengesellschaften.

Die mittlere Länge der Fruchtstände von *V. spicata* (Abb. 3, unten) war in der kleinsten Population am geringsten (2,65 cm) und in der Population mit 10 Individuen am höchsten (8,53 cm). Auch hier traten signifikante Unterschiede zwischen den Populationen auf, allerdings ohne Bezug zu den Pflanzengesellschaften. Länge der Fruchtstände und Populationsgröße korrelierten nicht miteinander.

Die mittlere Samengröße von *V. spicata* (Abb. 4, oben) schwankte in den Populationen zwischen 0,46 mm² (89 Individuen) und 0,59 mm² (47 Individuen). Die Unterschiede waren dabei unabhängig von den Pflanzengesellschaften und der Populationsgröße. Das mittlere Samengewicht (Abb. 4, Mitte) schwankte zwischen 0,068 mg (größte Population) und 0,095 mg (drittgrößte Population). Hinsichtlich

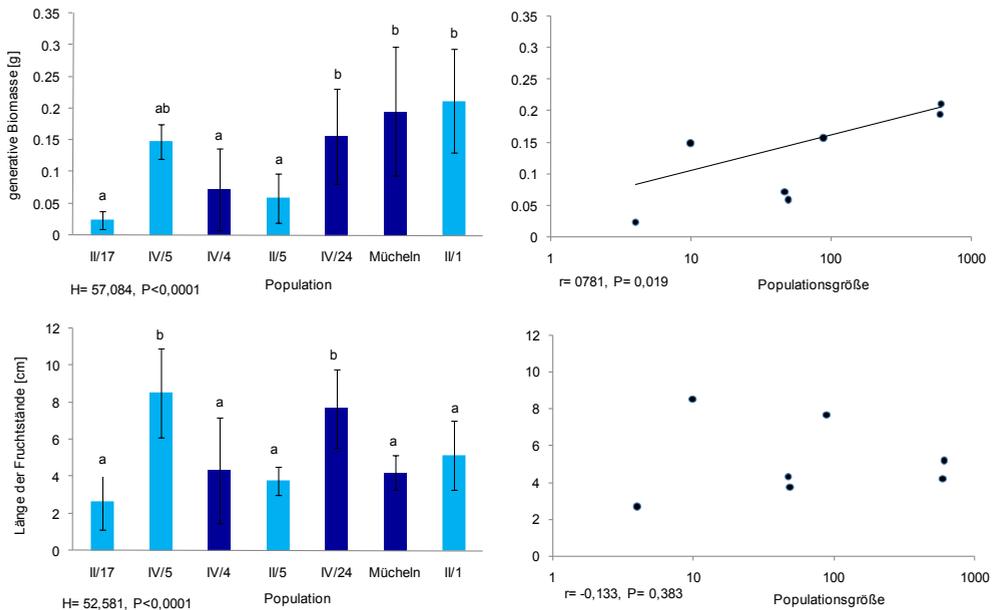


Abb. 3 Generative Biomasse und Länge der Fruchtstände von *Veronica spicata* in den verschiedenen Populationen (Filipendulo-Helictotrichetum: dunkelblaue Balken; Festuco-Brachypodietum: hellblaue Balken; Mittelwerte mit Standardabweichungen, linke Seite) und deren Korrelation mit der Populationsgröße (logarithmiert; rechte Seite); es sind die Ergebnisse des Kruskal-Wallis-Test (H- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) sowie der Korrelationskoeffizient r (mit Signifikanz) angegeben.

Fig. 3 Generative biomass and length of infructescences in the populations of *Veronica spicata* in both plant communities (Filipendulo-Helictotrichetum: dark blue bars; Festuco-Brachypodietum: bright blue bars, means and standard deviation; left part) and the correlation with population size (logarithmic; right part). Results of the Kruskal-Wallis test (H- and P-values; letters show homogenous groups) and the correlation coefficient r (with significance) are shown.

des Samengewichtes gab es signifikante Unterschiede zwischen den Populationen, allerdings ohne Bezug zur Pflanzengesellschaft. Die Unterschiede zeigten eine signifikant negative Korrelation zur Populationsgröße.

Die Keimung von *V. spicata* schwankte unter 20 / 10 °C zwischen 80 % in der kleinsten Population und 95,6 % in der zweitgrößten Population. Es ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den Populationen (Abb. 4, unten), aber ohne Bezug zur Pflanzengesellschaft und zur Populationsgröße.

3.2 Etablierung von *Veronica spicata* in *Festuca rupicola*-Beständen mit unterschiedlichen Dichten

3.2.1 Keimung und Mortalität

Die mittlere Keimung von *V. spicata* (ausgehend von 20 ausgelegten Samen) war mit 62,5 % in F0 am höchsten und mit 28,3 % in F2 am geringsten (Abb. 5). Demgegenüber variierte die Mortalitätsrate zwischen 55,2 % in F2 und 29,7 % in F3. Es traten aber keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Dichtestufen von *F. rupicola* auf.

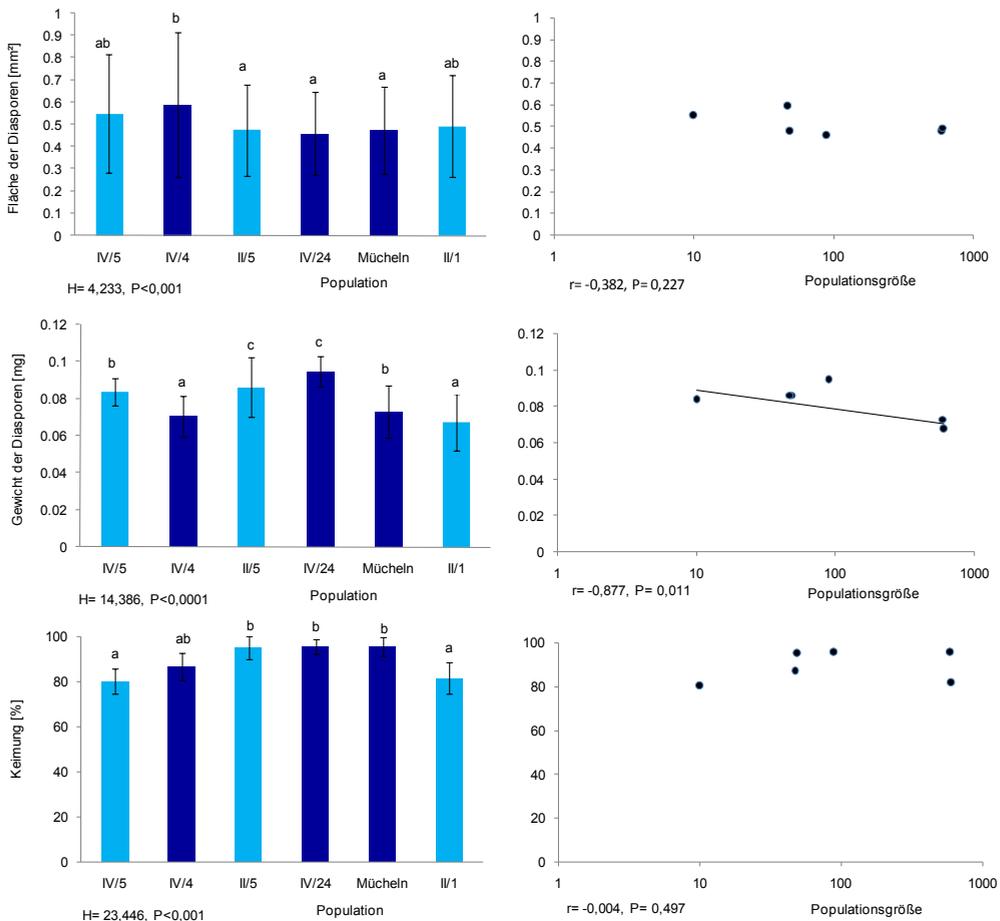


Abb. 4 Fläche und Gewicht der Samen und Keimung von *Veronica spicata* aus den verschiedenen Populationen (Filipendulo-Helictotrichetum: dunkelblaue Balken; Festuco-Brachypodietum: hellblaue Balken; Mittelwerte mit Standardabweichung) und deren Korrelation mit der Populationsgröße (logarithmiert); es sind die Ergebnisse des Kruskal-Wallis-Test (H- und P-Werte) und die Korrelationskoeffizient r (mit Signifikanz) angegeben.

Fig. 4 Area and weight of the seeds and germination in the populations of *Veronica spicata* in both plant communities (Filipendulo-Helictotrichetum: dark blue bars; Festuco-Brachypodietum: bright blue bars; means and standard deviation; left part) and the correlation with population size (logarithmic; right part). Results of the Kruskal-Wallis test (H- and P-values; letters show homogenous groups) and the correlation coefficient r (with significance) are shown.

3.2.2 Survivalanalyse

Die Survivalanalyse für *V. spicata* (Abb. 6) zeigte signifikante Unterschiede in der Überlebenswahrscheinlichkeit der *V. spicata*-Individuen über den Versuchszeitraum von 92 Tagen in den vier verschiedenen Dichtestufen von *F. rupicola*. Die geringste Überlebenswahrscheinlichkeit lag mit 22,6% in F0, die höchste mit 66,6% in F1. Für Dichtestufe F2 ergab sich eine Überlebenswahrscheinlichkeit von 32,8% und für F3 von 62,9%.

