

Sukzessionslinien in basenreicher offener Sandvegetation des Binnenlandes: Ergebnisse aus Untersuchungen von Dauerbeobachtungsflächen

– Karin Süss, Christian Storm und Angelika Schwabe –

Zusammenfassung

Der typische Sukzessionsverlauf auf basenreichen offenen Sandstandorten im Binnenland führt von Pionierstadien der *Koelerio-Corynephoretea* zu artenreichen *Allio-Stipetum*-Beständen (*Festuco-Brometea*). Innerhalb weniger Jahre können sich aber auch artenarme Dominanzbestände mit hohem Ruderalisierungsgrad entwickeln, die durch generalistische konkurrenzstarke Graminoide bestimmt werden. 32 Dauerbeobachtungsflächen, die ohne Pflegemanagement sind und mittlerweile seit bis zu 15 Jahren von uns untersucht werden, ermöglichen einen detaillierten Blick auf die unterschiedlichen Sukzessionslinien und die Geschwindigkeiten, mit denen sich Änderungen in der Artenzusammensetzung vollziehen. Dabei stehen uns neben den Daten der Vegetationsaufnahmen und den daraus abgeleiteten Informationen (wie z. B. mittleren Ellenberg-Zeigerwerten) für verschiedene Flächen auch Boden-Daten (N, P, pH) zur Verfügung.

Eine Analyse aller Flächen dokumentiert die relative Stabilität offener Sandvegetation nährstoffarmer Standorte für die untersuchten Zeitfenster. Pioniergesellschaften des *Sileno conicae-Cerastietum semidecandri* s. l. und *Jurineo-Koelerietum glaucae* zeigen z. T. strukturelle Änderungen (so z. B. Zunahmen der Kryptogamendeckung). Eine Zunahme von *Stipa capillata* kann z. T. in 11–12 Untersuchungsjahren im *Jurineo-Koelerietum* festgestellt werden; dies korrespondiert mit einer Abnahme von *Koeleria glauca* und z. T. mit einer Ablösung von *Tortula ruraliformis* durch *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*. Dennoch konnten sich während der Untersuchungsjahre in den Beständen die Arten des *Jurineo-Koelerietum* halten. Bestände des *Allio-Stipetum* zeigen in der spontanen Sukzession z. T. lange Stagnationen von mehr als 14 Jahren; vereinzelt tritt der Polykormonbildner *Prunus spinosa* auf. Stellenweise kommt es mit zunehmender Deckung von *Stipa capillata* jedoch zu gravierenden Abnahmen der Artenzahl. Bestände, die in ihrer Pionierphase durch höhere Bodennährstoffgehalte (besonders Phosphat) und höhere Ellenberg-Feuchtezahlen gekennzeichnet sind, entwickeln sich innerhalb weniger Jahre zu artenarmen Ruderalbeständen.

Die gewonnenen Ergebnisse werden in einem Sukzessionsmodell dargestellt. Für ein Pflegemanagement ergibt sich aus den Ergebnissen, dass intakte *Koelerion glaucae*-Flächen oft nur sehr extensiv beweidet werden müssen. Insbesondere zur Dämpfung der Ruderalisierung in den nährstoffreicheren Flächen sowie zur Dynamisierung in größeren homogenen Beständen des *Allio-Stipetum* ist ein Pflegemanagement jedoch eine essentielle Maßnahme. Die in unseren Fällen eingesetzte Schaf- und/oder Eselbeweidung führt zur partiellen Förderung der besonders gefährdeten Pionierstadien im Mosaik mit dem *Allio-Stipetum*.

Abstract: Successional pathways in base-rich open inland sand vegetation: results from permanent-plot studies

The typical successional pathway in base-rich inland sand ecosystems leads from pioneer stages of the class *Koelerio-Corynephoretea* to species-rich stands of *Allio-Stipetum* (*Festuco-Brometea*). A further successional pathway is characterised by the development of ruderalized species-poor stands, which are dominated by generalistic competitive graminoids. We investigated altogether 32 non-managed permanent plots for up to 15 years. This enables us to differentiate successional lines and duration as well as changes in species composition in the course of succession. The database consists of relevés and derived information (e. g. Ellenberg indicator values); for selected plots supplementary data regarding soil parameters (N, P, pH) were available.

An analysis of all plot data reveals relative stability of open sand vegetation on nutrient-poor stands for the investigated period. Pioneer communities of *Sileno conicae-Cerastietum semidecandri* s. l. and *Jurineo-Koelerietum glaucae* in part show structural changes (e.g. increase of the cryptogam layer). *Stipa capillata* increased in some stands of the *Jurineo-Koelerietum* in 11–12 years, which corresponds to a decrease of *Koeleria glauca* and partly to a substitution of *Tortula ruraliformis* by *Hypnum cupressi-*

forme var. *lacunosum*. Nevertheless, species of *Jurineo-Koelerietum* were able to persist in the investigated time period.

Allio-Stipetum stands show long periods of stagnation (> 14 years); rarely, clones of *Prunus spinosa* occur. Occasionally decreases in species numbers were observed corresponding to the increase of *Stipa capillata*. Pioneer stands, which are characterised by higher levels of soil nutrients (especially phosphate) and higher Ellenberg moisture indicator values develop in the direction of species-poor ruderal stands within a few years.

The results are presented in a successional model. Conclusions for management are that intact *Koelerion glaucae*-stands should be grazed only extensively. Management practices (in our area sheep- and/or donkey grazing) are especially essential to reduce ruderalization in stands, which are richer in soil nutrients. Grazing is also very important in order to initiate the dynamization of areas covered by large homogeneous *Allio-Stipetum* stands towards exceptionally threatened early successional stages (in a mosaic with *Allio-Stipetum*).

Keywords: Competitive graminoids, *Festuco-Brometea*, *Koelerio-Corynephoretea*, *Koelerion glaucae*, ruderalization, successional key species, successional model.

1. Einführung

Nach den ersten Untersuchungen von VOLK (1931) und ACKERMANN (1954) ist die Sandvegetation auf basenreichen offenen Standorten im Darmstädter Raum in der grundlegenden pflanzensoziologischen Studie von KORNECK (1974) beschrieben und mit den linksrheinischen Nachbargebieten verglichen worden. Der Vegetationskomplex aus *Bromo-Phleetum*, *Sileno-Cerastietum*, *Jurineo-Koelerietum* und *Allio-Stipetum* wurde von KORNECK (l. c.) dokumentiert.

Bisher fehlen für diese Vegetationstypen jedoch Ergebnisse von Dauerflächen-Untersuchungen; die bisherigen Annahmen zur Sukzession beruhen auf der Analyse „falscher Zeitreihen“ („space-for-time substitution“, „chronosequences“) oder auf langjährigen qualitativen Beobachtungen. „Falsche Zeitreihen“ können zu fehlerhaften Ergebnissen führen, wie z. B. Validierungen von JOHNSON & MIYANISHI (2008) für Chronosequenzen und FOSTER & TILMANN (2000) für den Aspekt der Artenzahlen gezeigt haben. Dauerflächen-Untersuchungen liefern hingegen sichere Aussagen zur Sukzession (BAKKER et al. 1996, SCHMIDT et al. 2009). Die 32 von uns untersuchten Dauerflächen decken Zeitreihen von 7 bis 15 Jahren ab und sind damit z. T. also bereits „long term observations“ von > 10 Jahren (BAKKER et al. 1996). Der Forderung von AUSTIN (1981) und MYSTER & MALAHY (2008), Dauerflächen-Untersuchungen „should consist of a series of replicate plots all of the same age and all sampled at the same intervals over an extended period of time“ kann in unserem Datensatz z. T. entsprochen werden; neben replizierten Dauerflächen haben wir jedoch auch einige singuläre.

Generell sollen mit Hilfe von Dauerflächen-Untersuchungen zeitliche Muster der Vegetationsveränderung ermittelt werden (PICKETT et al. 1987), jedoch können auch Hypothesen zu den Gründen und Mechanismen geprüft werden (BAKKER et al. 1996). PRACH & ŘEHOUNKOVÁ (2006) kritisieren, dass sich viele Sukzessionsstudien nur auf eine räumlich sehr begrenzte Untersuchungsfläche beziehen; die Autoren stellten fest, dass der gesamte Kontext der umgebenden Landschaft eine entscheidende Rolle spielt. Nachbarschaftseffekte können z. B. bedingt durch den lokalen Diasporen-Niederschlag bzw. den Artenpool auftreten (BAASCH et al. 2009).

Unsere Dauerflächen liegen in 11 verschiedenen Gebieten im Kalksand-Gebiet der rechtsrheinischen nördlichen Oberrheinebene in Südhessen. Sie befinden sich mit einer N-S- bzw. W-O-Ausdehnung von 10 bzw. 8 km zwischen Griesheim in Südhessen und Bickenbach/Bergstraße (N-S) sowie zwischen Griesheim und Malchen/Bergstraße (W-O).

Dauerflächen-Untersuchungen aus Binnenland-Sandökosystemen gibt es bisher vor allem für azidophytische Vegetationstypen, wie z. B. das *Spergulo-Corynephorietum* einschließlich flechtenreicher Stadien und verschiedene *Corynephorus*-reiche Bestände (BIERMANN & DANIELS 1997, KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2008, KRATOCHWIL et al. 2009 a). KIRMER & MAHN (2001), FROMM et al. (2002) sowie BAASCH et al. (2009) untersuchten die

Sukzession in azidophytischer Sandvegetation der Bergbaufolgelandschaft in Ostdeutschland. Nach FROMM et al. (l. c.) können *Corynephorus*-reiche Stadien hier auf extrem sauren Substraten Dauerpioniergesellschaften darstellen.

In den von uns untersuchten Vegetationstypen sind die Übergänge von Pioniergesellschaften zu konsolidierteren Rasen besonders interessant. Letztere stellen zum einen – wie im Falle des *Allio-Stipetum* – für den Naturschutz wertvolle Lebensräume dar, werden aber z. T. auch von monodominanten generalistischen Gräsern beherrscht (SÜSS et al. 2004). Es gilt hier, die determinierenden Faktoren für die eine oder andere Sukzessionslinie zu finden. Allgemein bedingen in den Pionierstadien oft die Möglichkeiten der Kolonisation und die Stress-Angepasstheit die Artenzusammensetzung, in den mittleren Stadien ist dagegen die Konkurrenzkraft ausschlaggebend (GLEESON & TILMAN 1990, OLFF et al. 1993). Nach bisherigen Beobachtungen können in mittleren Sukzessionsstadien Gräser- und Seggen-Fazies verdämmend wirken und Gehölzaufkommen verhindern, so wie dies bereits von KRAUSE (1974) beschrieben wurde. Allgemein fördern höhere Nährstoffgehalte im Boden konkurrenzstarke Arten (TILMAN 1988); diese Arten (z. B. Graminoide) können dabei retardierend auf die Ansiedlung von Gehölzarten wirken (SMIT & OLFF 1998). Generalistische Schlüsselarten der Vergrasung sind für unser Gebiet vor allem *Calamagrostis epigejos* (SÜSS et al. 2004), weiterhin *Carex hirta*, *Cynodon dactylon* und *Poa angustifolia*. Im Bereich der Kalk-trockenrasen spielen vor allem *Brachypodium*-Sippen eine Rolle (*B. pinnatum*, *B. rupestre*) (WILMANN 1989, DIERSCHKE & BRIEMLE 2002, DIERSCHKE 2006, KIEHL 2009).

SÜSS et al. (2004) zeigten nach Untersuchungen in der nördlichen Oberrheinebene, dass es eine Beziehung zwischen dem Bodennährstoffgehalt der Flächen und spezifischen Sukzessionslinien gibt. Die Autoren unterschieden einen nicht-ruderalisierten Pfad, der von Pionierfluren der *Koelerio-Corynephoretea* zu *Allio-Stipetum*-Beständen führt und einen ruderalisierten Pfad, der sich zu monodominanten Grasbeständen z. B. von *Calamagrostis epigejos* entwickelt.

Die Anzahl der Dauerflächen, die in das Modell von Süß et al. 2004 eingingen (s. dazu auch SCHWABE & KRATOCHWIL 2009), war jedoch geringer als heute, und die Fragestellung konzentrierte sich sehr stark auf die Sukzessionslinien zu *Stipa capillata* auf der einen und zu *Calamagrostis epigejos* auf der anderen Seite.

Kenntnisse zu Sukzessionsprozessen und -geschwindigkeiten bei spontaner Sukzession von Sandvegetation sind außerordentlich wichtig, handelt es sich doch um stark gefährdete Phytozönosen, die z. T. FFH-Status haben („*Koelerion glaucae*“ Natura 2000-Code 6120, sowie „Subpannonische Steppen-Trockenrasen („*Festucetalia valesiacae*“ Code 6240) (SSY-MANK et al. 1998, SCHWABE & KRATOCHWIL 2009) mit vielen Rote Liste-Pflanzenarten und einer FFH-Anhang-Art (*Jurinea cyanoides*, s. PETERSEN et al. 2003, BEIL et al. 2009). Diese Gefährdung ist besonders hoch in frühen Sukzessionsstadien, in denen stresstolerante niedrigwüchsige Pflanzenarten vorherrschen. Auch in anderen Gebieten ist basenreiche Sandvegetation für ihre hohe Phytodiversität bekannt (z. B. Südost-Schweden: *Koelerion glaucae* Natura 2000-Code 6120, s. z. B. Löbel & Dengler 2008). Auch stellen Vegetationskomplexe auf Sandstandorten Habitate für bedrohte Tierarten dar, insbesondere thermobionte Invertebraten (z. B. Wildbienen, s. BEIL et al. 2008, KRATOCHWIL et al. 2009 b; Heuschrecken, s. SCHWABE et al. 2004 a, b und Carabiden, s. z. B. LEHMANN et al. 2004), aber auch für Vogelarten wie Steinschmätzer oder Wiedehopf.

Kenntnisse zur Veränderung der Artenzusammensetzung im Laufe der spontanen Sukzession und zur Sukzessionsgeschwindigkeit stellen eine Grundlage für die Entwicklung von Management-Konzepten dar. Auch für Renaturierungs-Konzepte sind sie von großer Wichtigkeit (WALKER & DEL MORAL 2009). Ergebnisse zur spontanen Sukzession markieren die Oszillationslinien für ein notwendiges gezieltes Eingreifen. Aus unserem Gebiet liegen dabei sowohl Erfahrungen zur restitutiven Schaf-, Esel- und Multispecies-Beweidung (SCHWABE et al. 2004 a, b, SÜSS 2004, ZEHM et al. 2004, SÜSS & SCHWABE 2007) als auch zur abiotischen Restitution mit anschließender Beweidung vor (STROH et al. 2002, 2007, SCHWABE & KRATOCHWIL 2009, EICHBERG et al. 2010).

Die Dauerflächen-Untersuchungen sollen folgende Fragen klären:

1. Welche **Sukzessionslinien** können unterschieden werden? Besteht ein Zusammenhang zwischen bestimmten Sukzessionslinien und Bodenkennwerten? Wie ändern sich Strukturparameter?
2. Wie sind die **Sukzessionsgeschwindigkeiten** innerhalb definierter Sukzessionslinien? Besteht ein Zusammenhang zwischen diesen Geschwindigkeiten und Bodenkennwerten? Wie schnell ändern sich Strukturparameter?
3. Sind bestimmte Typen der Sandvegetation so **stabil**, dass sie sich auch ohne Beweidungsmanagement für die hier untersuchten Zeiträume erhalten?

2. Untersuchungsgebiet

Die Dauerflächen liegen zum größten Teil im Landkreis Darmstadt-Dieburg, einige auch im Bereich der Gemarkung der Stadt Darmstadt, in einem Höhenbereich von 100 bis 160 m ü. NN.

