

Funktionelle Pflanzentypen für Borstgrasrasen im Schwarzwald

– Michael Rudner und Martina Groß –

Zusammenfassung

Borstgrasrasen, ein prägender Bestandteil der Kulturlandschaft im Schwarzwald, sind in starkem Wandel begriffen, der in erster Linie von Änderungen der Landnutzung abhängt. Um die funktionellen Zusammenhänge in den Borstgrasrasen abbilden zu können, werden die dort vorkommenden Arten zu funktionellen Pflanzentypen gruppiert. Für diese Klassifikation der Arten werden Merkmale herangezogen, die funktionell mit der Reaktion der Arten auf unterschiedlich intensive Beweidung oder Pflege in Zusammenhang stehen. Zum einen wird an ausgewählten Merkmalen, die vor Ort gemessen wurden, überprüft, wie sie bei ausgewählten Arten innerhalb und zwischen Beständen und schließlich auch zwischen den Arten variieren, um deren Eignung für eine Klassifikation zu prüfen. Zum anderen werden Eigenschaften für eine Reihe von Arten aus der Merkmals-Datenbank LEDA abgefragt und zur Ableitung von funktionellen Pflanzentypen (PFTs) mittels numerischer Klassifikation verwendet. Es zeigt sich, dass einige Eigenschaften wie die spezifische Blattfläche (SLA) eine gute Eignung für die Differenzierung von Arten und Beständen haben, da sie nur bei einigen Arten und zudem wenig plastisch auf unterschiedlich intensive Beweidung reagieren. Andere Merkmale, wie das C/N-Verhältnis der Blätter, variieren sehr stark innerhalb einiger Arten und eignen sich somit weniger für eine Klassifikation. Diese ergibt 17 PFTs, die zunächst nach der Lebensform unterschieden werden und dann insbesondere nach den Kriterien Anordnung der Blätter, spezifische Blattfläche und Blattfläche weiter untergliedert werden. Einige PFTs zeigen klar unterschiedliche Deckungswerte in verschiedenen Typen von Borstgrasrasen. Andere tragen nicht zur Differenzierung der Rasen bei, da sie in den unterschiedlichen Borstgrasrasen durchgehend Matrixarten enthalten oder überall nur spärlich auftreten. Eine grafische Auswertung nach dem ordinalen LHS-Ansatz (je eine Achse für SLA, Wuchshöhe und Samenmasse) zeigt eine einigermaßen klare Differenzierung der meisten der o. g. Typen von Borstgrasrasen. So sind beide Ansätze, PFT und LHS, geeignet, um eine Zuordnung des Nutzungstyps der Borstgrasrasen vorzunehmen.

Abstract: Plant functional types for *Nardus* grasslands in the Black Forest

Nardus grasslands are characteristic elements of the cultural landscape in the Black Forest. For decades they have been affected by landscape change, especially because of land-use changes. The aim of the study is a classification of the plant species in *Nardus* grasslands into plant functional types (PFTs), so that functional relations in these grasslands can be represented by vegetation data sets. Plant traits with a functional relation to grazing of different intensity or management are used for the classification of plant species to PFTs. The variability of selected traits measured in *Nardus* grasslands in the Black Forest was analysed for selected species at intra- and inter-plot level as well as between species. This allows estimation of the suitability of these traits as variables for classification purposes. For a number of species the trait data were extracted from the LEDA trait database. Using these traits PFTs were derived via numerical classification. Some traits, like the specific leaf area (SLA), show only small variability between different sites, indicated by a weak response to site and land-use conditions, and constant differences between species. They are suitable for the PFT approach. Other traits, such as C/N ratio in the leaves, show a large intraspecific variability and are thus less suitable for classification purposes. The numerical classification revealed 17 PFTs. The first discriminating variable is life form. Further criteria are leaf distribution, SLA and leaf area. Some PFTs show clear cover differences in *Nardus* grasslands with differing land-use intensity. Others do not vary significantly in dominance because they comprise matrix species in *Nardus* grasslands regardless of land-use intensity or their cover is sparse in all studied communities. A graphical analysis following the ordinal LHS approach (with separate axes for SLA, canopy height and seed mass) shows a clear differentiation of most of the mentioned grassland types. Both approaches, PFT and LHS, are suitable for the indication of different land use intensities in *Nardus* grasslands.

Keywords: Trait variance, numerical classification, leaf-height-seed strategy scheme, response traits, grazing, *Violinion*, *Festuco-Genistelletum sagittalis*.

1. Einleitung

Borstgrasrasen sind prägender Bestandteil der Kulturlandschaft des Schwarzwaldes. Sie erscheinen als Vegetationsmosaik verschiedenster Strukturen (SCHWABE-BRAUN 1980). Besonders großflächige Bestände dieser an bodensaure, nährstoffarme Standorte gebundenen Rasen gibt es heute noch im Südschwarzwald (PEPLER-LISBACH & PETERSEN 2001, LUDEMANN et al. 2007). In den vergangenen fünf Jahrzehnten wurden gut zugängliche Teile des Extensivgrünlandes intensiviert und andererseits entlegene und schwer zu bewirtschaftende Flächen aufgegeben oder aufgeforstet (SCHWABE-BRAUN 1980, DIERSCHKE & BRIEMLE 2002, HOERNSTEIN & REIF 2010). Nutzungsintensivierung wie -extensivierung führen zu einer Veränderung und Reduktion der Arteninventars (SCHWABE-BRAUN 1980, POSCHLOD et al. 2005). Während die Intensivierung über Nährstoffzufuhr zu einer Verschiebung hin zur Fettweide führt (WILMANN 2001, DIERSCHKE & BRIEMLE 2002), versäumen und verbuschen schwächer oder nicht genutzte Borstgrasrasen. Dies kann wiederum den Schwund von Arten lückiger Standorte nach sich ziehen (WILMANN 2001). Gut erhaltene Borstgrasrasen sind zum Großteil als FFH-Gebiete geschützt (LUBW 2009). Der Rückgang artenreicher Gesellschaften ist jedoch nicht beendet, da die wirtschaftlichen Probleme der Landwirte weiter bestehen und sich mit dem Generationenwechsel verschärfen (POSCHLOD & SCHUMACHER 1998, WALDHARDT et al. 2003, HOERNSTEIN & REIF 2010).

Um Borstgrasrasen mit einem großen Angebot von Kleinhabitaten zu erhalten, ist es nötig, die funktionalen Zusammenhänge in diesem Ökosystem zu verstehen (PAKEMAN 2004, GARNIER et al. 2007, GROSS et al. 2007). Ein erster Schritt auf diesem Weg ist die Ableitung funktioneller Pflanzentypen (PFTs) (HARRISON et al. 2010). Dadurch wird von den Pflanzenarten abstrahiert und funktionelle Zusammenhänge werden in den Mittelpunkt gestellt (DÍAZ & CABIDO 1997, LAVOREL et al. 1997, LAVOREL & GARNIER 2002). Funktionelle Pflanzentypen schaffen eine Verbindung zwischen Pflanzenphysiologie, Pflanzengesellschaft und ökologischen Prozessen (DÍAZ & CABIDO 1997). Abhängig von der Auswahl der funktionellen Eigenschaften entsprechen die daraus abgeleiteten PFTs bestimmten Strategietypen (DÍAZ & CABIDO 1997, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000).

Im Unterschied zu den etablierten Systemen der Lebensformen (RAUNKIAER 1907 in DIERSCHKE 1994, ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS 1967) oder der Strategietypen, wie z. B. dem CSR-System (GRIME 1979), werden bei der Ableitung funktioneller Typen in der Regel mehrere, eindeutig mess- oder definierbare Variablen kombiniert (DÍAZ & CABIDO 1997, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000). Ein sehr direkter Ansatz, Westobys LHS-Modell, verknüpft drei in der Regel nicht untereinander korrelierte Variablen zu einer Gliederung der Pflanzenarten, die universell anwendbar ist (WESTOBY 1998). Diese drei Achsen – Blattstruktur, Wuchshöhe und Samenmasse – geben damit eine recht umfassende Auskunft zu den Pflanzenstrategien (WESTOBY 1998, LAUGHLIN et al. 2010). In einem speziellen Kontext, wie hier der Frage der Veränderung des Weideregimes, ist eine feinere Untergliederung nötig, die mit Merkmalen erreicht werden kann, die eine Anpassung der Arten an die variierenden Umwelteinflüsse abbilden, sogenannter Schlüsselmerkmale (MCINTYRE et al. 1999, KÜHNER 2004, GARNIER et al. 2007). Wesentlich ist dabei eine geeignete Kombination der Merkmale (KÜHNER & KLEYER 2008).

Da die Anteile funktioneller Pflanzentypen in einem Vegetationsbestand dessen Erhaltungszustand und Entwicklungstendenz anzeigen können, ist die Ableitung funktioneller Pflanzentypen für Borstgrasrasen sinnvoll, um diese unabhängig von ihrer konkreten Artenzusammensetzung vergleichen zu können (KAHMEN & POSCHLOD 2008).

In diesem Zusammenhang haben wir uns der mit der Ableitung funktioneller Typen mit Blick auf den Einfluss durch Beweidung und Nährstoffeintrag befasst. Wir gehen der Frage nach, welche Merkmale in welcher Kombination für die Ableitung der funktionellen Typen geeignet sind. Hierzu wird die Variabilität einiger Eigenschaften gesondert untersucht. Die Merkmale variieren z. T. sehr stark zwischen den Arten und abhängig vom Nährstoffangebot, mehr oder weniger stark auch innerhalb einer Art (WRIGHT et al. 2004, POORTER et al. 2009, ALBERT et al. 2010a, b). Wir prüfen, ob sich Verschiebungen der Mengenanteile der

abgeleiteten funktionellen Typen in Abhängigkeit von der Nutzungsintensität von Borstgrasrasen abzeichnen und ob sich ein vergleichbares Bild zur floristischen Differenzierung der Bestände ergibt.

Wir erwarten, dass eine Kombination von Merkmalen, die die Anpassung an die Faktoren Beweidung (Frazß und Tritt), Mahd und Licht- und Nährstoffangebot abbilden, die Klassifikation der Arten in mehrere funktionelle Typen erlaubt. Wir gehen davon aus, dass eine Auswahl spezieller Eigenschaften im untersuchten Ökosystem ein differenzierteres Ergebnis erlaubt als das LHS-System.

2. Material und Methoden

Der Untersuchungsansatz ist mehrschichtig (Abb. 1). Die Untersuchung basiert auf eigenen Vegetationsaufnahmen, zu welchen auch verschiedene Standortparameter erhoben wurden. Die funktionellen Pflanzenmerkmale wurden für die Gesamtanalyse aus der Datenbank LEDA (KLEYER et al. 2008) entnommen. Eine Auswahl von Merkmalen wurde selbst gemessen, um deren Variabilität zu untersuchen und damit Schlüsse auf ihre Eignung zur Ableitung funktioneller Pflanzentypen zu ziehen. Nach der Ableitung funktioneller Pflanzentypen wird deren Verteilung in Borstgrasrasen unterschiedlicher floristischer Zusammensetzung und Nutzungsintensität betrachtet.

2.1. Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet wurden große Weidfeldgebiete im Südschwarzwald gewählt. Es erstreckt sich vom Schauinsland zum Münstertal und zum Wiedener Eck in einer Höhenlage von 560 bis 1284 m ü. NN (Abb. 2). Die Jahresmitteltemperatur im Bereich des Schauinsland liegt bei 5,0 °C. Die Niederschlagshöhe schwankt um 1600 mm / a bei subatlantischem Klima mit einer kurzen Vegetationsperiode und langen, schneereichen Wintern (LIEHL & SICK 1989). Am Wiedener Eck liegt die Jahresmitteltemperatur bei 5,5–6,0 °C bei Niederschlägen von 1800–2000 mm / a (LIEHL & SICK 1989). Am Schauinsland liegt das Untersuchungsgebiet im FFH-Gebiet 8013-341, am Wiedener Eck im Naturschutzgebiet „Wiedener Weidberge“. Wenige Aufnahmen liegen im Naturschutzgebiet „Belchen“.

Geologisch liegt das Gebiet im Grundgebirge, das aus Gneisen und Graniten aufgebaut ist (GEYER & GWINNER 2011). Zumeist gibt es bodensaure Braunerden mit einer moderartigen Humusauflage, an flachgründigen Steilhängen auch Ranker (SCHWABE-BRAUN 1980).

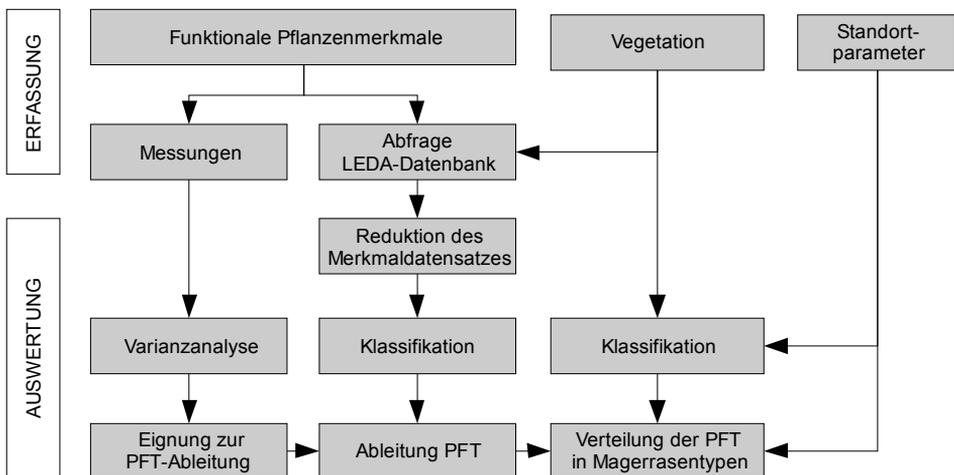


Abb. 1: Arbeitsschritte zur Ableitung funktioneller Pflanzentypen (PFT).