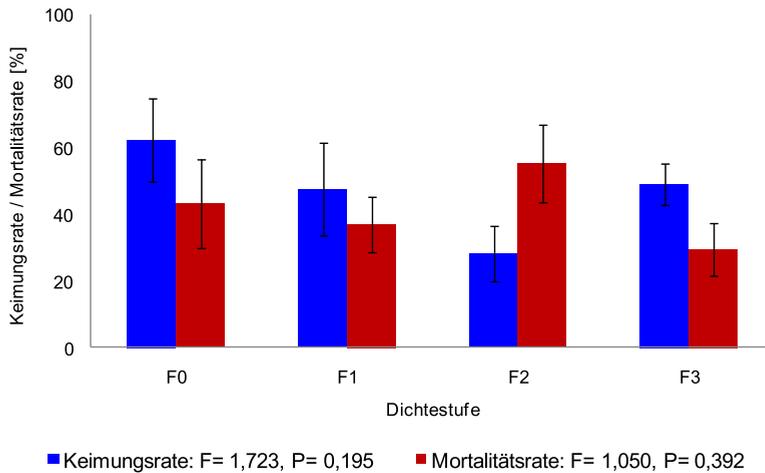


Abb. 5 Keimung und Mortalität von *Veronica spicata* in den verschiedenen Dichtestufen von *Festuca rupicola* (F0 ohne Gras, F1 mit einem Grasindividuum, F2 mit zwei Grasindividuen, F3 mit drei Grasindividuen; Mittelwerte mit Standardfehler). Es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 5 Mean germination and mortality of *Veronica spicata* in *Festuca rupicola* stands with different densities (F0 without grass, F1 with one grass individual, F2 with two grass individuals, F3 with three grass individuals; means and standard error). Results of ANOVA and post-hoc Tukey-test (F- and P-values).

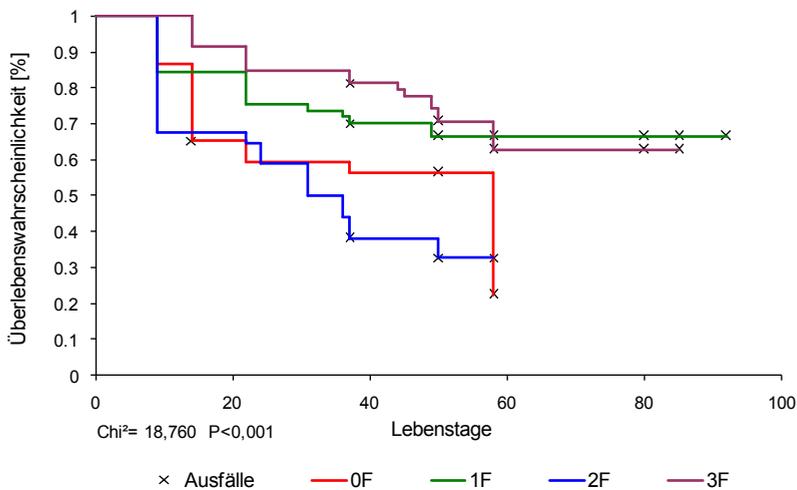


Abb. 6 Survivalanalyse nach Kaplan-Meier von *Veronica spicata* in den verschiedenen Dichtestufen von *Festuca rupicola* (F0 ohne Gras, F1 mit einem Grasindividuum, F2 mit zwei Grasindividuen, F3 mit drei Grasindividuen; „Ausfälle“ bedeutet Absterben von Individuen).

Fig. 6 Survival analysis after Kaplan-Meier of *Veronica spicata* in *Festuca rupicola* stands with different densities (F0 without grass, F1 with one grass individual, F2 with two grass individuals F3 with three grass individuals; 'Ausfälle' means death of individuals).

3.2.3 Entwicklung der Wachstumsparameter von *Veronica spicata*

Die mittlere Wuchshöhe der überlebenden *V. spicata*-Individuen entwickelte sich im Untersuchungszeitraum von acht Wochen unterschiedlich (Abb. 7, oben), wobei ein geringeres Wachstum in Anwesenheit von *F. rupicola* zu verzeichnen war. Ohne *F. rupicola* wuchs *V. spicata* deutlich besser. Zum vierten Messtermin schwankten die Wuchshöhen zwischen 0,09 (F2) und 0,35 cm (F0), wobei die signifikant

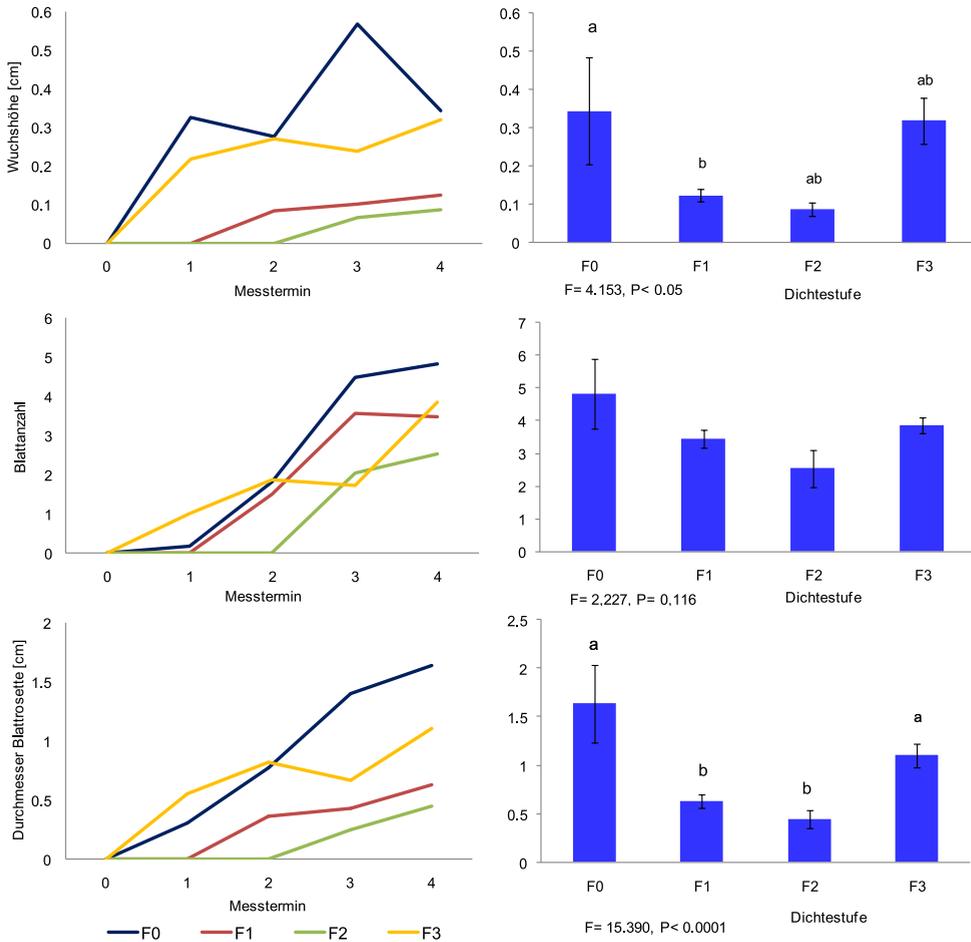


Abb. 7 Entwicklung von Wuchshöhe, Blattanzahl und Rosettendurchmesser von *Veronica spicata* über den gesamten Untersuchungszeitraum (links) und zum vierten Messtermin (rechts) in den verschiedenen Dichtestufen von *Festuca rupicola* (F0 ohne Gras, F1 mit einem Grasindividuum, F2 mit zwei Grasindividuen, F3 mit drei Grasindividuen; Mittelwerte mit Standardfehler). Es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 7 Development of growth height, number of leaves and diameters of rosettes of *Veronica spicata* over the experimental time (left) and on the 4th date of measures (right) in *Festuca rupicola* stands with different densities (F0 without grass, F1 with one grass individual, F2 with two grass individuals, F3 with three grass individuals; means + SE). The results of ANOVA and post-hoc Tukey-test (F- and P-values; letters show homogeneous groups) are shown.

höchste Wuchshöhe in F0 und F3 erkennbar war. Die zum Teil auftretenden Wachstumsdepressionen wurden durch das Absterben von Keimlingen verursacht. Die schlechteste Performance bei der Blattentwicklung über den gesamten Untersuchungszeitraum zeigte sich in F2 (Abb. 7, Mitte). Zum vierten Messtermin schwankte die Anzahl der Blätter zwischen 2,5 (F2) und 4,8 (F0). Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Dichtestufen waren nicht signifikant. Der Durchmesser der Blattrosette von *V. spicata* entwickelte sich wiederum in F2 am schlechtesten (Abb. 7, unten). Zum vierten Messtermin lagen die Durchmesser zwischen 1,6 cm (F0) und 0,45 cm (F2), wobei die Blattrosetten in F0 und F3 signifikant am größten waren.

3.3 Interaktionen von *Veronica spicata* und *Festuca rupicola*

3.3.1 Vergleich der Wachstumsparameter

Veronica spicata variierte in der oberirdischen Biomasse zwischen 0,20 g und 0,64 g, in der Wuchshöhe zwischen 9,4 und 22,0 cm, in der Anzahl der Blätter zwischen 18,2 und 33,4 pro Individuum und in der Länge des längsten Blattes zwischen 3,3 und 4,2 cm, wobei die signifikant niedrigsten Werte in V3F6 und die höchsten Werte in der Monokultur V9 auftraten (Abb. 8). *Festuca rupicola* zeigte die höchsten Werte immer in V6F3 mit 4,6 g oberirdischer Biomasse, 37,6 cm Wuchshöhe, 91,3 Blätter und 20,9 cm Blattlänge. Allerdings traten nur marginal signifikante Unterschiede in Biomasse und Blattanzahl pro Individuum auf.

