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

Ökologische Untersuchungen an Pflanzengesellschaften unterschiedlicher Trittbelastung mit Hilfe der Gradientenanalyse

von

Reinhard Bornkamm und Gabriele Meyer

(Aus dem Institut für Ökologie der TU Berlin)

Einleitung

Die Wirkung von Tritt und verwandten mechanischen Faktoren auf Vegetation und Böden hat in unserer Zeit ein immer stärkeres Interesse gefunden, wie aus dem zusammenfassenden Bericht von LIDDLE (1975) hervorgeht. Schon geringe Trittbelastungen machen sich in der Vegetation bemerkbar, ohne bedeutende Schäden anzurichten; ja sie können sogar in bestimmten Fällen als Methode des Managements angewandt werden (WESTHOFF 1967). Starke Belastungen führen zur Bildung der typischen Trittvegetation und schließlich zur Vegetationsvernichtung und zu Verdichtungen des Bodens (HARTGE 1965), häufig mit nachfolgender Bodenerosion. Durch zahlreiche pflanzensoziologische Arbeiten (Zusammenfassungen für unser Gebiet s. bei LIETH 1953, HAESSLER 1954, ELLENBERG 1963, PASSARGE 1964, WESTHOFF & DEN HELD 1969, WILMANNS 1973, GUTTE & HILBIG 1975) und Detailanalysen der Vegetation (BATES 1935, DAVIES 1938, GOLDSMITH et al. 1970, BAYFIELD 1971, 1973, CHAPPELL et al. 1971, STREETER 1971, BURDEN & RANDERSON 1972, HANSEN & JENSEN 1972, LIDDLE & MOORE 1974, LIDDLE & GREIG-SMITH 1975 b) liegen über die Verteilung von Pflanzengesellschaften in Abhängigkeit von der Trittbelastung umfangreiche Kenntnisse vor.

Über den Mechanismus der Trittwirkung und die Tritt-Ökologie ist dagegen vergleichsweise wenig bekannt. LIETH (1954) und LIDDLE (1975) haben Wirkungsschemata des Trittfaktors entworfen (s. auch WALTER 1960, ELLENBERG 1963). Aus ihnen geht hervor, daß sowohl direkte Wirkungen auf die Pflanzen, als auch indirekte Wirkungen über den Boden bestehen. Direkte mechanische Schäden an der Vegetation sind von LIETH (1953), HAESSLER (1954), O'CONNOR (1956), BAYFIELD (1971) und LIDDLE (1975) analysiert worden. Die Bodenverdichtung ist gekennzeichnet durch eine Abnahme insbesondere der größeren Poren (> 50 μ, HARTGE 1965) und ist häufig begleitet von geringerer Wasserdurchlässigkeit, höherem Wasser- und Nährstoffgehalt des Bodens (GUPTA 1933, BATES 1935, GOLDSMITH et al. 1970, CHAPPELL et al. 1971, STREETER 1971, LIDDLE & GREIG-SMITH 1975 a). Über den trittbedingt offenen Bodenflächen ist das Klima extremer als in der umgebenden Vegetation (LIDDLE & MOORE 1974). Es ist aber nicht klar, in welchem Maße die einzelnen Faktoren dazu beitragen, daß die Trittresistenz von Pflanzen überschritten wird und auch der trittangepaßten Vegetation schließlich doch eine Grenze gesetzt wird. Um zur Klärung dieser Frage einen Beitrag zu leisten, werden in der vorliegenden Arbeit mehrere Transekte von trittbedingt offenem Boden bis in wenig belastete Vegetation hinein auf Vorkommen und Biomasse der Pflanzen und Porenvolumen und Dichte des Bodens untersucht.

Material und Methoden

Benutzt wurde die Methode der direkten Gradientenanalyse (WHITTAKER 1967, 1973, SPATZ 1975). An 6 Standorten in Berlin (West) wurden Transekte von unterschiedlicher Länge angelegt, die von offenem Boden über Trittvegetation bis in rasenartige Vegetation hineinführten. Da der Trittgradient dominierte, genügte ein Transekt je Standort, der allerdings mit 20 cm Breite als Doppeltransekt anzusehen ist, da das Vorkommen der Pflanzenarten auf der Basis von Quadraten zu 10 × 10 cm Größe ermittelt wurde. Dabei wurde unterschieden, ob die Pflanzen in den Quadraten wurzelten oder oberirdisch nur in sie hereinragten.

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

Zur Bestimmung der Biomasse wurden die Transekte in Quadrate zu 20 × 20 cm aufgeteilt, die oberirdische Pflanzenmasse wurde mit einer Schere abgeschnitten, nach Arten sortiert, bei 105° im Trockenschrank bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.

In mehreren Teilen der Transekte wurden Proben der obersten Bodenschicht (0–5 cm) entnommen und nach SCHLICHTING & BLUME (1966) auf Porenvolumen (PV) und Dichte der festen Bestandteile (d_f) sowie des Bodens (d_b) untersucht. Die Beziehung zwischen den drei Größen ist $d_b = d_f\ (1-PV)$ (SCHACHTSCHABEL et al. 1976). Wiedergegeben werden nur Mittelwerte, da kleinflächig mit starken Schwankungen von PV und d_b zu rechnen ist (KNAPP et al. 1952).

Drei weitere Transekte von nur 40 cm Länge und 20 cm Breite wurden an extrem belasteten innerstädtischen Standorten mit Reinbeständen von *Poa annua* angelegt und in Flächen zu 5 × 5 cm unterteilt. Hier wurden Sproßzahl, Sproßgewicht, Wurzelgewicht, Porenvolumen und Dichte bestimmt.

Ergebnisse

1. Transekt Hohenstaufenstraße

Der längste Transekt wurde auf einem planierten Trümmergrundstück in der Hohenstaufenstraße in Berlin-Schöneberg angelegt. Der Boden stellt eine Schutt-Pararendzina dar (RUNGE 1974, BLUME et al. 1974), so daß der Standort als polyhemerob einzustufen ist (BLUME & SUKOPP 1976). Die Verteilung der Arten (Abb. 1) läßt mehrere Zonen erkennen:

- Die ersten 20 cm sind vegetationsfrei (Zone 0)
- Zone I: Es folgt von 0,2–3,2 m ein Polygonetum avicularis (PASSARGE 1964), das von der namengebenden Art sowohl hinsichtlich der Frequenz als auch hinsichtlich der Biomasse dominiert wird (Tab. 1). *Eragrostis minor* und *Convolvulus arvensis* sind auf diese Zone beschränkt, während wenige andere Arten nur mit geringer Vitalität auftreten. *Polygonum* und *Convolvulus* wurzeln vorwiegend im zweiten Abschnitt dieser Zone und senden lange Sprosse in die unbesiedelten Teile aus.
- Zone II: Von 3,2–5,0 m folgt ein ruderaler Halbtrockenrasen (Convolvulo-Agropyretum repentis), in dem *Festuca trachyphylla* vorherrscht und *Agropyron repens* sein Maximum hat. Trittarten wie *Polygonum aviculare, Lolium perenne* und *Capsella* sind beigemengt

Tab. 1 Mittlere oberirdische Biomasse der Arten im Transekt Hohenstaufenstraße in mg/dm². (In Klammern Anzahl der Werte)

Zone	I	II	III
Zahl der Flächen	30	18	20
Artenzahl	8	15	8
Polygonum aviculare	461 ± 103 (15)	15 ± 1 (6)	-
Convolvulus arvensis	33 ± 13 (9)	-	-
Artemisia vulgaris	64 ± 25 (5)	10 (1)	192 ± 94 (5)
Festuca trachyphylla	-	235 ± 44 (9)	179 ± 82 (7)
Potentilla reptans	-	89 ± 31 (9)	245 ± 90 (8)
Festuca arundinacea	-	31 (2)	609 ± 99 (10)
Eragrostis minor	1 (1)	-	-
Capsella bursa-pastoris	1 (1)	0 (1)	-
Agropyron repens	4 (3)	39 (5)	-
Bromus mollis	7 (5)	8 (3)	32 (1)
Dactylis glomerata	1 (2)	14 (2)	32 (3)
Lolium perenne	-	12 (4)	-
Plantago lanceolata	-	2 (2)	-
Bromus tectorum	-	1 (1)	-
Agrostis tenuis	-	2 (1)	-
Melilotus officinalis	-	9 (3)	-
Poa pratensis	-	16 (2)	1 (2)
Medicago lupulina	-	-	0 (1)
Summe	570	483	1290