Die Untersuchungsflächen sind:

A: NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz von Darmstadt“, Topographische Karte 1:25.000, Blatt (MTB) 6117

U: NSG „Ulvenberg“ (Eberstädter Düne), MTB 6117

P: ND „Pfungstädter Düne“, MTB 6117

W: „Weißer Berg“, Pfungstadt, MTB 6117

S: ND „Seeheimer Düne“, MTB 6217

G: NSG „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“, MTB 6117

Ba: Bahnlinie, Pfungstadt, MTB 6217

Bi: Bickenbach (NSG „Kalksandkiefernwald“), MTB 6217

Ma: Malchen, Obstgärten, MTB 6217

Sc: Bickenbach, Schneise, MTB 6217

Re: Restitutionsfläche Seeheim-Jugenheim, MTB 6217

Kenndaten der Untersuchungsflächen finden sich in Tabelle 1.

Im Untersuchungszeitraum 1995–2009 lag der mittlere Jahresniederschlag bei 627 mm, die mittlere Jahrestemperatur bei 10,9 °C und die mittlere jährliche Sonnenscheindauer bei 1681 Stunden (Daten der Wetterstation Frankfurt/Main Flughafen, DEUTSCHER WETTERDIENST).

Alle Dauerflächen wurden im Bereich basenreicher Sande angelegt, die Verwehungen von Terrassensanden des Rheins darstellen und in der Spät- bis frühen Nacheiszeit abgelagert wurden, später kam es dann immer wieder zu Umlagerungen (AMBOS & KANDLER 1987). Als Bodentypen finden sich in initialen Stadien Locker-Syroseme und Pararendzinen mit meist hoher Basensättigung. Konsolidierte Sandrasen sind durch Braunerden und Bänder-Parabraunerden gekennzeichnet.

Der atmosphärische Stickstoffeintrag durch die Luft (feuchte und trockene Deposition) betrug im Jahre 2001/02 im nördlichen Teil des Gebietes (NSG „Ehemaliger Euler-Flugplatz von Darmstadt“) ca. 16 kg*ha⁻¹*a⁻¹ (BERGMANN 2004). Nach Daten des Umweltbundesamtes wurden 2004 in Dünenökosysteme des gesamten Untersuchungsgebietes 14–17 kg*ha⁻¹*a⁻¹ Stickstoff eingetragen (GAUGER et al. 2008).

3. Zur bisherigen Kenntnis der basenreichen Sandvegetation der nördlichen Oberrheinebene

Der typische Vegetationskomplex basenreicher Sandökosysteme setzt sich zusammen aus Pionierfluren des *Sileno conicae-Cerastion semidecandri* Korneck 1974, lückigen Rasen des *Koelerion glaucae* mit dem *Jurineo-Koelerietum glaucae* Volk 1931 (beide Syntaxa zu den *Koelerio-Corynephoretea* gehörend) und konsolidierteren Rasen des *Allio-Stipetum capillatae* Korneck 1974 (*Festuco-Brometea*). Alle Gesellschaften sind inzwischen in ihrer Ausdehnung durch landwirtschaftliche Nutzung, Überbauung, Nutzungsaufgabe u. a. Fak-

Tabelle 1: Kenndaten der 32 untersuchten Dauerflächen. Die Gebietsabkürzungen sind im Text (Kapitel 2) erläutert.

Table 1: Characteristic details for the 32 sampled permanent plots. See text (Chapter 2) for plot abbreviations.

Gruppe 1: Pionierfluren (*Sileno-Cerastietum* s.l.) mit höher deckenden Biologischen Krusten

1. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 10 Jahre (1997-2006), Gebiet A
2. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 13 Jahre (1996-2008), Gebiet A

Gruppe 2: Pionierfluren (*Sileno-Cerastietum* s.l.) weitgehend ohne Biologische Krusten

3. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 13 Jahre (1996-2008), Gebiet A
4. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 13 Jahre (1996-2008), Gebiet A
5. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 8 Jahre (2000-2007), Gebiet A
6. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 8 Jahre (2000-2007), Gebiet A
7. *Sileno-Cerastietum* mit *Phleum arenarium*, 8 Jahre (2000-2007), Gebiet A
8. *Sileno-Cerastietum*, Übergangstyp zu 9, 8 Jahre (2000-2007), Gebiet A
9. *Sileno-Cerastietum* mit *Poa angustifolia*, 8 Jahre (2000-2007), Gebiet A

Gruppe 3: Weiter entwickelte Pionierfluren (*Jurineo-Koelerietum glaucae*)

10. *Jurineo-Koelerietum glaucae* initial, Problem-Archaeophyt: *Aristolochia clematidis*, 7 Jahre (1997-2003), Gebiet U
11. *Jurineo-Koelerietum glaucae* initial, 8 Jahre (1997-2005), Gebiet P
12. *Jurineo-Koelerietum glaucae* mit *Peucedanum oreoselinum*, *Linum perenne*, 9 Jahre (1995-2003), Gebiet W
13. *Jurineo-Koelerietum glaucae* mit *Allio-Stipetum*-Arten, 12 Jahre (1995-2006, 1 Fehljahr: 2004), Gebiet S
14. *Jurineo-Koelerietum glaucae* mit *Allio-Stipetum*-Arten, 12 Jahre (1995-2006, 1 Fehljahr: 2004), Gebiet S
15. *Jurineo-Koelerietum glaucae* mit *Allio-Stipetum*-Arten, 11 Jahre (1996-2006, 1 Fehljahr: 2004), Gebiet S

Gruppe 4: Konsolidiertere Sandrasen (*Allio-Stipetum capillatae*)

16. *Allio-Stipetum capillatae*, Transitionsbestand zum *Jurineo-Koelerietum*, 10 Jahre (1997-2006, 1 Fehljahr: 2004), Gebiet S
17. *Allio-Stipetum capillatae* mit wenigen *Koelerio-Corynephoretea*-Arten, 10 Jahre (2000-2009), Gebiet G
18. *Allio-Stipetum capillatae*, 10 Jahre (2000-2009), Gebiet G
19. *Allio-Stipetum capillatae*, 10 Jahre (2000-2009), Gebiet G
20. *Allio-Stipetum capillatae*, Abbau mit *Prunus spinosa*, 10 Jahre (2000-2009), Gebiet G
21. Ehemaliges *Allio-Stipetum capillatae*, starker Abbau mit *Prunus spinosa*, 10 Jahre (2000-2009), Gebiet G
22. *Allio-Stipetum capillatae*, 15 Jahre (1995-2009, 2 Fehljahre 2006, 2008), Gebiet Ba
23. *Allio-Stipetum capillatae*, 15 Jahre (1995-2009, 2 Fehljahre 2006, 2008), Gebiet Ba
24. *Allio-Stipetum capillatae*, 9 Jahre (1995-2003), Gebiet Bi
25. *Allio-Stipetum capillatae*, 9 Jahre (1995-2003), Gebiet Bi
26. *Allio-Stipetum capillatae*, 9 Jahre (1995-2003), Gebiet Bi

Gruppe 5: Ruderalisierende Flächen

27. *Sedum acre*-Ges. → *Calamagrostis*-Bestand, 11 Jahre (1995-2005), Gebiet Ma
28. *Sedum acre*-Ges. → *Calamagrostis*-Bestand, 11 Jahre (1995-2005), Gebiet Ma
29. *Helianthemum nummularium* subsp. *obscurum*-/*Bromus tectorum*-Bestand → *Cynodon dactylon*-Bestand, 11 Jahre (1995-2005), Gebiet Sc
30. *Koelerio-Corynephoretea*-/*Stellarietea*-Pionierflur → *Rubus caesius*- / *Tanacetum vulgare*-Bestand, 9 Jahre (1999-2007), rel. nährstoffreicher sandiger Rohboden auf Restitutionsfläche, Gebiet Re
31. *Koelerio-Corynephoretea*-/*Stellarietea*-Pionierflur → *Calamagrostis epigejos*-Bestand, 9 Jahre (1999-2007), rel. nährstoffreicher sandiger Rohboden auf Restitutionsfläche, Gebiet Re
32. *Koelerio-Corynephoretea*-/*Stellarietea*-Pionierflur → *Calamagrostis epigejos*-Bestand, 9 Jahre (1999-2007), rel. nährstoffreicher sandiger Rohboden auf Restitutionsfläche, Gebiet Re

toren stark zurückgegangen und fragmentiert. Ihre Gefährdung ist hoch, und sie unterliegen z. T. strengem Schutz im Rahmen der FFH-Richtlinie (s. o.).

Eine Vielzahl von Rote Liste-Arten der Deutschland-Liste und der Hessischen Roten Liste (KORNECK et al. 1996, BVNH 2008) wie *Stipa capillata*, *Koeleria glauca*, *Phleum arenarium*, *Silene conica*, *S. otites* u. a. kommen in den Untersuchungsflächen vor. Auch die im Rahmen der FFH-Richtlinie als prioritäre Art eingestufte *Jurinea cyanooides* tritt in fünf Dauerflächen auf.

Es gibt zwar Kenntnisse darüber, dass diese Gesellschaften der Sandvegetation im Laufe der Sukzession z. T. von generalistischen konkurrenzstarken Gräsern wie *Poa angustifolia* oder *Calamagrostis epigejos* überwachsen werden (s. z. B. KORNECK 1974) und damit den Wert für den Naturschutz verlieren, genauere Dauerquadrat-Daten zur Ablösung einzelner Arten und zu den Zeiträumen der Sukzessionsprozesse fehlen jedoch bisher. Erste Ergebnisse wurden von SÜSS et al. (2004) zusammengestellt.

Bereits VOLK (1931) beschrieb die *Koeleria glauca*-*Jurinea cyanooides*-Assoziation für das nördliche Oberrheingebiet. Er gibt an, dass es sich zwar nicht um eine Dauergesellschaft handelt, sie sich aber nach seinen Beobachtungen lokal durchaus 60 Jahre halten kann, z. T. jedoch auch weniger lang. VOLK (l. c.) beschrieb noch eine spontane Ansiedlung der Gesellschaft auf aufgelassenen Spargelfeldern und an den weniger gestörten Stellen der Sandgruben. Ein spontanes Auftreten kann heute in der stark gedüngten Intensivkultur Spargel nicht mehr beobachtet werden. ACKERMANN (1954: p. 51) schreibt: „Auf unbewaldeten Dünen, auf Exerzierplätzen und Bahndämmen sowie an lichten Waldrändern findet sich eine überaus reiche Artenkombination, [...] *Stipa capillata* und *Koeleria glauca* sind für diesen Vegetationstyp Arten mit Zeigerwert. Für den Fortbestand sind Störungsereignisse, wie sie beispielsweise durch Beweidung und den damit verbundenen Tritt von Tieren hervorgerufen werden, erforderlich. Setzen Einwirkungen dieser Art aus, siedeln sich Kiefern und Eichen an, denen Vertreter der Bodenflora aus dem wärmeliebenden Kiefern-Laubmischwald folgen. Ein Zwischenstadium nimmt dabei sicher das *Prunus spinosa*-Gebüsch ein, das oft unmittelbar an Trockenrasen der besten Ausbildungsform angrenzt“.

In seiner detaillierten Studie der Xerothermvegetation von Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten beschreibt KORNECK (1974) zwei Typen von Pioniervegetation auf basenreichen Sanden. Das *Bromo tectorum*-*Phleetum arenarii* Korneck 1974 kommt auf besonders kalkreichen bewegten Sanden vor. Die Gesellschaft kann nach KORNECK (l.c.) nach drei bis vier Jahren vom *Jurineo-Koelerietum* überwachsen werden. Er nennt eine Abbauphase mit *Poa angustifolia* auf sandigen Brachen; hier erfolgt ein Abbau zum *Convolvulo-Agropyron repentis*, später kann sich *Calamagrostis* ansiedeln. Das *Sileno conicae*-*Cerastietum semidecandri* Korneck 1974 kennzeichnet nach KORNECK (l.c.) kalkärmere basenreiche Standorte. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Assoziationen sind jedoch gering und beziehen sich insbesondere auf das z. T. jahresweise stark fluktuierende *Phleum arenarium* (s. die Stetigkeitstabelle bei OBERDORFER 1978). Zudem kommen sehr viele Übergangsformen vor, so dass wir im Folgenden die beiden Pionierfluren zum *Sileno-Cerastietum* s. l. zusammenfassen, entsprechend dem Vorgehen von DENGLER (2001, 2004). Diese weiter gefasste Assoziation kommt z. B. auch in Mecklenburg-Vorpommern vor und wird dort als kurzfristiges Sukzessionsstadium angesehen, das stark bedroht ist (DENGLER l. c.).

Das *Jurineo-Koelerietum glaucae* Volk 1931 ist im Bereich der Bergstraße nach KORNECK (l. c.) insbesondere durch hohe Stetigkeit von *Poa badensis* und *Helichrysum arenarium* gekennzeichnet. *Helichrysum* hat allerdings in unseren Aufnahmen dieser Assoziation nur geringe Stetigkeit. KORNECK (l. c.) gibt an, dass die Optimalphase der Gesellschaft einige Jahre bestehen kann. Eine Subassoziaton von *Fumana procumbens* vermittelt zum *Allio-Stipetum*. Das *Allio sphaerocephali*-*Stipetum capillatae* Korneck 1974 ist typisch für stärker verfestigte Kalkflugsande (KORNECK l. c.).

4. Methoden

4.1. Vegetationsaufnahmen

Die Vegetation der insgesamt 32 Dauerflächen wurde bei einer Untersuchungsdauer von meist 8–15 Jahren zumeist alljährlich aufgenommen (in wenigen Ausnahmen fehlen einzelne Daten, s. Tab. 1). Die Markierung erfolgte unter der Bodenoberfläche mit Vermessungsmagneten. Die unbewirtschafteten Flächen ohne oder mit relativ geringen Störungen haben eine Größe von zumeist 25 m². Bei vier Flächen der Griesheimer Düne sind Störungen durch Kaninchen größer, hier können aber z. T. stärkere Gehölzzunahmen beobachtet werden. Fünf Nullflächen eines Nährstoff-Applikationsexperimentes (STORM & SÜSS 2008), die wir in den Datensatz integriert haben (Flächen 5–9), weisen eine Flächengröße von 4 m² auf. Trotz dieses Unterschiedes in der Flächengröße integrieren sich diese Aufnahmen gut in den Gesamtdatensatz. Die Problematik der unterschiedlichen Flächengröße besteht (s. z. B. OTYPKOVÁ & CHYTRÝ 2006, DENGLER 2008); da wir aber in der vorliegenden Arbeit fast ausschließlich Deckungsparameter auswerten und keine Präsenz-Absenz-Daten (bei letzteren hätte die Arten-Flächen-Beziehung größeren Einfluss), ist dies vertretbar. Mit wenigen Ausnahmen gibt es jeweils mindestens zwei Replikate der Dauerflächen im selben Gebiet. In vier Fällen war dies nicht möglich; dort konnten nur singuläre Dauerflächen angelegt werden (Flächen 10–12, 29).

Mit Ausnahme der Aufnahmen 5–9 (unbehandelte Flächen des Nährstoff-Applikationsexperimentes mit Prozentwerten) wurde die modifizierte Braun-Blanquet-Skala verwendet (BARKMAN et al. 1964). Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), die der Moose KOPERSKI et al. (2000) und die der Flechten SCHOLZ (2000).

Die Dauerflächen-Analyse basiert auf Datenmaterial von 317 bisher weitgehend unpublizierten Einzelaufnahmen (Ausnahme Fläche 1 von 1997–2004 in HACH et al. 2005). Insgesamt 113 Aufnahmen wurden von den Autoren durchgeführt, die übrigen Aufnahmen im Rahmen von verschiedenen Projekten von Sabine Bergmann, Rainer Cezanne, Marion Eichler, Christopher Faust, Sabine Kraft, Nicole Krolupper, Michael Stroh, Barbara Vormwald und Andreas Zehm. Bei weniger erfahrenen Bearbeitern wurde die Standardisierung des Verfahrens durch Angelika Schwabe und Christian Storm weitestmöglich gewährleistet.