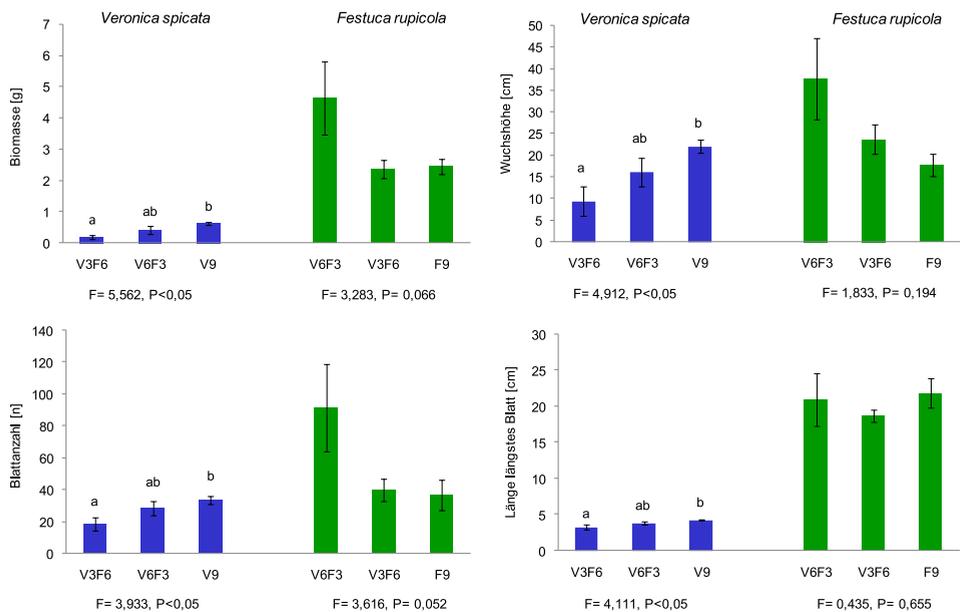


Abb. 8 Oberirdische Biomasse, Wuchshöhe, Blattanzahl, Länge des längsten Blattes von *Veronica spicata* und *Festuca rupicola* in den verschiedenen Mischungen (V3F6, V6F3) und Monokulturen (V9, F9; Mittelwerte mit Standardfehler), es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 8 Above-ground biomass, growth height, number of leaves and leaf length of *Veronica spicata* and *Festuca rupicola* in the mixtures (V3F6, V6F3) and monocultures (V9, F9; means + SE). The results of ANOVA and post-hoc Tukey-test (F- and P-values; letters show homogeneous groups) are shown.

Die generativen Parameter von *V. spicata* zeigten ebenfalls signifikante Unterschiede in der mittleren Länge (zwischen 7,5 und 21,1 cm) und der mittleren Anzahl der blühenden Triebe (zwischen 0,4 und 1,4) pro Individuum sowie marginal signifikante Unterschiede in der mittleren Länge der Fruchtsände (zwischen 2,2 und 5,7 cm), wobei die höchsten Werte immer in V3F6 auftraten (Abb. 9). Die mittlere Länge der blühenden Triebe und die mittlere Rispenlänge von *F. rupicola* verringerten sich mit zunehmender Anzahl der Grasindividuen im Topf, allerdings ohne signifikante Unterschiede. Die Anzahl der blühenden Triebe war indifferent.

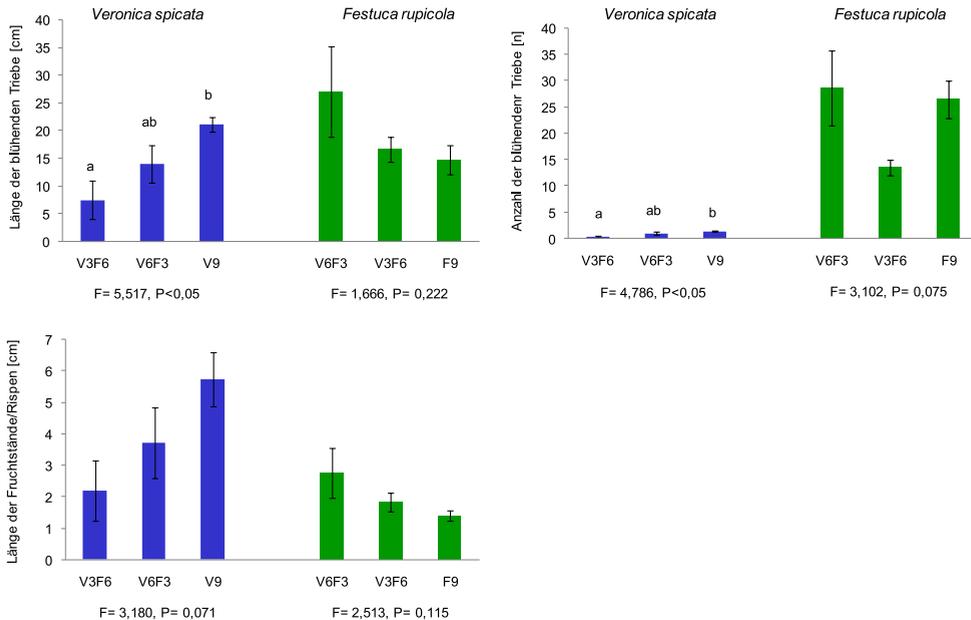


Abb. 9 Länge und Anzahl der blühenden Triebe sowie Länge der Fruchtsände von *Veronica spicata* und *Festuca rupicola* in den verschiedenen Mischungen (V3F6, V6F3) und Monokulturen (V9, F9) (Mittelwerte mit Standardfehler), es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 9 Length and number of flowering stems and length of infructescences or panicles of *Veronica spicata* and *Festuca rupicola* in the mixtures (V3F6, V6F3) and monocultures (V9, F9; means +SE). Results of the ANOVA and the post-hoc Tukey-test (F- and P-values; letters show homogeneous groups) are shown.

Die mittlere Samengröße von *V. spicata* (Abb. 10) schwankte zwischen 0,48 mm² (V3F6) und 0,54 mm² (V6F3) und das mittlere Gewicht zwischen 0,095 und 0,099 mg. Unter den künstlichen Bedingungen von 20/10 °C variierten die Keimung zwischen minimal 96,7% in V9 und maximal 99,4% in V3F6. Die drei Fitnessparameter unterschieden sich jedoch nicht signifikant.

3.3.2 Pflanzliche Interaktionen

Die pflanzlichen Interaktionen zwischen der dikotylen Art *V. spicata* und dem Gras *F. rupicola* sollten durch den Vergleich der beiden Indices RII und I_{imp} anhand verschiedener vegetativer und generativer Parameter dargestellt werden. Für die oberirdische Biomasse, die Wuchshöhe und die Blattanzahl (Abb. 11) ergaben sich für *V. spicata* negative Werte, die jedoch mit verringerter Anzahl der Grasindividuen im Topf

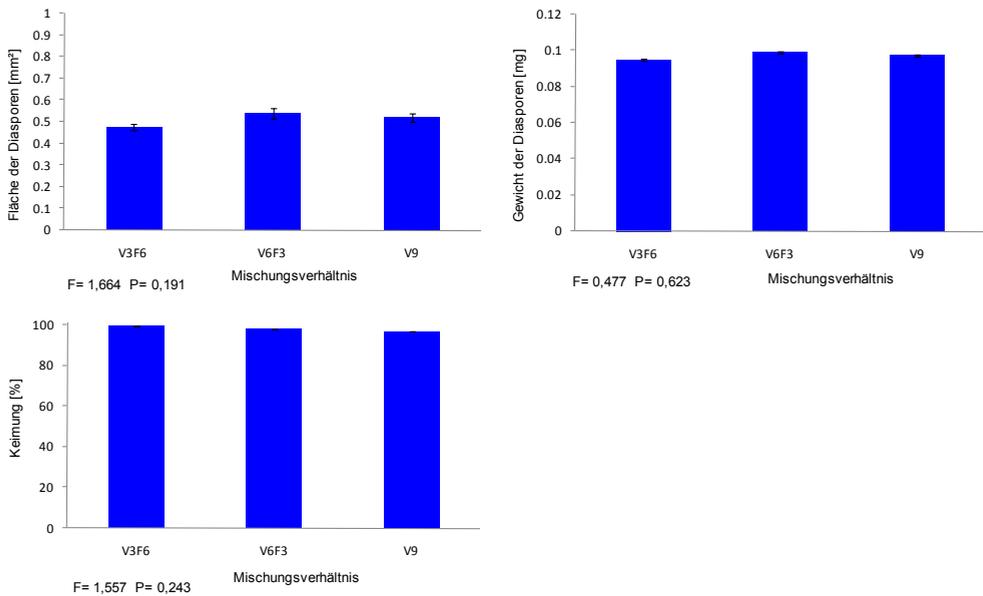


Abb. 10 Samengröße und -gewicht von *Veronica spicata* sowie deren prozentuale Keimung in den verschiedenen Mischungen (V3F6, V6F3) und der Monokultur (V9) (Mittelwerte mit Standardfehler). Es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 10 Seed size and weight of *Veronica spicata* and germination percentages in the mixtures (V3F6, V6F3) and monocultures (V9, F9; means ±SE). Results of the ANOVA and the post-hoc Tukey-test (F- and P-values; letters show homogeneous groups) are shown.

abnehmen. Im Gegensatz dazu wurde *F. rupicola* in V6F3 leicht gefördert, in V3F6 jedoch kaum durch die benachbarte *V. spicata* beeinflusst. Diese Zusammenhänge wurden durch beide Indices in ähnlicher Weise verdeutlicht. Signifikante Unterschiede gab es für beide Arten jedoch nicht.

Die generativen Parameter der beiden Arten zeigten eine ähnliche Performance wie die vegetativen Parameter: Der RII und I_{imp} für die Anzahl der blühenden Triebe und die Länge der Fruchtstände (Abb. 12) zeigten für *V. spicata* negative Werte, wobei die Konkurrenz auf die dikotyle Art in V3F6 am höchsten war. Die leicht positive Beeinflussung der Rispenlänge von *F. rupicola* durch die benachbarten Art *V. spicata* zeigte sich in beiden Mischungen, allerdings war ein leicht negativer bis neutraler Effekt auf die Anzahl der blühenden Triebe des Grases zu verzeichnen, wobei der I_{imp} in V3F6 signifikant niedriger als in V6F3 war und im negativen Bereich lag.