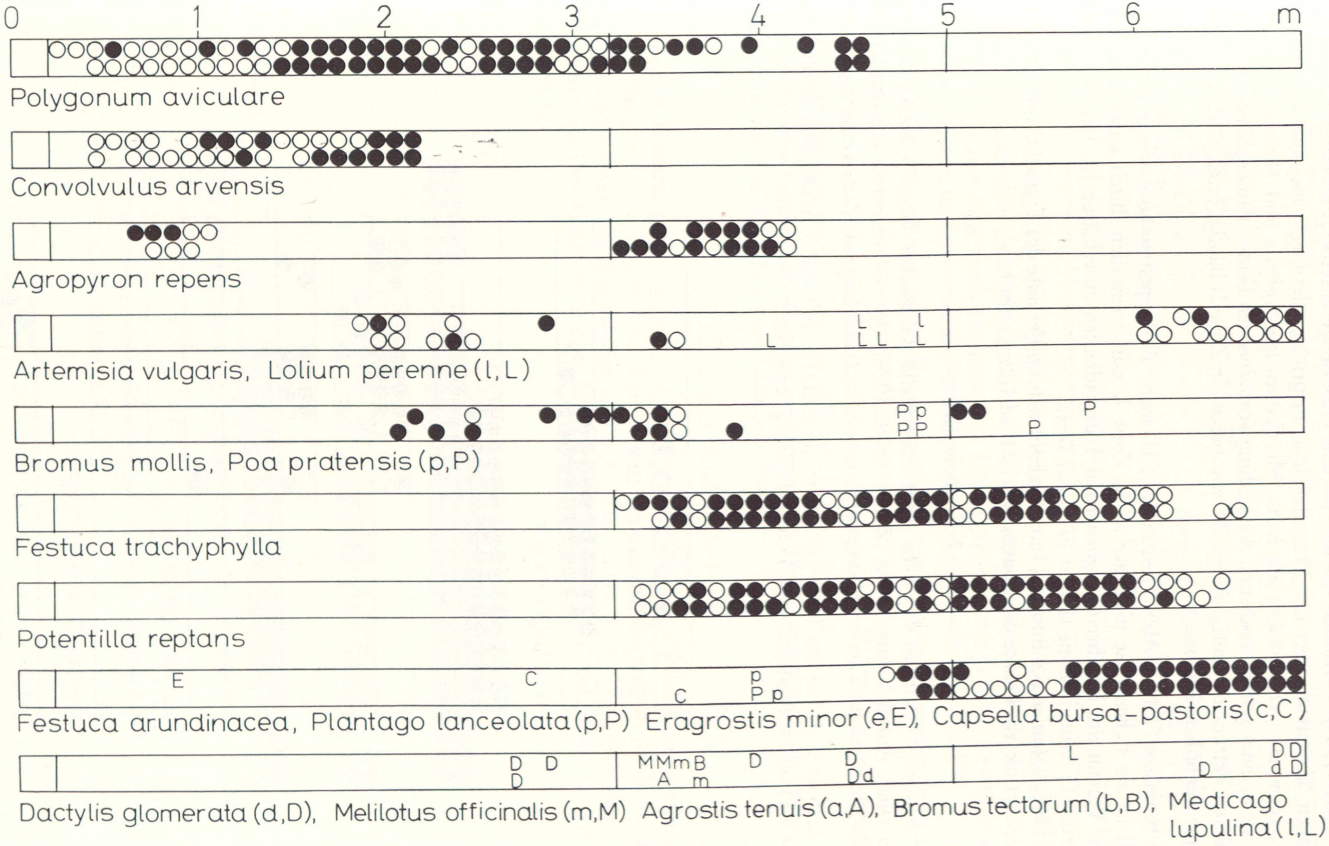

Abb. 1: Verteilung der Arten im Transekt Hohenstaufenstraße. Ausgefüllte Kreise bzw. große Buchstaben: Pflanze in der Fläche wurzelnd. Leere Kreise bzw. kleine Buchstaben: Pflanze oberirdisch in die Fläche hineinragend.

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

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

– Zone III: Von 5,0–7 m herrscht die von Hochstauden (*Artemisia*!) durchsetzte Rasenvegetation des Potentillo-Festucetum arundinaceae im Sinne von WESTHOFF & DEN HELD (1969). Es handelt sich also um eine Flutrasengesellschaft, die vermutlich auf den häufigen Wasserstau über der Versuchsfläche anspricht, allerdings, wie andere Flutrasen auch, zeitweise recht trocken sein kann. Mit *Festuca trachyphylla* und *Medicago lupulina* liegt sie in einer relativ trockenen Ausbildung vor. Von den beiden namengebenden Arten dominiert *Festuca* eindeutig; *Potentilla* war bereits in Zone II häufig, erreicht aber in Zone III eine viel höhere Biomasse.

Die Biomasse (Tab. 1, Abb. 7) ist in Zone III mehr als doppelt so hoch wie in Zone I. In Zone II ist sie stellenweise niedriger als in Zone I, was vermutlich durch einen ungleichmäßigen Verlauf des hier breit ausgezogenen Trittgradienten zu erklären ist. Die Artenzahl erreicht mit 15 Arten in Zone II ihren höchsten Wert.

Das Porenvolumen des Bodens (Tab. 4) erhöht sich im Verlaufe des Transekts um etwa 1/4. Gleichzeitig sinkt die Dichte des Bodens von 1,51 auf 1,26 g · cm^{-3} ab.

2. Transekt Gatow

Hier handelt es sich um den Rand einer Landstraße (Glienicker Weg) in Berlin-Gatow, also um einen Aufschüttungsboden (BLUME et al. 1974), der polyhemerob einzustufen ist (BLUME & SUKOPP 1976). Die Verteilung der Arten (Abb. 2) läßt folgende Zonen erkennen:

– Zone I: Von 0–1,2 m ein Polygonetum avicularis mit nur 3 Arten, von denen *Poa annua* die höchste Frequenz und Biomasse (Tab. 2) erreicht.

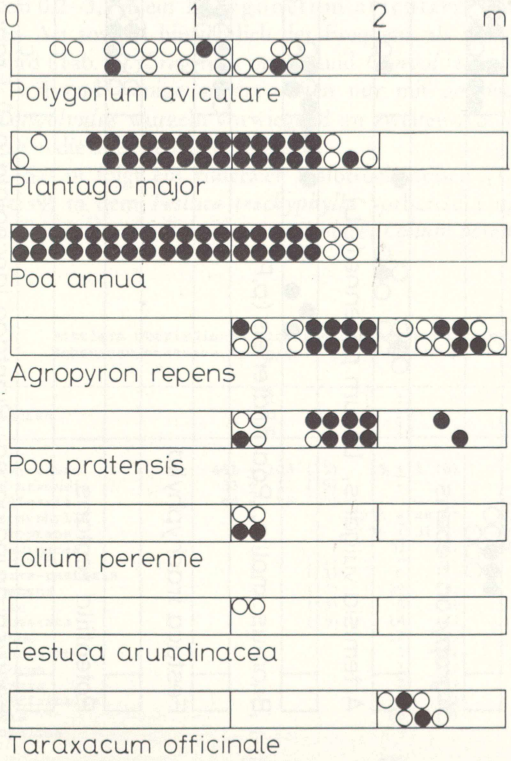

Abb. 2: Verteilung der Arten im Transekt Gatow. Zeichen wie Abb. 1.