Fig. 1: Flowchart of the derivation of plant functional types (PFT).

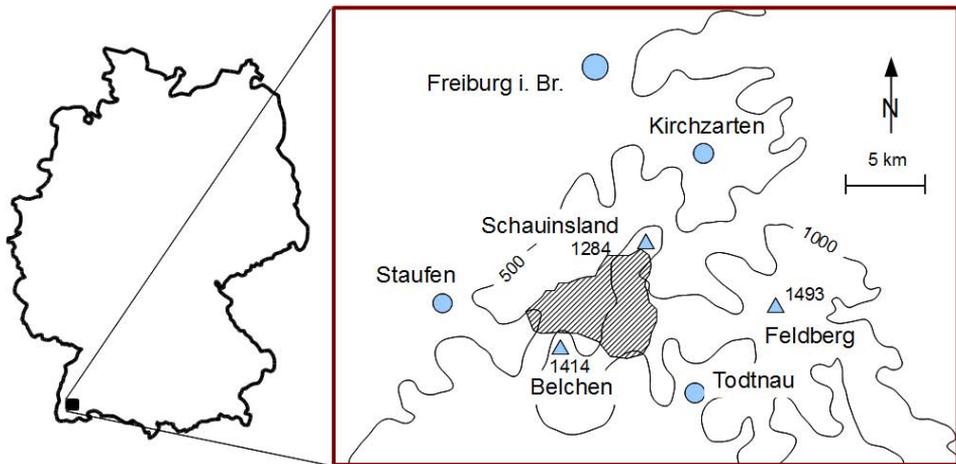


Abb. 2: Untersuchungsgebiet.
Fig. 2: Study area.

In den untersuchten Höhenlagen wird das Offenland ausschließlich als Grünland genutzt, wobei Extensivweiden („Weidfelder“) große Flächen einnehmen. Beweidet wird mit Rindern (Jungvieh, Milchvieh und Mutterkühe), wobei Mutterkuhhaltung überwiegt, aber auch mit Pferden, Schafen und vereinzelt Ziegen (REGIERUNGSPRÄSIDIUM FREIBURG I. BR. 2008). Einige Flächen werden gepflegt. Als Pflegemaßnahmen kommen Mahd, Eggen und Rückschnitt von Gehölzen in Betracht.

Die Landschaft ist geprägt durch Vegetationsmosaiken von Flächen verschiedenartiger Nutzung, Exposition, Hangneigung und unterschiedlichen Bodenverhältnissen und der daraus resultierenden mikroklimatischen Variationsbreite (SCHWABE-BRAUN 1980, REGIERUNGSPRÄSIDIUM FREIBURG I. BR. 2008). Bei den Borstgrasrasen handelt es sich meist um das *Festuco-Genistetum sagittalis*.

2.2. Probeflächenverteilung

In den Weidfeldern des Südschwarzwaldes wurden 40 Vegetationsaufnahmen angefertigt. Die Aufnahmen wurden zufällig verteilt in Bereichen, die in der selektiven Biotopkartierung (nach §32 NatSchG) in der Biotopgruppe „Heiden, Mager-, Sand- und Trockenrasen“ zusammengefasst wurden. Der Datensatz sollte den vorhandenen Nutzungsgradienten der Borstgrasrasen abdecken. Parameter zur Nutzung konnten aber erst nach der Flächenauswahl erhoben werden. Die Flächen mussten einen Mindestabstand von 250 m haben. In einem großen in der Biotopkartierung zusammenhängend kartierten Bereich durften maximal zwei Aufnahmeflächen liegen. Die Vegetation wurde in 16 m² großen Flächen nach der modifizierten Skala von Braun-Blanquet (WILMANN 1998) erfasst. Für Berechnungen wurden die Deckungsklassen nach Tabelle 1 umkodiert.

Tabelle 1: Modifizierte Abundanz-Dominanzskala nach Braun-Blanquet mit Werten der Transformation für numerische Analysen

Table 1: Modified abundance-dominance scale according to Braun-Blanquet and code replacement for numerical analyses

modifizierte Braun-Blanquet Skala	r	+	1	2m	2a	2b	3	4	5
Transformierte Werte ¹	1	1,5	3	4	8	18	38	63	88

¹In Anlehnung an die Verwendung in JUICE (TICHÝ 2002), orientiert an der Klassenmitte in %

Die Nomenklatur der Arten richtet sich nach OBERDORFER (2001). Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften richtet sich nach PEPLER-LISBACH & PETERSEN (2001).

2.3. Standortparameter

Für jede Aufnahme­fläche wurden die geographische Lage, die Höhenlage, die Exposition, die Hang­neigung, die Art und Intensität der Nutzung sowie eine mögliche Düngung erfasst. Die geographische Lage wurde mittels GPS-Empfänger (Mobile Mapper 6 von Ashtech) erfasst. Die Höhenlage der Aufnahme­flächen wurde über ein Geo-Informationssystem (ArcGIS 9.3.1) aus dem digitalen Höhenmodell DHM 30 (LANDESVERMESSUNGSAMT BADEN-WÜRTTEMBERG 1999) ausgelesen. Art und Intensität der Nutzung sowie Angaben zur Düngung wurden bei den Bewirtschaftern der Flächen erfragt.

2.4. Funktionelle Pflanzenmerkmale

Die statistischen Analysen wurden mit dem Programmpaket R 2.12.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010) und dem Paket vegan 1.17-6 (OKSANEN et al. 2011) gerechnet. Die Vegetationsdaten wurden mit dem Programm JUICE 7.0 (TICHY 2002) bearbeitet.

2.4.1. Gemessene Merkmale

Die folgenden Merkmale wurden nach Standardmethoden (CORNELISSEN et al 2003, KLEYER et al. 2008) gemessen, um den Einfluss unterschiedlicher Messmethoden zu minimieren (LAVOREL et al. 2008): Spezifische Blattfläche (SLA), Blatt­dicke und C/N-Verhältnis der Blätter. Vermessen wurden die Arten *Arnica montana*, *Deschampsia flexuosa*, *Galium saxatile*, *Genista sagittalis*, *Hieracium pilosella*, *Meum athamanticum*, *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Rumex acetosella*, *Thymus pulegioides*, *Vaccinium myrtillus* und *Veronica officinalis*. Auf fünf Aufnahme­flächen floristisch möglichst unterschiedlicher Typen von Borstgrasrasen wurden je fünf Individuen der genannten Arten entnommen, sofern die Arten vorhanden waren. Pro Individuum wurden je zwei Blätter vermessen. Die Werte gingen direkt in die Auswertung ein.

Die Messung der Blattfläche erfolgte am frischen Blatt, die Blatt­masse wurde am trockenen Blatt bestimmt (nach 72 h bei 60 °C). Für die Messung des C/N-Gehalts wurden trockene Blätter zermahlen (Schwingmühle Retsch MM200). Für die Analyse mit dem Elementaranalysator (El Cube, Elementar) wurden etwa 17 mg jeder Probe eingewogen. Für die Untersuchung der Variabilität der funktionellen Merkmale wurde eine geneteste Varianzanalyse berechnet, die für jedes Organisationsniveau einen Vari­anzanteil ausgibt. Es wurde die Varianz zwischen Individuen einer Art auf einer Probefläche, zwischen den Probeflächen und schließlich zwischen den Arten berechnet (Tab. 2).

Tabelle 2: Übersicht zur Analyse der Variabilität der Blattmerkmale

Table 2: Synopsis of the variance analysis of leaf traits

Gemessenes Merkmal	Variabilität zwischen		
	Pflanzen einer Probefläche	verschiedenen Probeflächen	verschiedenen Pflanzenarten
Spezifische Blattfläche (SLA)	X	X	X
Blatt­dicke	X	X	X
C/N-Verhältnis	-	X	X

2.4.2. Merkmale aus der Datenbank LEDA

Der Datenbank LEDA (KLEYER et al. 2008) wurden funktionelle Pflanzenmerkmale für alle Gefäß­pflanzen-Arten, die in den Vegetationsaufnahmen enthalten sind, entnommen (Tab. 3). Im Einzelfall wurden Werte nach vergleichbaren Standards ergänzt. Hierzu wurden die Datenbanken FloraWeb (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 2011), BiolFlor (KLOTZ et al. 2002) und Bayernflora (ZENTRALSTELLE FÜR DIE FLORISTISCHE KARTIERUNG BAYERNS 2011) herangezogen.

Diese Daten wurden für die Ableitung der funktionellen Pflanzentypen verwendet.

2.4.3. Ableitung funktioneller Pflanzentypen

Als funktionelle Pflanzentypen (PFTs – *plant functional types*) werden Gruppen mit ähnlichen funktionellen Merkmalen definiert (KLEYER 1999, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000). Bei Untersuchungen zur Auswirkung von Beweidung und Pflegemaßnahmen wird häufig eine Definition von PFTs als Grasartige, Leguminosen und andere Kräuter vorgenommen (z. B. SÜSS et al. 2009) – hier wird eine

Tabelle 3: In der Datenbank LEDA abgefragte funktionelle Pflanzenmerkmale mit Kategorien und Code-Replacement (p/a = präsent/absent)

Table 3: Plant functional traits from the LEDA trait base with categories and code replacement (p/a = present/absent)

Funktionales Pflanzenmerkmal	Kategorie / Einheit	Code Replacement
Lebensform (PGF)	Phanerophyt	Ph
	Zwergstrauch	ZS
	Halbstrauch	HS
	Krautiger Chamaephyt	kCh
	Hemikryptophyt	He
	Grasartige	Gras
	Parasit	Par
Wuchshöhe (CH)	m	
Spezifische Blattfläche (SLA)	mm ² /mg	
Blattfläche	mm ²	
Samengewicht	mg	
Samenbank	langzeitig persistent	1
	vorhanden	2
	kurzzeitig persistent	3
	transient	4
Meristeme über dem Boden (BBV)	0 / >=0 / 0-10 / 1-10	0, 1, 2, 3
Ausläuferbildung (CGO)	fehlend	1
	oberirdisch	2
	unterirdisch	3
Wuchsform (SGF)	Lianen und Kletterpflanzen	1
	Sproß aufrecht	2
	Sproß niederliegend aufsteigend	3
	Sproß niederliegend	4
Blattanordnung (LDAS) (Kombinationen möglich)	Blätter regelmäßig über den Stängel verteilt	BS
	Halbrosette	HR
	Rosette	Ro
	Stängel spärlich beblättert	-

stärkere Unterteilung auf der Grundlage von funktionellen Merkmalen vorgenommen. Um ein möglichst einfaches, wenig redundantes System zu bekommen, in welchem die Merkmale ähnlich gewichtet werden, wurde die Korrelation der Merkmale untereinander vorab untersucht. Der reduzierte Merkmalsdatensatz umfasste zehn Merkmale. Für die Analyse wurde der Datensatz eingeschränkt auf Arten, die in mindestens 10% der Aufnahmen vorkommen. Durch die Kodierung der Lebensform in fünf einzelne Variablen (Zwergsträucher *ZS*, Halbsträucher *HS*, krautige Chamaephyten *kCh*, Hemikryptophyten *He* und Grasartige *Gras*) erhält dieses Merkmal in der numerischen Klassifikation ein höheres Gewicht. Die Merkmale Wuchshöhe (CH), Blattfläche (LS) und Samengewicht (SM) wurden vor der Analyse logarithmiert. Die Variablen wurden standardisiert und Leerstellen anschließend durch 0 ersetzt.

Mit einer Clusteranalyse (euklidische Distanz, Minimum-Varianz-Methode) wurde eine automatische Klassifikation der Arten zu Gruppen ähnlicher Merkmalsausprägung vorgenommen (LEGENDRE & LEGENDRE 1998, PAKEMAN & MARRIOTT 2010). Die Unterteilung wurde an Diskontinuitäten im Dendrogramm vorgenommen. Die Gruppen wurden untersucht und ökologisch charakterisiert. Dabei wurden ggf. Gruppen zusammengefasst. Diese Gruppen wurden als PFTs weiter charakterisiert.

2.4.4. Verteilung der funktionellen Pflanzentypen in Borstgrasrasen

Um die Verteilung der PFTs in den Borstgrasrasen zu untersuchen, wurden im Vegetationsdatensatz die Pflanzenarten durch die PFTs ersetzt. Die Deckung der PFTs wurde unter Beachtung von räumlichen Überlappungen nach dem Standardverfahren in JUICE (TICHY 2002) aggregiert. Der so entstandene PFT-Vegetationsdatensatz wurde nach Wurzeltransformation einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen. Im Ordinationsdiagramm wurde mit der Überlagerung von Umweltvariablen gearbeitet, um den Zusammenhang von PFT-Anteilen und Standortfaktoren herauszuarbeiten.

Basierend auf der Annahme, dass die floristisch definierten Vegetationstypen die Nutzungsintensität und -geschichte weitgehend abbilden, wurde die Verteilung der PFTs in diesen Vegetationstypen untersucht.

2.4.5. Zeigerwerte funktioneller Pflanzentypen

Um zu prüfen, inwieweit die abgeleiteten PFTs unterschiedliche Standortverhältnisse anzeigen können, wurden für die Indizes zur Weide- und Trittvträglichkeit (DIERSCHKE & BRIEMLE 2002) und für die Ellenberg-Zeigerwerte Stickstoff und Licht Verteilungen für PFTs aufgetragen und verglichen.