4 Diskussion

4.1 Wie sieht die Struktur und Vitalität der Populationen von *Veronica spicata* in der Porphyrykuppenlandschaft aus, und gibt es Zusammenhänge mit der Populationsgröße bzw. den Habitaten (Pflanzengesellschaften)?

Von den 12 Vorkommen von *V. spicata*, die PARTZSCH & KRUMBIEGEL (1996) in den 1990er Jahren in der Porphyrykuppenlandschaft bei Halle flächengenau dokumentiert haben, konnten nur noch sieben nachgewiesen werden. Ein Viertel der Populationen war aufgrund von Vergrasung und Verbuschung der Habitate

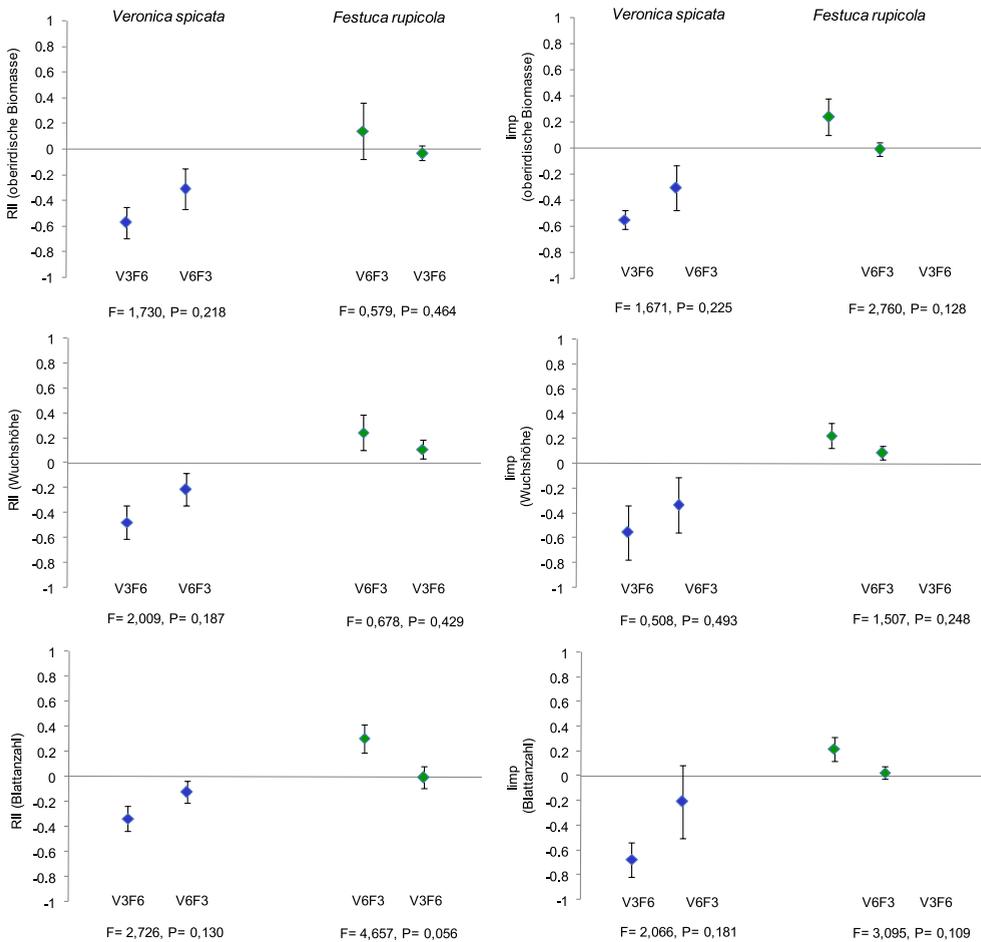


Abb.11 „Competition intensity“ (RII) und „Competition importance“ (I_{imp}) von *Veronica spicata* und *Festuca rupicola* bezogen auf die oberirdische Biomasse, die Wuchshöhe und Blattanzahl der Individuen in den verschiedenen Mischungsverhältnissen (Mittelwerte mit Standardfehler). Es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 11 Competition intensity (RII) and Competition importance (I_{imp}) of *Veronica spicata* and *Festuca rupicola* in terms of above-ground biomass, growth height and number of leaves per individual in the mixtures (means \pm SE). Results of the ANOVA and the post-hoc Tukey-test (F- and P-values; letters show homogeneous groups) are shown.

verschwunden, was vor allem auf die aufgelassene Beweidung in den letzten 20 Jahren zurückzuführen ist (PARTZSCH 2000, 2001). Nur zwei Populationen waren mit ca. 600 Individuen relativ groß und können derzeit als relativ stabil gelten. Drei Populationen waren mit 50 bis 90 Individuen mittelgroß, und zwei Populationen waren mit ca. 10 Individuen sehr klein. Sie sind somit potentiell stark gefährdet. Nach MENGES (1990) wird das Überleben einer Population stark von der demographischen Struktur, dem Wachstum und der Fertilität der Individuen sowie von stochastischen Ereignissen wie natürlichen Katastrophen, Wetterereignissen und veränderter Landnutzung beeinflusst. Für kleine Populationen besteht langfristig

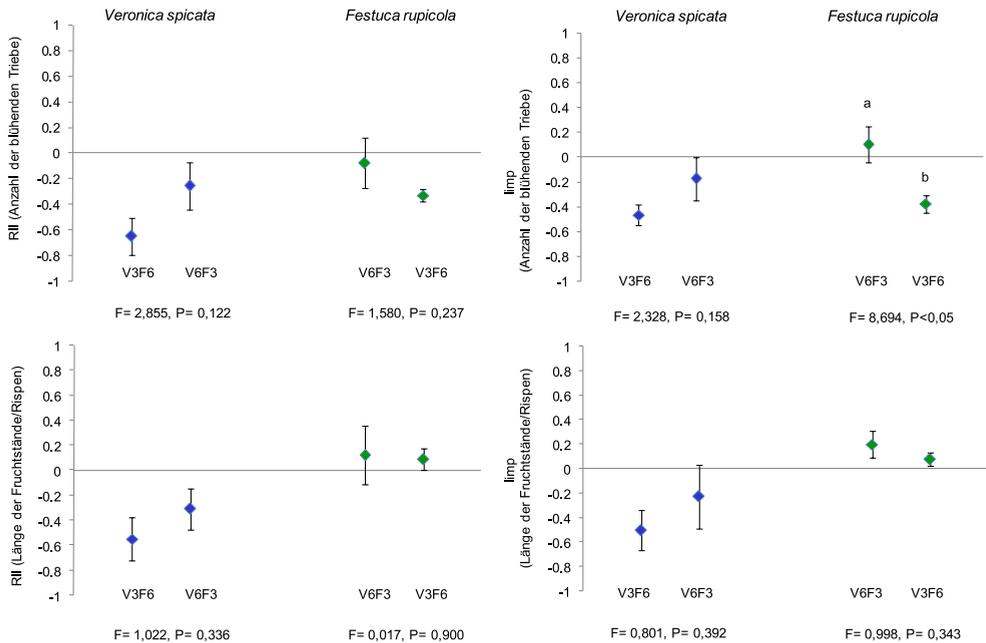


Abb. 12 „Competition intensity“ (RII) und „Competition importance“ (I_{imp}) von *Veronica spicata* und *Festuca rupicola* bezogen auf die generativen Parameter Anzahl der blühenden Triebe und Länge der Fruchtstände bzw. Rispen der Individuen in den verschiedenen Mischungsverhältnissen (Mittelwerte mit Standardfehler). Es sind die Ergebnisse der ANOVA (F- und P-Werte; Buchstaben zeigen homogene Gruppen) angegeben.

Fig. 12 Competition intensity (RII) and Competition importance (I_{imp}) of *Veronica spicata* and *Festuca rupicola* in terms of the generative parameters number and length of flowering stems or panicles per individual in the mixtures (means \pm SE). Results of the ANOVA and the post-hoc Tukey-test (F- and P-values; letters show homogeneous groups) are shown.

die Gefahr verminderter genetischer Diversität, die mit Inzuchtdepressionen einhergehen und zum Aussterben der Art führen kann (OOSTERMEIJER 1996, DANNEMANN 2000, HENSEN & WESCHE 2006). Andererseits können auch große Populationen gefährdet sein, wenn sie aufgrund von Überalterung bereits als regressiv gelten (SUMMERFIELD 1972, MEHRHOFF 1989, HUTCHINGS et al. 1998, COLLING et al. 2002). Die Demographie von *V. spicata* wurde in dieser Studie allerdings nicht untersucht. Unsere Ergebnisse bestätigen jedoch die Angaben von FRANK & NEUMANN (1999) und FRANK et al. (2004), wonach die Art in ihrer Bestandsentwicklung in Sachsen-Anhalt rückläufig und gefährdet ist, was auch den Bedarf gesetzlichen Schutzes rechtfertigt (KORNECK et al. 1996).

Veronica spicata kommt im Untersuchungsgebiet in zwei Pflanzengesellschaften vor, dem Filipendulo-Helictotrichetum und dem Festuco-Brachypodietum, die bundesweit und in Sachsen-Anhalt stark gefährdet sind (RENNWALD 2000, SCHUBERT et al. 2004). *Veronica spicata* zeigt aber keine signifikante Präferenz zu einer der beiden Gesellschaften. Ursache hierfür ist, dass sowohl die biotischen (ein Teil der Arten ist übergreifend) als auch abiotischen Faktoren sehr ähnlich sind und beide Gesellschaften räumlich ineinander übergehen (MAHN 1965, PARTZSCH 2000, 2001).