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

Tab. 2 Mittlere oberirdische Biomasse der Arten im Transekt Gatow in mg/dm². (In Klammern Anzahl der Werte).

Zone	I		II		III	
Zahl der Flächen	6		4		4	
Artenzahl	3		7		3	
Polygonum aviculare	99 ± 7	(5)	90	(2)	-	
Poa annua	302 ± 46	(6)	107 ± 27	(4)	-	
Plantago major	210 ± 83	(5)	293 ± 107	(4)	-	
Lolium perenne	-		82	(1)	-	
Festuca arundinacea	-		4	(1)	-	
Agropyron repens	-		514 ± 98	(4)	1007± 301	(4)
Poa pratensis	-		196	(3)	50	(1)
Taraxacum officinale			-		183	(2)
Summe	611		1286		1240	

– Zone II: Von 1,2–2 m tritt *Agropyron repens* hinzu und dominiert hinsichtlich der Biomasse. Hinsichtlich der Artenzahl sind die Trittpflanzen am stärksten vertreten, von denen *Plantago major* sogar noch zunimmt und *Lolium perenne* neu auftritt, so daß es sich hier um ein leicht ruderal gestörtes Lolietum perennis (PASSARGE 1964) handelt.

– In Zone III (2,0–2,7 m) zeigt der Reinbestand von *Agropyron repens* wieder einen ruderalen Halbtrockenrasen (Convolvulo-Agropyretum) an..

Auch hier ist die Artenzahl in Zone II am höchsten, während die Biomasse in den Zonen II und III etwa doppelt so hoch liegt wie in Zone I (Tab. 2, Abb. 7)

Das Porenvolumen (Tab. 4) steigt im Verlaufe des Transekts um mehr als 1/3 an, während die Dichte von 1,67 auf 1,27 g · cm⁻³ deutlich absinkt.

3. Transekt Windmühlenberg I

Dieser Transekt geht von einem breiten Fahrweg am Eingang des Naturdenkmals Windmühlenberg in Berlin-Gatow aus. Hier stocken vorwiegend als mesohemerob einzustufende Corynephoreten auf Braunerden (SUKOPP 1970, BLUME et al. 1974, BERGER-LANDEFELDT 1965, BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP 1965). Die Verteilung der Arten (Abb. 3) zeigt folgende Gliederung:

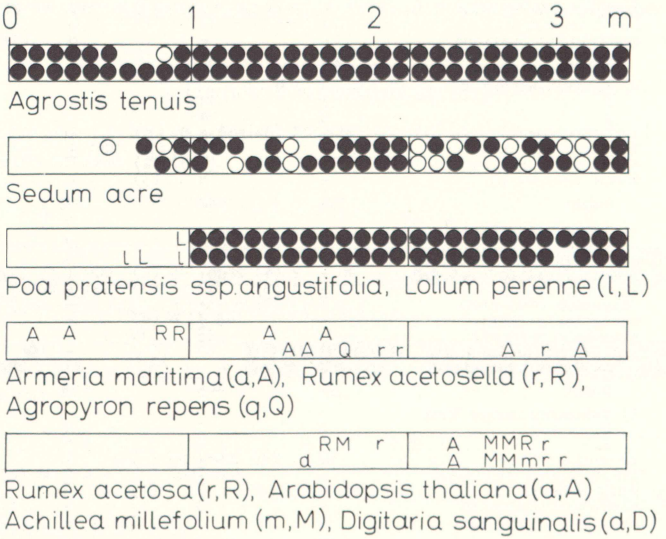

Abb. 3: Verteilung der Arten im Transekt Windmühlenberg I. Zeichen wie Abb. 1.

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

- In Zone I (0–1 m) erscheint die für Sandgebiete typische Agrostis tenuis-Poa annua-Ass. (nach PASSARGE 1964) mit *Lolium perenne*, *Sedum acre* und *Rumex acetosella* als weiteren trittresistenten Arten. *Sedum* und *Agrostis* stellen je etwa die Hälfte der (sehr geringen) Biomasse (Tab. 3).
- In Zone II (1,0–2,2 m) ist neben der dominierenden *Agrostis* und *Sedum acre* neu *Poa angustifolia* stärker beteiligt. Der Rasen ist weitgehend geschlossen, aber Störungszeiger wie *Rumex acetosella*, *Agropyron repens* und *Digitaria sanguinalis* treten noch auf.
- Noch stärker ist die Dominanz von *Agrostis* (Abb. 3, Tab. 3) in Zone III (2,2–3,4 m). Störungszeiger fehlen hier fast vollständig. Ihrer Artenzusammensetzung nach lassen sich beide Zonen dem Agrostietum tenuis zuordnen, das nach PASSARGE (1964) an Wald- und Feldwegen (sowie auf Ackerödland) zwischen Trittrasen und Schafschwingel-Trockenrasen vermittelt.

Die Biomasse steigt mit nachlassendem Tritt an (Tab. 3, Abb. 8); die Artenzahl ist am höchsten in Zone II. Das Porenvolumen (Tab. 4) ist hier an den Sandstandorten durch Tritt nicht so stark erniedrigt. Die Dichte erreicht keine so hohen Werte wie in den Transekten auf den bisher besprochenen feinkörnigeren Böden und nimmt nur um 1/10 ab.

Tab. 3. Mittlere oberirdische Biomasse der Arten in den Transekten Windmühlenberg und Waidmannsluster Damm in mg/dm². (In Klammern Anzahl der Werte.) F = Anzahl der Flächen, A = Artenzahl.

Zone	I	II	III
A) Windmühlenberg I			
F	5	6	7
A	5	9	7
Agrostis tenuis	41 ± 8 (5)	629 ± 104 (6)	1072 ± 29 (7)
Sedum acre	38 ± 29 (3)	202 ± 75 (6)	319 ± 57 (7)
Armeria maritima	7 (2)	46 (2)	74 (2)
Lolium perenne	1 (2)	–	–
Rumex acetosella	0 (1)	1 (2)	–
Poa angustifolia	–	135 ± 41 (6)	222 ± 78 (7)
Digitaria sanguinalis	–	1 (1)	–
Agropyron repens	–	2 (1)	–
Achillea millefolium	–	2 (1)	22 (2)
Rumex acetosa	–	14 (1)	56 (2)
Arabidopsis thaliana	–	–	8 (1)
Summe	87	1032	1773
B) Windmühlenberg II			
F	3	11	4
A	2	4	1
Agrostis tenuis	50 ± 23 (3)	452 ± 59 (11)	–
Corynephorus canescens	–	151 ± 48 (10)	1095 ± 77 (4)
Hypochoeris radicata	64 (1)	7 (2)	–
Rumex acetosella	–	8 (5)	–
Summe	114	612	1095
C) Windmühlenberg III			
F	10	6	9
A	3	5	3
Lolium perenne	20 ± 2 (4)	280 ± 49 (6)	609 ± 55 (9)
Agrostis tenuis	2 ± 1 (5)	42 (1)	561 ± 20 (9)
Poly onum aviculare	3 (3)	–	–
Spergularia rubra	–	83 ± 4 (4)	–
Artemisia vulgaris	–	23 (1)	–
Rumex acetosella	–	17 (1)	–
Hypochoeris radicata	–	–	28 (1)
Summe	25	445	1198
D) Waidmannsluster Damm			
F	2	7	8
A	1	5	1
Agrostis tenuis	72 (2)	144 ± 23 (7)	–
Corynephorus canescens	–	378 ± 107 (7)	554 ± 88 (8)
Rumex acetosella	–	2 (3)	–
Hieracium pilosella	–	3 (1)	–
Hypochoeris radicata	–	3 (1)	–
Summe	72	530	554

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

4. Transekt Windmühlenberg II

Hier führt ein schmaler Fußweg durch lückige Silbergrasfluren des genannten Naturdenkmals (Abb. 4).