4.2. Bodenkennwerte

In den Jahren 1999–2002 wurden, jeweils im Sommer, auf 22 der Flächen Bodenproben entnommen und die Phosphat- und Gesamtstickstoff-Gehalte sowie der pH-Wert bestimmt.

Die Beprobung fand mit einem Pürckhauer-Bohrstock in 0–10 cm Tiefe statt, wobei jeweils 16 systematisch ausgewählte Proben zu 2 Mischproben von 8 Einzelproben vereinigt wurden. Die Beprobung der Flächen 30–32 erfolgte im Winter 1999 auf Rohsubstrat mit drei Wiederholungen (STROH et al. 2002).

Der Phosphatgehalt wurde in CAL-Extrakten (VDLUFA 1991) photometrisch am Skalar SAN gemessen und der Gesamtstickstoff-Gehalt nach Trocknen und Feinmahlen der Probe mit einem N-Analyser (Carlo Erba 1400) bestimmt. Die Messung der pH-Werte fand in Calciumchlorid-Suspension (0,01 mol/l) statt. Alle angegebenen Bodenkennwerte beziehen sich auf den bei 105 °C getrockneten und mit der Maschenweite 2 mm gesiebten Boden.

4.3. Auswertung des Datenmaterials

Zur weiteren Analyse wurden die Deckungswerte in mittlere Prozentwerte transformiert in Anlehnung an DIERSCHKE (1994). Die Berechnung der qualitativen und quantitativen mittleren Ellenberg-Zeigerwerte (ELLENBERG et al. 2001) erfolgte mit dem Programm Ellex 2005 (Version 4.8).

Eine Ordination dieses Datensatzes mit einer Korrespondenz-Analyse (DCA) war wegen fehlender Konvergenz auf der ersten Achse nicht möglich, so dass wir die Polare Ordination eingesetzt haben. Dieses Verfahren hat sich in vergleichenden Studien gut bewährt (MCCUNE & GRACE 2002). Die Polare Ordination wurde mit dem Programm PC-ORD 5.31 durchgeführt. Die Einstellungen waren: Distance measure: Sørensen, Endpoint selection: Variance regression, Axis projection: Euclidean, Residual distance: Euclidean. Es wurden die wurzeltransformierten Prozent-Deckungswerte verwendet. Besonders die Option „Endpoint selection: Variance regression“ verhindert subjektive Interpretationen und ignoriert Ausreißer und ist daher eine geeignete Methode.

Der Ruderalisierungsindex (RI) wurde nach STROH et al. (2007) berechnet und beschreibt das Verhältnis der Deckungssummen zwischen Ruderalarten und Ruderalarten + Zielarten. Je geringer der RI-Wert ist, desto niedriger ist der Ruderalisierungsgrad.

Zum statistischen Vergleich der Bodennährstoffdaten sowie des pH-Wertes zwischen den unterschiedlichen Gruppen wurden Varianzanalysen (ANOVA) mit post-hoc Tukey-Test mit dem Programm

Statistica 6.0 durchgeführt. Die Gesamt-Stickstoff- und Phosphat-P-Gehalte wurden dabei zuvor logarithmiert, um die Testvoraussetzungen einzuhalten. Die Varianzhomogenität wurde mit Hilfe des Levene-Tests ($p > 0,1$) überprüft, angenäherte Normalverteilung graphisch mit Histogrammen und Normal p-plots für das gesamte Datenkollektiv, da in einzelnen Gruppen nur geringe Stichprobenumfänge vorlagen. Unterschiede zwischen den Gruppen hinsichtlich der mittleren qualitativen Ellenberg-Feuchte- und Nährstoffzahlen wurden mit Hilfe von Kruskal-Wallis-Tests und nachgeschalteten Mann-Whitney U-Tests analysiert.

5. Ergebnisse

5.1. Analyse der pflanzensoziologischen Tabelle

Die in Tab. 1 beschriebenen 32 Dauerflächen werden in Tab. 2 (Beilage) jeweils für das erste und letzte Untersuchungsjahr dargestellt.

Das Gehölzaufkommen im Gesamtdatensatz aller Jahre ist relativ gering: Nur in 20 der 32 Flächen kommt Gehölz-Jungwuchs vor. Am häufigsten sind *Quercus robur*, *Pinus sylvestris* und *Crataegus monogyna*. Immer wieder kommt es zu Trockenschäden und zum Absterben der jungen Gehölze. Höhere Gehölzdeckung tritt nur in zwei Fällen auf (*Allio-Stipetum* mit *Prunus spinosa*); in einem weiteren Fall erreicht der Hemi-Nanophanerophyt *Rubus caesius* höhere Deckungen (Fläche 30). Diese beiden Arten sind daher in Tab. 2 unter „Sukzessionale Schlüsselarten“ mit weiteren, ein Sukzessionsstadium in besonderer Weise bestimmenden Arten, z. T. doppelt aufgeführt.

Neophyten spielen mit Ausnahme der lokal auftretenden C4-Pflanze *Cynodon dactylon* bisher nur eine relativ geringe Rolle. *Prunus serotina* stellt sich immer wieder punktuell ein (durch die Beschränkung auf das erste und letzte Jahr nicht dargestellt), stirbt aber häufig ab und stellt bisher in den Offenland-Gebieten noch kein großes Problem dar. *Erigeron annuus* erreichte vor allem im Jahr 2001 auf etwas frischeren Flächen (Typ 5, Flächen 31, 32, s. u.) höhere Deckungen. *Conyza canadensis* ist in vielen Flächen vertreten, ohne dominant zu sein. Die Art befindet sich auch im Gebiet der Flächen 12–16 und 27–28 im Diasporen-Niederschlag (KROLUPPER & SCHWABE 1998).

Nach der floristischen Zusammensetzung lassen sich insgesamt fünf verschiedene Haupttypen unterscheiden (Gruppen 1–5 in Tab. 2 als Beilage):

Gruppe 1: Pionierfluren (*Sileno-Cerastietum* s. l.) mit höher deckenden „Biologischen Krusten“ (Bodenkrusten aus Cyanobakterien, Flechten, Moosen, Grünalgen) (Abb. 1). Von diesem Typ liegen nur zwei Dauerflächen vor. Sie zeichnen sich durch hohe Stabilität im Untersuchungszeitraum von 10 bzw. 13 Jahren aus. Es lässt sich jedoch eine Zunahme von *Tortula ruraliformis* und allgemein von Makro-Kryptogamen feststellen.

In den Gruppen 1 und 2 sind einjährige Arten mit Schwerpunkt im *Sileno-Cerastietum* s. l. sowie *Salsolion*-Arten kennzeichnend gegenüber den Gruppen 3 bis 5. Die Dauerfläche 1 wurde für den Zeitraum 1997–2004 von HACH et al. (2005) dargestellt. Hier finden sich auch Angaben zur taxonomischen Zusammensetzung der Krusten, die u. a. von den Cyanobakterien *Nostoc* und *Microcoleus* sowie von der eucaryontischen Alge *Zygonium ericetorum* bestimmt werden.

Gruppe 2: Pionierfluren (*Sileno-Cerastietum* s. l.), weitgehend ohne „Biologische Krusten“ (Abb. 2).

Bei den hier untersuchten sieben Flächen lassen sich Änderungen der Dominanzverhältnisse vor allem bei Makro-Kryptogamen feststellen, so z. B. die Zunahme von *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*. Auch eine starke Abnahme des Pioniergrases *Corynephorus canescens* in Zeiträumen von 8–13 Jahren ist deutlich. In keinem Falle konnte eine Entwicklung zu artenreicheren *Koelerion glaucae*-Beständen im Untersuchungszeitraum (8 bzw. 13 Jahre) nachgewiesen werden. *Koeleria glauca* ist zwar in drei Flächen vertreten, nimmt aber ab (Flächen 3, 4) oder erlischt (Fläche 5). Sukzessionstendenzen zu konsolidierteren Beständen werden z. B. durch *Centaurea stoebe*, *Ononis repens*, *Carex hirta*, z. T. auch durch *Elymus repens* und *Securigera varia* angezeigt.



Abb. 1: Gruppe 1: Pionierflur (*Sileno-Cerastietum* s. l. mit *Koeleria glauca*), seit 1996 gezäunt (Kaninchen-frei), die z. T. von „Biologischen Krusten“ überzogen ist. Links: hochwüchsige *Asparagus*-Triebe. Außerhalb des Zauns: Kaninchen- und Schaf-beweidete Flächen. (Fläche 2, September 2009).

Fig. 1: Group 1: Pioneer stand (*Sileno-Cerastietum* s. l. with *Koeleria glauca*), fenced since 1996 (free from rabbits), covered partly by biological soil crusts. Left side: tall *Asparagus* shoots. Not fenced: sheep- and rabbit-grazed area. (Plot 2, September 2009).



Abb. 2: Gruppe 2: Pionierflur, linke Bildseite (*Sileno-Cerastietum* s. l. mit *Koeleria glauca*), seit 1996 gezäunt (Kaninchen-frei), ohne „Biologische Krusten“. Rechts: gezäunte Fläche, die Kaninchen-beweidet ist, außerhalb des Zauns: Kaninchen- und Schaf-beweidete Flächen. (Fläche 4, September 2009).

Fig. 2: Group 2: Pioneer stand, left side (*Sileno-Cerastietum* s. l. with *Koeleria glauca*), fenced since 1996 (free from rabbits), without biological soil crusts. Right side: fenced, grazed by rabbits; area outside the fence grazed by both sheep and rabbits. (Plot 4, September 2009).



Abb. 3: Gruppe 3: Initialstadium des *Jurineo-Koelerietum glaucae* im Gebiet der Fläche 10 mit blühender *Jurinea* und fruchtendem *Corynephorus*. (August 2001).

Fig. 3: Group 3: Initial stage of *Jurineo-Koelerietum glaucae* in the area of plot 10, with flowering *Jurinea* and fruiting *Corynephorus*. (August 2001).



Abb. 4: Gruppe 3: Weit entwickeltes *Jurineo-Koelerietum* mit dem reichen Artenbestand der Seeheimer Düne (Flächen 13–15). Im Bild sichtbar (vorn *Koeleria glauca*): *Euphorbia seguieriana*, *Alyssum montanum* subsp. *gmelinii*, *Fumana procumbens*, *Dianthus carthusianorum* u. a. (Juni 2007).

Fig. 4: Group 3: Highly developed stand of *Jurineo-Koelerietum* with the rich species pool of “Seeheimer Düne” (plots 13–15). The following species are visible: in front, *Koeleria glauca*; further *Euphorbia seguieriana*, *Alyssum montanum* subsp. *gmelinii*, *Fumana procumbens*, *Dianthus carthusianorum* and others. (June 2007).



Abb. 5: Gruppe 4: *Allio-Stipetum* an einer Bahnlinie, seit 1995 untersucht (Fläche 22 Vordergrund, 23 Hintergrund). Die Bestände sind inzwischen reich an Streu, die *Stipa*-Deckung erhöhte sich von 2a auf 4. (Juli 2009).

Fig. 5: Group 4: *Allio-Stipetum* along the railway, sampled since 1995 (plot 22 foreground, 23 background). Meanwhile the plots have become rich in litter; *Stipa*-cover increased from 2a to 4. (July 2009).



Abb. 6: Gruppe 4: *Prunus spinosa*-Polykormon in einer unbeweideten gezäunten Fläche im *Allio-Stipetum*. (Fläche 20, Juli 2009).

Fig. 6: Group 4: *Prunus spinosa*-clone in an ungrazed exclosure (*Allio-Stipetum*). Plot 20, July 2009.

Gruppe 3: Weiter entwickelte Pionierfluren (*Jurineo-Koelerietum glaucae*) (Abb. 3, 4).

Die Tabelle zeigt sehr klar die Pionierbestände der Aufnahmen 10–12, die noch einige Pionierarten des *Sileno-Cerastietum* s. l. und *Salsolion* mit den Gruppen 1 und 2 teilen (Abb. 3). In einem Bestand (Fläche 11) ist *Jurinea cyanooides* nach acht Jahren erloschen. Die restlichen Bestände dieser Gruppe zeigen artenreiche Stadien mit einer gut ausgebildeten Artengruppe der bereits stärker konsolidierten Bestände des *Jurineo-Koelerietum*. Für diesen Typ sind u. a. die gefährdeten Sippen *Poa badensis*, *Alyssum montanum* subsp. *gmelinii* und *Fumana procumbens* charakteristisch (Abb. 4). Eine Zunahme von *Stipa capillata* kann in vier Flächen festgestellt werden; dies korrespondiert in drei Flächen mit einer vollkommenen Ablösung von *Tortula ruraliformis* durch *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* und in drei Flächen mit einer Abnahme von *Koeleria glauca*. Trotz der Anreicherung mit Arten des *Allio-Stipetum* und allgemein konsolidierterer Stadien (in einem Fall auch *Linum perenne*); behalten diese Bestände aber weiterhin Charakterarten des *Jurineo-Koelerietum* mit höherer Deckung.

Gruppe 4: Konsolidiertere Sandrasen (*Allio-Stipetum capillatae*) (Abb. 5, 6)

Aufnahme 16 bezeichnet ein Übergangsstadium zwischen Gruppe 3 und 4, bereits mit deutlicher Deckung von *Stipa capillata*. Einige Flächen von der Griesheimer Düne (17–20) zeigen leicht von Kaninchen gestörte Stadien, in einem Fall mit einer deutlichen Zunahme von *Prunus spinosa* von 25 auf 60 %, in einem anderen Fall nur von 25 % auf 30 %. Wegen der Kaninchen-Störung haben wir sie in die Auswertungen, die den Abbildungen 8, 10–13 zugrunde liegen, nicht einbezogen. Die restlichen Flächen sind durch höhere Deckung von *Stipa capillata* gekennzeichnet, die im Zeitverlauf zumeist zunimmt (z. B. in den Flächen 22, 23; Abb. 6). Dies wird z. T. begleitet von starken Verminderungen der Artenzahlen (Flächen



Abb. 7: Gruppe 5: Uniformer *Calamagrostis epigejos*-Bestand bei höheren Boden-Phosphatwerten. Die Pionier-Fläche aus dem Jahre 1999 war bereits 2003 mit einem Dominanzbestand dieser ruderalen Grasart bedeckt. (Fläche 31, Juli 2009).

Fig. 7: Uniform *Calamagrostis epigejos*-stand with higher soil-phosphate values. Already in 2003 the former pioneer stage from the year 1999 was covered by a dominance stand of this ruderal grass species. (Plot 31, July 2009).

24, 25), während sich andere Bestände 15 Jahre ohne wesentliche Änderungen der Artenstruktur halten können (z. B. Flächen 22, 23). Die Zunahme von *Calamagrostis epigejos* ist in diesen trockenen Beständen (noch) nicht gravierend; die Art tritt immer wieder auf, sie kann sich in feuchteren Jahren oder auch bei auftretendem Halbschatten vegetativ vermehren. Letzteres konnte in diesem Datensatz aber kaum belegt werden (Fläche 22).