Veronica spicata unterschied sich nicht signifikant in ihrer vegetativen Entwicklung zwischen den beiden Pflanzengesellschaften und es gab keine Beziehung zwischen Blattanzahl sowie Blattlänge und der Populationsgröße. Generative Biomasse und Samengröße verhalten sich jedoch gegenläufig: während die ge-

nerative Biomasse signifikant positiv mit der Populationsgröße korrelierte, war die Korrelation zwischen Samengewicht und Populationsgröße signifikant negativ. Dies zeigt zunächst, dass sich die vegetativen und generativen Parameter unterschiedlich verhalten können (AARSSSEN & KEOGH 2002), wobei die generative Entwicklung in Bezug zur Fruchtbarkeit eine höhere Aussagekraft besitzt (FRECKLETON et al. 2009). KÉRY et al. (2000) fanden ebenso Zusammenhänge zwischen Samengewicht und Populationsgröße bei *Primula veris* und *Gentiana lutea*, wobei das totale Samengewicht mit der Populationsgröße aufgrund eines Trade-off zwischen gebildeter Samenanzahl und Samengewicht anstieg, das Gewicht je Samen allerdings abnahm. Dies wird durch unsere Ergebnisse bestätigt. Als Ursache wird vermutet, dass größere Populationen attraktiver für Bestäuber sind und somit mehr Samen gebildet werden (ÅGREN 1996).

4.2 Wie erfolgreich kann sich *Veronica spicata* in unterschiedlich dichten Grasbeständen von *Festuca rupicola* etablieren?

Veronica spicata zeigte in den verschiedenen Dichtestufen von *F. rupicola* keine signifikanten Unterschiede in der Keimung. Das war überraschend, da GRACE (1999) feststellte, dass die bereits etablierte Vegetation bei entsprechender Dichte einen starken negativen Einfluss auf das Keimverhalten von Arten ausübt (kryptische Form der Konkurrenz). Obwohl viele dikotyle Xerothermrasenarten reichlich blühen und fruchten, ist deren Etablierung nach Ausstreu der Diasporen stark gehemmt. Eine Reihe weiterer Autoren (ELIASON & ALLEN 1997, BROWN & BUGG 2001, JUTILA & GRACE 2002, WILLIAMS et al. 2002, BACHMANN et al. 2005) zeigte, dass die lebende Biomasse einen hemmenden Einfluss auf die Keimung und das Überleben von Keimlingen hat und somit einen starken Filter für die Etablierung von dikotylen Arten darstellt.

Auch für die Mortalität wurde kein signifikanter Unterschied zwischen den Ansätzen festgestellt. Das steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von RYSER (1993), der feststellte, dass verschiedene Arten des Mesobrometum unterschiedliche Mortalitätsraten aufwiesen, wobei Keimlinge, die aus größeren Samen hervorgingen, eine geringere Mortalität zeigten und sich besser etablierten. Nach verschiedenen Autoren können größere Samen infolge höherer Nährstoffreserven negative Effekte wie Beschattung und Nährstoffmangel, hier durch *F. rupicola* verursacht, besser tolerieren (HENDRIX et al. 1991, WESTOBY et al. 1996, LEISHMAN & WESTOBY 1994, LEISHMAN et al. 2000, LEISHMAN 2001). *Veronica spicata* gehört jedoch zu den Xerothermrasenarten, die die kleinsten und leichtesten Samen (ca. 0,52 mm² und 0,098 mg) bilden (PARTZSCH, unveröff.). Aufgrund dessen sollten deren Keimlinge schneller absterben, da ihre Versorgungsreserven früher aufgebraucht sind. In einer Studie zur Etablierung von *Dianthus carthusianorum* und *Scabiosa ochroleuca* in verschiedenen Dichten von *F. rupicola* konnte PARTZSCH (2013a) jedoch einen Rückgang der Überlebenswahrscheinlichkeit der großsamigen Art (*S. ochroleuca*) mit zunehmender Grasdichte feststellen, wohingegen die kleinsamige Art (*D. carthusianorum*) hier keinen signifikanten Effekt zeigte. Auch MEIER (2013) fand bei Untersuchungen zur Keimlingsetablierung, dass die dikotylen Xerothermrasenarten mit artspezifischen Unterschieden in Mortalität bzw. Überleben reagierten. Die leichteren Diasporen von *Filipendula vulgaris* wiesen gegenüber den deutlich schwereren von *Sanguisorba minor* einen höheren Etablierungserfolg auf. MOLES & WESTOBY (2006) berichteten, dass es keine oder nur eine schwache Beziehung zwischen der Samengröße und dem Überleben der Keimlinge bis zum Adultstadium gibt.

Die Survivalanalyse zeigte einen deutlichen Unterschied im Überleben der *V. spicata*-Keimlinge in den verschiedenen Dichtestufen von *F. rupicola*. Dabei war die Überlebenswahrscheinlichkeit ohne das Gras am geringsten, in Töpfen mit *F. rupicola* jedoch deutlich höher. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen von PARTZSCH (2013b) und MEIER (2013), die bei den Arten *Scabiosa ochroleuca*, *Sanguisorba minor* und *Plantago media* eine signifikant höhere Überlebenswahrscheinlichkeit in den Behandlungen ohne *F. rupicola* nachwiesen. So lassen unsere Ergebnisse vermuten, dass das Gras *F. rupicola* einen „nurse plant“-Effekt für die dikotyle Art *V. spicata* hat. Dieser fördernde Effekt durch benachbarte Arten konnte bereits in einigen Studien nachgewiesen werden (RYSER 1993, ARMAS & PUGNAIRE 2005) und soll vor allem in trockenen Gebieten auftreten (HOLMGREN et al. 1997), wozu auch die Xerothermrasen des Mitteldeutschen Trockengebietes gehören.

Für einen „nurse plant“-Effekt von *F. rupicola* gegenüber *V. spicata* könnte die Wachstumsentwicklung der Individuen sprechen, da es keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Blattanzahl gab. Dem widerspricht aber die Entwicklung von Wuchshöhe und Durchmesser der Blattrosette, die signifikant besser in den grasfreien Töpfen war. Bei PARTZSCH (2013b) und MEIER (2013) gab es starke Unterschiede bei den Wachstumsparametern, die in den grasfreien Töpfen signifikant höher waren, woraufhin diese Autoren *F. rupicola* als einen starken Konkurrenten gegenüber den von ihnen untersuchten dikotylen Arten während der juvenilen Entwicklungsphase beurteilten. Bei dem verlangsamten Wachstum der Individuen in den Behandlungen mit *F. rupicola* ist es fraglich, wann sie mit der Blütenbildung und der reproduktiven Phase beginnen und somit in das Adultstadium eintreten. PARTZSCH (2013b) konnte für *Dianthus carthusianorum* und *Scabiosa ochroleuca* zeigen, dass sie sich ohne *F. rupicola* nach einem Jahr bis zum Adultstadium entwickelten, während sie unter Anwesenheit des Grases in einem frühen Juvenilstadium verblieben. Nach Auffassung von MAHN (1996) und KOWARIK (2003) gelten die Arten erst dann als etabliert, wenn sie in der Lage sind, sich generativ fortzupflanzen.

4.3 Wie interagiert die seltene dikotyle Art *Veronica spicata* mit dem expandierenden Gras *Festuca rupicola* im Adultstadium?

In den Untersuchungen zur Interaktion der beiden Arten im Adultstadium zeigten sowohl die vegetativen als auch die generativen Wachstumsparameter von *V. spicata* eine signifikante Zunahme mit steigender Anzahl der dikotylen Individuen im Topf. Die höchsten Werte ergaben sich immer in der Monokultur. Das weist darauf hin, dass die Wachstumsentwicklung von *V. spicata* stärker negativ durch zwischenartliche Konkurrenz mit der Grasart als durch innerartliche Konkurrenz beeinflusst wird. Demgegenüber zeigte *F. rupicola* nur marginal signifikante Unterschiede bezüglich der oberirdischen Biomasse und der Blattanzahl, wobei die höchsten Werte jeweils in der Mischung V6F3 erzielt wurden. Die Monokultur war generell schlechter wüchsig, was eine erhöhte intraspezifische Konkurrenz bei *F. rupicola* vermuten lässt. Für die übrigen vegetativen, wie auch generativen Wachstumsparameter ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Mischungsansätzen. Dabei ist die Stärke der intra- und interspezifischen Konkurrenz wichtig für die Beurteilung von Koexistenz und Stabilität der Arten (CONNEL 1983), z.B. zur Identifizierung der dominanten konkurrierenden Art, wie hier *F. rupicola*.

Im Allgemeinen hatten sich beide Arten seit Versuchsbeginn im Sommer 2011 gut entwickelt und gingen im zweiten Entwicklungsjahr mit der Blütenbildung in das Adultstadium über. Die gebildeten Samen unterschieden sich jedoch nicht signifikant in Größe, Gewicht und prozentualer Keimung, obwohl wir solche Unterschiede zwischen den Populationen im Freiland gefunden hatten. Dies zeigte, dass sich die Anwesenheit von *F. rupicola* im zweiten Jahr noch nicht auf die Fitness der dikotylen Art ausgewirkt hat und die Interaktionen auf die verschiedenen Wachstumsparameter der Pflanzen durchaus Langzeiteffekte zeigen können (PARTZSCH & BACHMANN 2011).