2.4.6. Vergleich mit Anwendung des LHS-Modells

Um einen Vergleich der Ableitung von PFTs mit der Anwendung des LHS-Modells zu ermöglichen, wurden für die Vegetationsaufnahmen gewichtete Mittelwerte dreier Merkmale berechnet (GARNIER et al. 2007). Hierfür wurden nur die Arten berücksichtigt, die in der PFT-Klassifikation verwendet wurden. Als Merkmale wurden die spezifische Blattfläche (SLA) sowie die logarithmierten Werte der Wuchshöhe und des Samengewichts verwendet. Die Aufnahmen wurden mit den gewichteten Mittelwerten grafisch dargestellt, wobei die genannten Merkmale die Achsen aufbauten. Die Darstellung wurde nach Vegetationstyp differenziert.

3. Ergebnisse

3.1. Vegetationstypen

Die erfassten Borstgrasrasen wurden nach floristischer Ähnlichkeit in sechs Vegetationstypen (VT) eingeteilt, die zu drei Hauptgruppen (HG) zusammengefasst werden können. In der Vegetationstabelle (Tab. 4 im Anhang) wurden die Arten nach ihrem diagnostischen Wert gruppiert. Die Bestände sind durchgehend dem *Festuco-Genistelletum sagittalis* zuzurechnen (PEPLER-LISBACH & PETERSEN 2001). Als Arten der Säume wurden Arten der hochstaudenreichen Gesellschaften zusammengefasst. Die Tabelle wurde auf Arten mit wenigstens drei Vorkommen gekürzt. Diagnostische Arten der Borstgrasrasen wurden auch bei nur einem Vorkommen in der Tabelle belassen.

Es wurden drei Intensitätsstufen nach den Kriterien Beweidungsintensität bzw. Pflege, Verbuschungsgrad, Weidetiere und Düngung abgeleitet (Tab. 5): Stufe I: Keine bis sehr extensive Beweidung oder Pflege, Stufe II: extensive Beweidung, Stufe III: mittel starke Beweidung und z. T. Düngung. Zwei Aufnahmen auf felsigen Bereichen wurden von der Einstufung ausgenommen.

Tabelle 5: Kriterien der Einteilung der Nutzungsintensität von Borstgrasrasen

Table 5: Classification criteria of the use intensity of *Nardus* grasslands

Nutzungsintensität	Verbuschung	Beweidung	Weidetiere	Düngung
I	Stark	Keine regelmäßige Beweidung	-	Keine
II	Schwach	Extensiv oder Pflege	Schaf, Ziege, Pferd oder Rind	Keine
III	Keine	Mittel	Rind (und Ziege)	Teilweise

Der erste Vegetationstyp (VT 1 = HG 1) ist durch einen mehr als 5%-igen Anteil an Zwergsträuchern gekennzeichnet und wird als *Vaccinium-Calluna*-Fazies bezeichnet. In vier der acht Aufnahmen hat *Nardus stricta* hohe Deckungswerte. Die zweite Hauptgruppe ist reich an Kennarten der Borstgrasrasen und wird von Gräsern dominiert. Der zweite Vegetationstyp (VT 2, HG 2) zeichnet sich durch die Dominanz von *Nardus* aus bei nur geringen Deckungsanteilen von Zwergsträuchern. In der *Hieracium pilosella*-Fazies, (VT 3, HG 2) ist in fünf der neun Aufnahmen der Flügelginster (*Genista sagittalis*) kodominant. Im vierten Vegetationstyp (VT 4, HG 2) sind Bestände des *Festuco-Genistelletum* zusam-

mengefasst, die sich durch mehrere Kenn- und Trennarten charakterisieren lassen, aber keine klare Dominanz einer Art zeigen. Der fünfte und sechste Vegetationstyp bilden zusammen die HG 3, die arm an Kennarten der Borstgrasrasen ist. Als *Meum*-Fazies kann der fünfte Typ (VT 5) angesprochen werden. In beiden Typen tritt verschiedentlich auch der Flügelginster auf. Daher kann man auch diese Typen zu den Flügelginsterweiden zählen.

Die meisten Bestände, die in VT 1 (*Calluna-Vaccinium*-Fazies) gruppiert sind, fallen in die Nutzungsintensität I, d. h. sie sind nur sehr extensiv beweidet, werden gepflegt oder liegen brach. Die Bestände des VT 2 sind extensiv oder mittel stark beweidet. In VT 4, in dem keine klare Dominanz einer oder weniger Arten festgestellt werden kann, wird überwiegend extensiv beweidet (Intensität II). Der kennartenarme VT 6 wird überwiegend extensiv und z. T. mittel stark beweidet. Die *Hieracium pilosella*-Fazies (VT 3) unterliegt in den meisten Fällen mittel starker Beweidung, z. T. wird auch gedüngt. Die Bestände der *Meum athamanticum*-Fazies (VT 5) werden mittel stark und zum Teil auch gar nicht beweidet. Ein Zusammenhang zwischen Nutzungsintensität und floristisch definierten Vegetationstypen ist zu erkennen. Es ist aber nicht so, dass die kennartenreichen Beständen durchgehend schwächerem Nutzungsdruck unterliegen als die kennartenarmen Bestände. Die von *Hieracium pilosella* oder *Meum athamanticum* geprägten Bestände werden am intensivsten genutzt, die von Zwergsträuchern dominierten Bestände am wenigsten intensiv.

3.2. Varianz ausgewählter Merkmale

Die Probeflächen für die Messung der Pflanzenmerkmale unterscheiden sich im Vegetationstyp wie in der Nutzung (Tab. 6). Sie werden im Folgenden mit A-E bezeichnet.

Tabelle 6: Probeflächen für Messung von Pflanzenmerkmalen

Table 6: Sampling sites for the measurement of plant traits

Bezeichnung	Aufnahmenummer		Hangneigung	Nutzungsintensität	Weidetiere	Vegetationstyp
	laufend	original				
A	18	3	18°	III, gedüngt	Rinder	3
B	9	4	5°	II	Schafe	2
C	3	16	23°	I	Ziegen	1
D	2	17	25°	I	Pflege	1
E	40	31	27°	III	Rinder und Ziegen	6

3.2.1. Spezifische Blattfläche (SLA)

Die spezifische Blattfläche variiert bei sieben der neun untersuchten Arten (*Arnica montana*, *Hieracium pilosella*, *Potentilla erecta*, *Rumex acetosella*, *Thymus pulegioides*, *Vaccinium myrtillus*, *Veronica officinalis*) signifikant zwischen den Probeflächen (Tab. 7). Bei fünf dieser Arten variiert sie auch innerhalb einer Probefläche signifikant. Diese Abweichungen erfolgen bei *Rumex acetosella* in großem Rahmen (> 20% des Mittelwertes), bei den anderen Arten liegen 50% der Werte jedoch bei weniger als 20% Abweichung vom Mittelwert (Abb. 3). Unterschiede zwischen den Arten sind trotz der signifikanten Variabilität der Mehrheit der Arten klar zu erkennen ($F = 80,5$, $p < 0,001$). Auch diese Unterschiede sind unterschiedlich stark ausgeprägt, da manche Arten zwischen den Probeflächen nur in geringem Maß variieren (z. B. *Potentilla erecta*) andere dagegen stärker.

3.2.2. Blattdicke

Mit Ausnahme von *Nardus stricta* und *Thymus pulegioides* schwanken die Blattstärken der untersuchten Arten zwischen den Probeflächen signifikant (Abb. 4, Tab. 7). Innerhalb der Probeflächen variieren die Blattstärken nur bei den drei Arten *Genista sagittalis*, *Hieracium pilosella*, *Veronica officinalis* signifikant (Tab. 7). Bei den Arten mit dünneren Blättern

Tabelle 7: Ergebnisse der Varianzanalyse zu den Merkmalen SLA (spezifische Blattfläche), Blattdicke und C/N-Verhältnis (i. P. innerhalb einer Probefläche, z. P. zwischen den Probeflächen, Irrtumswahrscheinlichkeiten < 0,05 sind halbfett gesetzt)

Table 7: Results of the analysis of variance of the traits SLA (specific leaf area), leaf thickness, C/N-ratio (i.P. intra-plot variance; z.P. inter-plot variance; p-values < 0.05 are given in bold)

Merkmal	Org.-stufe	<i>Arnica montana</i>		<i>Galium saxatile</i>		<i>Genista sagittalis</i>		<i>Hieracium pilosella</i>		<i>Nardus stricta</i>	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
SLA	i.P.	1,71	0,223	-	-	2,64	0,050	10,59	<0,001	0,47	0,86
	z.P.	5,14	0,047	-	-	0,29	0,75	34,76	<0,001	0,80	0,47
Blattdicke	i.P.	3,19	0,062	1,55	0,26	2,96	0,034	3,27	0,009	1,75	0,17
	z.P.	26,65	<0,001	6,08	0,033	89,12	<0,001	10,22	<0,001	2,23	0,14
C/N-Verhältnis	z.P.	0,05	0,83	9,30	0,016	4,71	0,031	12,67	<0,001	1,33	0,30

Merkmal	Org.-stufe	<i>Potentilla erecta</i>		<i>Rumex acetosella</i>		<i>Thymus pulegioides</i>		<i>Vaccinium myrtillus</i>		<i>Veronica officinalis</i>	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
SLA	i.P.	7,51	<0,001	6,76	<0,001	1,00	0,45	4,12	0,009	3,95	0,011
	z.P.	6,02	0,002	8,17	0,001	6,22	0,032	9,79	0,002	5,62	0,015
Blattdicke	i.P.	1	0,49	1,98	0,11	2,28	0,13	0,55	0,80	3,29	0,023
	z.P.	3,32	0,026	4,83	0,013	0,05	0,82	20,89	<0,001	76,41	<0,001
C/N-Verhältnis	z.P.	7,42	<0,001			4,57	0,07	14,11	<0,001	32,61	<0,001

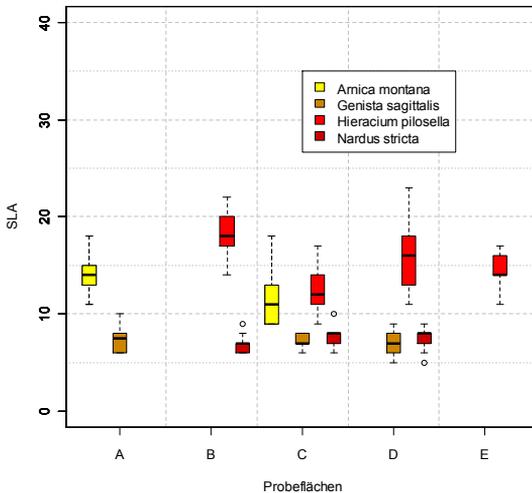
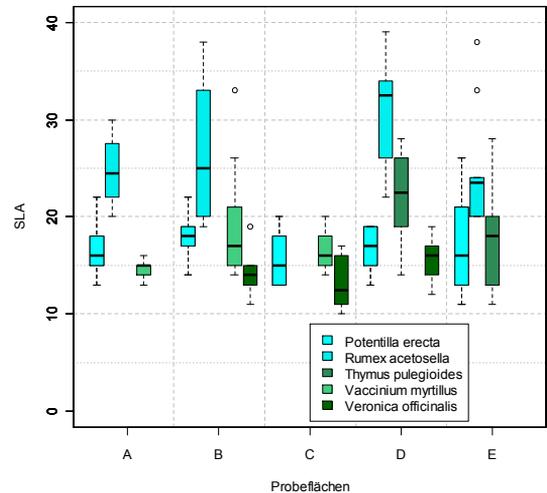


Abb. 3: Verteilung der SLA-Messwerte nach Probeflächen und Arten.

Fig. 3: Distribution of SLA values per sites and species.



fallen die Schwankungen i. d. R. geringer aus als bei den Arten mit dickeren Blättern (z. B. *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*). Auch dieses Merkmal unterscheidet sich deutlich zwischen den Arten ($F = 81,2$, $p < 0,001$).

3.2.3. C/N-Verhältnis der Blätter

Das C/N-Verhältnis der Blätter variiert zwischen den Probeflächen bei sechs der untersuchten Arten signifikant (Abb. 5, Tab. 7). Bei *Genista sagittalis* ist die absolute Schwankung sehr klein, sie ist für 50% der Werte auf 2% des Mittelwertes beschränkt. Die Werte für *Hieracium pilosella*, *Potentilla erecta* und *Vaccinium myrtillus* variieren erheblich, aber gleichsinnig zwischen den Probeflächen. Der C/N-Gehalt der Blätter variiert signifikant zwischen den Arten ($F = 74,4$, $p < 0,001$).

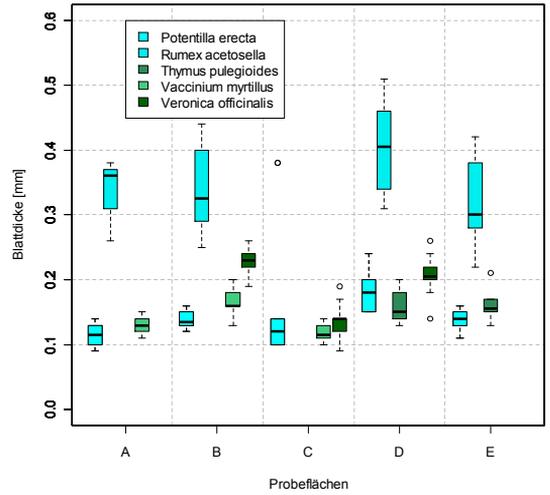
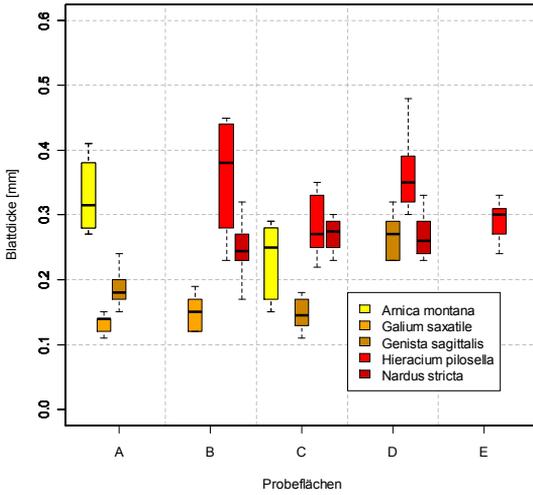


Abb. 4: Verteilung der Blattdicke-Messwerte nach Probeflächen und Arten.