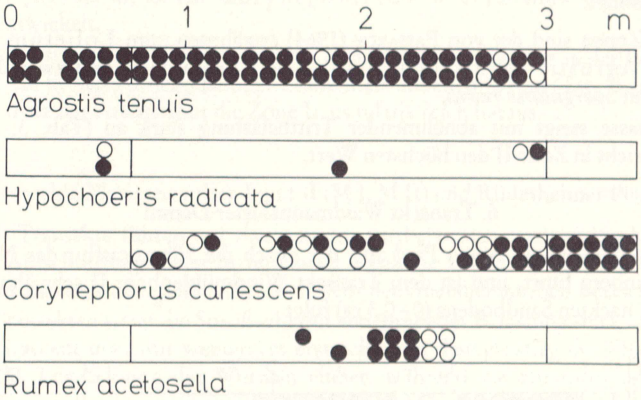

Abb. 4: Verteilung der Arten im Transekt Windmühlenberg II. Zeichen wie Abb. 1.

- In Zone I (0–0,7 m) deutet das fast alleinige Vorkommen von *Agrostis*, die aber mengenmäßig nur schwach entwickelt ist (Tab. 3), ein Pionierstadium des Agrostietum tenuis an. Echte Trittpflanzen sind nicht zu finden.
- Zone II (0,7–3,0 m) zeigt einen Übergang dieser Gesellschaft mit *Rumex acetosella* als Störungszeiger und *Corynephorus canescens* als Pionier der Silbergrasflur. *Agrostis* erreicht hier ihr Maximum.
- Zone III (3,0–3,6 m) wird von einem Reinbestand des Silbergrases als Anzeiger des Corynephoretum gebildet.

Die Biomasse steigt mit nachlassendem Tritt an (Tab. 3, Abb. 8). Obwohl der Transekt extrem artenarm ist, hebt sich doch Zone II mit 4 Arten als relativ artenreichste heraus.

5. Transekt Windmühlenberg III

Die Trittbelastung ist hier wesentlich höher, so daß der Transekt die benachbarten Trockenrasen nicht erreicht (Abb. 5).

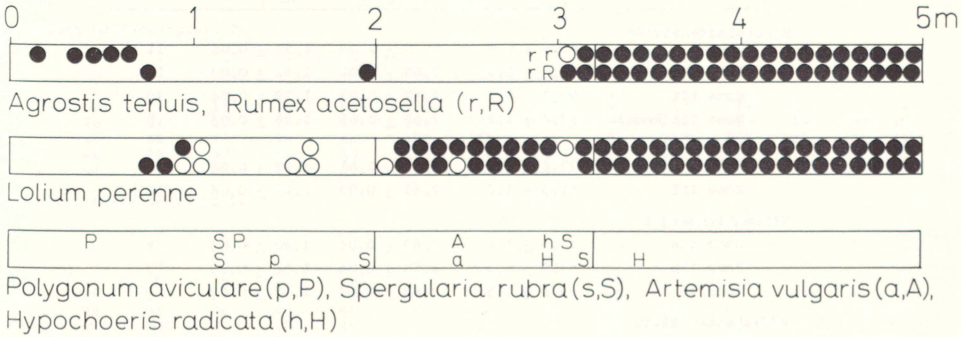

Abb. 5: Verteilung der Arten im Transekt Windmühlenberg III. Zeichen wie Abb. 1.

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

- Von 0–2 m (Zone I) besteht nur eine sehr lückige Vegetation aus 4 Trittarten; *Polygonum aviculare* ist auf diese Zone beschränkt.
- In Zone II (2–3,2 m) tritt *Lolium perenne* besonders stark hervor.
- Zone III (3,2–5 m) wird zu gleichen Mengenanteilen von *Agrostis tenuis* und *Lolium perenne* gebildet.

Alle drei Zonen sind der von PASSARGE (1964) erwähnten zum Lolietum überleitenden Variante der Agrostis-tenuis-Poa annua-Ges. zuzuordnen, und zwar der subatlantischen Rasse mit *Spergularia rubra*,

Die Biomasse steigt mit abnehmender Trittbelastung stark an (Tab. 3, Abb. 7). Die Artenzahl erreicht in Zone II den höchsten Wert.

6. Transekt Waidmannsluster Damm

Der Transekt geht von einem Pfad aus, der durch die Silbergrasflur des Naturdenkmals Waldpark Steinberg führt, und ist dem Transekt Windmühlenberg II sehr ähnlich (Abb. 6). Auf eine Zone nackten Sandbodens (0–0,3 m) folgt

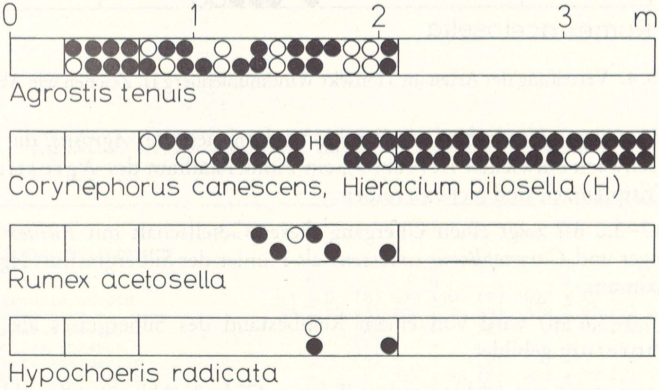

Abb. 6: Verteilung der Arten im Transekt Waidmannsluster Damm. Zeichen wie Abb. 1.

Tab. 4 Porenvolumen und Dichte der obersten Bodenschicht (in Klammern Zahl der Werte)
PV = Porenvolumen in (%); d_f = Dichte der festen Bodenbestandteile ($g \cdot cm^{-3}$); d_b = Dichte des Bodens ($g \cdot cm^{-3}$); Z = Anzahl der Werte

Transekt	PV	d_f	d_b	Z
Hohenstaufenstraße				
Zone I	43,5 ± 0,9	2,70 ± 0,03	1,51 ± 0,02	11
Zone II	43,6 ± 1,0	2,65 ± 0,02	1,51 ± 0,03	10
Zone III	50,3 ± 1,4	2,57 ± 0,03	1,29 ± 0,04	10
Zone III (Ende)	53,4 ± 1,9	2,59 ± 0,03	1,26 ± 0,04	9
Gatow				
Zone I	37,4 ± 0,5	2,67 ± 0,01	1,67 ± 0,02	10
Zone III	51,5 ± 1,2	2,62 ± 0,03	1,27 ± 0,04	10
Windmühlenberg I				
Zone I a	46,8 ± 1,0	2,63 ± 0,04	1,40 ± 0,03	9
Zone I b	47,9 ± 0,5	2,65 ± 0,04	1,38 ± 0,03	7
Zone II	52,4 ± 1,5	2,68 ± 0,04	1,27 ± 0,03	9
Rüdesheimer Platz				
offener Boden	44,6 ± 1,0	2,56 ± 0,01	1,43 ± 0,03	11
Poa annua-Bestand	49,1 ± 0,5	2,57 ± 0,01	1,30 ± 0,01	10

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

- von 0,3 bis 0,7 m (Zone I) ein *Agrostis*-Reinbestand als Pioniervegetation des Agrostietum tenuis.
- In Zone II (0,7–2,1 m) dominiert bereits *Corynephorus*, jedoch sind noch Störungsanzeiger vorhanden.
- In Zone III (2,1–3,5 m) ist ein Corynephoretum in Form eines *Corynephorus*-Reinbestandes entwickelt.

Die Biomasse steigt von Zone I nach Zone II stark an, erreicht aber in der lückigen Silbergrasflur nicht die in den vorhergehenden Transekten üblichen Werte (Tab. 3, Abb. 8). Auch hier hebt sich trotz der Artenarmut die Zone II als relativ reich heraus.