So sind die pflanzlichen Interaktionen in der Hauptsache von den Umweltbedingungen und Arteeigenschaften abhängig (CALLAWAY & WALKER 1997, HOLMGREN et al. 1997). Um dies zu bewerten, wurde eine Vielzahl von Indices entwickelt (WEIGELT & JOLLIFFE 2003), deren Nachteil aber ist, dass nur der Effekt der Nachbarpflanze berücksichtigt wird (BROOKER et al. 2008). SEIFAN et al. (2010) schlugen deshalb einen Index vor, der auch Umweltfaktoren berücksichtigt und bezeichnete ihn als „competition importance“. Für unsere Untersuchungen werteten wir sowohl den Relative Interaction Index (RII) als auch den Index of Interaction Importance (I_{imp}) aus, um eventuelle Unterschiede bezüglich des Effektes der Nachbarpflanze bzw. der Umweltfaktoren zu validieren. Meist erfolgt die Berechnung der Interaktionen auf der Grundlage der geernteten Biomasse. AARSSSEN & KEOGH (2002) und FRECKLETON et al. (2009) führten jedoch aus, dass Interaktionen auf die verschiedenen Pflanzenparameter durchaus unterschiedlich wirken und vor allem die generativen Parameter stärker beeinflussen. Wir verglichen deshalb beide Indices für alle erhobenen Parameter. Es zeigte sich, dass *V. spicata* unter der Anwesenheit des Grases litt, der Konkurrenzeffekt wurde jedoch mit verminderter Anzahl der Grasindividuen im Topf geringer. Der Effekt der koexistierenden dikotylen Art auf *F. rupicola* war jedoch gering und lag im neutralen (V3F6) oder schwach positiven Bereich (V6F3). Nur bei der Anzahl der blühenden Triebe von *F. rupicola* zeigte sich

eine Ausnahme, bei der der RII in beiden Mischungen Konkurrenz anzeigte. Der I_{imp} reagierte signifikant unterschiedlich und wies in V6F3 einen leicht positiven Effekt auf, der mit sinkender Dichte von *V. spicata* abnahm. Dies lässt vermuten, dass für *F. rupicola* der Druck durch die intraspezifische Konkurrenz auf den generativen Parameter stärker war. Generell zeigten beide Indices sehr ähnliche Werte und somit kann angenommen werden, dass in unserem Experiment die Effekte der benachbarten Art eine ähnlich große Bedeutung haben, wie die durch den I_{imp} einbezogenen Umweltfaktoren. Ähnliche Ergebnisse fanden auch BROOKER et al. (2005) und ZHANG et al. (2008), während GAUCHERAND et al. (2006) verschiedene Muster in „competition intensity“ und „importance“ entlang eines Fertilitätsgradienten entdeckten, wobei die „importance of competition“ von der individuellen Toleranz der Art gegenüber geringer Nährstoffverfügbarkeit abhing.

Generell zeigen koexistierende Arten ein unterschiedliches Ausmaß der arten-spezifischen Interaktionen (ZHANG et al. 2008). So konnte auch für *Alyssum montanum* und *Campanula glomerata* eine Hemmung durch benachbarte Grasarten wie *F. rupicola* bzw. *Poa angustifolia* bei gleichzeitiger Förderung der Gräser nachgewiesen werden (PARTZSCH et al. 2011, PARTZSCH & BACHMANN 2011). Auch *Dianthus carthusianorum* wurde durch *F. rupicola* stark gehemmt, das Gras aber durch die Anwesenheit der dikotylen Art deutlich gefördert, wobei sich die Interaktionen zwischen beiden Arten nach Simulation von klimatischer Erwärmung (Anstieg der Temperatur um 3,5 °C) ins Gegenteil verkehrten (PARTZSCH 2013a, 2014). CHEN et al. (2009) vermuteten, dass die verschiedenen Strategietypen der Arten (GRIME 1979) einen starken Einfluss auf die pflanzlichen Interaktionen haben. So gehört *F. rupicola* zu den CS-Strategen (Konkurrenz-Stress-Strategie) und gilt als stresstolerant und konkurrenzstark, während *V. spicata* zum intermediären Strategietyp, den CSR-Strategen (Konkurrenz-Stress-Ruderal-Strategen) gehört (FRANK & KLOTZ 1990). Somit zeigte sich auch in unseren Untersuchungen, dass der CSR-Typ von *V. spicata* dem CS-Typ von *F. rupicola* unterlegen ist.

Wie viele andere biologische Faktoren sind die Effekte von pflanzlichen Interaktionen hochdynamisch (PELTZER & KÖCHY 2001) und können durch langfristig wechselnde bzw. fluktuierende Umweltfaktoren derartig beeinflusst werden, dass es einen Wechsel zwischen den negativen und positiven Interaktionen gibt (GREENLEE & CALLAWAY 1996, CHOLER et al. 2001, MAESTRE & CORTINA 2004, KIKVIDZE et al. 2006, PARTZSCH & BACHMANN 2011, PARTZSCH 2013a). Unter dem Einfluss von globalen bzw. regionalen Umweltveränderungen, der zu einem zunehmenden abiotischen Stress in den Ökosystemen führen kann, scheinen vor allem die positiven Interaktionen zwischen der Arten („facilitation“) zuzunehmen (PUGNAIRE & LUQUE 2001, MAESTRE et al. 2003, BROOKER 2006, KIKVIDZE et al. 2006, CALLAWAY 2007).

5 Schlussfolgerung

Unsere Untersuchungen zeigen, dass in den letzten 20 Jahren in den Xerothermrasen der Porphyrkuppenlandschaft ca. ein Viertel der Populationen von *V. spicata* hauptsächlich infolge von Vergrasung bzw. Verbuschung verschwunden ist und von den verbleibenden sieben Populationen nur zwei aufgrund ihrer Größe stabil erscheinen. Obwohl die Art im Freiland reichlich blüht und fruchtet, gibt es Probleme bei der Etablierung und dem Wachstum von Keimlingen, die vor allem durch die Dichte der Vegetationsdecke begründet sind. Allerdings begünstigt eine geringe Grasdichte die Art in Keimung und Überleben, aber nicht in ihrer Wachstumsentwicklung. Bereits gut etablierte Individuen von *V. spicata* leiden unter der starken Konkurrenz des gegenwärtig expandierenden Grases *F. rupicola*. Erst die Wiederaufnahme einer extensiven Beweidung könnte dazu führen, dass durch Trittschäden Etablierungsnischen geschaffen und durch Verbis die Dominanz der Grasarten bzw. Gehölze zurückgedrängt werden. Mittel- bis langfristig könnte somit wieder ein Umbau der gegenwärtig verarmten Bestände in wertvolle Xerothermrasen mit hoher Biodiversität erzielt werden.

6 Zusammenfassung

SCHULZE, M., PARTZSCH, M., HENSEN, I.: Die Xerothermrassenart *Veronica spicata* L.: Populationsstruktur, Etablierung und pflanzliche Interaktionen - Hercynia N. F. 47 (2014): 87 – 112.

Die hohe Biodiversität der Xerothermrassen im Mitteldeutschen Trockengebiet ist durch Jahrhunderte währende traditionelle Bewirtschaftung begründet. Die politische Wende um 1990 führte zu einer weitgehenden Auflassung der extensiven Beweidung und damit zu einer allmählichen Verarmung der ursprünglich artenreichen Gesellschaften, die mittlerweile vielfach durch das Gras *Festuca rupicola* dominiert werden. Diese Veränderungen führten zu einem starken Rückgang von dikotylen Arten. Als typischer Vertreter dieser Xerothermrassen gilt die seltene und gefährdete Art *Veronica spicata*, die für diese Studie ausgewählt wurde. Es sollte geklärt werden, welche Populationen heute noch in der Porphyrkuppenlandschaft existieren und wie groß und vital sie sind, welche Etablierungschancen die Art in Grasbeständen mit unterschiedlicher Dichte von *F. rupicola* hat und wie sie mit dem benachbarten Gras *F. rupicola* interagiert.

Folgende Methoden wurden angewendet: 1) die Populationsgröße von *V. spicata* und deren artspezifische Parameter Blattanzahl, Blattlänge, Anzahl und Länge der Fruchtsände, generative Biomasse, Samenmerkmale sowie die Pflanzengesellschaften, in denen die Art siedelt, wurden im Freiland erhoben. 2) Der Versuch zur Etablierung wurde in einem Freiland-Topf-Versuch durchgeführt, in dem bereits gut entwickelte *Festuca*-Horste in unterschiedlicher Dichte (F0, F1, F2, F3; sechs Wiederholungen) vorhanden waren. Jeweils 20 Samen von *V. spicata* wurden pro Topf ausgelegt und hinsichtlich Keimung, Mortalität und Wachstumsentwicklung untersucht. 3) Der Versuch zu den pflanzlichen Interaktionen zwischen *V. spicata* und *F. rupicola* wurde ebenfalls in einem Freiland-Topf-Versuch mit unterschiedlichen Mischungen (V3F6, V6F3) und Monokulturen (V9, F9) angesetzt (je sechs Wiederholungen). Oberirdische Biomasse, Wuchshöhe, Blattanzahl, Blattlänge, Länge und Anzahl der blühenden Triebe, Länge der Blütenstände (*V. spicata*) bzw. Rispen (*F. rupicola*) und Samenmerkmale wurden bestimmt. Um die Intensität der Interaktionen auf die verschiedenen Pflanzenparameter zu ermitteln, wurde der Relative Interaction Index (RII) und der Index of Interaction Importance (I_{imp}) berechnet.

Von den ehemals 12 Populationen von *V. spicata* in der Porphyrkuppenlandschaft wurden nur noch sieben nachgewiesen, von denen zwei als groß (ca. 600 Individuen) und stabil eingestuft wurden. Drei Populationen mit weniger als 50 bis 90 Individuen waren mittelgroß und zwei mit ca. 10 Individuen sehr klein. Die Art kam entweder im Filipendulo-Helictotrichetum oder im Festuco-Brachypodietum vor, wies diesbezüglich aber keine Unterschiede im Wuchsverhalten auf. Bei Blattlänge und Samengewicht zeigten sich eine signifikant negative oder bei der generativen Biomasse eine signifikant positive Korrelation zur Populationsgröße. Die übrigen Parameter korrelierten nicht mit der Populationsgröße.