Fig. 4: Distribution of leaf thickness values per sites and species.

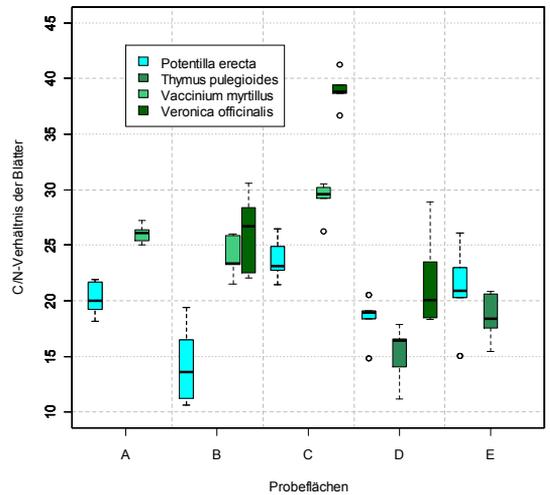
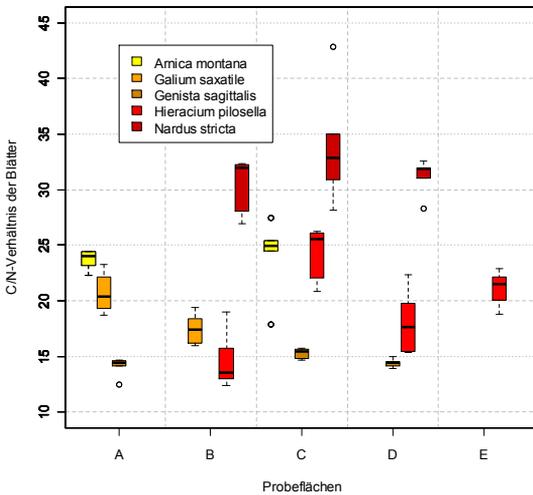


Abb. 5: Verteilung der Messwerte zum C/N-Verhältnis der Blätter nach Probeflächen und Arten.

Fig. 5: Distribution of C/N ratio values of the leaves per sites and species.

3.3. Ableitung funktioneller Pflanzentypen

In einer ersten Analyse konnten die Baumarten *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies* und *Sorbus aucuparia* klar als eigenständige Gruppe von allen anderen Arten abgetrennt werden. Die weiteren Analysen zur Gruppierung der Arten wurden mit einem Datensatz ohne die Baumarten (vorab zu PFT 1, *Fagus*-Typ, zusammengefasst) durchgeführt. *Cuscuta epithymum* als einziger vaskulärer Parasit wurde ebenfalls als eigener funktioneller Typ abgetrennt (PFT 17, *Cuscuta*-Typ) und nicht in die numerische Klassifikation einbezogen.

Die verbleibenden 64 Arten konnten in 16 Gruppen eingeteilt werden (Abb. 6). Die erste und zweite Gruppe wurden zusammengefasst, so dass nun mit den Baumarten und der parasitischen Art insgesamt 17 Gruppen beschrieben werden (Tab. 8).

Abb. 6: Dendrogramm zur Clusteranalyse des Art-Merkmal-Datensatzes (hierarchisch agglomerativ, euklidisches Distanzmaß, Wards-Methode).
 Fig. 6: Dendrogram of the cluster analysis of the species trait dataset (hierarchically agglomerative, Euclidean distance, Ward's method).

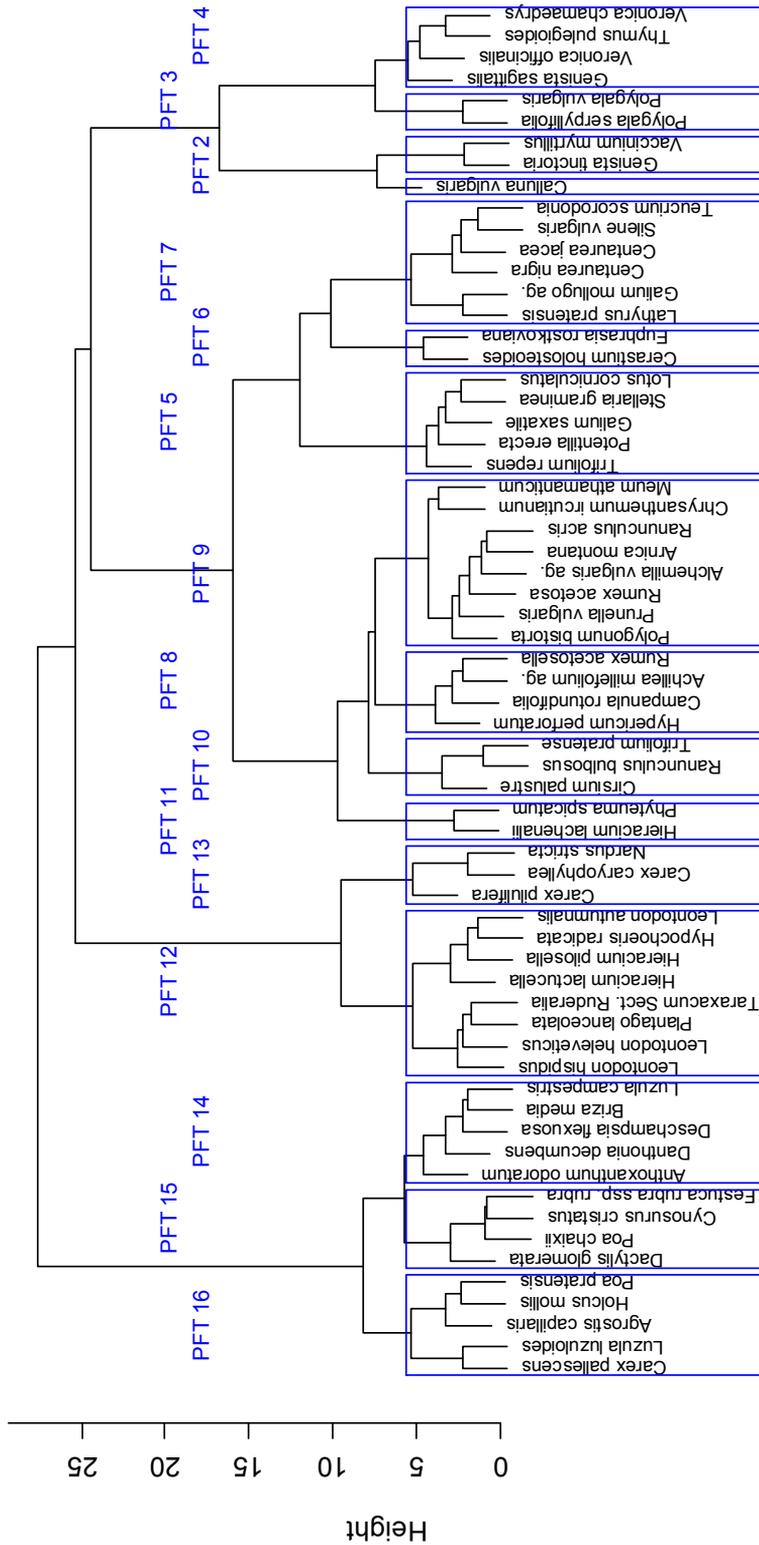


Tabelle 8: Abgeleitete funktionelle Pflanzentypen (PFTs) mit Anpassungssyndromen (namengebende Arten bzw. Gattungen sind unterstrichen)

Table 8: Derived PFTs with response syndromes (naming species are underlined)

PFT	Anpassungssyndrom	Arten
PFT 1	Bäume	<i>Acer pseudoplatanus</i> , <u><i>Fagus sylvatica</i></u> , <i>Picea abies</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
PFT 2	Zwergsträucher	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Genista tinctoria</i> , <u><i>Vaccinium myrtillus</i></u>
PFT 3	Niedrigwüchsige Halbsträucher mit eher kleiner spezifischer Blattfläche	<u><i>Polygala serpyllifolia</i></u> , <u><i>Polygala vulgaris</i></u>
PFT 4	Halbsträucher und krautige Chamaephyten mit mittelgroßer spezifischer Blattfläche	<u><i>Genista sagittalis</i></u> , <i>Thymus pulegioides</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>V. officinalis</i>
PFT 5	Niederliegend-aufsteigende Kräuter mit mittelgroßer spezifischer Blattfläche	<i>Galium saxatile</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <u><i>Potentilla erecta</i></u> , <i>Stellaria graminea</i> , <i>Trifolium repens</i>
PFT 6	Hemikryptophyten mit eher kleinen Blättern und leichten Samen	<i>Cerastium holosteoides</i> , <u><i>Euphrasia rostkoviana</i></u>
PFT 7	Große Kräuter mit großen, über den Stängel verteilten Blättern und mittelschweren Samen	<u><i>Centaurea jacea</i></u> , <i>C. nigra</i> , <i>Galium mollugo</i> agg., <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Silene vulgaris</i> , <i>Teucrium scorodonia</i>
PFT 8	Mittelgroße Kräuter mit Halbrossette, mittlerer Blattgröße und leichten Samen	<i>Achillea millefolium</i> agg., <i>Campanula rotundifolia</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <u><i>Rumex acetosella</i></u>
PFT 9	Mittelgroße Kräuter mit großen Blättern in Halbrossetten und mittelschweren Samen und oberirdischen Ausläufern	<u><i>Alchemilla vulgaris</i></u> agg., <i>Arnica montana</i> , <i>Chrysanthemum irtutianum</i> , <i>Meum athamanticum</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Ranunculus acris</i> , <i>Rumex acetosa</i>
PFT 10	Mittelgroße Kräuter mit großen Blättern in Halbrossetten und mittelschweren Samen	<i>Cirsium palustre</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> , <u><i>Trifolium pratense</i></u>
PFT 11	Mittelgroße Kräuter mit großen Blättern und sehr hoher spezifischer Blattfläche	<i>Hieracium lachenalii</i> , <u><i>Phyteuma spicatum</i></u>
PFT 12	Eher niedrigwüchsige, Rosetten bildende Kräuter mit großer Blattfläche und oberirdischen Ausläufern	<i>Hieracium lactucella</i> , <i>H. pilosella</i> , <i>Hypochaeris radicata</i> , <u><i>Leontodon autumnalis</i></u> , <i>L. helveticus</i> , <i>L. hispidus</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Taraxacum Sect. Ruderalia</i>
PFT 13	Kleinwüchsige horstige Grasartige mit kleiner spezifischer Blattfläche	<i>Carex caryophylla</i> , <i>C. pilulifera</i> , <u><i>Nardus stricta</i></u>
PFT 14	Mittelgroße, rasenbildende Grasartige mit mittelgroßer Blattfläche, eher geringer spezifischer Blattfläche und oberirdischen Ausläufern	<i>Anthoxanthum odoratum</i> , <u><i>Briza media</i></u> , <i>Danthonia decumbens</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Luzula campestris</i>
PFT 15	Große, rasenbildende Grasartige mit großer Blattfläche, eher geringer spezifischer Blattfläche und oberirdischen Ausläufern	<u><i>Cynosurus cristatus</i></u> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Festuca rubra</i> ssp. <i>rubra</i> , <i>Poa chaixii</i>
PFT 16	Mittelgroße, rasenbildende Grasartige mit mittelgroßer spezifischer Blattfläche	<u><i>Agrostis capillaris</i></u> , <i>Carex pallescens</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Luzula luzuloides</i> , <i>Poa pratensis</i>
PFT 17	Windender Vollparasit	<u><i>Cuscuta epithimum</i></u>

Tabelle 9: Wertebereiche der Merkmale in den funktionellen Pflanzengruppen
 Table 9: Trait values in PFT

PFT	Lebensform	Wuchshöhe	Spezif. Blattfläche	Blattfläche	Samengewicht	Samenbank	Meristeme über dem Boden	oberird. Ausläufer	Wuchsform	Blattanordnung
1	Ph	++	-	0+	+	tr	+	-	auf	BS
2	ZS	+	-	-	±	tr, pr	0	+	auf	BS
3	HS	-	-0	-	+	tr	+	-	auf	BS
4	HS, kCh	-0	+	±	-0	tr, pr	0	+	ndlg – auf	BS
5	He	0	0+	0	0	tr, pr	0	+	ndlg aufst	BS
6	He	-0	±	-	-	tr	+	-	auf	BS
7	He	+	-0	+	0+	tr	0	-	auf	BS
8	He	±	0	0	-	tr, pr	0	0+	auf	HR, BS
9	He	±	-0	+	0+	tr	0	+	auf	HR
10	He	0+	-0	+	+	tr	0+	-	auf	HR
11	He	0+	++	+	-	tr	0	-	auf	HR
12	He	-	0	+	-0	tr	0	+	auf	Ro
13	Gras	-	-	0	0	tr, pr	0	-	auf	Ro
14	Gras	-0	-0	0	0	tr	0	+	auf	HR
15	Gras	+	-0	+	0	tr	0	+	auf	HR
16	Gras	0	0+	+	-	tr, pr	0	-	auf	HR
17	Par			-				-	Li	-