Gruppe 5: Ruderalisierende Flächen (Abb. 7)

Diese Flächen zeigen im Untersuchungszeitraum von 9–11 Jahren eine völlige floristische Ablösung von den Pionierfluren durch zumeist *Calamagrostis epigejos*-dominierte (in einem Falle auch *Cynodon dactylon*-dominierte) Bestände. Dabei handelt es sich bei den Flächen 30–32 um die Dokumentation der gesamten Vegetationsentwicklung von Rohböden einer ehemaligen Deponie (s. STROH et al. 2002, STROH et al. 2007), bei den anderen um Flächen mit ehemaliger Bodenstörung (Fläche 29) oder wahrscheinlich früherem Ackerbau (Flächen 27, 28). Zu Beginn der Untersuchung sind diese Flächen durch das Vorkommen einer Reihe von *Koelerio-Corynephoretea*-Arten gekennzeichnet, bei den Flächen 27 und 28 sind diese sogar dominant, es fehlen jedoch die typischen Arten des *Sileno-Cerastietum* (bis auf *Bromus tectorum*). Außerdem fällt eine recht hohe Anzahl an Ruderalarten und Arten der *Stellarietea* auf, besonders in den Flächen 30–32. In letzteren sind die Leguminosen *Vicia villosa* bzw. *Medicago lupulina* dominant. Fläche 29 war bereits zu Beginn vergleichsweise artenarm. Auf fast allen Flächen der Gruppe 5 kommt es während der Beobachtungszeiträume zu starken Artenabnahmen.

5.2. Bodenkennwerte

Die mittleren Stickstoff- und Phosphatgehalte sowie die pH-Werte der unterschiedenen Gruppen sind in Tab. 3a zusammengestellt, Daten zu den einzelnen Flächen sind aus Tab. 2 (Beilage) ersichtlich. Die Varianzanalysen zeigen für jeden Bodenkennwert signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen an. Am auffälligsten ist dabei der große Unterschied im **Phosphatgehalt** der Flächen. Die in Gruppe 5 zusammengefassten Flächen weisen dabei

Tabelle 3: a) Vergleich der Bodeneigenschaften: mittlerer Gesamtstickstoffgehalt (Nt), Phosphat-P-Gehalt sowie pH-Wert und b) der mittleren qualitativen Ellenberg-Feuchte (F)- und Nährstoffzahl (N) der pflanzensoziologischen Gruppen mit Standardfehler (in Klammern).

n: Anzahl der beprobten Flächen. p: Irrtumswahrscheinlichkeit nach ANOVA bzw. Kruskal-Wallis-Test. a, b, c, d: unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikant ($p < 0,05$) verschiedene Gruppen innerhalb eines Bodenkennwertes nach post-hoc Tukey-Tests bzw. Mann-Whitney U-Test.

Table 3: a) Comparison of the soil parameters: mean total N concentration (Nt), phosphate-P content and pH value and b) mean qualitative Ellenberg-moisture values (F) and Ellenberg-nutrient values (N) of the phytosociological groups with standard error (in brackets).

n: number of investigated plots. p: error probability according to ANOVA, respectively Kruskal-Wallis test. a, b, c, d: different letters indicate significantly ($p < 0,05$) different groups for the respective soil parameter according to post hoc Tukey tests, respectively Mann-Whitney U tests.

a)					
Gruppe	n	Nt [%]	Phosphat-P [mg/kg]	pH	
1	1		9,4		
2	5	0,04 (0,00) a	9,6 (0,3) a	7,57 (0,02) a	
3	4	0,05 (0,00) a	14,3 (4,9) a	7,36 (0,08) b	
4	9	0,10 (0,01) b	7,5 (1,1) a	7,36 (0,04) b	
5	3	0,06 (0,01) ab	63 (12) b	7,33 (0,03) ab	
p (ANOVA)		0,0010	0,0003	0,0106	
b)					
Gruppe	n	F	N		
1	2	2,97 (0,03) ab	2,81 (0,02) abc		
2	7	3,06 (0,05) ab	3,00 (0,07) a		
3	6	2,79 (0,07) a	2,65 (0,28) b		
4	11	3,32 (0,07) b	3,23 (0,13) c		
5	6	3,91 (0,15) c	4,64 (0,25) d		
p (Kruskal-Wallis)		0,0010	0,0001		

einen bis zu achtfach erhöhten Phosphat-P-Gehalt (mindestens 49 mg/kg) gegenüber den restlichen 19 Flächen auf, die sich untereinander im Phosphatgehalt nicht signifikant unterscheiden (einmal 28 mg/kg, sonst < 14 mg/kg). Weniger stark ausgeprägt sind die Unterschiede bei den anderen Kennwerten. Der **Gesamtstickstoff-Gehalt** auf den *Allio-Stipetum*-Flächen der Gruppe 4 ist signifikant höher (etwa doppelt so hoch) wie in den anderen Gruppen. Die Flächen der Gruppe 2 haben höhere **pH-Werte** als die in der Sukzession folgenden Gruppen 3 und 4; die Unterschiede sind jedoch gering und die Bodenreaktion liegt durchweg im schwach alkalischen Bereich.

Die mittleren quantitativen und qualitativen **Ellenberg-Feuchtezahlen** sind für das jeweilige Beginn- und Endjahr der Untersuchungen in Tabelle 2 angegeben; für die weitere Auswertung werden nur die qualitativen berücksichtigt, die klarere Aussagen zulassen. Die mittleren qualitativen Ellenberg-Feuchtezahlen, ebenso wie die Nährstoff-Zahlen (N-Zahlen) der Gruppen sind in Tab. 3b aufgeführt.

Während die Gruppen 1–4 Werte (z. T. deutlich) unter 3,4 aufweisen, fallen die ruderalisierenden Bestände (Gruppe 5) durch signifikant höhere mittlere Werte von 3,9 auf. Abb. 8 zeigt den Verlauf der Kurven über den Untersuchungszeitraum hinweg für die Gruppe 5 und die *Allio-Stipetum*-Bestände der Flächen 16 + 22–26. Diese sind durch vergleichsweise geringe Schwankungen von Jahr zu Jahr gekennzeichnet. Dies gilt auch für die übrigen, nicht im Diagramm dargestellten Flächen. Anhand der Werte zu Beginn der Untersuchungen (Tab. 2) lassen sich Pionierfluren, die ruderalisieren Bestände (Gruppe 5) und solche, die dies nicht tun (Gruppe 2), unterscheiden: Bei ersteren liegen die Werte in unseren Daten stets über 3,4, bei letzteren darunter.

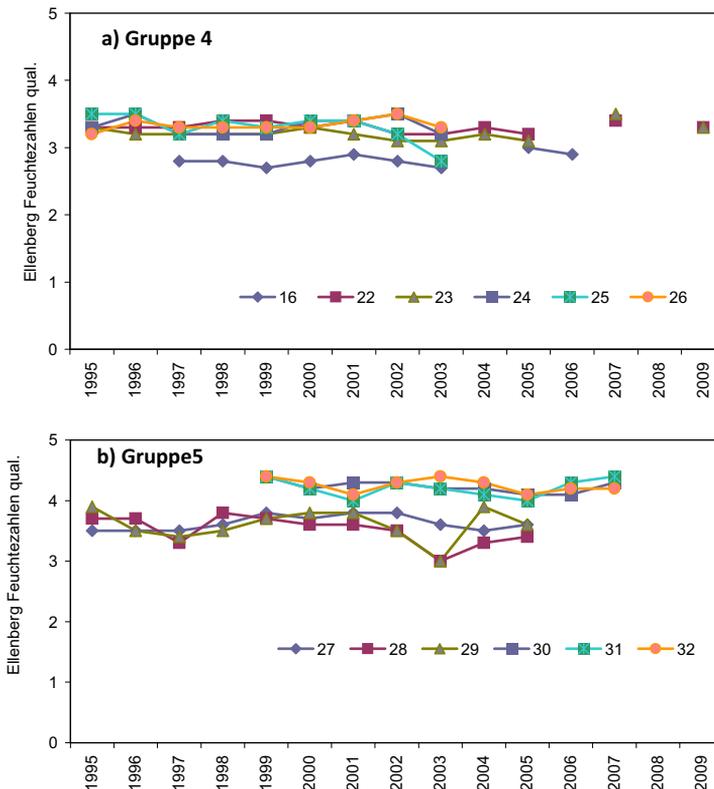


Abb. 8: Qualitative Mittelwerte der Ellenberg-Feuchtezahlen für die Flächen der Gruppe 4 (a) und Gruppe 5 (b).

Fig. 8: Qualitative Ellenberg-moisture values for plots of group 4 (a) and group 5 (b).

Die mittleren **Ellenberg-Nährstoffzahlen** liegen in der Gruppe 5 bei einem Wert von 4,6 und sind damit deutlich höher als in allen anderen untersuchten Gruppen, wo die Mittelwerte geringfügig über oder unter dem Wert 3 liegen. Dieser signifikante Unterschied unterstreicht damit die anhand der Phosphat-P-Gehalte beschriebene Sonderstellung der Gruppe 5. Gegenüber den Pionierfluren der Gruppen 1–3 sind außerdem die mittleren Nährstoffzahlen der Gruppe 4 signifikant erhöht, wenngleich nur geringfügig (3,2 statt $\leq 3,0$).

5.3. Ordination des Gesamtdatensatzes

Die Position der Vegetationsaufnahmen in der Polaren Ordination (Abb. 9) spiegelt zum einen das Spektrum der Gesellschaften, zum anderen bei den dynamischeren Entwicklungen Sukzessionslinien wider. Die erste Achse stellt den Sukzessionsverlauf typischer offener Sandstandorte dar: Ganz links im Diagramm ordnen sich die Pionierfluren an (Gruppen 1 und 2). Ein zentraler Übergangsbereich verknüpft Flächen der Pionierfluren, Anfangsstadien von später ruderalisierenden Flächen und leitet nach rechts über zu reinen *Allio-Stipetum*-Beständen.

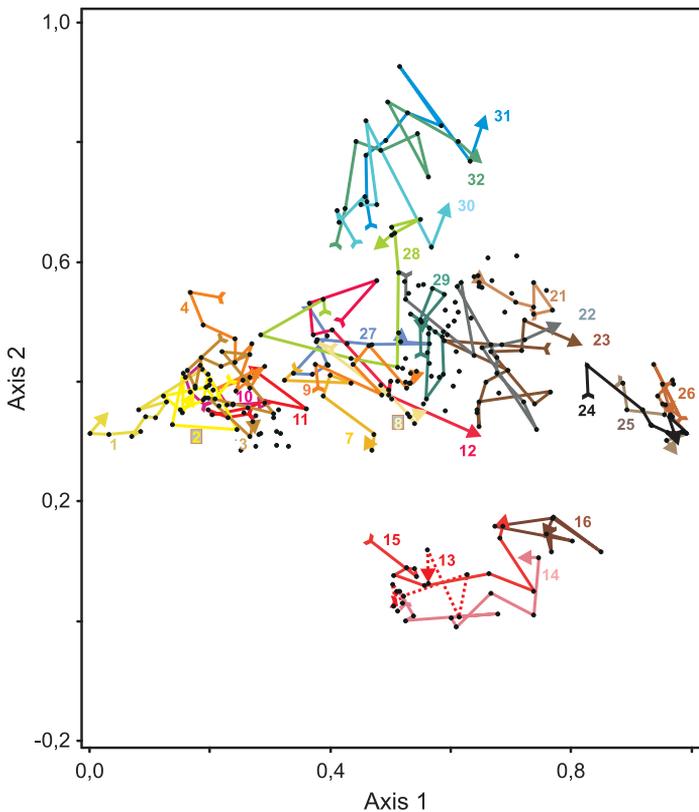


Abb. 9: Polare Ordination aller Dauerflächen-Daten. Die Entwicklung der Flächen wurde mit Zeit-Trajektorien gekennzeichnet. Die erklärte Varianz der Achsen beträgt: 1. Achse: 16,8 %, 2. Achse: 10,4 %, 3. Achse (nicht dargestellt): 9,1 %. Um die Übersichtlichkeit zu erhöhen, sind einige Flächen nicht durch Trajektorien verbunden: Bestände mit Kaninchen-Störung an der Griesheimer Düne (Flächen 17–20; 1. Achse > 0,4) sowie zwei Flächen der Gruppe 2 (5–6; 1. Achse < 0,4).

Fig. 9: Polar ordination of the whole data set. Successive years for each plot are connected by time trajectory vectors. Axis 1 extracted 16.8 % of the original distance matrix, axis 2 10.4 %, axis 3 (not shown) 9.1 %. To increase the overall view, some plots are not depicted as time trajectories: plots 17–21 (Griesheimer Düne; axis 1 > 0.4) with rabbit disturbance and two plots of group 2 (5–6; axis 1 < 0.4).

Entlang der zweiten Achse trennen sich nach unten deutlich die Flächen des Naturdenkmals „Seeheimer Düne“ (Flächen 13–16, Tab. 2) ab, die allgemein eine besonders reiche Artenausstattung haben. Nur dort treten *Fumana procumbens*, *Alyssum montanum* subsp. *gmelinii*, *Thymus serpyllum*, *Poa badensis*, *Euphorbia seguieriana* in diesem Datensatz auf. Die Fläche 16 lässt sich nach Tabelle 2 einem Übergangsbestand zum *Allio-Stipetum* zuordnen, ist aber durch die floristischen Gemeinsamkeiten mit den anderen Aufnahmen der Seeheimer Düne bei diesen angeordnet. Entlang der ersten Achse ordnet sie sich jedoch – bezogen auf die Bestände der Seeheimer Düne – ganz rechts an, korrespondierend mit der Lage der anderen *Allio-Stipetum*-Aufnahmen. Entlang der zweiten Achse sind einige der ruderalisierenden Flächen der Gruppe 5 (Nr. 28, 30–32) deutlich von den Flächen der anderen Gruppen abgegrenzt.

Die Zeit-Trajektorien in Abb. 9 verdeutlichen die dynamischen Prozesse. Die Flächen der Gruppe 5 (insbesondere die Flächen 28 und 30–32) zeigen eine Entwicklung entlang der zweiten Achse hin zu ruderalisierteren Beständen, wohingegen sich die meisten Bestände der typischen Sandvegetation in Bezug auf die zweite Achse hin zu niedrigeren Werten oder gar nicht verändern.

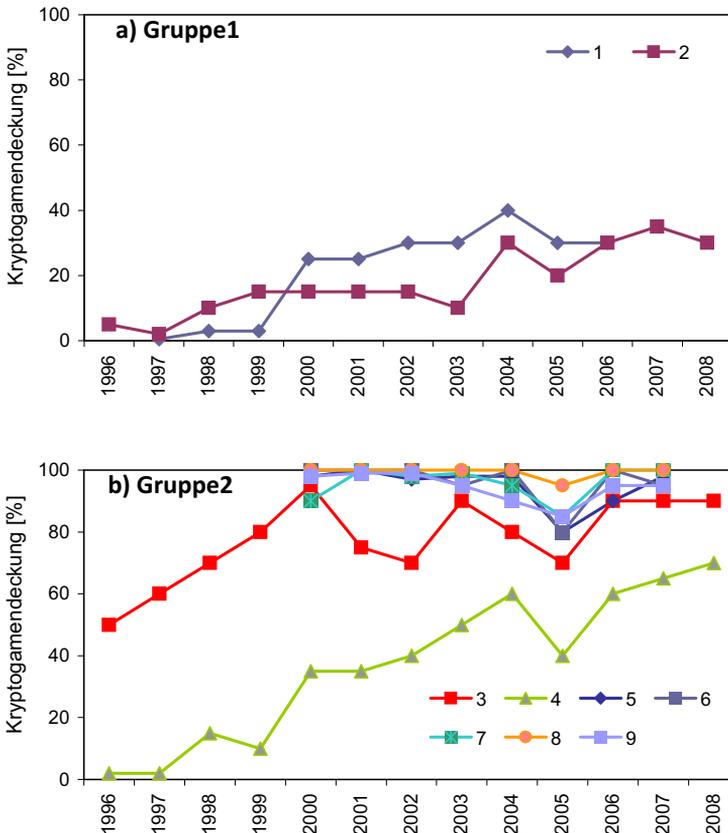


Abb. 10: Kryptogamendeckung von Moosen und Flechten im *Sileno-Cerastietum* s. l. Auf den einzelnen Dauerflächen der Gruppe 1 (mit „Biologischen Krusten“): (a) und der Gruppe 2 (weitgehend ohne „Biologischen Krusten“): (b).