7. Transekte Mariannenplatz I und II (M I, M II) und Rüdesheimer Platz (R)

Diese drei Transekte führen auf zwei extrem trittbelasteten innerstädtischen Standorten vom offenen Aufschüttungsboden in reliktartig erhaltene Inseln von *Poa annua*-Vegetation hinein, sie sind also teils dem polyhemeroben, teils dem metahemeroben Bereich zuzuordnen. In allen drei Transekten steigt die Sproßzahl mit abnehmender Belastung stark an (Tab. 5), wobei sich der Gradient über nur wenige cm erstreckt. Mit dem Anstieg der Pflanzenzahl geht eine sehr starke Entwicklung der Wurzeln einher, während die oberirdische Biomasse nur geringfügig ansteigt. Bezogen auf die Sproßzahl (Abb. 9 oben) erreicht *Poa* daher unterirdisch 150 mg Wurzelmasse/Sproß, jedoch oberirdisch nur etwa 5 mg Sproßmasse/Sproß, einen Wert, der offenbar bei der derzeitigen Trittbelastung nicht überschritten werden kann. Dadurch ergibt sich eine starke Verschiebung des Verhältnisses Sproß: Wurzel (Abb. 9 unten).

Trotz der Kürze des Transektes ist noch eine Veränderung des Porenvolumens festzustellen (Tab. 4), wobei der Wert in der *Poa annua*-Insel deutlich niedriger liegt als in den weniger belasteten geschlossenen Rasen der übrigen Transekte. Auch die Dichte ist im offenen Boden um 10% höher als im Pionierrasen.

Tab. 5 Struktur von Poa annua - Beständen unter extremer Trittbelastung in 4 benachbarten 40 cm langen Transekten (a - d). S = Zahl der Sprosse, B = Biomasse in mg/25 cm², o = oberirdisch, u = unterirdisch, m = Mittelwert

cm	a	b	c	d	m	a	b	c	d	m	a	b	c	d	m
A) Transekt Rüdesheimer Platz															
0 - 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5 - 10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 - 15	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15 - 20	2	-	-	-	0,5	8	-	-	-	2	10	-	-	-	-
20 - 25	17	-	33	26	19	42	-	104	113	65	164	-	223	321	177
25 - 30	47	39	53	52	43	152	115	193	80	135	1604	1349	960	915	1207
30 - 35	39	49	46	30	41	190	246	225	105	191	3567	6819	2642	2180	3802
35 - 40	19	-	28	28	19	86	-	123	102	78	2831	-	1569	1706	1526
B) Transekt Mariannenplatz I															
0 - 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5 - 10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 - 15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15 - 20	8	-	15	11	8,5	9	-	40	20	17	11	-	76	41	32
20 - 25	26	31	29	19	26	134	123	119	88	116	363	440	385	461	412
25 - 30	36	44	47	39	42	105	186	146	91	132	955	2070	1690	909	1388
30 - 35	46	56	50	46	50	157	234	206	198	199	2622	4686	2286	4940	3633
35 - 40	44	47	39	41	43	214	255	186	200	214	7143	8500	6203	5003	6712
C) Transekt Mariannenplatz II															
0 - 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5 - 10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 - 15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15 - 20	-	6	-	13	5	-	6	-	10	4	-	7	-	11	4
20 - 25	18	25	19	29	23	51	100	37	115	76	81	170	63	274	147
25 - 30	38	41	46	40	41	152	144	187	202	171	689	1028	3113	2012	1710
30 - 35	49	50	41	38	45	229	216	244	200	222	2539	2404	3481	4998	3356
35 - 40	39	44	46	47	44	241	234	257	206	234	6015	7790	123	6870	6450

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

Diskussion

1. Pflanzengesellschaften und Hemerobiestufen

Die von uns untersuchten Trittgradienten sind auf sehr unterschiedlichen Standorten entstanden, nämlich einem planierten Trümmergrundstück in der Hohenstaufenstraße (HS), einem Straßenrand in Gatow (GA), einem breiten Fahrweg bzw. Fußpfaden in Sandtrockenrasen am Windmühlenberg (W I–W III) und am Waidmannsluster Damm (WD). Entsprechend dem Ausgangsstandort und entsprechend Intensität, Reichweite und Dauer (SUKOPP 1969) der Trittwirkung ist das Spektrum der Pflanzengesellschaften in den Transekten sowie ihr Hemerobiegrad gemäß den Kriterien von BLUME & SUKOPP (1976) unterschiedlich. Die Unterschiede betreffen bereits die Trittgesellschaften selbst. Ausgangspunkt ist jeweils offener Boden, also die metahemerobe Stufe. An den Ruderal- und Aufschüttungsstandorten finden wir als polyhemerobe Vegetation das Polygonetum avicularis. Wie in anderen Trittgesellschaften konkurrieren hier Tiefwurzler, deren Trittresistenz hauptsächlich in ihren oberirdischen Organen liegt, mit oberirdisch leicht regenerationsfähigen Gräsern, die flach im verdichteten Boden selbst wurzeln. Dadurch kommt im Polygonetum avicularis der Ruderal- und Aufschüttungsböden je nach den vorherrschenden Bedingungen *Polygonum aviculare* (HS, GA) oder *Poa annua* zur Dominanz (M I, M II, R). Ähnliches gilt für das Verhalten von *Plantago major* und *Lolium perenne* im Lolietum, das sich im Transekt GA an das Polygonetum anschließt. Auf den Sandböden finden wir die Agrostis-tenuis-Poa annua-Ges. in W I und W III, das über diese Gesellschaft nicht hinausführt, oder lockere *Agrostis tenuis*-Reinbestände (W II, WD).

Bei nachlassendem Tritt entstehen auf Ruderal- und Aufschüttungsböden ruderale Halbtrockenrasen (Convolvulo-Agropyretum, HS, GA) und Flutrasen (Potentillo-Festucetum, HS), auf Sandböden Rotstraußgras-Trockenrasen (Agrostietum tenuis, W I, W II und WD in einem schmalen Übergangsbereich). Sie sind als langlebige, perenne Ruderalgesellschaften als euhemerob einzustufen. Nur in zwei Fällen (W II und WD) führen die Transekte bis in die weniger trittresistenten, nährstoffarmen Silbergrasfluren, die meist nur pionierartig entwickelt sind, und tangieren damit die mesohemerobe Stufe. Die Frequenz der einzelnen Arten in den Beständen kann den Abb. 1–6 direkt entnommen werden und wird hier nicht getrennt erörtert.

2. Biomasse

Hinsichtlich der Biomasse ist es sinnvoll, die Transekte trotz unterschiedlicher pflanzensoziologischer Zusammensetzung in jeweils vier Zonen unterschiedlicher Stoffproduktion zu gliedern. In Zone 0 ist keine Biomasse vorhanden, sie steigt von 25 g/m² in der sehr lückigen Vegetation der Zone I auf 120 g/m² in Zone III an. Zone II neigt als Übergangsbereich teils mehr Zone I, teils mehr Zone III zu (Tab. 6). Die stärksten Schwankungen, sowohl zwischen als auch innerhalb der Transekte zeigen sich in Zone I, während in Zone III recht gleichmäßige Produktionswerte erreicht werden, gleichgültig um welche Pflanzengesellschaft es sich handelt. Ähnliche Reduktionen der Biomasse fanden LIDDLE & GREIG-SMITH (1975 b). Die Beobachtung nur der oberirdischen Biomasse gibt kein vollständiges Bild, denn die Transekte M I, M II und R zeigen, daß bei intensiver Belastung das Verhältnis Sproß/Wurzel stark verschoben werden kann. Hierbei sind bereits wenige Einzelvorgänge wirksam. BELL & BLISS (1973) fanden in Schneetälchen bzw. Steinschuttvegetation des Olympic National Park (USA), daß schon 5 Passagen täglich die Substanzproduktion um 46% bzw. 24% verringerten, heftiges Begehen sogar um 97–98% in beiden Vegetationseinheiten. Pfade waren nach nur 60 Passagen noch ein Jahr später zu erkennen.