PFT: Funktioneller Pflanzentyp, Gras: Grasartige, He: Hemikryptophyten (krautig), HS: Halbstrauch, kCh: krautiger Chamaephyt, Par: Parasit, Ph: Phanerophyten, ZS: Zwergstrauch, tr: transient, pr: vorhanden, auf: aufrecht, aufst: aufsteigend, ndlg: niederliegend, Li: Liane, BS: Blätter regulär über den Stamm verteilt, HR: Halbrosette, Ro: Rosette, ++: sehr groß, + groß oder vorhanden, 0+: etwas überdurchschnittlich, 0: mittel, -0: etwas unterdurchschnittlich, - gering, fehlend, ± variabel

Die Lebensform paust sich durchgehend als erster Klassifikationsschritt im Ergebnis durch. Die Zwergsträucher werden in der numerischen Klassifikation aufgrund der starken Unterschiede der Samenmasse (SM) zwar aufgetrennt, in der Ableitung aber zu PFT 2 (*Vaccinium myrtillus*-Typ) zusammengefasst, da im System Magerweide SM für den Anteil der Zwergsträucher im Bestand nicht maßgeblich ist. Die Halbsträucher werden nach kleinen Blättern (PFT 3, *Polygala*-Typ) und mittelgroßer Blattfläche wie spezifischer Blattfläche (PFT 4, *Genista sagittalis*-Typ) unterteilt (Tab 8, 9). Zu PFT 4 zählen auch krautige Chamaephyten. Die krautigen Hemikryptophyten wurden in acht Gruppen unterteilt (PFT 5–12). Die wesentlichen Kriterien waren die Anordnung der Blätter, z. B. in Rosetten (PFT 12, *Leontodon*-Typ), oberirdische Ausläufer (PFT 12 und 9, *Alchemilla*-Typ), die Wuchsform, z. B. niederliegend-aufsteigend (PFT 5, *Potentilla erecta*-Typ), spezifische Blattfläche (sehr groß bei PFT 11, *Phyteuma spicatum*-Typ), Blattgröße (groß bei PFT 11 und 7, *Centaurea*-Typ) und das Samengewicht (klein bei PFT 8, *Rumex acetosella*-Typ). Die Grasartigen wurden in vier Gruppen unterteilt. Kleinwüchsige, horstige Arten mit kleiner spezifischer Blattfläche bilden den PFT 13 (*Nardus*-Typ). Die rasenbildenden Grasartigen wurden nach ihrer spezifischen Blattfläche, der Blattgröße und Wuchshöhe weiter unterteilt (mittelgroße SLA: PFT 16, *Agrostis capillaris*-Typ, eher kleine SLA: PFT 14, *Briza*-Typ, und 15, *Cynosurus*-Typ, große Blätter und Höhe PFT 15).

Die Wertebereiche der Merkmale sind für die funktionellen Pflanzentypen in Tabelle 9 zusammengefasst.

3.4. Verteilung der funktionellen Typen in Borstgrasrasen

Bei der Ordination des Datensatzes PFT in Vegetationsaufnahmen zeigt sich, dass nur wenige funktionelle Typen eine klare Differenzierung erlauben, während andere durchgehend gleichmäßig im Datensatz vertreten sind oder nur selten auftreten (Abb. 7, 8). Die nach

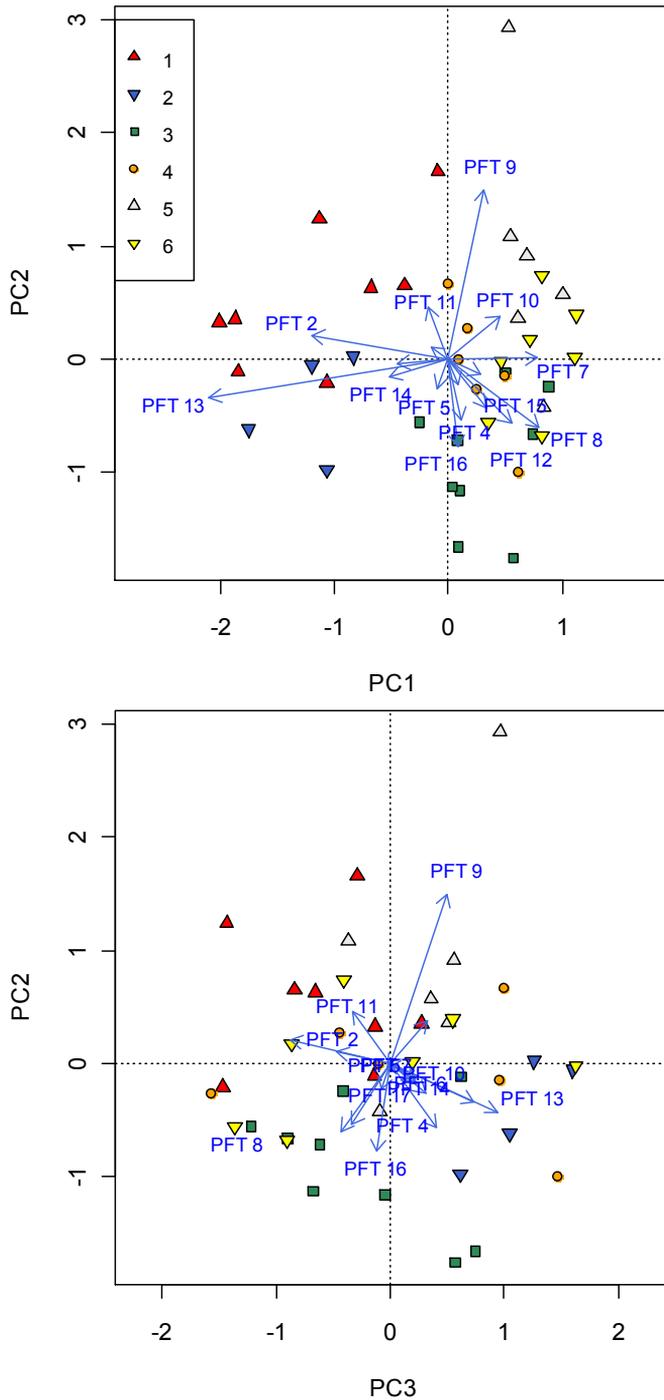


Abb. 7: Ordinationsdiagramme zum Vegetationsdatensatz, in dem die Arten zu PFTs aggregiert wurden. Oben Hauptachsen 1 und 2, unten Hauptachsen 3 und 2 (Anteil erklärter Varianz Achsen 1: 27%, 2: 15%, 3: 12%). Die Symbole entsprechen den Vegetationstypen.

Fig. 7: Ordination diagram (PCA) of the PFTs site data set. Above: main axes 1 & 2, below: main axes 3 & 2 (explained variance 1: 27%, 2: 15%, 3: 12%). The symbols correspond to *Nardus* grasslands types.

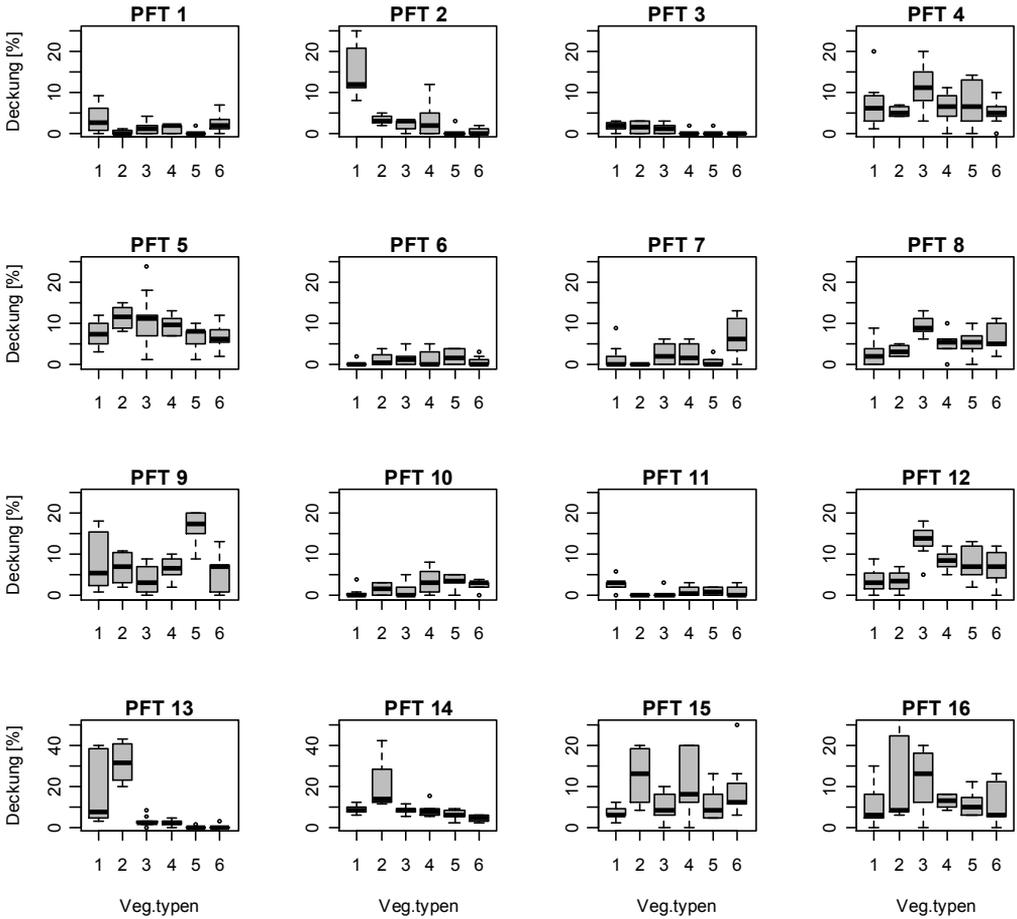


Abb. 8: Deckungsanteile der funktionellen Pflanzentypen in den Vegetationsaufnahmen (Angaben in Prozent).

Fig. 8: Cover of PFTs in vegetation records (cover in %).

floristischer Ähnlichkeit definierten Vegetationstypen werden mit wenigen Überlappungen bereits auf den ersten beiden Achsen gut voneinander differenziert.

Die Baumarten (PFT 1) sind mit geringen Deckungswerten über die oben definierten Vegetationstypen gestreut. Lediglich in zwergstrauchdominierten Borstgrasrasen sind Werte über 2% häufiger. Die Zwergsträucher (PFT 2) treten mit geringer Deckung in etwa der Hälfte der Aufnahmen der HG 2 (VT 2-4) auf. In VT 1 sind sie höchstens und erreichen meist Deckungswerte über 10%. Im Ordinationsdiagramm trennen sie VT 1 & 2 mit negativen Werten auf der ersten Hauptachse von den anderen VTs ab. PFT 13 (*Nardus*-Typ) läßt mit hohen Deckungswerten, die v. a. auf *Nardus* zurückzuführen sind, in VT 2 und z. T. in VT 1 stark negativ auf der ersten Hauptachse und trägt entscheidend zur Differenzierung von VT 1 & 2 gegen die anderen VTs bei. PFT 11 (*Phyteuma spicatum*-Typ) erreicht mit 3-5% die höchsten Deckungswerte in den zwergstrauchdominierten Beständen (VT 1).

PFT 14 (*Briza*-Typ) erreicht in den HG 1 & 2 um 10% Deckung, in den kennartenarmen Beständen (HG 3) liegt die Deckung etwas darunter. Die höchsten Anteile (bis 40%) werden in den *Nardus*-dominierten Beständen erreicht (VT 2). Dieser PFT umfasst einige Arten, die in Borstgrasrasen strukturbildend sind. PFT 5 (*Potentilla erecta*-Typ) kommt in allen Aufnahmen vor und läßt nur sehr schwach negativ auf Hauptachse 2. Deckungen über

10% werden in zwergstraucharmen, von Gräsern dominierten Beständen der (HG 2) erreicht mit negativen Werten auf der zweiten Hauptachse. PFT 9 (*Alchemilla*-Typ) differenziert HG 3 von HG 2 – insbesondere die *Meum*-Fazies (VT 5) erhält positive Werte auf Achse 2.

PFT 4, 8, 12 und 16 (*Genista sagittalis*-, *Rumex acetosella*-, *Leontodon*- und *Agrostis capillaris*-Typ) bewirken gemeinsam die Differenzierung von VT 3 (*Hieracium pilosella*-Fazies) auf negativen Werten der 2. Hauptachse. Diese PFTs kommen in allen VTs oft auch mit über 5% Deckung vor und erreichen ihren höchsten Deckungsgrad in der *Hieracium pilosella*-Fazies (VT 3). PFT 10 (*Trifolium pratense*-Typ) hat nur in kennartenarmen Beständen (VT 5 & 6, HG 3) durchschnittlich mehr als 5% Deckung. PFT 7 (*Centaurea*-Typ) erreicht nur in kennartenarmen Beständen ohne *Meum athamanticum* (VT 6) Deckungsanteile über 5%.