Fig. 10: Cryptogam cover of bryophytes and lichens in stands of the *Sileno-Cerastietum* s. l. On each single permanent plots of group 1 (with biological soil crusts): (a) and of group 2 (mainly without biological soil crusts): (b).

In Gruppe 4 zeigen einige *Allio-Stipetum*-Bestände (22, 24, 25) eine deutliche Dynamik entlang der ersten Achse, die mit der oben erwähnten Anreicherung von *Stipa* in Beziehung steht. Ein Sonderfall ist in dieser Gruppe der Bestand 21, der sich bezogen auf die erste Achse rückläufig verändert (Anreicherung von *Prunus spinosa*; *Stipa* fehlt).

Die initialen Bestände des *Jurineo-Koelerietum* (10,11) sind im Diagramm bei niedrigen Werten der ersten Achse ($< 0,4$) zu finden und zeigen eine geringe Dynamik. Flächen mit meist zu Beginn schon vorhandenem und zunehmendem *Stipa*-Anteil sind dagegen durch deutliche Tendenzen zu höheren Werten der ersten Achse gekennzeichnet (12, 14, 15).

Neben den oben erwähnten Sukzessionslinien sind allgemein bei vielen Beständen der typischen Sandvegetation lange Zeiträume der Stagnation zu erkennen. Dies gilt insbesondere für die Gruppen 1 und 2, aber auch für einzelne Flächen aus den Gruppen 3 (10, 11) und 4 (16, 26). Auch die Bestände 5 und 6 aus Gruppe 2 zeigen wenig Dynamik (unverbundene Punkte im Bereich von 0,3–0,4 der ersten Achse); ihre Sukzessionslinien sind aus Gründen der Lesbarkeit nicht in Abb. 9 eingetragen.

Weggelassen wurden auch die Zeit-Trajektorien der Bestände 17–20 von der Griesheimer Düne, die teilweise von Kaninchen induzierten Störungen unterliegen (unverbundene Punkte im Bereich $> 0,4$ der ersten Achse). Sie sind teils relativ stabil (17, 20), teils zeigen sie entlang der ersten Achse eine regressive Tendenz (18, 19).

5.4. Deckung von Kryptogamen

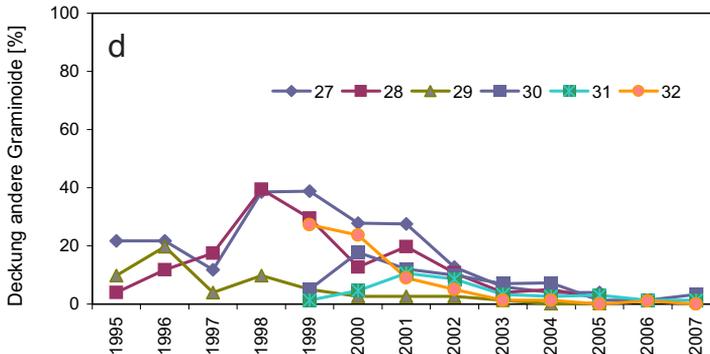
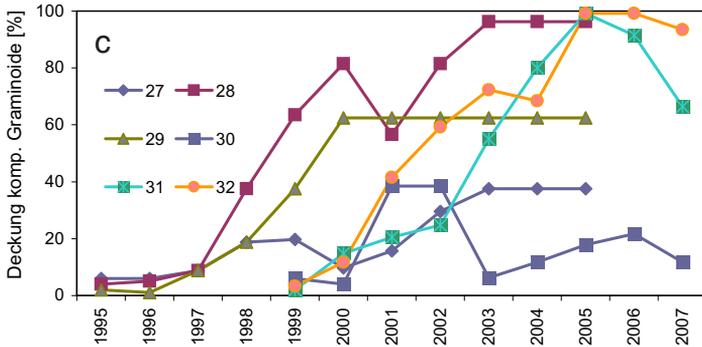
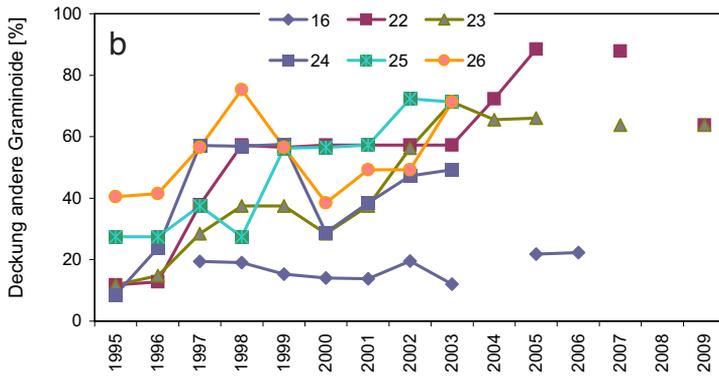
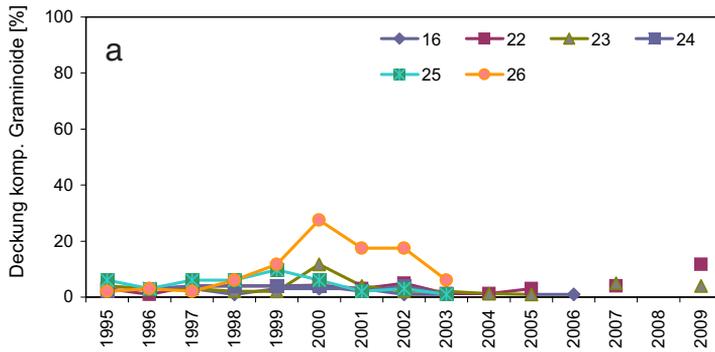
Die Kryptogamendeckung ist auf bereits stark ruderalisierten Flächen mit ausgeprägter Streuschicht gering, kann aber im Bereich von Sand-Pionierfluren bis zu 100 % erreichen (Abb. 10 a, b). Die in Abb. 10 a dargestellten Pionierfluren mit „Biologischen Krusten“ der Gruppe 1 weisen im Laufe der Untersuchungsjahre eine Zunahme der Makro-Kryptogamendeckung von ca. 5 % auf ca. 30 % auf. Auch die bereits seit 1996 untersuchten Flächen 3 und 4 der Gruppe 2 zeigen eine starke Zunahme. Die seit dem Jahre 2000 untersuchten Flächen 5–9 weisen fast durchgehend eine hohe Deckung der Kryptogamen auf, wobei hier Flechten auf Kosten der Moose zunehmen. In den Gruppen 3 und 4 ist die Kryptogamendeckung auf zumeist mittlerem Niveau stabil bis leicht rückläufig (Tab. 2).

5.5. Deckung Gräser/Seggen

Da die Ruderalisierung von Sandmagerrasen häufig durch eine Zunahme von generalistischen konkurrenzstarken Gräsern/Seggen gekennzeichnet ist, jedoch auch einige der Zielarten Gräser sind, ist die alleinige Auswertung nach der funktionellen Gruppe „Graminoide“ nicht ausreichend. In Abb. 11 ist daher die Deckung der generalistischen konkurrenzstarken Graminoiden im Vergleich zur Deckung der sonstigen Graminoiden aufgetragen. Als Vertreter der ersten Gruppe wurden die Arten *Agrostis capillaris*, *Calamagrostis epigejos*, *Cynodon dactylon*, *Carex hirta*, *Elymus repens* und *Poa angustifolia* (p. min. p.: *P. pratensis* s. l.) eingestuft. Am Beispiel der fortgeschritteneren Sukzessionsstadien (Gruppen 4 und 5) werden die Unterschiede zwischen typischer und ruderalisierter Sandvegetation dargestellt.

Die *Allio-Stipetum*-Flächen (Abb. 11 a) zeigen eine geringe Deckung der generalistischen konkurrenzkräftigen Graminoiden (unter 10 %). Eine Ausnahme bildet die Fläche 26 mit einer erhöhten Deckung von *Poa angustifolia* in den Jahren 2000 bis 2002. Im Gegensatz dazu steigt die Deckung der sonstigen Graminoiden im Verlauf der Untersuchungsjahre deutlich an, was insbesondere auf eine starke Zunahme von *Stipa capillata* zurückzuführen ist (Abb. 11 b).

Ein gegensätzliches Bild zeigt sich bei den Flächen der Gruppe 5. Auch wenn zu Beginn der Aufnahmen die Deckungen der konkurrenzkräftigen Graminoiden noch unter 10 % liegen, steigen sie im Verlauf weniger Jahre auf teilweise über 90 % an (Abb. 11 c). Die starken Anstiege gehen in den meisten Fällen auf die Art *Calamagrostis epigejos* zurück, in einem Fall (Fläche 29) vor allem auf *Cynodon dactylon*. Die Deckung der anderen Graminoiden (Abb. 11 d) zeigt auf einigen Flächen der Gruppe 5 zunächst noch einen gewissen Anstieg, mit stärkerer Zunahme der konkurrenzkräftigen Arten wird diese Gruppe aber nahezu komplett zurückgedrängt.



In den anderen Gruppen spielen sowohl die kompetitiven als auch die sonstigen Graminoiden eine eher untergeordnete Rolle. Einzig die Flächen 2–4 weisen tendenziell eine Abnahme der Deckung der sonstigen Graminoiden auf, was auf Rückgänge der Deckung von *Koeleria glauca* und *Corynephorus canescens* zurückzuführen ist (siehe Tab. 2).

5.6. Ruderalisierungsindex

Die untersuchten Dauerflächen sind mit Ausnahme der Gruppen 2 (teilweise) und 5 zumeist durch einen niedrigen quantitativen Ruderalisierungsindex von unter 0,2 gekennzeichnet, das heißt sie haben einen hohen Anteil an Zielarten der Klassen *Koelerio-Corynephoretea* und *Festuco-Brometea*. Der Verlauf der Ruderalisierungsindices ist in Abb. 12 für verschiedene Gruppen dargestellt. Auffällig sind die vergleichsweise konstanten Verläufe auf niedrigem Niveau in den Gruppen 1 und 4 (Abb. 12 a, c). In der kurzzeitigen Erhöhung des Ruderalisierungsindex der Fläche 26 spiegelt sich die bereits beschriebene Zunahme der Art *Poa angustifolia* wider.

Die Flächen der Gruppe 2 (Abb. 12 b) weisen hingegen ein differenzierteres Bild auf. Einige der seit dem Jahr 2000 untersuchten Flächen fluktuieren stark in ihren Ruderalisierungsindices. Hier gehen die Schwankungen auf fluktuierende Deckungen der C4-Pflanzen *Salsola kali* subsp. *tragus* und *Setaria viridis* zurück.

Am deutlichsten ist der steile Anstieg der Ruderalisierungsindices auf den Flächen der Gruppe 5 (Abb. 12 d). Drei dieser Flächen (29, 30, 32) zeigen schon zu Beginn der Untersuchungen Ruderalisierungsindices von über 0,5 und haben damit bereits bei Start der Aufnahmeserie eine höhere Ruderalarten- als Zielarten-Deckung. Andere Flächen (27, 28, 31) sind im Gegensatz dazu zu Beginn der Untersuchungen durch Werte von unter 0,3 gekennzeichnet und unterscheiden sich damit nicht von der typischen Sandvegetation. Innerhalb von z. T. nur ein bis zwei Jahren wird auf allen Flächen der Gruppe 5 eine Erhöhung des Ruderalisierungsindex von bis zu 0,7 Punkten erreicht. Der dann dauerhaft hohe quantitative Ruderalisierungsindex zwischen 0,8 und 1,0 belegt die nunmehr geringe Deckung der Zielarten im Vergleich zum hohen Anteil an Ruderalarten.

5.7. Rote Liste-Arten

Die Pionierfluren der Gruppen 1 und 2 verhalten sich in der Zeitachse relativ konstant mit Deckungswerten von Rote Liste-Arten (KORNECK et al. 1996) bis über 20 % (Abb. 13 a, b). Die Flächen des *Jurineo-Koelerietum* weisen Spitzenwerte mit bis über 60 % Deckung auf (Abb. 13 c). Die Deckung der Rote Liste-Arten erreicht in den *Allio-Stipetum*-Flächen die höchsten Werte (Abb. 13 d); vor allem bedingt durch eine starke Zunahme der Rote Liste-Art *Stipa capillata* werden auf den *Allio-Stipetum*-Flächen Deckungswerte von über 80 % erreicht. Die Flächen mit höherem Ruderalisierungsgrad weisen demgegenüber nur geringe Deckungen von Rote Liste-Arten auf. Einzig auf zwei Flächen erreichen zeitweilig die Arten *Helichrysum arenarium* und *Medicago minima* nennenswerte Deckungen (Abb. 13 e).

Abb. 11: Deckung von Gräsern/Seggen in nicht-ruderalisierten (a, b) und ruderalisierten Beständen (c, d): Deckung generalistischer dominanter Gräser/Seggen (Gruppe 4, a; Gruppe 5, c) und anderer Gräser/Seggen (Gruppe 4, b; Gruppe 5, d). Weitere Erläuterungen im Text.

Fig. 11: Cover of grasses/sedges in non-ruderalized (a, b) and ruderalized (c, d) stands: cover of generalist dominant grasses/sedges (group 4, a; group 5, c) and other grasses/sedges (group 4, b; group 5, d). Further explanations, see text.

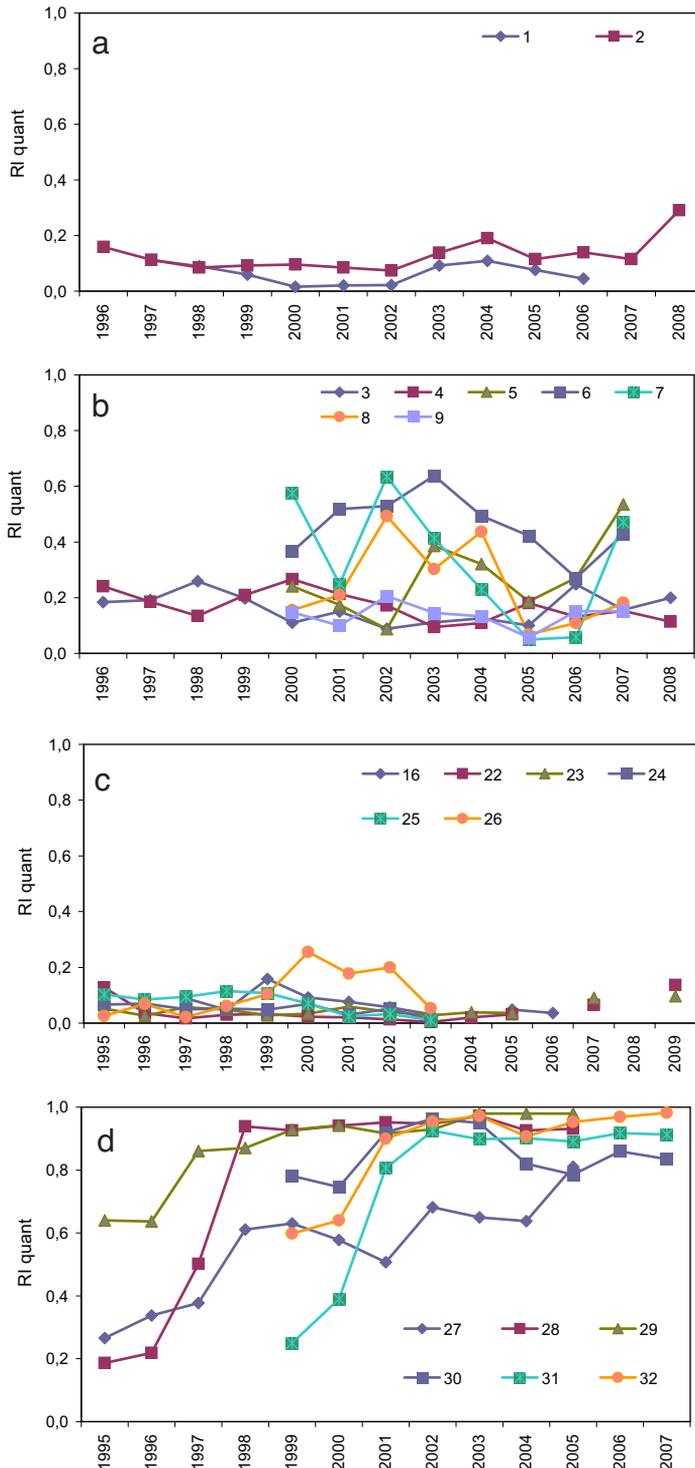


Abb. 12: Quantitativer Ruderalisierungsindex (RI) für die Gruppen 1 (a), 2 (b), 4 (c) und 5 (d).
 Fig. 12: Quantitative ruderalization index (RI) for the groups 1 (a), 2 (b), 4 (c) and 5 (d).