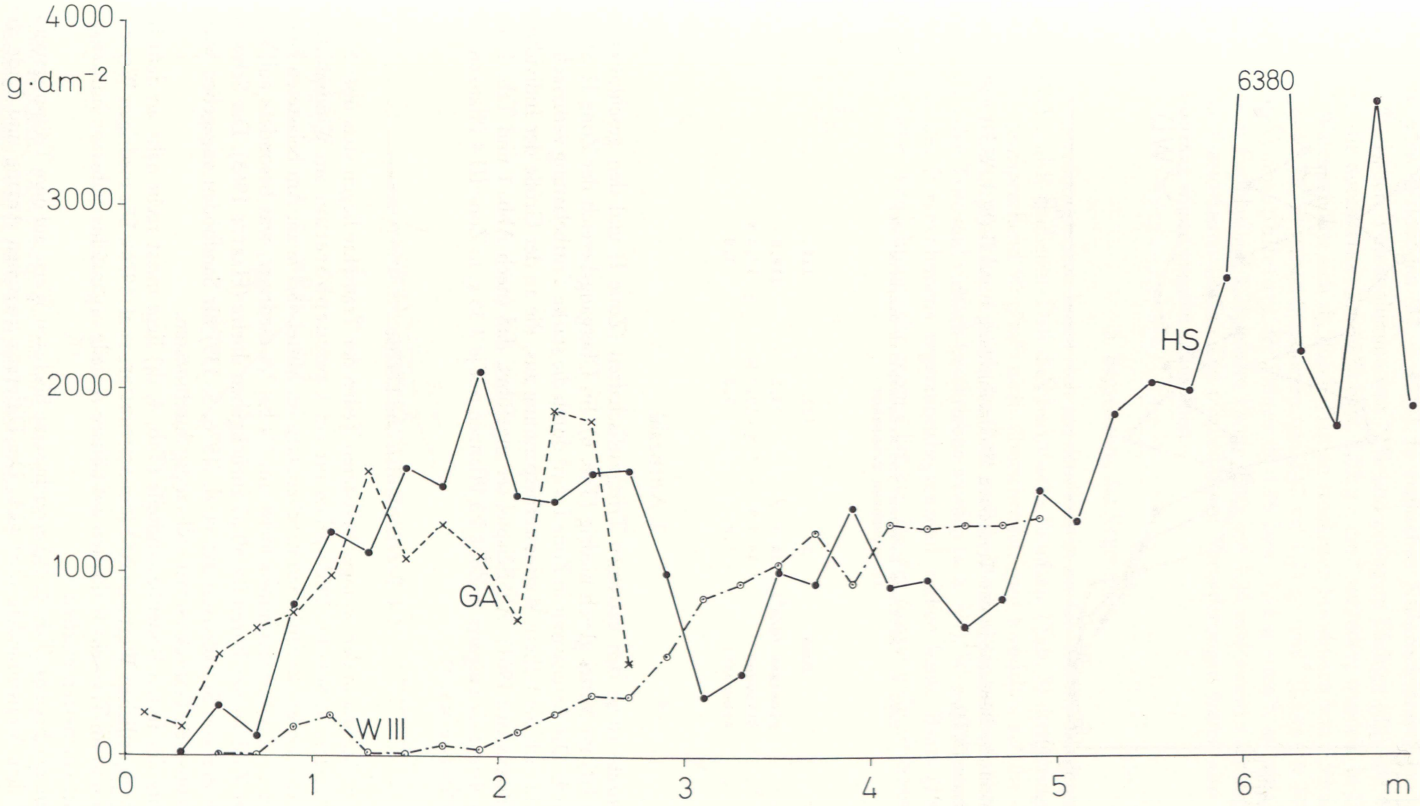

Abb. 7: Oberirdische Biomasse in den Transekten Hohenstaufenstraße (HS), Gatow (GA) und Windmühlenberg III (W III).

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

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

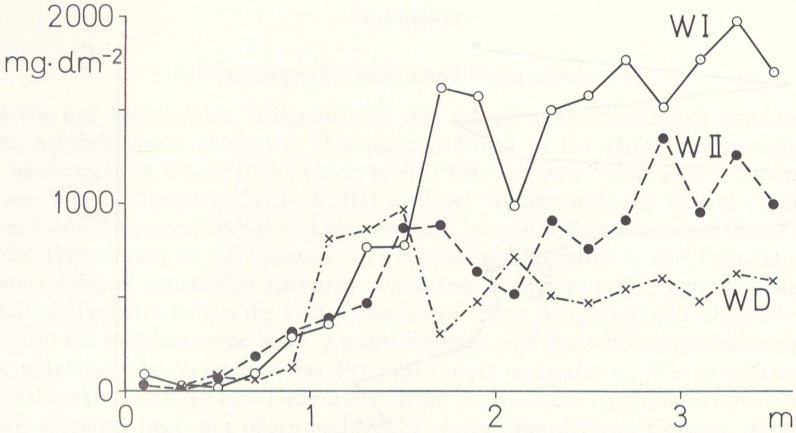

Abb. 8: Oberirdische Biomasse in den Transekten Windmühlenberg I und II (W I, W II) und Waidmannsluster Damm (WD).

Tab. 6 Mittlere Biomasse und Artenzahl in den Zonen der untersuchten Transekte

Zone	I	II	III
Biomasse (g/m²)	24,7	73,1	119,8
Streuung	± 44,4 %	± 19,3 %	± 13,3 %
Artenzahl	3,8	7,5	3,8

3. Artenzahl

Die Artenzahl ist in den extremen Trittgesellschaften (Zone I) und den geschlossenen Rasen (Zone III) im Mittel gleich niedrig (Tab. 6). Im Übergangsbereich der Zone II ist sie doppelt so hoch. Die Artenarmut in Zone I wird durch die starke Trittbelastung verursacht. In Zone III wirkt sich die höhere Wettbewerbsspannung aus, die an der Größe der Individuen meßbar ist (BORNKAMM 1961). Als Beispiel sei angeführt, daß (nach Abb. 1 und Tab. 1) im Transekt HS *Artemisia vulgaris* in Zone I 3 Pflanzen mit je 2,36 g, in Zone III 4 Pflanzen mit je 3,89 g Sproßmasse besitzt.

4. Porenvolumen und Dichte

Die Porenvolumina in den weniger belasteten Teilen der Transekte liegen stets über 50%. BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP (1965) geben für ein Corynephoretum am Windmühlenberg 47,5%, für weitere Berliner Sandtrockenrasen im Mittel 48,3% an. Am belasteten Ende der Transekte ist das Porenvolumen meist um 1/4 bis 1/5 niedriger, was besonders auf Verringerung der Zahl großer Poren (> 50 μ) zurückgehen dürfte (HARTGE 1965). Der Schwankungsbereich der von SCHACHTSCHABEL et al. (1976, S. 139) für Sandböden angegeben wird, wird dabei in unseren Transekten fast vollständig durchmessen.

Die Dichte der festen Bodenbestandteile (Tab. 4, d_f) liegt meist recht nahe an dem für Böden durchschnittlichen Wert von 2,65 (SCHACHTSCHABEL et al. 1976). Die niedrigen Werte in HS Zone III und im Transekt R dürften auf höhere Anteile organischer Substanz hinweisen, die jedoch nicht gemessen wurden.

Die Dichte des Bodens (Tab. 4, d_b) erreicht seine höchsten Werte auf dem Trümmerstandort HS und dem Straßenrandstandort GA. Die Differenz zwischen Anfang und Ende der Transekte beträgt 0,13 bis 0,40 g · cm⁻³.