Hinsichtlich der Etablierung von *V. spicata* konnte für die Keimung und Mortalität kein signifikanter Unterschied zwischen den unterschiedlich dichten Grasbeständen festgestellt werden. Die Art zeigte jedoch eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit in den Töpfen mit *F. rupicola*. Ohne das Gras entwickelte sich *V. spicata* jedoch hinsichtlich Wuchshöhe und Durchmesser der Blattrosette am besten.

Die Ergebnisse zu den Interaktionen ergaben, dass *V. spicata* in den Monokulturen signifikant besser wuchs, *F. rupicola* aber keine signifikanten Unterschiede zwischen Monokultur und Mischungen zeigte. So litt *V. spicata* stärker unter interspezifischer Konkurrenz, während *F. rupicola* keine Unterschiede zwischen inter- und intraspezifischer Konkurrenz zeigte. Beide Interaktionsindices wiesen Konkurrenz für die dikotyle Art, aber nur neutrale bis schwach positive Effekte für das Gras aus.

Um dem Rückgang von *V. spicata* entgegenzuwirken, sollte zeitnah eine traditionelle Beweidung wieder eingeführt werden, um durch Verbiss die Konkurrenzkraft von Gräsern und aufkommenden Gehölzen zu verringern und durch Trittwirkung Etablierungsnischen für die Art zu schaffen.

7 Danksagung

Für die Unterstützung bei der Betreuung der Topf-Versuche im Botanischen Garten sowie den Laborarbeiten bedanken wir uns recht herzlich bei Christine Voigt.

8 Literatur

- AARSSSEN, L. W., KEOGH, T. (2002): Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? - *Oikos* 96: 531 – 541.
- ÅGREN, J. (1996): Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. - *J. Ecol.* 77: 1779 – 1790.
- ARMAS, C., PUGNAIRE, F. I. (2005): Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. - *J. Ecol.* 93: 978 – 989.
- ARMAS, C., ORDIALES, R., PUGNAIRE, I. (2004): Measuring plant interactions: a new comparative index. - *Ecol.* 85: 2682 – 2686.
- BACHMANN, U., HENSEN, I., PARTZSCH, M. (2005): Is *Campanula glomerata* threatened by competition of expanding grasses? - *Plant Ecol.* 180: 257 – 265.
- 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.
- BAUMBACH, H., PFÜTZENREUTER, S. (Red.) (2013): Steppenlebensräume Europas - Gefährdung, Erhaltungsmaßnahmen und Schutz. - Tagungsband, Hrsg. Thüringer Ministerium f. Landwirtschaft, Forsten, Umwelt u. Naturschutz (TMLFUN), Erfurt.
- BECKER, T. (2013): Die Steppenreliktart *Astragalus exscapus* - eine Schlüsselart der Steppenreste Mitteleuropas. - In: Baumbach, H., Pfützenreuter, S. (Red.) (2013): Steppenlebensräume Europas - Gefährdung, Erhaltungsmaßnahmen und Schutz. - Tagungsband: 69 – 90. Hrsg. Thüringer Ministerium f. Landwirtschaft, Forsten, Umwelt u. Naturschutz (TMLFUN), Erfurt.
- BELSKY, A. J. (1994): Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree grass competition. - *Ecol.* 75: 922 – 932.
- BROOKER, R. W., KIKVIDZE, Z., PUGNAIRE, F. I., CALLAWAY, R. M., CHOLER, P., LORTIE, C. J., MICHALET, R. (2005): The importance of the importance. - *Oikos* 109: 63 – 70.
- BROOKER, R. W. (2006): Plant-plant interactions and environmental change. - *New Phyt.* 171: 271 – 284.
- BROOKER, R. W., MAESTRE, F. T., CALLAWAY, R. M., LORTIE, C. L., CAVIERES, L. A., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P., TIELBÖRGER, K., TRAVIS, J. M. J., ANTHELME, F., ARMAS, C., COLL, L., CORCKET, E., DELZON, S., FOREY, E., KIKVIDZE, Z., OLOFSSON, C. L., SACCONI, P., SCHIFFERS, K., SEIFAN, M., TOUZARD, B., MICHALET, R. (2008): Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. - *J. Ecol.* 96: 18 – 34.
- BROWN, C. S., BUGG, R. L. (2001): Effects of established perennial grasses on introduction of native forbs in California. - *Rest. Ecol.* 9: 38 – 48.
- 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 plants. - *Bot. Review* 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. - *Ecol.* 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 interactions among alpine plants increase with stress. - *Nature* 417: 844 – 848.
- CHEN, S. Y., XU, J., MAESTRE, F. T., CHU, C. J., WANG, 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. - *Ecol.* 82: 3295 – 3308.
- COLLING, G., MATTHIES, D., RECKINGER, C. (2002): Population structure and establishment of the threatened long-lived perennial *Scorzonera humilis* in relation to environment. - *J. Appl. Ecol.* 39: 310 – 320.

- CONNEL, J. H. (1983): On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. - *Am. Nat.* 122: 661 – 696
- DANNEMANN, A. (2000): Der Einfluss von Fragmentierung und Populationsgröße auf die genetische Variation und Fitness von seltenen Pflanzenarten am Beispiel von *Biscutella laevigata* (Brassicaceae). - *Diss. Bot.* 330. Cramer, Berlin.
- DE WIT, C.T. (1960): On competition. - *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen* 66: 1 – 82.
- DEIL, U., LODI, F. (2000): Vegetation and climate - an introduction. - *Phytocoenologia* 30: 275 – 277.
- DEL-VAL, E., CRAWLEY, M. J. (2005): What limits herb biomass in grasslands: competition of herbivory? - *Oecologia* 142: 202 – 211.
- DIEKMANN, M., FALKENGREN-GRERUP, U. (2002): Prediction of species response to atmospheric nitrogen deposition by means of ecological measures and life history traits. - *J. Ecol.* 90: 108 – 120.
- DONOHUE, K., FORSTER, D. R., MOTKIN, G. (2000): Effects of the past and the present on species distribution: land use history and demography of wintergreen. - *J. Ecol.* 88: 303 – 316.
- DUPRÉ, C., STEVENS, C. J., RANKE, T., BLEEKER, A., PEPLER-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.
- DÖRING, J. (2004): Zu den Klimaverhältnissen im östlichen Harzvorland. - *Hercynia N. F.* 37: 137 – 154.
- ELIASON, S. A., ALLEN, E. B. (1997): Exotic grass competition in suppressing native shrubland re-establishment. - *Rest. Ecol.* 5: 245 – 255.
- FENNER, M., THOMPSON, K. (2005): *The ecology of seeds.* - Cambridge University Press, Cambridge
- FRANCO, A. C., NOBEL, P. S. (1988): Interactions between seedlings of *Agave deserti*; and the nurse plant *Hilaria rigida*. - *Ecol.* 69: 1731 – 1740.
- FRANK, D., KLOTZ, S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. - *Wiss. Beitr. Martin-Luther Univ., Halle-Wittenberg.* 1990/32 (P41).
- FRANK, D., NEUMANN, V. (Hrsg.) (1999): *Bestandssituation der Pflanzen und Tiere Sachsen-Anhalts.* - Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- FRANK, D., HERDAM, H., HILBIG, W., JAGE, H., JOHN, H. G., KISON, H.-U., KORSCH, H., STOLLE, J. mit Beiträgen von BRÄUTIGAM, S., THIEL, H., UHLEMANN, I., WEBER, H. E., WELK, E. (2004): *Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzengesellschaften des Landes Sachsen-Anhalt.* - *Ber. LA Umweltschutz Sachsen-Anh.* 39: 91 – 110.
- FRECKLETON, R. P., WATKINSON, A. R., REES, M. (2009): Measuring the importance of competition in plant communities. - *J. Ecol.* 97: 379 – 384.
- FOWLER, N. (1986): The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 89 – 110.
- GRACE, J. B. (1999): The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. - *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2: 1 – 28.
- GAUCHERAND, S., LIANCOURT, P., LAVOREL, S. (2006): Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species. - *J. Veg. Sci.* 17: 455 – 464.
- 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. (1979): *Plant strategies and vegetation processes.* - Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- GRUBB, P. J. (1977): The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - *Biol. Rev.* 52: 107 – 145.
- HARPER, J. L. (1977): *Population biology of plants.* - Academic Press, London.
- HARPER, J. L., WHITE, J. (1974): Demography of Plants. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419 – 463.
- HENDRIX, S., NIELSEN, E., NIELSEN, T., SCHUTT, M. (1991): Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa*. - *New Phyt.* 119: 299 – 305.
- HENSEN, I., WESCHE, K. (2006): Relationships between population size, genetic diversity and fitness components in the rare plant *Dictamnus albus* in Central Germany. - *Biodiv. Conserv.* 15: 2249 – 2261.
- HIGGINS, S. L., RICHARDSON, D. M. (1999): Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. - *Am. Nat.* 153: 464 – 475.
- HOLMGREN, M., SCHEFFER, M., HUSTON, M. A. (1997): The interplay of facilitation and competition in plant communities. - *Ecol.* 78 (7): 1966 – 1975.
- HOUGHTON, J. J., MEIRO FILHO, L. G., CALLANDER, B. A., HARRIS, N., KATTENBERG, A., MASKELL, K. (eds.) (1995): *Climate change 1995 - The science of climate change. Contribution of working group I to the second assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* - Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- HUTCHINGS, M. J. (1997): The structure of plant populations. In: Crawley, M. J. (eds): Plant Ecology, 2nd edn. - Blackwell Science, Oxford
- HUTCHINGS, M. J., MENDOZA, A., HAVERS, W. (1998): Demographic properties of an outlier population of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in England. - Bot. J. Linnean Soc. 126: 95 – 105.
- JONGEJANS, E., SOONS, M. B., DE KROON, H. (2006): Bottlenecks and spatiotemporal variation in the sexual reproduction pathway of perennial meadow plants. - Basic Appl. Ecol. 7: 71 – 81.
- JORRITSMA-WIENK, L. D., AMELOOT, E., LENNSEN, J. P. M., DE KROON, H. (2007): Differential responses of germination and seedling establishment in populations of *Tragopogon pratensis* (Asteraceae). - Plant Biol. 9: 109 – 115.
- JUTILA, H. M., GRAECE, J. B. (2002): Effects of disturbance on germination and seedling establishment in a coastal prairie grassland: a test of the competitive release hypothesis. - J. Ecol. 90: 291 – 302.
- JÄGER, E. J. (ed.) (2011): Exkursionsflora von Deutschland, begründet von W. Rothmaler. Gefäßpflanzen: Grundband. - Spektrum, Akad. Verlag, Heidelberg.
- KÉRY, 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*. - J. Ecol. 88: 17 – 30.
- 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.
- KORNECK, D., SCHNITTLER, M., VOLLMER, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen. – Schr.R. f. Veg.kd. 28: 1 – 187.
- KOWARIK, I. (2003): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. - Ulmer, Stuttgart
- LEISHMAN, M. R. (2001): Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanism and their generality. - Oikos 93: 294 – 302.
- LEISHMAN, M. R., WESTOBY, M. (1994): The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. - Funct. Ecol. 8: 205 – 214.
- LEISHMAN, M. R., WRIGHT, I. J., MOLES, A. T., WESTOBY, M. (2000): The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M. (ed.): Seeds – the ecology of regeneration in plant communities. - CAB International.
- MAESTRE, F. T., CORTINA, J. (2004): Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from the semiarid steppe. - Proc R Soc London B 271: 331 – 333.
- MAESTRE, F. T., BAUTISTA, S., CORTINA, J. (2003): Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. - Ecol. 84: 3186 – 3197.
- MAHN, E. G. (1965): Vegetationsaufbau und Standortverhältnisse der kontinental beeinflussten Xerothermrasengesellschaften Mitteldeutschlands. - Abh. Sächs. Akad. Wiss., Leipzig, mathem.-naturwiss. Kl. 49 (1): 1 – 138.
- MAHN, E. G. (1996): Einfluß spontaner und gelenkter Sukzessionsprozesse in Braunkohlentagebaulandschaften auf die Entwicklung einer ressourcenangepaßten Vegetationsstruktur. - Hercynia N. F. 30: 5 – 12.
- MARIOTTE, P., BUTTLER, A., KOHLER, F., GILGEN, A. K., SPIEGELBERGER, T. (2013): How do subordinate and dominant species in semi-natural mountain grasslands relate to productivity and land use change? - Basic Appl. Ecol. 14: 217 – 224.
- MEHRHOFF, L. A. (1989): The dynamics of declining populations of an endangered orchid, *Isotria medeoloides*. - Ecol. 70: 783 – 786.
- MEIER, T. (2013): Keimung, Keimlingsetablierung und Wachstumsentwicklung von drei dikotylen Graslandarten in *Festuca rupicola*-Beständen mit unterschiedlicher Dichte. - Bachelorarbeit, Univ. Halle.
- MENGES, E. (1990): Population viability analysis for an endangered plant. - Biol. Conserv. 4: 52 – 62.
- MOLES, A. T., WESTOBY, M. (2002): Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in larger-seeded species. - Oikos 99: 241 – 248
- MOLES, A. T., WESTOBY, M. (2006): Seed size and plant strategy across the whole life cycle. - Oikos 113: 91 – 105.
- OOSTERMEIJER, J. G. B. (1996): Population size, genetic variation, and related parameters in small, isolated plant populations: a case study. - In: Settele, J., Margules, C., Poschlod, P., Henle, K. (eds.): Species survival in fragmented landscapes. - Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London. GeoJournal Library 35: 61 – 68.
- 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 in Abhängigkeit von Flächengröße und Genese der Porphyrkuppen. - Bot. Jahrbücher f. Systematik, Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie 123: 1 – 45.
- PARTZSCH, M. (2011): Does land use change affect the interactions between two grassland species? - Flora 206: 550 – 558.
- PARTZSCH, M. (2013a): 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.
- PARTZSCH, M. (2013b): How small can steppe habitats be? Results from a landscape of porphyry outcrops in the central valley of the River Saale, northwest of Halle. - In: Baumbach, H., Pfützenreuter, S. (Red.): Steppenlebensräume