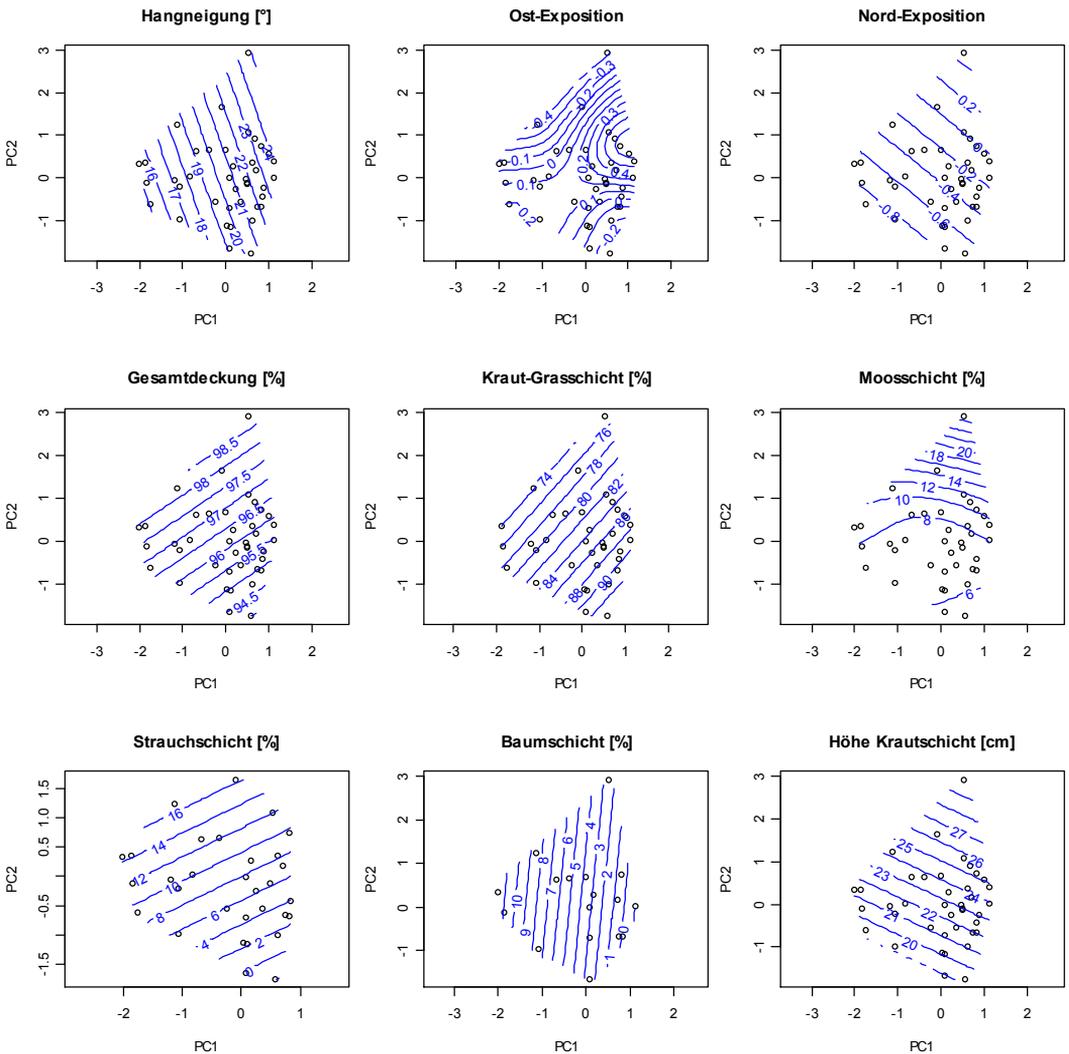


Abb. 9: Überlagerung der Ordination des PFT-Vegetationsdatensatzes (Abb. 7) mit Umweltvariablen und Kenngrößen der Bestände.

Fig. 9: Overlays of the ordination of the PFT-vegetation data set (Fig. 7) with environmental variables and structural values.

Die anderen PFTs treten entweder nur mit geringen Deckungswerten verteilt über die VTs auf (PFT 1, 3, 6 und 17, *Fagus*-, *Polygala*-, *Euphrasia*- und *Cuscuta*-Typ) oder tragen mit hoher Variabilität in vielen VTs nur sehr wenig zur Differenzierung der VTs untereinander bei (PFT 15, *Cynosurus*-Typ). VT 4 (kennartenreiche Borstgrasrasen ohne eindeutige Dominanz von einzelnen Arten oder Lebensformen), der sich durch keinen PFT-Anteil von den anderen VTs abhebt, liegt im Ordinationsdiagramm zentral.

Die Überlagerung der Ordination mit Standortfaktoren und Deckungsanteilen der Schichten zeigt in einigen Fällen klare Zusammenhänge (Abb. 9). PFT 13 (*Nardus*-Typ) hat höhere Deckungsanteile auf weniger steilen Flächen und in Beständen mit einer Baumschichtdeckung von über 5%. Abgeschwächt gilt dies auch für PFT 14 (*Briza*-Typ). PFT 7 (*Centaurea*-Typ) fehlt auf solchen Flächen und hat höhere Deckungsanteile auf steileren Flächen über 20° Neigung.

Bezüglich des Ost-West-Anteils der Exposition ist kein Zusammenhang zu erkennen. PFT 13, 14 und 16 (*Nardus*-, *Briza*- und *Agrostis capillaris*-Typ) haben höhere Deckungsanteile auf eher südexponierten Flächen. Auf eher nordexponierten Flächen ist PFT 10 (*Trifolium pratense*-Typ) stärker vertreten. Die Deckung der Mooschicht hängt nicht mit einzelnen PFTs zusammen.

PFT 8 (*Rumex acetosella*-Typ) hat höhere Anteile in Beständen mit stärker geschlossener Kraut-Grasschicht. PFT 11 (*Phyteuma spicatum*-Typ) kommt eher in Beständen mit höherer Deckung der Strauchschicht vor. PFT 8, 12 und 16 meiden Bestände mit Strauchdeckung über 5%. PFT 9 (*Alchemilla*-Typ) bewirkt eine größere Durchschnittshöhe der Krautschicht. PFT 12 und 16 (*Leontodon*- und *Agrostis capillaris*-Typ) bewirken eine niedrigere Durchschnittshöhe.

3.5. Zeigerwerte funktioneller Pflanzentypen

3.5.1. Weide- und Trittvtruglichkeit

Weide- und Trittvtruglichkeit nach DIERSCHKE & BRIEMLE (2002) korrelieren stark in den funktionellen Pflanzentypen. Die meisten PFTs zeigen eine mittlere Weide- wie auch Trittvtruglichkeit (Median bei 4–5) (Abb. 10). Der PFT 12 (*Leontodon*-Typ) erträgt Beweidung und Tritt sehr gut (Median 6,5), PFT 15 (*Cynosurus*-Typ) etwas weniger gut (Median 5,5 bzw. 6). Etwas empfindlich ist PFT 3 (*Polygala*-Typ) gegen Beweidung wie Tritt. PFT 7 (*Centaurea*-Typ) ist empfindlich gegen die Weideinflüsse. PFT 11 (*Phyteuma spicatum*-Typ) vertrugt weder Beweidung noch Tritt.

3.5.2. Ellenberg-Zeigerwerte für Nährstoffe und für Licht

Ein Großteil der PFT zeigt magere Verhältnisse an (Abb. 11). PFT 15 & 16 (*Cynosurus*- und *Agrostis capillaris*-Typ) und PFT 9 (*Alchemilla*-Typ) zeigen mäßig stickstoffversorgte Standorte an. Der hohe Wert für die Bäume (PFT 1) geht auf *Acer pseudoplatanus* zurück, die einzige nicht indifferente Art in diesem Typ.

Mit Ausnahme von PFT 1 & 11 (*Fagus*- und *Phyteuma spicatum*-Typ) zeigen fast alle PFTs hohen Lichtbedarf an (Mediane der Zeigerwerte bei 7–8 in Abb. 11). PFT 6 & 16 (*Euphrasia*- und *Agrostis capillaris*-Typ) zeigen dagegen Halblucht bis Halbschatten an.

3.6. Anwendung des LHS-Modells

Die Verteilung der Borstgrasrasentypen in einem LHS-Diagramm, in welchem spezifische Blattfläche (SLA) und die jeweils logarithmierten Größen Wuchshöhe (CH) und Samengewicht (SM) die Achsen bilden, ist weitgehend nach den oben definierten Vegetationstypen differenziert (Abb. 12). Die zwergstrauchdominierten Borstgrasrasen (VT 1) haben mittlere bis geringe SLA. Sie decken das gesamte Spektrum der Wuchshöhen und des Samengewichts ab. *Nardus*-dominierte Bestände (VT 2) haben geringe bis mittlere Wuchshöhen und eher geringe Samengewichte. Bezüglich der SLA gibt es eine volle Überlappung mit VT 1. Die *Hieracium pilosella*-Fazies (VT 3) ist klar von den anderen Vegetationstypen

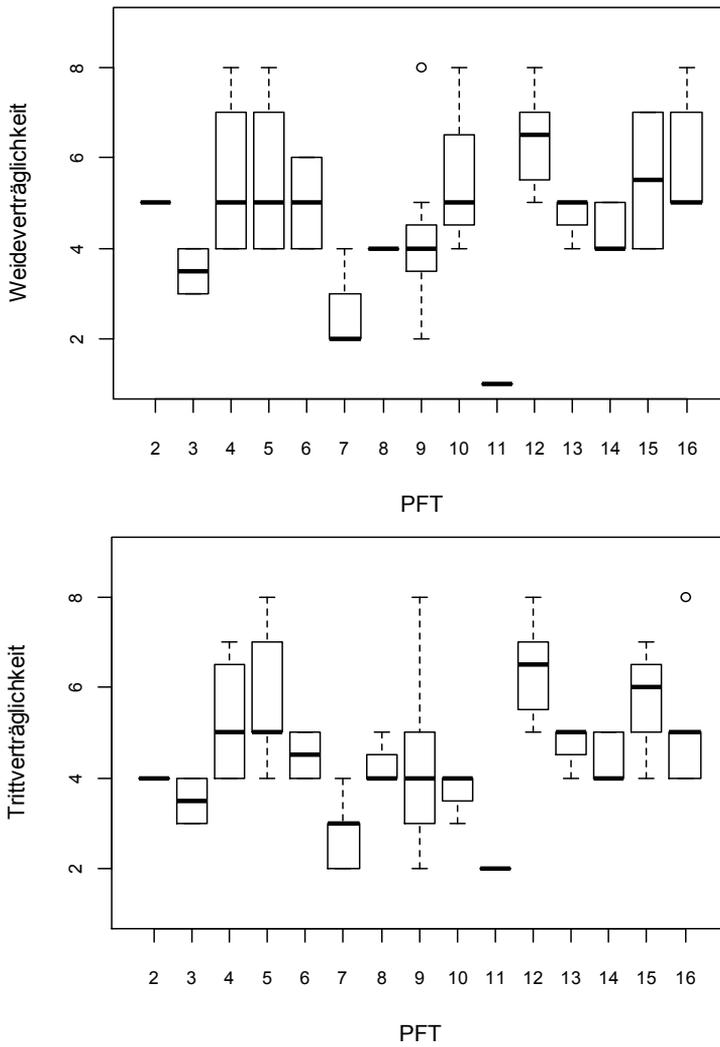


Abb. 10: Verteilung der Zeigerwerte für Weideverträglichkeit (oben) und Trittverträglichkeit (unten) in den PFTs.

Fig. 10: Distribution of indicator values of grazing tolerance (above) and trampling tolerance (below) in the PFTs.

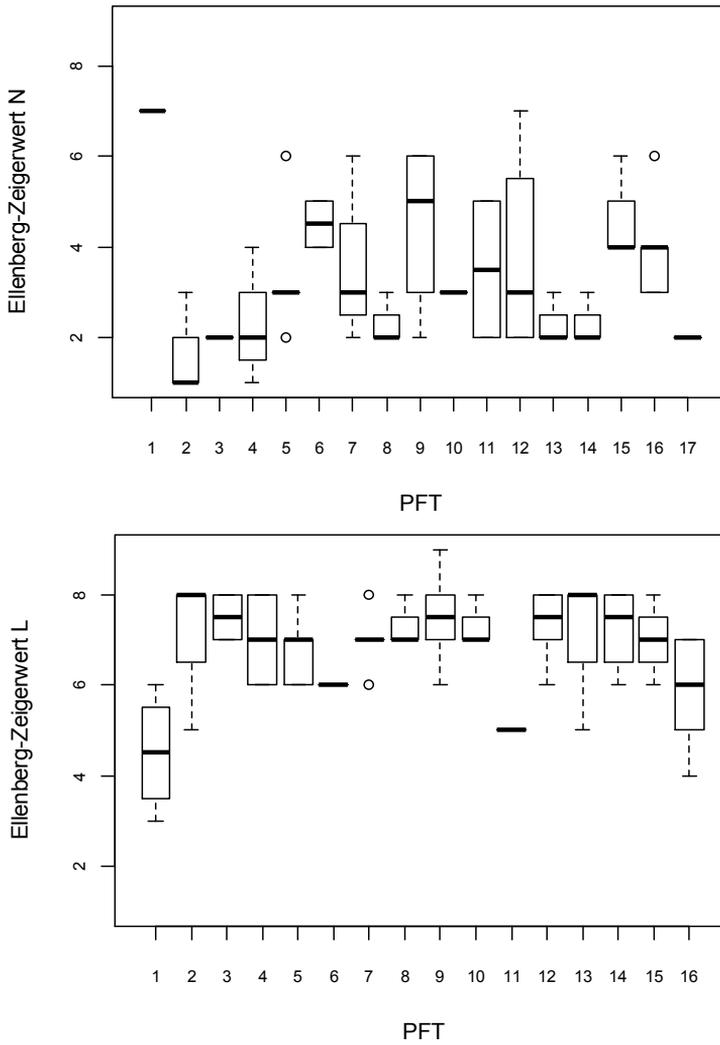


Abb. 11: Verteilung der Zeigerwerte für Stickstoff (oben) und Licht (unten) in den PFTs.
 Fig. 11: Distribution of Ellenberg indicator values N (above) and light (below) in the PFTs.

abgetrennt mit mittlerer bis hoher SLA, mittlerer bis geringer Wuchshöhe und sehr geringer Samenmasse. Die *Meum*-Fazies (VT 5) liegt mit mittlerer SLA und relativ großer Wuchshöhe bei variablem Samengewicht in einem klar umrissenen Bereich. Die verbleibenden Rasen ohne dominierende Lebensformen (VT 4 und 6) liegen im Bereich mittlerer bis hoher SLA, mittlerer bis hoher Wuchshöhe und eher geringem Samengewicht. Sie können in diesem dreidimensionalen Raum nicht voneinander unterschieden werden.