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

Ähnliche Veränderungen des Porenvolumens erhielt schon GUPTA (1933) mit künstlich komprimierten Waldböden (52 → 40%). In englischen Kalktrockenrasen fanden CHAPPELL et al. (1971) höhere Porenvolumina von 72% und geringere Dichten (d_b) von 0,68 g · cm^{-3} (d_f = 2,4), die durch Tritt nach 58% bzw. 1,02 g · cm^{-3} verändert wurden. In Dünensanden in Nord-Wales erhöhte sich d_b durch Tritt an trockenen Standorten von 0,99 auf 1,41 bzw. von 1,15 auf 1,39, an nassen Standorten von 0,82 auf 1,21 g · cm^{-3} (LIDDLE & MOORE (1974). Betrug im Ammophiletum der Dünen d_b 1,09 bzw. 1,11 g · cm^{-3}, so stieg diese Größe unter einem Fußpfad auf 1,28, einem Picnic-Platz auf 1,26 und einem Fahrweg auf 1,34 an (LIDDLE & GREIG-SMITH 1975a). Die trittbedingten Veränderungen waren also von gleicher Größenordnung wie an unseren Transekten.

5. Begrenzung der Vegetation

Die Vegetationsgrenzen lassen sich am deutlichsten an den extrem belasteten Transekten M I, M II und R studieren. Daß die oberirdische Biomasse (Tab. 5) den geringen Wert von 9 mg/cm² (entsprechend 90 g/m²) nicht überschreitet, geht zweifellos auf die direkte Kontrolle der Substanzproduktion durch den Tritt zurück. Die direkten mechanischen Schädigungen durch den Tritt sind vielfach beschrieben worden (s. S. ???). Weniger klar ist, ob auch die Abnahme des Porenvolumens vegetationsbegrenzend wirken kann. BATES (1935) fand bei oberflächlicher Verdichtung sehr geringe Effekte. Bei der Ansaat nicht trittresistenter Arten

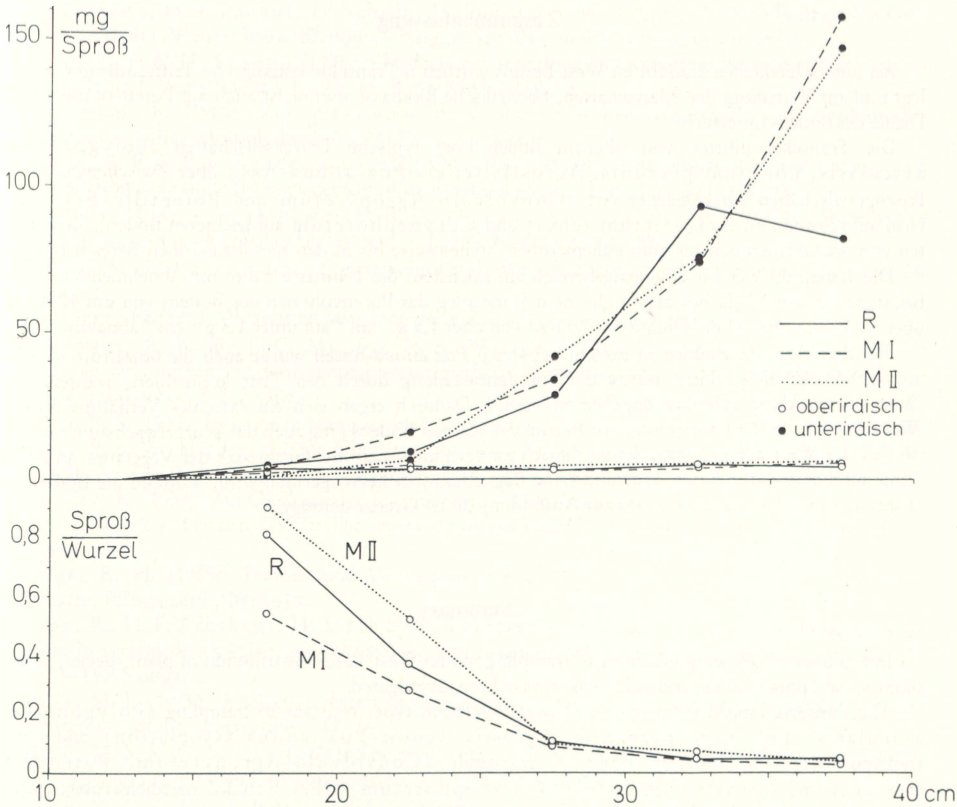

Abb. 9: Oben: Oberirdische und unterirdische Biomasse je Sproß von *Poa annua* in den Transekten Mariannenplatz I und II (M I, M II) und Rüdesheimer Platz (R). Unten: Verhältnis Sproß:Wurzel von *Poa annua* in den Transekten M I, M II und R.

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

(*Avena sativa, Vicia faba*) auf verdichtetem Boden waren die Sproßsysteme normal entwickelt, die Wurzelsysteme kleiner, aber dichter (GUPTA 1933). LIETH (1954) gibt eine Übersicht des Vorkommens von Grünlandpflanzen bei unterschiedlichen Porenvolumina, wobei die bekannten trittfesten Arten bei Werten unter 50% am stärksten verbreitet sind. Er betont aber, daß sich daraus keine direkte Abhängigkeit einer Art von einem bestimmten Porenvolumen ablesen läßt. In Sandböden kann eine größere Dichte auf Grund des verbesserten Wasserhaushaltes auf die Vegetation sogar fördernd wirken (LIDDLE 1975).

Eine Hemmung des Wurzelwachstums ist in den *Poa annua*-Rasen der Transekte M I, M II und R nicht zu erkennen. Im Gegenteil ist das Wurzelsystem stark entwickelt, so daß sich extrem hohe Verhältnisse Sproß/Wurzel von 1:20 bis 1:25 ergeben (Abb. 9 unten). Bei Sukzessionsversuchen auf verschiedenen unbetretenen Böden lag dieses Verhältnis meist zwischen 1:1 und 1:4 (BORNKAMM, unveröff.). Zur Vegetationsgrenze hin geht das Wurzelwachstum drastisch zurück, so daß sich schließlich nahezu normale Werte von etwa 1:2 einstellen. Daß hier die Versorgung mit Assimilaten der begrenzende Faktor ist, ist auf Grund dieses „normalen" Sproß/Wurzel-Verhältnisses unwahrscheinlich. Viel wahrscheinlicher ist, daß die Bodenverdichtung als Faktor an der Ausbildung der Vegetationsgrenze beteiligt ist. Eine sichere Aussage wird sich allerdings erst dann machen lassen, wenn Dichte und Tritt als Faktoren experimentell getrennt werden.

Zusammenfassung

An unterschiedlichen Standorten West-Berlins wurden 6 Transekte entlang von Trittgradienten angelegt und auf Verteilung der Pflanzenarten, oberirdische Biomasse und meist auch auf Porenvolumen und Dichte des Bodens untersucht.

Die Transekte führten von offenem Boden über typische Trittgesellschaften (Polygonetum avicularis, Lolietum perennis, Agrostis tenuis-Poa annua-Ass.) über Zwischenstufen zu Rasengesellschaften verschiedener Art (Convolvulo-Agropyretum und Potentillo-Festucetum auf schwereren, Agrostietum tenuis und Corynephoretum auf leichteren Böden). Sie reichten vom metahemeroben bis zum euhemeroben, stellenweise bis in den mesohemeroben Bereich hinein.

Die Artenzahl war im Übergangsbereich am höchsten; die Biomasse nahm mit abnehmender Trittbelastung um ein Vielfaches zu. In gleichem Sinne stieg das Porenvolumen des Bodens von um 40% auf über 50% an, während die Dichte des Bodens von über 1,5 g · cm^{-3} auf unter 1,3 g · cm^{-3} abnahm.

Bei drei Kurz-Transekten in extrem belasteten *Poa annua*-Rasen wurde auch die unterirdische Biomasse berücksichtigt. Hier wurde die Sproßentwicklung durch den Tritt kontrolliert, während die Wurzelentwicklung offenbar ungehemmt verlief. Dadurch ergab sich ein extremes Verhältnis Sproß: Wurzel von 1:25. Erst wenige cm vor Beginn des offenen Bodens ging auch das Wurzelwachstum zurück, so daß der Wert auf 1:2 sank. Es ist danach zu vermuten, daß die Trittgrenze der Vegetation in erster Linie mechanisch durch den Tritt und seine Begleitfaktoren hervorgerufen wird, während die Bodenverdichtung nur in Extremfällen etwas zur Ausbildung dieser Grenze beiträgt.