6. Diskussion

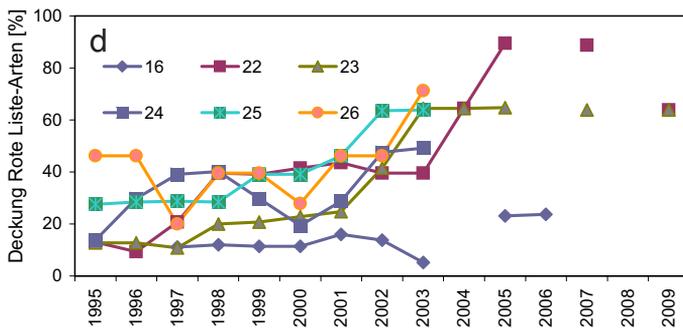
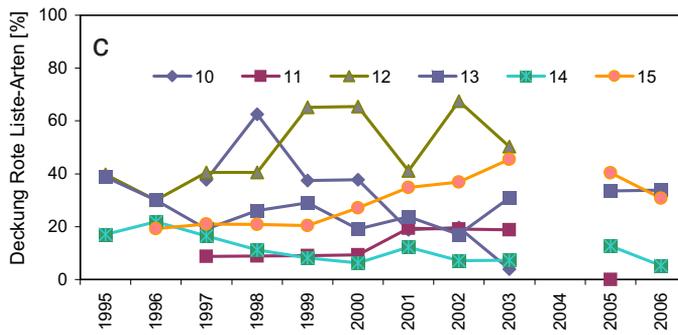
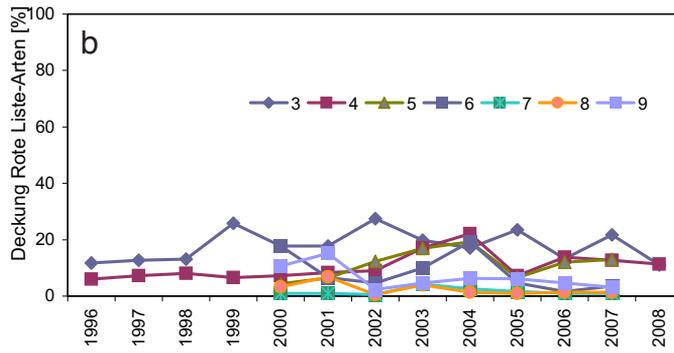
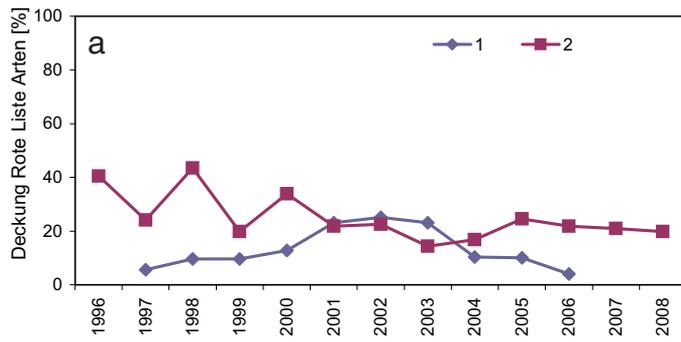
Mit den neu gewonnenen Ergebnissen lässt sich das von SÜSS et al. (2004; schematisch dargestellt bei SCHWABE & KRATOCHWIL 2009) vorgeschlagene Sukzessionsmodell fortentwickeln. Abbildung 14 zeigt das erweiterte Modell, an dem die in der Einleitung formulierten Leitfragen zusammenfassend diskutiert werden sollen.

Zu Frage 1: Welche **Sukzessionslinien** können unterschieden werden? Besteht ein Zusammenhang zwischen diesen Sukzessionslinien und Bodenkennwerten? Wie ändern sich Strukturparameter?

Die Analyse der Dauerflächen-Daten zeigt neben der Sukzessionslinie vom *Sileno-Cerastion* zum *Allio-Stipetum* auch einen ruderalen Sukzessionspfad (siehe Abb. 9 und 14). Der Pfad auf nährstoffarmen und sehr trockenen Standorten ist durch die Rote Liste-Art *Stipa capillata* gekennzeichnet, die unter Brache-Bedingungen zunimmt. So ist *Stipa* ein stenöker „Konkurrenzstrategie“ (zum letzteren Begriff s. DIERSCHKE & BRIEMLE 2002), der jedoch selten extrem dichte Bestände aufbaut und so in einem mittleren Sukzessionsstadium mit vielen anderen Arten koexistiert (Ausnahmen: unsere Flächen 24 + 25). Auch nach Brand entstehen sehr dichte *Stipa capillata*-Bestände. Dies ist z. B. aus dem Wallis dokumentiert (SCHWABE & KRATOCHWIL 2004). Beim ruderalen Pfad entwickeln sich dagegen aus Sand-Pionierfluren monodominante Bestände konkurrenzstarker generalistischer Graminoiden. Die Zunahme von Graminoiden, wie z. B. *Calamagrostis epigejos* oder *Elymus repens*, ist als häufig wiederkehrendes Prinzip auch für andere Offenlandtypen beschrieben worden (Meeresdünen: „grass encroachment“, KOOIJMAN & VAN DER MEULEN 1996, VEER & KOOIJMAN 1997, Kalkmagerrasen DIERSCHKE 2006, verschiedene Grünland-Typen DIERSCHKE & BRIEMLE 2002, POSCHLOD et al. 2009). Alle diese Arten sind zu ausgeprägtem vegetativen Wachstum befähigt; sie haben die Eigenschaft der lateralen Ausdehnung („lateral spread“), wie dies auch von PRACH & PYSEK (1999) beschrieben wurde; solche Sippen siedeln sich allgemein beim Fortschreiten der Sukzession an (KAHMEN & POSCHLOD 2004, POSCHLOD et al. 2009).

Versaumungen mit *Trifolio-Geranietea*-Arten, die z. B. aus Halbtrockenrasen beschrieben werden (z. B. WILMANN 1989), spielen in der offenen Sandvegetation nur eine geringe Rolle; allenfalls in Randlage zu Kiefernbeständen stellen sich *Vincetoxicum hirundinaria* oder/und *Peucedanum oreoselinum*, *Polygonatum officinale* ein, seltener auch *Geranium sanguineum*. Im Gebiet des Mainzer Sandes, wo es sehr starke Verzahnungen mit Kiefernbeständen gibt, sind sie häufiger (und reich an *Thalictrum minus*) und können sich dort bei fehlender Bewirtschaftung auch im *Allio-Stipetum* anreichern (KORNECK 1987 und eigene Beobachtungen).

Die von SÜSS et al. (2004) gefundene Korrelation von spezifischen Sukzessionslinien mit dem Phosphat- und Stickstoffgehalt kann auch für das hier ausgewertete umfangreichere Datenmaterial bestätigt werden. Beim nicht-ruderalen Pfad ist die Erhöhung des Gesamtstickstoff-Gehalts des Bodens (und der Ellenberg N-Zahl) eine typische Folge der Humusakkumulation im Laufe der Sukzession. Nach HRSAK (2004) ist die Nährstoffakkumulation möglicherweise der entscheidende Sukzessions-treibende Faktor. Dieser Autor beobachtete deutlich erhöhte Stickstoffgehalte auf ruderalisierten Flächen. Dies trifft für unsere Untersuchungen jedoch nicht zu. Der Gesamtstickstoffgehalt war zwar im *Allio-Stipetum* höher als in den Pionierfluren, jedoch auch höher als auf den Ruderalflächen mittlerer Sukzessionsstadien und liegt insgesamt auf allen untersuchten Flächen im vergleichsweise niedrigen Bereich. Für die Stickstoffversorgung der Pflanzen aussagekräftiger als der Gesamtstickstoffgehalt wäre die Stickstoff-Mineralisationsrate, die hier jedoch nicht gemessen wurde. Die Studie von BERGMANN (2004) hat jedoch in den Ökosystemen des Darmstädter Sandgebietes eine enge Korrelation zwischen Gesamtstickstoffgehalt und potentieller Stickstoff-Mineralisierungsrate gezeigt ($r = 0,86$, $p < 0,001$, $n = 25$). Außerdem wurden in dieser Arbeit (BERGMANN l. c.) auf dem Ehemaligen Euler-Flugplatz zwei Pionierfluren und zwei konsolidierte Sandrasen verglichen. Dabei stellten sich in letzteren 2,5-fach höhere Gesamtstickstoffgehalte und 1,9-fach höhere tatsächliche Stickstoff-Mineralisierungsraten im Gelände heraus (resin core-Methode, ganzjährig), mithin also eine deutliche Beziehung auch zwi-



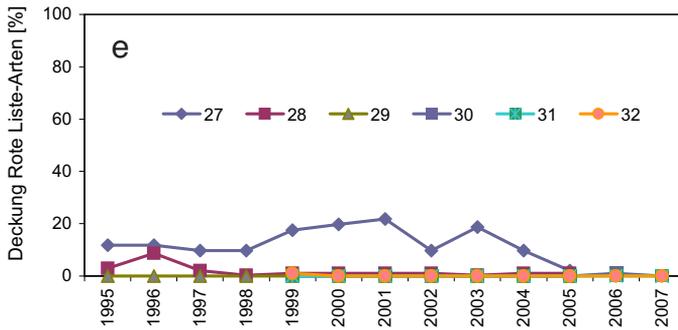


Abb. 13: Deckung von Rote Liste-Arten (KORNECK et al. 1996) in den Gruppen 1 (a) 2 (b), 3 (c), 4 (d) und 5 (e).

Fig. 13: Cover of Red List species (KORNECK et al. 1996) in groups 1 (a), 2 (b), 3 (c), 4 (d) and 5 (e).

schen diesen beiden Parametern. Der Bodenwassergehalt limitiert die Stickstoffmineralisierung an diesen Sandstandorten erst bei sehr niedrigen Massenanteilen (< 3,5 %, siehe STORM et al. 1998), die auch im Sommer selten längerfristig auftreten. Wir gehen daher davon aus, dass die von uns gemessenen Gesamtstickstoffgehalte auch Rückschlüsse auf die tatsächliche Stickstoffversorgung der Pflanzen zulassen.

Der Phosphatgehalt erwies sich hingegen als wesentlich besserer Parameter zur Vorhersage von Sukzessionslinien und -geschwindigkeiten (s. u.), denn beim ruderalen Pfad liegen erhöhte Gehalte des schwer auswaschbaren Phosphats vor. Es lässt sich vermuten, dass diese auf vielen Flächen ein Relikt ehemaliger Ackernutzung darstellen, denn *Stellarietea*-Arten spielen in Gruppe 5 eine große Rolle. Insgesamt besteht eine signifikante Korrelation von Phosphat mit Kalium (SÜSS et al. 2004), das in dieser Studie nicht untersucht wurde.

Welcher Nährstoff kausal ausschlaggebend ist, kann hier nicht entschieden werden. Möglich sind auch indirekte Effekte wie die Förderung von Leguminosen durch die günstige P- und K-Versorgung, die sich in der Dominanz von Arten wie *Medicago lupulina*, *Vicia villosa*, *Trifolium campestre* auf einigen dieser Flächen zeigt (vgl. Tab. 2). Diese können dann sekundär zu einer Anreicherung konkurrenzstärkerer, aber Stickstoff-bedürftiger Ruderalarten beitragen. In einem Nährstoffadditionsversuch im Bereich von Pionierfluren (Gruppe 2) konnte gezeigt werden, dass P allein die Produktivität bisher nicht erhöht hat und die Artenzusammensetzung nicht veränderte (STORM & SÜSS 2008).

Auch die Bodenfeuchte zeigt einen deutlichen Bezug zur Sukzessionslinie: Die Entwicklung zu *Calamagrostis*-Beständen setzt in unserem Material nur bei mittleren qualitativen Ellenberg-Feuchtezahlen von > 3,4 ein. Auch SÜSS et al. (2004) hatten auf die Bedeutung der Bodenfeuchte hingewiesen und festgestellt, dass *Calamagrostis* in Beständen der Feuchtezahl < 3,0 keine Deckungen über 5 % erreicht.

PRACH et al. (2007) konnten bei der Analyse von 15 Sukzessionsserien in Tschechien feststellen, dass vor allem die pH-Werte und das Klima die Sukzessionslinien bestimmen. Für beide Faktorenkomplexe fehlt jedoch in unserem Datensatz eine größere Amplitude; sowohl die Spanne der pH-Werte als auch die sehr ähnliche Meereshöhe lässt keine Unterschiede in unserem Datensatz erwarten. Die höheren Artenzahlen unterscheiden die basenreichen Systeme von der durchweg artenärmeren azidophytischen Sandvegetation (s. z. B. DENGLER 2001, 2004).

Für den Fall von Primärsukzessionen wurde die Hypothese aufgestellt, dass stochastische Prozesse bei der Besiedlung zunächst überwiegen und diese Stadien von Zufällen der Diasporenausbreitung und Nachbarschaftseffekten stark geprägt sind (BAASCH et al. 2009). Die von uns untersuchten Pionierfluren ordnen sich in der Ordination (Abb. 9) in einem relativ schmalen Bereich an und zeigen keine ausgeprägten stochastischen Effekte. Offenbar herrscht in diesem extremen Lebensraum ein starker „Umweltfilter“ („environmental filter“), der nur angepassten Arten eine Etablierung ermöglicht. Dies konnte z. B. von



Abb. 14: Sukzessionsmodell der aufgrund der Auswertung von Dauerflächen erarbeiteten Sukzessionslinien in basenreichen Sandökosystemen des Binnenlandes (frühe bis mittlere Stadien). 1) Phosphat-P > 20 mg/kg, initiale Feuchtezahl $\geq 3,4$. 2) Phosphat-P < 20 mg/kg, initiale Feuchtezahl < 3,4. 3) „missing link“. 4) Entwicklung innerhalb von 4–6 Jahren beobachtet. 5) Entwicklungsdauer z.T. > 14 Jahre. *Lange Stagnationen möglich.

Fig. 14: Successional model of the pathways in base-rich inland sand ecosystems, which were worked out by the analysis of permanent plots (early to middle stages). 1) Phosphate-P > 20 mg/kg, initial moisture value ≥ 3.4 . 2) Phosphate-P < 20 mg/kg, initial moisture value < 3.4. 3) “missing link”. 4) development observed within 4–6 years. 5) Duration of development partly > 14 years. *Long periods of stagnation are possible.

EICHBERG et al. (2007) bei Endozoochorie-Experimenten auf gestörten Kleinstandorten in Sandökosystemen gezeigt werden.

Diasporen-Limitierung spielt sicherlich eine Rolle für die Bestände des *Jurineo-Koelerietum*, die nicht die reiche floristische Ausstattung der Seeheimer Düne (Flächen 13–16) aufweisen (s. u.). Im Falle der Seeheimer Düne, die sich in der Ordination klar abgrenzt, dürften Nachbarschaftseffekte eine Rolle spielen, die auch von BAASCH et al. (2009) in der ostdeutschen Bergbaufolgelandschaft gefunden wurden.