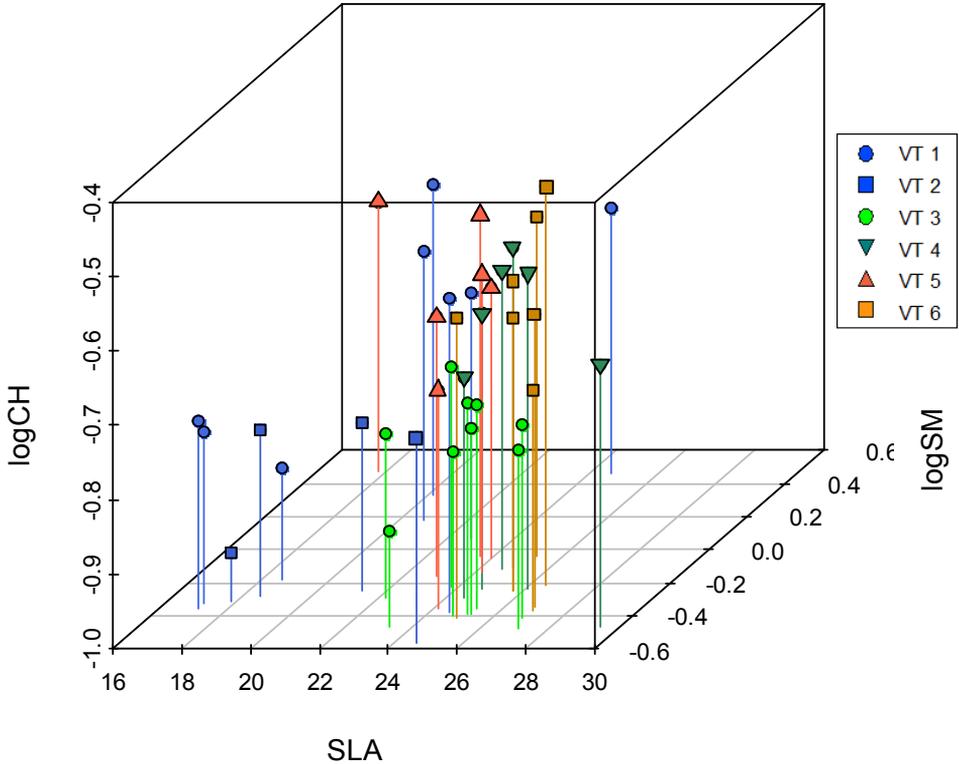


Abb. 12: Position der Magerrasentypen im LHS-System nach WESTOBY (1998) (die Werte der Wuchshöhe (CH) und des Samengewichts (SM) wurden vor der Ermittlung des Schwerpunkts zur Basis 10 logarithmiert).

Fig. 12: Position of *Nardus* grassland types with differing land-use intensity in the LHS system after WESTOBY (1998) (the canopy height (CH) and seed mass (SM) values were transformed using the logarithm with base 10 before the calculation of the center of gravity).

4. Diskussion

4.1. Vegetations- und Nutzungstypen

Die untersuchten Borstgrasrasen bilden eine Spanne von zwergstrauchdominierten Rasen über kennartenreiche bis zu kennartenarmen Borstgrasrasen ab. Nach den Dominanzkriterien und der Kennartenzahl kann die Vegetation klar in sechs Typen differenziert werden. Die Artengruppe, die eine gute Nährstoffversorgung anzeigt, fehlt in VT 1 weitgehend und ist in VT 3–6 mit Stetigkeiten über 50% vertreten.

Die Nutzungsintensität variiert innerhalb der Vegetationstypen wenig. Daher können die floristisch definierten Vegetationstypen weiter als Bezugssystem für die Differenzierungen durch PFTs verwendet werden. Differentialarten der *Rumex-acetosella*-Form des *Festuco-Genistetum* (PEPLER-LISBACH & PETERSEN 2001) treten in allen Vegetationstypen auf. Die Abtrennung einer homogenen Gruppe von Beständen als *Rumex-acetosella*-Form ist jedoch nicht möglich.

4.2. Eignung von Merkmalen zur Ableitung funktioneller Pflanzentypen

Für die Verwendung von Pflanzenmerkmalen zur Ableitung von PFTs ist es entscheidend, wie variabel ein Merkmal bei einer Art ausgeprägt ist (ALBERT et al. 2010a). Diese Variabilität sollte insbesondere für den jeweiligen konkreten Biotyp untersucht werden (KAHMEN & POSCHLOD 2008).

4.2.1. Spezifische Blattfläche (SLA)

Die Variabilität zwischen den Probeflächen (bei vier Arten signifikant) zeigt, dass einige Arten auf die unterschiedlichen Standortverhältnisse in der Ausprägung der SLA reagieren. Große Schwankungen zwischen den Probeflächen sind aber meist von großen Schwankungen innerhalb der Probeflächen begleitet. Arten mit höheren SLA-Werten haben einen höheren Stoffumsatz und gelten als variabler in diesem Merkmal (GRASSEIN et al. 2010). Für viele Arten ist mit Schwankungen um wenigstens 10% zu rechnen. Insgesamt kann das Merkmal SLA bei Beachtung der Trennschärfe für die Ableitung von PFTs herangezogen werden (POORTER et al. 2009). Dieser Schluss wird auch in anderen Studien, die die intraspezifische Variabilität untersuchten, gezogen (POORTER et al. 2009, ALBERT et al. 2010). So liegt die interspezifische Variabilität der SLA bei etwa 70%, wohingegen die intraspezifische Variabilität der SLA innerhalb der Populationen bei 20% und zwischen den Populationen bei 10% liegt (ALBERT et al. 2010a). Da eine Varianzaufteilung aufgrund der Konstellation des geneteten Datensatzes nicht ohne weiteres möglich ist, werden diesbezüglich nur Literaturwerte zitiert.

4.2.2. Blattdicke

Die Blattdicke ist ein Merkmal, das bei den meisten untersuchten Arten auf die Standortverhältnisse reagiert (kaum Schwankung innerhalb der Probeflächen, signifikante Schwankungen zwischen den Probeflächen). Bei zwei Arten mit dicken Blättern zeigt das Merkmal sehr starke Schwankungen (*Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*). Da die Reihung der Arten bzgl. dieses Merkmals standortunabhängig gleich bleibt, kann auch dieses Merkmal zur Ableitung von PFTs verwendet werden. Es sind hierfür aber umfangreiche Messreihen notwendig. Es wird allerdings vielfach der Parameter Blatttrockenmasse (LDMC) als besser geeignet beschrieben. Zusammen mit SLA beschreibt er einen Hauptgradienten des ökonomischen Blattspektrums (WRIGHT et al. 2004, ALBERT et al. 2010a, b). Dieser spannt sich zwischen schnell wachsenden Arten mit hohem Stoffumsatz (hohe SLA, kleine LDMC) und langsam wachsenden, konservativen Arten (kleine SLA, hohe LDMC) auf (WRIGHT et al. 2004, GROSS et al. 2007, ALBERT et al. 2010a).

4.2.3. C/N-Verhältnis der Blätter

Die Variabilität des C/N-Verhältnisses der Blätter wurde nur zwischen den Probeflächen überprüft. Die Schwierigkeiten, bezüglich des Stickstoffgehaltes der Blätter nur auf einen geringen Probenumfang zurückgreifen zu können und die Variabilität zwischen Individuen nicht untersuchen zu können, findet sich auch in anderen Studien (ALBERT et al. 2010b, GRASSEIN et al. 2010). Hier zeigen Arten eine signifikante Variabilität, die jedoch vom Betrag her sehr klein und daher bedeutungslos ist (*Genista sagittalis*). Bei anderen Arten ist die Variabilität groß, aber gleichsinnig. So ist hier wie beim Merkmal Blattdicke ein umfangreicher Datensatz erforderlich. Sowohl der C- als auch der N-Gehalt der Blätter zeigen eine stärkere intraspezifische Variabilität als die SLA (ALBERT et al. 2010a). Die geringe Variabilität des C/N-Verhältnisses in der vorliegenden Arbeit weist darauf hin, dass beide Größen gleichsinnig variieren. Damit kann eine nur geringe intraspezifische Schwankung des C/N-Verhältnisses erklärt werden. Die interspezifische Variabilität ist in der vorliegenden Arbeit höher als bei der SLA. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen einer Untersuchung in den Alpen (ALBERT et al. 2010a). Der Gradient in der vorliegenden Untersuchung ist in erster Linie durch Beweidungsintensität, Licht- und Nährstoffangebot begründet, während die alpine Studie einen ausgeprägten Höhen- und Strahlungsgradienten umfasst (ALBERT et al. 2010a, b).

4.3. Ableitung von funktionellen Pflanzentypen (PFT)

Im Clusterverfahren wird eine Vorklassifikation nach der Lebensform, wie sie auch von SEMENOVA & VAN DER MAAREL (2000) vorgeschlagen wurde, erreicht. Die Aufspaltung der Halbsträucher in zwei PFTs nach Blattmerkmalen erscheint richtig, auch wenn PFT 3 nur geringe Deckungswerte erreicht. Blattmerkmale zeigen über alle Lebensformen hinweg einen klare und konsistente Differenzierung (WRIGHT et al. 2004).

Die Differenzierung der rasenbildenden Grasartigen in die PFTs 14–16 erscheint auch mit Blick auf die PFT-Vegetationstabelle gerechtfertigt. Im PFT 14 sind überwiegend Grasartige mit Schwerpunkt in Borstgrasrasen gruppiert (vgl. Tab. 4), während in PFT 16 Arten mit großer SLA und in PFT 15 Arten mit großer Blattfläche klassifiziert wurden, die bei besserem Nährstoffangebot konkurrenzkräftiger sind.

Die Anzahl der Cluster erscheint sinnvoll im Vergleich mit der Übersicht von SEMENOVA & VAN DER MAAREL (2000). Sie bietet eine differenzierte Aufteilung für die vorliegende relativ kleinräumige Untersuchung mit wenigen, kurzen Gradienten (KLEYER 1999, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000).

4.4. Funktionelle Pflanzentypen in verschiedenen Typen von Borstgrasrasen

Von den 17 PFTs, die hier definiert wurden, tragen zwölf zur Differenzierung der Vegetationstypen bei. Dabei erreichen elf der zwölf PFTs in jeweils einem Vegetationstyp ein klares Maximum des Deckungsanteils (Abb. 7 & 8).

Der *Vaccinium*-Typ (PFT 2) und der *Phyteuma*-Typ (PFT 11) charakterisieren die zwergstrauchdominierten Bestände. Drei grasartige PFTs (*Nardus*-, *Briza*- und *Cynosurus*-Typ, PFT 13, 14, 15) kennzeichnen gemeinsam den Vegetationstyp 2. Die *Hieracium*-Fazies (VT 3) wird durch hohe Deckungsanteile der PFTs 4, 8, 12 und 16 (*Genista*-, *Rumex*-, *Leontodon*- und *Agrostis*-Typ) gekennzeichnet. Der kennartenreiche Borstgrasrasen ohne Dominanz einer Artengruppe (VT 4) ist auch bei der PFT-Gliederung dadurch gekennzeichnet, dass einige PFTs mit mittlerer Deckung auftreten, aber kein PFT dominiert. In der *Meum*-Fazies (VT 5) dominiert der *Alchemilla*-Typ (PFT 9) bei relativ hohen Deckungsanteilen des *Trifolium pratense*-Typs (PFT 10). Der kennartenarme Vegetationstyp (VT 6) lässt sich nur anhand der hohen Deckungswerte des *Centaurea*-Typs (PFT 7) von VT 4 und 5 differenzieren.

Der *Potentilla erecta*-Typ (PFT 5) hat in den meisten erfassten Beständen Deckungsanteile zwischen 5 und 15% und trägt nicht zur Differenzierung der Vegetationstypen bei. Die vier anderen PFTs (*Fagus*-Typ, *Polygala*-Typ, *Euphrasia*-Typ und *Cuscuta* Typ, PFT 1,

3, 6, 17) sind aufgrund der geringen Deckungsanteile (i. d. R. < 5%) nicht zur Differenzierung der Vegetationstypen geeignet.

Insgesamt erlaubt die Verwendung der PFTs jedoch eine sehr klare Differenzierung der Vegetationstypen (vgl. Abb. 7).

4.5. Zusammenhang von Anpassungssyndrom mit Nährstoffversorgung und Weidefestigkeit

Die Mediane der N-Zeigerwerte liegen für die meisten PFTs unterhalb von 4, was einem nährstofflimitierten Lebensraum entspricht, den Borstgrasrasen darstellen. Die PFTs mit höherem Median des N-Zeigerwerts (PFT 9, 15, 16) erreichen ihre höchsten Deckungsanteile in unterschiedlichen Vegetationstypen (VT 5, 2, 3). Der Zusammenhang zwischen den funktionellen Typen und den N-Zeigerwerten ergibt somit kein klares Muster.