Summary

In 6 transects following gradients of trampling within West-Berlin distribution of plant species, shoot biomass, soil pore volume, and bulk density have been investigated.

The transects ranged from open soil over vegetation types resistant to trampling (Polygonetum avicularis, Lolietum perennis, Agrostis tenuis-Poa annua-association) and over transition zones to different types of grasslands (Convolvulo-Agropyretum, Potentillo Festucetum, Agrostietum tenuis, Corynephoretum). They included metahemerobic, polyhemerobic, euhemerobic and sometimes also mesohemerobic zones.

The species diversity was highest in the transition zones. With the decrease of trampling the above ground biomass was multiplied, the pore volume rose from about 40% to more than 50%, while the bulk density dropped from more than 1.5 g × cm^{-3} to less than 1.3 g × cm^{-3}.

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

In three very short transects within extremly trampled swards of *Poa annua* root biomass too has been investigated. Here shoot biomass was controlled by trampling, whereas root development apparently was not affected, resulting in a shoot:root ratio as low as 1:25. Only in the distance of a few cm around the open soil root growth also was markedly depressed, resulting in a shoot:root ratio of 1:2. It was suggested, that the limit of vegetation in the investigated stands was caused mechanically by the trampling factor with minor contributions of the increasing soil bulk density under extreme conditions.

Schriften

Bates, G. H. (1935): The vegetation of footpaths, sidewalks, cart-tracks and gateways. – J. Ecol. 23: 470–487.

Bayfield, N. G. (1971): A simple method for detecting variations in walker pressure laterally across paths. – J. appl. Ecol. 8: 533–535.

–,– (1973): Use and deterioration of some Scottish hill paths. – J. appl. Ecol. 10: 635–644.

Bell, K. L., & L. C. Bliss (1973): Alpine disturbance studies: Olympic National Park, USA. – Biol. Conservation 5: 25–32.

Berger-Landefeldt, U. (1965): Über die Aktivität einiger Bodenfermente unter verschiedenen Pflanzengesellschaften. – Flora 155: 452–473. Jena.

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

Blume, H.-P., R. Böcker, H. Drewes, H. Dümmler, W. Haberland, W. Kunick, F. Neumann, H.-J. Pachur, G. Schulz, H. Sukopp & W. Tigges (1974): Ökologisches Gutachten Berlin (West): Gatow/Kladow. – Hrsggb. Sen. Bau- und Wohnungswesen Berlin.

Blume, H.-P. & H. Sukopp (1976): Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen. – Schriftenr. f. Vegetationskd. 10: 75–89. Bonn-Bad Godesberg.

Bornkamm, R. (1961): Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 74: 75–83. Stuttgart.

Burden, R. F. & P. F. Randerson (1972): Quantitative studies of the effects of human trampling on vegetation as an aid to the management of semi-natural areas. – J. appl. Ecol. 9: 439–457.

Chappell, H. G. J. F., Ainsworth, R. A. D. Cameron & M. Redfern (1971): The effect of trampling on a chalk grassland ecosystem. – J. appl. Ecology 8: 869–882.

Davies, W. (1938): Vegetation of grass verges and other excessively trodden habitats. – J. Ecol. 26: 38–49.

Ellenberg, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Ulmer, Stuttgart.

Goldsmith, F. B., R. J. C. Munton & A. Warren (1970): The impact of recreation on the ecology and amenity of semi-natural areas; methods of investigation used in the Isles of Scilly. – Biol. J. Linn. Soc. 2: 287–306.

Gupta, P. S. (1933): Reaction of plants to the density of soil. – J. Ecol. 21: 452–474.

Gutte, P. & W. Hilbig (1975): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR. XI. Die Ruderalvegetation. – Hercynia N. F. 12: 1–39. Leipzig.

Haessler, K. (1954): Zur Ökologie der Trittpflanzen. – Diss. Stuttgart.

Hansen, K., & J. Jensen (1972): The vegetation on roadsides in Denmark. – Dansk Bot. Arkiv 28 (2): 1–61.

Hartge, K. H. (1965): Formen und Verbreitung der im Boden vorkommenden Verdichtungen. – Ztschr. Pflanzenern. 108: 8–18.

Knapp, R., H. F. Linskens, H. Lieth & F. Wolf (1952): Untersuchungen über die Bodenfeuchtigkeit in verschiedenen Pflanzengesellschaften nach neueren Methoden. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 65: 113–132. Stuttgart.

Liddle, M. J. (1975): A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. – Biol. Conservation 7, 17–36.

Liddle, M. & K. G. Moore (1974): The microclimate of sand dune tracks: The relative contribution of vegetation removal and soil compression. – J. appl. Ecol. 11: 1057–1068.

Liddle, M. & P. Greig-Smith (1975a): A survey of tracks and paths in a sand dune ecosystem. I. Soils. – J. appl. Ecol. 12: 893–908.

–,– (1975b): A survey of tracks and paths in a sand dune ecosystem. II. Vegetation. – J. appl. Ecol. 12: 909–930.

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

Lieth, H. (1953): Untersuchungen über die Bodenstruktur und andere vom Tritt abhängende Faktoren in den Rasengesellschaften des Rheinisch-Bergischen Kreises. – Diss. Köln.

–,– (1954): Die Porenvolumina der Grünlandböden und ihre Beziehungen zur Bewirtschaftung und zum Pflanzenbestand. – Ztschr. Acker- und Pflanzenbau 98: 453–460.

O'Connor, K. F. (1956): Influences of treading on grasslands. – Ph. D. thesis, Cornell University (zit. nach Liddle 1975).

Passarge, H. (1964): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I. – Pflanzensoz. 13. Jena.

Runge, M. (1974): Westberliner Böden anthropogener Litho- oder Pedogenese. – Diss. Berlin.

Schachtschabel, P., H.-P. Blume, K. H. Hartge & U. Schwertmann (1976): Lehrbuch der Bodenkunde. – 9. Aufl. F. Enke, Stuttgart.

Schlichting, E. & H.-P. Blume (1966): Bodenkundliches Praktikum. – Parey, Hamburg und Berlin.

Spatz, G. (1975): Die direkte Gradienten-Analyse in der Vegetationskunde. – Angew. Botanik 49: 209–221.

Streeter, D. T. (1971): The effects of public pressure on the vegetation of chalk downland at Box Hill, Surrey. – In: E. Duffey & A. S. Watt (Ed.): The scientific management of animal and plant communities for conservation: 459–468.

Sukopp, H. (1969): Der Einfluß des Menschen auf die Vegetation. – Vegetatio 17: 360–371. Den Haag.

–,– (1970): Der Windmühlenberg in Gatow. – Gutachten Berlin.

Walter, H. (1960): Standortslehre. – 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart.

Westhoff, V. (1967): The ecological impact of pedestrian, equestrian and vehicular traffic on vegetation. – IUCN publ. New. Ser. 7: 218–223.

Westhoff, V. & A. J. den Held (1969): Planten-Gemeenschappen in Nederland. – Thieme, Zutphen.

Whittaker, R. H. (1967): Gradient analysis of vegetation. – Biol. Review 42: 207–264. London.

–,– 1973. Direct Gradient analysis: techniques. – In: R. H. Whittaker (Ed.): Handb. of vegetation science 5: 7–31. The Hague.

Wilmanns, Otti (1973): Ökologische Pflanzensoziologie. – Quelle & Meyer, Heidelberg.

Adresse des Autoren:

Prof. Dr. R. Bornkamm und G. Meyer, Institut f. Ökologie der TU, Rothenburgstr. 12, D 1000 Berlin 41.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft (alte Serie)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: NF_19-20

Autor(en)/Author(s): Bornkamm Reinhard, Meyer Gabriele

Artikel/Article: ökologische Untersuchungen an Pflanzengesellschaften unterschiedlicher Trittbelastung mit Hilfe der Gradientenanalyse 225-240