Als wichtige Änderungen der Struktur in initialen Sandökosystemen konnten Zunahmen der Makro-Kryptogamendeckungen im Laufe der fortschreitenden Sukzession festgestellt werden. Es kam oft zu einer floristischen Ablösung von *Tortula ruraliformis* durch *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*; auch *Cladonia*-Stadien können sich einstellen. Eine Neuansiedlung von *Koeleria glauca* (oder anderen Arten des *Jurineo-Koelerietum*) in diesen Beständen konnte nicht beobachtet werden. Im Gegenteil: In einigen Flächen kam diese Art zu Beginn der Untersuchungen vor, ist dann aber zurückgegangen oder ganz verschwunden. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass sich bei weitgehend ungestörter Entwicklung des *Sileno-Cerastietum* s. l. kein *Jurineo-Koelerietum glaucae* einstellt, da stark deckende Kryptogamendecken dies wahrscheinlich verhindern. Es ist anzunehmen, dass zur Entstehung des *Jurineo-Koelerietum* eine stetige leichte Störung notwendig ist. Da Arten des *Jurineo-Koelerietum* im Randbereich der Flächen vorhanden sind, spielt Diasporen-Limitierung wahrscheinlich keine Rolle. Wir haben die uns fehlenden Daten zur Sukzession im Übergangsfeld *Sileno-Cerastietum* und *Jurineo-Koelerietum* in Abb. 14 als „missing link“ bezeichnet (dort mit „?“ gekennzeichnet).

Die Zunahmen von Makro-Kryptogamen in der Sukzession wurden bisher vor allem für azidophytische Sandvegetation belegt: *Cladonia*-Stadien haben in vielen in der Sukzession fortgeschrittenen *Corynephorus*-reichen Gesellschaften saurer Standorte große Bedeutung (z. B. in Masuren JUŚKIEWICZ-SWACZYNA 2009) und können recht stabile Gesellschaften darstellen (Veluwe, Niederlande nach KETNER-OOSTRA & ŚYKORA 2008).

Erstaunlich ist, dass Neophyten oder invasive Archaeophyten in unseren Systemen mit Ausnahme des lokal auftretenden *Cynodon dactylon* bisher nur eine relativ geringe Rolle spielen. Auch das neophytische Moos *Campylopus introflexus*, welches die Sukzession azi-

dophytischer Pioniervegetation in manchen Gebieten (nicht in unserem Gebiet) überprägt (BIERMANN & DANIELS 1997, 2001), kommt in unserem Gebiet nur punktuell in Beständen mit sauren Böden vor. Bestände des Archaeophyten *Aristolochia clematidis*, die im Bereich der Fläche 10 im *Jurineo-Koelerietum* auftraten und sich stark vegetativ vermehrten, sind inzwischen mit Handpflege entfernt worden (die Dauerfläche wurde daher 2003 aufgegeben). Bei den Ackerbrachen, die von SCHMIDT et al. (2009) im Göttinger Neuen Botanischen Garten fast 40 Jahre untersucht wurden, lagen die Neophyten-Deckungen im 3.–20. Jahr oft bei 50–70 %.

Zu Frage 2: Wie sind die **Sukzessionsgeschwindigkeiten** innerhalb definierter Sukzessionslinien? Besteht ein Zusammenhang zwischen Geschwindigkeiten und Bodenkennwerten? Wie schnell ändern sich Strukturparameter?

Es zeigt sich, dass die Sukzessionsgeschwindigkeiten in den einzelnen Beständen sehr unterschiedlich sind. Die Entwicklung zu Ruderalbeständen vollzieht sich in der Gruppe 5 auf nährstoffreichen Standorten innerhalb weniger Jahre (in unserem Untersuchungszeitraum 4–6 Jahre). Einzelne Parameter wie beispielsweise die Deckung generalistischer konkurrenzstarker Graminoider oder der quantitative Ruderalisierungsindex können hier sprunghaft innerhalb von zwei Jahren ansteigen.

In der Sandvegetation nährstoffarmer Standorte zeigt sich dagegen ein anderes Bild. Pionierfluren des *Sileno-Cerastietum* s. l., insbesondere mit „Biologischen Krusten“, erwiesen sich strukturell und in der floristischen Zusammensetzung über bis zu 13 Jahre als relativ stabil. Stabile „Biologische Krusten“ können im Gebiet ein Alter von mehr als 20 Jahren haben und die Etablierung von perennen Arten inhibieren (LANGHANS et al. 2009 a, b). In den Pionier-Beständen ohne „Biologische Krusten“ vollzogen sich vor allem strukturell-floristische Änderungen, z. B. in der Kryptogamenschicht, aber auch bereits in der floristischen Ablösung von Pionierarten wie *Corynephorus canescens*. Bei diesem besteht eine Wachstumsstimulation durch Sandauflage (MARSHALL 1967), zudem kann sich die Pflanze nur in Lücken neu etablieren; dies wird durch die dichte Kryptogamendeckung verhindert.

Die Bestände des *Jurineo-Koelerietum glaucae* weisen über viele Jahre eine stabile floristische Zusammensetzung auf. Einen Abbau der Gesellschaft durch *Ononis repens*, wie dies von LÖTSCHERT & GEORG (1980) für den Mainzer Sand angegeben wird, konnten wir nicht feststellen. Hier dürften auch Zufallsprozesse, die z. B. die Etablierung von *Stipa*-Keimlingen beeinflussen, eine Rolle spielen. Alle Flächen des *Jurineo-Koelerietum* sind umgeben von *Stipa*-Beständen, so dass Diasporen-Limitierung keine Rolle spielen dürfte. Experimentell konnten wir die Etablierung von *Stipa* in drei 9 m x 9 m großen unbewachsenen Experimentalflächen mit Tiefensand nach epizoochorer Ausbreitung von je 600 Diasporen (zusammen 1800) für insgesamt 70 Individuen nach einer Vegetationsperiode im Jahre 2006 nachweisen, in der vierten Vegetationsperiode 2009 waren 53 *Stipa*-Pflanzen vorhanden (WESSELS-DE WIT & SCHWABE 2010; Linda Freund n. p.). Die relativ gute Ausbreitungsfähigkeit von *Stipa capillata* wurde z. B. auch von RYCHNOVSKÁ & ÚLEHLOVÁ (1975) beschrieben.

DIERSCHKE (2006) und POSCHLOD et al. (2009) beschreiben die Zeitdauer einzelner Sukzessionsschritte in Halbtrockenrasen und in verschiedenen Grünland-Systemen als sehr variabel und schwer prognostizierbar.

Ein Gehölzaufkommen ist nur in wenigen Flächen zu erkennen (zwei Flächen mit *Prunus spinosa*, eine weiteren Fläche mit *Rubus caesius*). Im Ordinationsdiagramm zeigen sich sowohl stabile Stadien des *Allio-Stipetum* als auch deutliche Weiterentwicklungen entlang der ersten Ordinationsachse, die z. T. durch eine Artenabnahme gekennzeichnet sind, aber nicht durch ein verstärktes Gehölzaufkommen. Nach HEINRICH & VOIGT (2007), die im Leutratal (Thüringen) die Sukzession von Trockenrasen untersucht haben, beansprucht die Sukzession bis zur Verbuschung sehr lange Zeiträume, mindestens Jahrzehnte. Die 30-jährigen Untersuchungen zur Offenland-Sukzession in Südwestdeutschland von SCHREIBER et al. (2009) zeigen die sehr unterschiedlichen Wege und Geschwindigkeiten der Erst-Etablierung von Gehölzen. Für die dortigen Standorte ließ sich in dieser Hinsicht kein einheitliches Sukzessionsschema entwickeln.

Zu Frage 3: Sind bestimmte Typen der Sandvegetation so **stabil**, dass sie sich auch ohne Beweidungsmanagement für die hier untersuchten Zeiträume erhalten?

Für einige der von uns untersuchten Flächen zeigten sich äußerst stabile, naturschutzfachlich wertvolle Stadien über lange Zeiträume ohne ein eingreifendes Management. Hier spielen „Biologische Krusten“ (Bodenkrusten in den obersten Millimetern der Sandoberfläche aus Cyanobakterien, Grünalgen, Flechten, akrokarpnen Moosen) eine große Rolle (HACH et al. 2005, LANGHANS et al. 2009 a, b).

Manche *Koelerion glaucae*-Flächen müssen deshalb über längere Zeiträume nur gelegentlich in ein Pflegemanagement einbezogen werden, z. B. in Form einer Hütebeweidung, wie sie auch im Gebiet praktiziert wird. Wenn stabile „Biologische Krusten“ auftreten, sollten diese vor dem Tritt der Weidetiere geschützt werden (HACH et al. 2005).

In anderen Fällen, insbesondere im Fall der Flächen mit höherem Ruderalisierungspotential, besteht keine Stabilität (s. o.). Um diese Bestände langfristig zu erhalten, ist ein Pflegemanagement unerlässlich.

Beweidung zeigte sich als eine geeignete Pflegemaßnahme zum Erhalt der wertvollen Sandvegetation (SCHWABE et al. 2004 a, b, ZEHM 2004, SÜSS & SCHWABE 2007). Entscheidend ist jedoch, möglichst früh am „Scheidepunkt“ der Sukzessionslinien anzusetzen, um den ruderalen Sukzessionspfad in den typischen, nicht-ruderalen Pfad umzulenken. Ein „restorative grazing“ zeigt hier insbesondere im Fall einer Multispecies-Beweidung mit Schafen und Eseln (SÜSS & SCHWABE 2007, SÜSS et al. 2009) deutliche Erfolge, was u. a. auf den selektiven Fraß der Weidetiere mit einer Bevorzugung höherwüchsiger, nährstoffreicherer Arten zurückzuführen ist (STROH et al. 2002). Diese Beweidungsform wird nach den beschriebenen Ergebnissen besonders im Fall von Flächen mit hohem Phosphatgehalt und Feuchtezahlen > 3,4 notwendig. Dies sind in unserem Gebiet häufig alte Ackerbrachen, die z. B. im Rahmen von Ausgleichsmaßnahmen an Naturschutzgebiete angegliedert werden können.

Da es nur noch sehr wenige *Koelerion glaucae*-Flächen gibt, ist es ein wichtiges Anliegen, größerflächige relativ stabile Bestände des *Allio-Stipetum* in Richtung zu einem Vegetationskomplex, der offene Standorte enthält, zu entwickeln. Für diese Entwicklung regressiver Stadien ist Beweidung ebenfalls von großer Bedeutung (SCHWABE et al. 2004 a, b). Bei Restitutionsmaßnahmen (z. B. Neuanlagen von Sandkorridoren) und Entwicklung von *Koelerion glaucae*-Vegetation nach Inokulation besteht ein viel größeres Ruderalisierungspotential als bei gewachsenen *Koelerion glaucae*-Flächen, z. B. weil sich hier noch keine „Biologischen Krusten“ angesiedelt haben. Auch hier sollte beweidet werden, so wie wir es in einer Modellstudie über vier Jahre durchgeführt haben (EICHBERG et al. 2010).

Die relativ stabilen Stadien des *Allio-Stipetum* reichern im Laufe der Zeit immer mehr Streuauflagen an und verarmen an Arten (z. B. Flächen 24, 25), so dass auch hier zeitig ein Beweidungsmanagement vorgesehen werden sollte. Ist eine Artenverarmung erst eingetreten, besteht in der Regel für gefährdete Arten kein Diasporen-Reservoir in der Diasporenbank. Entsprechende Diasporenbank-Untersuchungen auf sieben der Untersuchungsflächen im Jahre 1995 zeigten, dass nur wenige gefährdete Arten in der Diasporenbank vorhanden sind (z. B. *Euphorbia seguieriana*, *Medicago minima*; KROLUPPER & SCHWABE 1998). Artenabnahmen in konsolidierteren Stadien werden von PYKÄLÄ et al. (2005) auf die verringerte Lichtverfügbarkeit zurückgeführt (s. auch DIERSCHKE & BRIEMLE 2002).

Allgemein ist die Stabilität der untersuchten Flächen bemerkenswert und war von uns so nicht erwartet worden.

Danksagung

Die Dauerflächen wurden im Rahmen einer langjährigen Kooperation mit dem Landkreis Darmstadt-Dieburg ab dem Jahre 1995 angelegt und betreut. Wir danken dem Landkreis und insbesondere Dr. Wolfgang Heimer (Untere Naturschutzbehörde) für die sehr gute Kooperation und finanzielle Unterstützung. Für weitere finanzielle Förderung, u. a. auch für die Zäunungen von unbewirtschafteten Flächen, gilt unser Dank dem Bundesministerium für Bildung und Forschung (Vorhaben „Sand-Ökosysteme im Binnenland: Dynamik und Restitution“, Förder-Nr. 01LN 0003) und dem Bundesamt für Naturschutz (E+E-Vorhaben „Ried und Sand“, gefördert aus Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit). Betretungsgenehmigungen erteilten freundlicherweise

der Landkreis Darmstadt-Dieburg und das Regierungspräsidium Darmstadt. Herzlichen Dank an Reiner Stürz (Landschaftspflegehof Stürz), der mit seiner Schaf- und Eselherde das Pflegemanagement durchführt und Rücksicht auf die hier nicht beweideten Flächen der spontanen Sukzession nahm. Wir danken allen weiteren Autoren von Aufnahmen herzlich (s. Kap. 4.1.). Dank auch an Dr. Jürgen Dengler für fruchtbare Diskussionen zum Problem der Flächengröße von Aufnahmeflächen.

Literatur

- ACKERMANN, H. (1954): Die Vegetationsverhältnisse im Flugsandgebiet der nördlichen Bergstraße. – Schriftenr. Naturschutzstelle Darmstadt. 2: 1–134. Darmstadt.
- AMBOS, R. & KANDLER, O. (1987): Einführung in die Naturlandschaft. – Mainzer Naturwiss. Archiv 25: 1–28. Mainz.
- AUSTIN, M. P. (1981): Permanent quadrats: an interface for theory and practice. – Vegetatio 46/47: 1–10.
- BAASCH, A., TISCHEW, S. & BRUELHEIDE, H. (2009): Insights into succession processes using temporally repeated habitat models: results from a long-term study in a post mining landscape. – J. Veg. Sci. 20: 629–638.
- BAKKER, J. P., OLFF, H., WILLEMS, J. H. & ZOBEL, M. (1996): Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics. – J. Veg. Sci. 7: 145–228.
- BARKMAN, J. J., DOING, H. & SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – Acta Bot. Neerl. 13: 394–419.
- BEIL, M., HORN, H. & SCHWABE, A. (2008): Analysis of pollen loads in a wild bee community (Hymenoptera: Apidae) – a method for elucidating habitat use and foraging distances. – Apidologie 39: 456–467.
- , M., FRAHM-JAUDES, B. M. & ZEHEM, A. (2009): Die Sand-Silberscharte in Hessen. – Artenschutzinfo 4. Hessen-Forst. Gießen: 18 S.
- BERGMANN, S. (2004): Zum Nährstoffhaushalt in Sandökosystemen der nördlichen Oberrheinebe: Sukzession, Ruderalisierungsprozesse und Effekte von Schafbeweidung. – Diss. Technische Universität Darmstadt: 220 S.
- BIERMANN, R. & DANIELS, F. J. A. (1997): Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and *Campylopus introflexus*. – Phytocoenologia 27: 257–273.
- & – (2001): Vegetationsdynamik im *Spergulo-Corynephoretum* unter besonderer Berücksichtigung des neophytischen Laubmooses *Campylopus introflexus*. – Braunschweiger Geobot. Arbeiten 8: 27–37.
- BVNH (2008): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Hessens. – Hessisches Ministerium für Umwelt, ländlichen Raum und Verbraucherschutz (Hrsg.): 188 S.
- DENGLER, J. (2001): *Koelerio-Corynephoretea*. – In: BERG, C., DENGLER, J. & ABDANK, A. (Hrsg.) Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung – Tabellenband: 118–136. – Weissdorn Verlag, Jena.
- (2004): *Koelerio-Corynephoretea*. – In: BERG, C., DENGLER, J., ABDANK, A. & ISERMANN, M. (Hrsg.) Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung – Textband.: 301–326. – Weissdorn Verlag, Jena.
- (2008): Pitfalls in small-scale species-area sampling and analysis. – Folia Geobot. 43: 269–287.
- DEUTSCHER WETTERDIENST: www.dwd.de Accessed 14 January 2010.
- DIERSCHEKE, H. (1994): Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. – Ulmer Verlag Stuttgart. 683 S.
- (2006): Sekundär-progressive Sukzession eines aufgelassenen Kalkmagerrasens – Dauerflächenuntersuchungen 1987–2002. – Hercynia 39: 223–245.
- & BRIEMLE, G. (2002): Kulturgrasland. – Ulmer, Stuttgart: 239 S.
- EICHBERG, C., STORM, C. & SCHWABE, A. (2007): Endozoochorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep grazed inland sand ecosystems. – Flora 202: 3–26.
- , –, STROH, M. & SCHWABE, A. (2010): Is the combination of topsoil replacement and inoculation with plant material an effective tool for the restoration of threatened sandy grassland? – Appl. Veg. Sci.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scripta Geobot. 18: 1–226.
- FOSTER, B. L. & TILMAN, D. (2000): Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. – Plant Ecology 146: 1–10.
- FROMM, A., JAKOB, S. & TISCHEW, S. (2002): Sandtrockenrasen in der Bergbaufolgelandschaft. Syntaxonomische und experimentelle Ansätze. – Naturschutz und Landschaftsplanung 34: 45–51.