Bei einigen PFTs (3, 7, 11) wird eine eher mäßige Weideverträglichkeit angezeigt. Diese Gruppen erreichen keine hohen Deckungswerte auf den Weideflächen (Abb. 8). Besonders weideverträgliche PFTs (12, 15) treten bei fehlender Beweidung (VT 1) stark zurück (BULLOCK et al. 2001, PAKEMAN 2004). Es wird also in begrenztem Maße ein Zusammenhang zwischen den PFTs und den Ansprüchen an Nährstoffversorgung und an Beweidungstoleranz abgebildet (BULLOCK et al. 2001). Das Bild der Einzelarten ist in diesem Zusammenhang aber deutlich schärfer (DIERSCHKE & BRIEMLE 2002).

4.6. PFTs im Vergleich zur Anwendung des LHS-Modells

Das LHS-Modell mit Verwendung der SLA als Blattmerkmal ergibt eine relativ klare Differenzierung von einigen der floristisch definierten Typen von Borstgrasrasen. Allerdings sind die nicht von wenigen Arten dominierten Typen (VT 4 und 6) in diesem Modell nicht voneinander zu trennen. Und auch zwischen der *Vaccinium-Calluna*-Fazies und den von *Nardus* dominierten Beständen gibt es keine klare Trennung im LHS-Diagramm.

Zusammenfassend ist zu bemerken, dass das LHS-Modell für die Differenzierung dieses Datensatzes, der von kurzen Gradienten geprägt ist, hinter der Leistungsfähigkeit des PFT-Ansatzes zurückliegt, wobei hier die Lebensformen keinen Niederschlag finden (SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000). Zudem wird mit gewichteten Mittelwerten von mittleren Werten gearbeitet (GARNIER et al 2007). Die Berücksichtigung der Variabilität oder Plastizität einiger Arten in Reaktion auf unterschiedliche Standortverhältnisse wird so völlig ausgeblendet (GRASSEIN et al. 2010).

4.7. Fazit

Die untersuchten funktionellen Merkmale variieren zwar bei einigen Arten sowohl innerhalb wie auch zwischen den Plots, die Arten variieren aber gleichsinnig, so dass SLA zur Differenzierung funktioneller Typen verwendet werden kann. Die Merkmale Blattdicke oder C/N-Verhältnis können vermutlich auch zur Ableitung von PFTs verwendet werden, es sollte aber eine größere Messreihe zu Grunde gelegt werden.

Auf der Grundlage von 10 Merkmalen konnten mit Werten aus der Datenbank LEDA 17 funktionelle Typen abgeleitet werden. Die wichtigsten Merkmale für die Klassifikation sind die Lebensform, Wuchshöhe, Blattfläche und spezifische Blattfläche, das Vorhandensein oberirdischer Ausläufer und die Blattanordnung. Die PFTs weisen auch unterschiedliche Weide- und Trittfestigkeit auf.

Mit diesen PFTs können die nach floristischer Ähnlichkeit definierten Vegetationstypen innerhalb der untersuchten Borstgrasrasen ebenfalls differenziert werden. Ein Heranziehen floristisch definierter Vegetationstypen als Abbild der Nutzungsintensität erschien im Rahmen dieser Untersuchung sinnvoll.

Das LHS-Modell, das für Bestände Mittelwerte von drei Merkmalen verwendet, eignet sich ebenfalls für die Differenzierung von Haupttypen. Der PFT-Ansatz erlaubt hier aber eine feinere Unterscheidung der Vegetationstypen.

Dank

Wir bedanken uns bei Dr. Cord Pepler-Lisbach, bei Prof. Dr. Hartmut Dierschke und bei einem anonymen Gutachter für wertvolle Kommentare, die wesentlich zur Verbesserung des Manuskriptes beigetragen haben.

Literatur

- ALBERT, C. H., THUILLER, W., YOCCOZ, N. G., DOUZET, R., AUBERT, S. & LAVOREL, S. (2010a): A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. – *Funct. Ecol.* 24: 1192–1201.
- ALBERT, C. H., THUILLER, W., YOCCOZ, N. G., SOUDANT, A., BOUCHER, F., SACCONI, P. & LAVOREL, S. (2010b): Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. – *J. Ecol.* 98: 604–613.
- BULLOCK, J. M., FRANKLIN, J., STEVENSON, M. J., SILVERTOWN, J., COULSON, S. J., GREGORY, S. J. & TOFTS, R. (2001): A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. – *J. Appl. Ecol.* 38: 253–267.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.) (2011): FloraWeb - Daten und Informationen zu Wildpflanzen und zur Vegetation Deutschlands. – URL: www.floraweb.de [Zugriff am 30.07.2011].
- CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D. E. et al. (2003): A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. – *Aust. J. Bot.* 51: 335–380.
- DÍAZ, S. & CABIDO, M. (1997): Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. – *J. Veg. Sci.* 8: 463–474.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensozioökologie. Grundlagen und Methoden, UTB für Wissenschaft Große Reihe 8078. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- DIERSCHKE, H. & BRIEMLE, G. (2002): Kulturgrasland. Wiesen, Weiden und verwandte Staudenfluren. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. & MUELLER-DOMBOIS, D. (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. – *Ber. Geobot. Inst.ETH, Stift. Rübel* 37: 58–73.
- GARNIER, E., LAVOREL, S., ANSQUER, P., CASTRO, H., CRUZ, P., DOLEZAL, J. et al. (2007): Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. – *Ann. Bot.* 99: 967–985.
- GEYER, O. F. & GWINNER, M. P. (2011): Geologie von Baden-Württemberg. 5. Aufl. – Schweizerbart, Stuttgart: 627 S.
- GRASSEIN, F., TILL-BOTTRAUD, I. & LAVOREL, S. (2010): Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. – *Ann. Bot.* 106: 637–645.
- GRIME, J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – Wiley, Chichester: 222 S.
- GROSS, N., SUDING, K. N. & LAVOREL, S. (2007): Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. – *J. Veg. Sci.* 18: 289–300.
- HARRISON, S. P., PRENTICE, I. C., BARBONI, D., KOHFELD, K. E., NI, J. & SUTRA, J. P. (2010): Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. – *J. Veg. Sci.* 21: 300–317.
- HOERNSTEIN, H. & REIF, A. (2010): Die Lage der bäuerlichen Grünlandbetriebe im „Berggebiet“ des Landkreises Emmendingen, Südbaden. – *Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Natursch. N.F.* 21 (1): 69–89.
- KAHMEN, S. & POSCHLOD, P. (2008): Effects of grassland management on plant functional trait composition. – *Agric. Ecosyst. Environ.* 128 (3): 137–145. – URL: [10.1016/j.agee.2008.05.016](http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.016).
- KLEYER, M. (1999): Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. – *J. Veg. Sci.* 10: 697–708.
- KLEYER, M., BEKKER, R. M., KNEVEL, I. C., BAKKER, J. P., THOMPSON, K., SONNENSCHNEIN, M. et al. (2008): The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. – *J. Ecol.* 96: 1266–1274.
- KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. (2002): BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 38. Bundesamt für Naturschutz, Bonn: 333 S.
- KÜHNER, A. (2004): Habitat models for plant functional groups with respect to soil parameters and management. – *Diss. Univ. Oldenburg*: 161 S. URL: <http://oops.uni-oldenburg.de/volltexte/2005/160/> [Zugriff am 30.09.2011].

- KÜHNER, A. & KLEYER, M. (2008): A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. – *J. Veg. Sci.* 19: 681–692.
- LANDESVERMESSUNGSAMT BADEN-WÜRTTEMBERG (Hrsg.) (1999): Digitales Höhenmodell Baden-Württemberg (DHM 30 m × 30 m) – Stuttgart.
- LAUGHLIN, D. C., LEPPERT, J. J., MOORE, M. M. & HULL SIEG, C. (2010): A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. – *Funct. Ecol.* 24: 493–501.
- LAVOREL, S. & GARNIER, E. (2002): Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. – *Funct. Ecol.* 16: 545–556.
- LAVOREL, S., GRIGULIS, K., MCINTYRE, S., WILLIAMS, N. S. G., GARDEN, D., DORROUGH, J. et al. (2008): Assessing functional diversity in the field – methodology matters! – *Funct. Ecol.* 22: 134–147.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J. & FORBES, T. D. A. (1997): Plant functional classification: from general groups to specific groups based on response to disturbance. – *Trends Ecol. Evol.* 12 (12): 474–478.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (1998): Numerical ecology, Developments in environmental modelling 20. 2. Aufl. – Elsevier, Amsterdam: 853 pp.
- LIEHL, E. & SICK, W. D. (Hrsg.) (1989): Der Schwarzwald. Beiträge zur Landeskunde, Freiburg, – Veröff. Alemannischen Inst. Freiburg 47.
- LUBW-LANDESANSTALT FÜR UMWELT, MESSUNGEN UND NATURSCHUTZ BADEN-WÜRTTEMBERG (Hrsg.) (2009): Arten, Biotope, Landschaft. Schlüssel zum Erfassen, Beschreiben, Bewerten: 312 S. – URL: www.lubw.baden-wuerttemberg.de [Zugriff am 30.09.2011].
- LUDEMANN, T., RÖSKE, W. & KRUG, M. (2007): Atlas zur Vegetation des Südschwarzwaldes – Feldberg, Belchen, Oberes Wiesental. – Mitt. Ver. Forstl. Standortkunde und Forstpflanzenzüchtung 45. Freiburg: 100 S.
- MCINTYRE, S., DÍAZ, S., LAVOREL, S. & CRAMER, W. (1999): Plant functional types and disturbance dynamics. – *J. Veg. Sci.* 10: 604–608.
- OBERDORFER, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. 8. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B. et al. (2011): Vegan: Community ecology package. Version 1.17–6. – URL: <http://cran.r-project.org/> [Zugriff am 15.02.2011].
- PAKEMAN, R. J. (2004): Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. – *J. Ecol.* 92: 893–905.
- PAKEMAN, R. J. & MARRIOTT, C. A. (2010): A functional assessment of the response of grassland vegetation to reduced grazing and abandonment. – *J. Veg. Sci.* 21: 683–694.
- PEPPLER-LISBACH, C. & PETERSEN, J. (2001): *Calluno-Ulicetea* (G3), Teil I: *Nardetalia strictae* – Borstgrasrasen. – Synopsis Pflanzenges. Deutschlands 8, Göttingen: 116 S.
- PETCHAY, O. L. & GASTON, K. J. (2006): Functional diversity: back to basics and looking forward. – *Ecol. Letters* 9: 741–758.
- POORTER, H., NIINEMETS, U., PORTER, L., WRIGTH, I. J. & VILLAR, R. (2009): Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. – *New Phytol.* 182: 565–588.
- POSCHLOD, P., BAKKER, J. & KAHMEN, S. (2005): Changing land use and its impact on biodiversity. – *Basic Appl. Ecol.* 6: 93–98.
- QUÉTIÉ, F., LAVOREL, S., THUILLER, W. & DAVIES, I. (2007): Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. – *Ecol. Appl.* 17: 2377–2386.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2010): R. A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Wien. – URL: www.R-project.org [Zugriff am 12.03.2011].
- REGIERUNGSPRÄSIDIUM FREIBURG I. BR. (2008): Pflege- und Entwicklungsplan (PEPL) für das FFH-Gebiet 8013-341 „Schauinsland“ und das Vogelschutzgebiet 8114-401 „Südschwarzwald“ (Teilgebiet Schauinsland). – PEPL Schauinsland.
- SCHWABE-BRAUN, A. (1980): Eine pflanzensoziologische Modelluntersuchung als Grundlage für Naturschutz und Planung. Weidfeld-Vegetation im Schwarzwald, Geschichte der Nutzung, Gesellschaften und ihre Komplexe, Bewertung für den Naturschutz. – Urbs et Regio 18, Kassel.
- SEMENOVA, G. V. & VAN DER MAAREL, E. (2000): Plant functional types - a strategic perspective. – *J. Veg. Sci.* 11: 917–922.
- SÜSS, K., STORM, C. & SCHWABE, A. (2009): Is the different selection by sheep and donkeys a tool for the management of threatened sand vegetation? – *Tuexenia* 29: 181–197.
- TICHÝ, L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* 13: 451–453.

- WALDHARDT, R., SIMMERING, D. & ALBRECHT, H. (2003): Floristic diversity at the habitat scale in agricultural landscapes of Central Europe – summary, conclusions and perspectives. – *Agric. Ecosyst. Environ.* 98: 79–85.
- WESTOBY, M. (1998): A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. – *Plant Soil* 199: 213–227.
- WILMANN, O. (1998): *Ökologische Pflanzensoziologie*. 6. Aufl. – Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- WILMANN, O. (2001): *Exkursionsführer Schwarzwald : eine Einführung in Landschaft und Vegetation mit 45 Wanderwegen*. – Ulmer, Stuttgart.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., WESTOBY, M., ACKERLY, D. D., ZDRAVKO, B., BONGERS, F. et al. (2004): The worldwide leaf economics spectrum. – *Nature* 428: 821–827.
- ZENTRALSTELLE FÜR DIE FLORISTISCHE KARTIERUNG BAYERNS (Hrsg.) (2011): *Botanischer Informationsknoten Bayern. Arbeitsgemeinschaft Flora von Bayern*. – URL: http://www.bayernflora.de/de/forum_zs.php?id=zs1 [Zugriff am 30.09.2011].

PD Dr. Michael Rudner
Martina Groß
Abteilung Geobotanik, Fakultät für Biologie, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
Schänzlestraße 1
79104 Freiburg i. Br.
E-Mail: michael.rudner@biologie.uni-freiburg.de

Manuskript eingereicht am 12.10.2011, endgültig angenommen am 13.03.2012.