- Europas - Gefährdung, Erhaltungsmaßnahmen und Schutz. Tagungsband: 43 - 54. Hrsg. vom Thüringer Ministerium für Landwirtschaft, Forsten, Umwelt und Naturschutz (TMLFUN), Erfurt.
- PARTZSCH, M. (2014): Effects of land-use and global change on growth performance and interactions between a dominant and a rare semi-dry grassland species. - In: Mariotte, P., Kardol, P. (eds): Grasslands biodiversity and conservation in a changing world. - Nova Publishers, New York. pp. 163 – 186.
- PARTZSCH, M., KRUMBIEGEL, A. (1996): Samenpflanzen – Spermatophyta. In: Wallaschek, M., Bliss, P., Schöpke, H., Witsack, W. (Hrsg.): Beiträge zur Erfassung der Biodiversität im Unteren Saaletal. Phytozönosen, Pflanzenarten und Tierarten von Landschaftselementen der Halleschen Kuppenlandschaft. - Arb. aus dem Naturpark „Unteres Saaletal“ 3: 13 – 21.
- PARTZSCH, M., BACHMANN, U. (2011): Is *Campanula glomerata* threatened by competition from expanding grasses? - Results of a long-term experiment. - Plant Ecol. 212: 251 – 261.
- PARTZSCH, M., PIESCH, C., HENSEN, I. (2011): A comparative study of germination biology and plant performance in two dry grassland species. - Folia Geobot. 46: 35 – 48
- PELTZER, D. A., KÖCHY, M. (2001): Competitive effects of grasses and woody plants mixed grass prairie. - J. Ecol. 89: 519 – 527.
- POSCHLOD, P., WALLISDEVRIES, M. F. (2002): The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands - lessons from the distant and recent past. - Biol. Conserv. 104: 361 – 376.
- PUGNAIRE, F. L., LUQUE, M. T. (2001): Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. - Oikos 93: 42 – 49.
- QUINN, J. F., HARRISON, S. P. (1988): Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. - Oecologia 75: 132 – 140.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands - mit Datenservice auf CD-ROM. - Schr.R. f. Veg.kd. 35: 1 – 800.
- RICHTER, B., PARTZSCH, M., HENSEN, I. (2003): Vegetation, Kultur- und Nutzungsgeschichte der xerothermen Hügellandschaft bei Mücheln/Wettin (Sachsen-Anhalt). - Hercynia N. F. 36: 91 – 121.
- RYSER, P. (1993): Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. - J. Veg. Sci. 4: 195 – 202.
- 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.
- SCHUBERT, R., FRANK, D., HERDAM, H., HILBIG, W., JAGE, H., KARSTE, G., KISON, H.-U., KLOTZ, S., PETERSON, J., REICHHOFF, L., STÖCKER, G., WEINITSCHKE, H., WEGENER, U., WESTHUS, W. (2004): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzengesellschaften des Landes Sachsen-Anhalt. - Ber. LA Umweltschutz Sachsen-Anh. 39: 111 – 122.
- SCHULZE, M. (2014): Untersuchungen zur Populationsstruktur, Etablierung und pflanzlichen Interaktionen von *Veronica spicata* L. - Masterarbeit, Univ. Halle.
- SEIFAN, M., SEIFAN, T., ARIZA, C., TIELBÖRGER, K. (2010): Facilitating an importance index. - J. Ecol. 98: 356 – 361.
- SILVERTOWN, J. W. (1981): Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. - Am. Nat. 118: 860 – 864.
- SILVERTOWN, J., CHARLESWORTH, D. (2001): Introduction to Plant Population Biology. Fourth Edition. - Blackwell Science. Oxford, UK.
- SUMMERFIELD, R. J. (1972): Biological inertia - an example. - J. Ecol. 60: 793 – 798.
- WALTER, G. R. (2000): Climatic forcing on the dispersal of exotic species. - Phytocoenologia 30 (3-4): 409 – 430.
- WATKINSON, A. R. (1997): Plant population dynamics. - In: Crawley, M. J. (ed.): Plant ecology. - Wiley Online Library.
- WEIGELT, A., JOLLIFFE, P. (2003): Indices of plant competition. - J. Ecol. 91: 707 – 720.
- 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.
- WESTOBY, M., LEISHMAN, M., LORD, J. (1996): Comparative ecology of seed size and dispersal. - Biol. Sci. 151: 341 – 1317.
- WILLIAMS, M. I., SCHUMANN, G. E., HILD, A. L., VICKLUND, L. E. (2002): Wyoming big Sagebush density: effects of seedling rates and grass competition. - Restor. Ecol. 10: 385 – 391.
- 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 – 579.
- ZOBEL, M. (1992): Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors. - Oikos 65: 314 – 320.

Manuskript angenommen: 15. September 2014

Anschrift der Autoren:

MaSc Biologie Maria Schulze

Dr. Monika Partzsch

Prof. Isabell Hensen

Institut für Biologie / Geobotanik und Botanischer Garten, Naturwissenschaftliche Fakultät I, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Am Kirchtor 1, 06099 Halle (Saale)

E-Mail: maria200789@web.de

monika.partzsch@botanik.uni-halle.de,

isabell.hensen@botanik.uni-halle.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Schulze Maria, Hensen Isabell, Partzsch Monika

Artikel/Article: [Die Xerothermrassenart *Veronica spicata* L.: Populationsstruktur, Etablierung und pflanzliche Interaktionen 87-112](#)