- GAUGER, TH., HAENEL, H.-D., RÖSEMANN, C., DÄMMGEN, U., BLEEKER, A., ERISMAN, J. W., VERMEULEN, A. T., SCHAAP, M., TIMMERMANN, R. M. A., BUILTJES, P. H. H., DUYZER, J. H., NAGEL, H.-D., BECKER, R., KRAFT, P., SCHLUTOW, A., SCHÜTZE, G., WEIGELT-KIRCHNER, R. & ANSHELM, F. (2008): Abschlussbericht zum UFOPLAN-Vorhaben FKZ 204 63 252: National Implementation of the UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution Effects. Braunschweig.
- GLEESON, S. K. & TILMAN, D. (1990): Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. – *Ecology* 71: 1144–1155.
- HACH, T., BÜDEL, B. & SCHWABE, A. (2005): Biologische Krusten in basenreichen Sand-Ökosystemen des *Koelerion glaucae*-Vegetationskomplexes. – *Tuexenia* 25: 357–372.
- HEINRICH, W. & VOIGT, W. (2007): Gehölzaufwuchs an den Röt- und Muschelkalkhängen um Jena (Thüringen) – Ergebnisse von Dauerflächenbeobachtungen im NSG „Leutratal“. – *Landschaftspf. Natursch. Thüringen* 44: 1–10.
- HRŠAK, V. (2004): Vegetation succession and soil gradients on inland sand dunes. – *Ekológia (Bratislava)* 23 (1): 24–39.
- JOHNSON, E. A. & MIYANISHI, K. (2008): Testing the assumptions of chronosequences in succession. – *Ecology Letters* 11: 419–431.
- JUŚKIEWICZ-SWACZYNA, B. (2009): The psammophilous grassland community *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescens* in the Masurian Lake District (NE Poland). – *Tuexenia* 29: 391–408.
- KAHMEN, S. & POSCHLOD, P. (2004): Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. – *J. Veg. Sci.* 15: 21–32.
- KETNER-OOSTRA, R. & SYKORA, K. V. (2008): Vegetation change in a lichen-rich inland drift-sand area in the Netherlands. – *Phytocoenologia* 38: 267–286.
- KIEHL, K. (2009): Renaturierung von Kalkmagerrasen. – In: ZERBE, S. & WIEGLEB, G.: Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa: 266–282. Spektrum, Heidelberg.
- KIRMER, A. & MAHN, E.-G. (2001): Spontaneous and initiated succession on unvegetated slopes in the abandoned lignite-mining area of Goitsche, Germany. – *Appl. Veg. Sci.* 4: 19–27.
- KOOIJMAN, A. M. & VAN DER MEULEN, F. (1996): Grazing as a control against “grass-encroachment” in dry dune grasslands in the Netherlands. – *Landscape and Urban Planning* 34: 323–333.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S. R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schriftenr. Vegetationsk.* 34: 1–519.
- KORNECK, D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – *Schriftenr. Vegetationsk.* 7: 1–196 + Tab.
- (1987): Pflanzengesellschaften des Mainzer-Sand-Gebietes. – *Mainzer Naturw. Archiv* 25: 135–200. Mainz.
- , SCHNITTLER, M. & VOLLMER, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta) Deutschlands. – *Schriftenr. Vegetationsk.* 28: 21–187.
- KRATOCHWIL, A., STROH, M., DITTRICH, S. & REMY, D. (2009 a): Binnendünen-Renaturierung im Auengebiet der Hase (Niedersachsen) – eine Bilanz nach sieben Jahren. – In: FINCK, P., RIECKEN, U. & SCHRÖDER, E. (Bearb.): *Offenlandmanagement außerhalb landwirtschaftlicher Nutzflächen. Naturschutz und Biologische Vielfalt* 73: 93–107. Bonn – Bad Godesberg.
- , BEIL, M., SCHWABE, A. (2009 b): Complex structure of pollinator-plant interaction-webs: random, nested, with gradients or modules? – *Apidologie* 40: 634–650.
- KRAUSE, W. (1974): Bestandsveränderungen auf brachliegenden Wiesen. – *Das wirtschaftseigene Futter* 20: 51–65.
- KROLUPPER, N. & SCHWABE, A. (1998): Ökologische Untersuchungen im Darmstadt-Dieburger Sandgebiet (Süd Hessen): Allgemeines und Ergebnisse zum Diasporen-Reservoir und -Niederschlag. – *Botanik und Natursch. Hessen* 10: 9–39.
- LANGHANS, T. M., STORM, C. & SCHWABE, A. (2009 a): Biological soil crusts and their microenvironment: Impact on emergence, survival and establishment of seedlings. – *Flora* 204: 157–168.
- , – & – (2009 b): Community assembly of biological soil crusts of different successional stages in a temperate sand ecosystem, as assessed by direct determination and enrichment techniques. – *Microbial Ecology* 58: 394–407.
- LEHMANN, S., PERSIGHEIL, M., ROSENKRANZ, B., FALKE, B., GÜNTHER, J. & ASSMANN, T. (2004): Laufkäfer-Gemeinschaften xerothermer Sandrasen des Emslandes (Coleoptera, Carabidae). – In: SCHWABE A. & KRATOCHWIL, A. (Hrsg.) *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz?* NNA-Berichte 17: 147–153. Schneverdingen.
- LÖBEL, S. & DENGLER, J. (2008): Dry grassland communities on southern Öland: phytosociology, ecology and diversity. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 88: 13–31.

- LÖTSCHERT, W. & GEORG, A. (1980): Das *Jurineo-Koelerietum* im Mainzer Sand. – *Phytocoenologia* 7: 252–270.
- MARSHALL, J. K. (1967): *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. – *J. Ecol.* 55: 207–220.
- MCCUNE, B. & GRACE, J. B. (2002): *Analysis of Ecological Communities*. – MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- MYSTER, R. W. & MALAHY, M. P. (2008): Is there a middle way between permanent plots and chronosequences. – *Can. J. For. Res.* 38: 3133–3138.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.) (1978): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil II. 2. Auflage. – Fischer, Stuttgart.
- OLFF, H., HUISMAN, J. & VAN TOOREN, B. F. (1993): Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes. – *J. Ecol.* 81: 693–706.
- OTYPKOVÁ, Z. & CHYTRÝ, M. (2006): Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. – *J. Veg. Sci.* 17: 465–472.
- PETERSEN, B., ELLWANGER, G., BIEWALD, G., HAUKE, U., LUDWIG, G., PRETSCHER, P., SCHRÖDER, E. & SSYMANK, A. (Bearb.) (2003): *Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland Band 1: Pflanzen und Wirbellose*. – Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz 69: 1–743.
- PICKETT, S. T. A., COLLINS, S. L. & ARMESTO, J. J. (1987): A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. – *Vegetatio* 69: 109–114.
- POSCHLOD, P., SCHREIBER, K.-F., MITLACHER, K., RÖRMERMANN, C. & BERNHARDT-RÖRMERMANN, M. (2009): Entwicklung der Vegetation und ihre naturschutzfachliche Bewertung. – In: SCHREIBER, K.-F., BRAUCKMANN, H.-J., BROLL, G., KREBS, S. & POSCHLOD, P.: *Artenreiches Grünland in der Kulturlandschaft. 35 Jahre Offenhaltungsversuche Baden-Württemberg*: 243–288. Verlag Regionalkultur, Heidelberg.
- PRACH, K. & PYŠEK, P. (1999): How do species dominating in succession differ from others? – *J. Veg. Sci.* 10: 383–392.
- , & JAROŠÍK, V. (2007): Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central European man-made habitats. – *J. Veg. Sci.* 18: 701–710.
- & ŘEHOUNKOVÁ, K. (2006): Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns? – *Preslia* 78: 469–480.
- PYKÄLÄ, J., LUOTO, R., HEIKKINEN, K. & KONTULA, T. (2005): Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe. – *Basic Appl. Ecol.* 6: 25–33.
- RYCHNOVSKÁ, M. & ÚLEHLOVÁ, B. (1975): *Autökologische Studie der tschechoslowakischen Stipa-Arten*. – *Vegetace CSSR*. Academia, Praha: 1–170.
- SCHMIDT, W. (1993): Sukzession und Sukzessionslenkung auf Brachäckern – Neue Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch. – *Scripta Geobot.* 20: 65–104.
- , DÖLLE, M., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M. & PARTH, A. (2009): Neophyten in der Ackerbrachen-Sukzession – Ergebnisse eines Dauerflächen-Versuchs. – *Tuexenia* 29: 236–260.
- SCHOLZ, P. (2000): *Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands*. – *Schriftenr. Vegetationsk.* 31: 1–298.
- SCHREIBER, K.-F., BRAUCKMANN, H.-J., BROLL, G., KREBS, S. & POSCHLOD, P. (2009): *Artenreiches Grünland in der Kulturlandschaft. 35 Jahre Offenhaltungsversuche Baden-Württemberg*. – Verlag Regionalkultur Heidelberg u.a.: 420 S.
- SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (2004): *Festucetalia valesiacae* communities and xerothermic vegetation complexes in the Central Alps related to environmental factors. – *Phytocoenologia* 34: 329–446.
- & – (2009): Renaturierung von Sandökosystemen im Binnenland. – In: ZERBE, S. & WIEGLEB, G.: *Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa*: 235–263. Spektrum, Heidelberg.
- , ZEHM, A., EICHBERG, C., STROH, M., STORM, C. & KRATOCHWIL, A. (2004 a): Extensive Beweidungssysteme als Mittel zur Erhaltung und Restitution von Sand-Ökosystemen und ihre naturschutzfachliche Bedeutung. – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 78: 63–92.
- , –, NOBIS, M., STORM, C. & SÜSS, K. (2004 b): Auswirkungen von Schaf-Erstbeweidung auf die Vegetation primär basenreicher Sand-Ökosysteme. – In: SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (Hrsg.): *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz?* – *NNA-Berichte* 17: 39–53. Schneverdingen.
- SMIT, R. & OLFF, H. (1998): Woody species colonization in relation to habitat productivity. – *Plant Ecol.* 139: 203–209.
- SSYMANK, A., HAUKE, U., RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E. (1998): *Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000*. – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 53: 1–560.

- STORM, C., HERGET, I., KAPPES, J. & VORMWALD, B. (1998): Nährstoffökologische Untersuchungen im Darmstadt-Dieburger Sandgebiet in (teilweise ruderalisierten) Sandpionierfluren und -rasen. – Botanik und Naturschutz in Hessen 10: 41–85.
- & SÜSS, K. (2008): Are low-productive plant communities responsive to nutrient addition? Evidence from sand pioneer grassland. – J. Veg. Sci. 19: 343–354.
- STROH, M., STORM, C., ZEHM, A. & SCHWABE, A. (2002): Restorative grazing as a tool for directed succession with diaspore inoculation: the model of sand ecosystems. – Phytocoenologia 32: 595–625.
- , – & SCHWABE, A. (2007): Untersuchungen zur Restitution von Sandtrockenrasen: das Seeheim-Jugendheim-Experiment in Südhessen (1999–2005). – Tuexenia 27: 287–306.
- SÜSS, K. (2004): Fraß- und Raumnutzungsverhalten bei sukzessiver Multispecies-Beweidung mit Wiederkäuern (Schafe) und Nicht-Wiederkäuern (Esel) in Sand-Ökosystemen. – In: SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (Hrsg.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? – NNA-Berichte 17: 127–132. Schneverdingen.
- & SCHWABE, A. (2007): Sheep versus donkey grazing or mixed treatment: results from a 4-year field experiment in *Armerio-Festucetum trachyphyllae* sand vegetation. – Phytocoenologia 37: 1–26.
- , STORM, C. & SCHWABE, A. (2009): Is the different diet selection by sheep and donkeys a tool for the management of threatened sand vegetation? – Tuexenia 29: 181–197.
- , –, ZEHM, A. & SCHWABE, A. (2004): Succession in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L.? – Plant Biology 6: 465–476.
- TILMAN, D. (1988): Dynamics and Structure of Plant Communities. – Princeton Univ. Press. Princeton.
- VDLUFA (1991): Methodenbuch Band 1: Die Untersuchung von Böden. 4. ed. – Verband Deutscher Landwirtschaftlicher Untersuchungs- und Forschungsanstalten. Darmstadt.
- VEER, M. A. C. & KOIJMAN, A. M. (1997): Effects of grass-encroachment on vegetation and soil in Dutch dry dune grasslands. – Plant and Soil 192: 119–128.
- VOLK, O. H. (1931): Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. – Z. f. Botanik 24: 81–185.
- WALKER, L. R. & DEL MORAL, R. (2009): Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats. – Appl. Veg. Sci. 12: 55–67.
- WESSELS-DE WIT, S. & SCHWABE, A. (2010): The fate of sheep-dispersed seeds: plant species emergence and spatial patterns. – Flora 205.
- WILMANN, O. (1989): Zur Entwicklung von Trockenrasen im letzten halben Jahrhundert: Einblick – Ausblick – Rückblick; das Beispiel des Kaiserstuhls. – Düsseldorfer Geobot. Kolloqu. 6: 3–17.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.
- ZEHM, A. (2004): Praktische Erfahrungen zur Pflege von Sand-Ökosystemen durch Beweidung und ergänzende Maßnahmen. – In: SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (Hrsg.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? NNA-Berichte 17: 221–232. Schneverdingen.
- , SÜSS, K., EICHBERG, C. & HÄFELE, S. (2004): Effekte der Beweidung mit Schafen, Eseln und Wollschweinen auf die Vegetation von Sand-Ökosystemen. – In: SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (Hrsg.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? NNA-Berichte 17: 111–125. Schneverdingen.

Dr. Karin Süß
 Dr. Christian Storm
 Prof. Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil
 Technische Universität Darmstadt
 Fachbereich Biologie, Vegetationsökologie
 Schnittpahnstrasse 4
 D-64287 Darmstadt
 E-Mail: suess@bio.tu-darmstadt.de
 storm@bio.tu-darmstadt.de
 schwabe@bio.tu-darmstadt.de

Manuskript eingereicht am 23.01.2010, endgültig angenommen am 11.02.2010.

