

Federgras-Bestände in Mitteldeutschland. - Teil II. Funktionelle Merkmale

Tim MEIER, Isabell HENSEN und Ingolf KÜHN

9 Abbildungen und 6 Tabellen

Abstract

MEIER, T., HENSEN, I., KÜHN, I.: Feather grass stands in Central Germany - Part II. Functional traits. - *Hercynia N. F.* 52/2 (2019): 129 – 163.

Functional traits are traits of organisms that affect their individual fitness. Functional structure (composition and distribution of traits in a community) and functional divergence (unevenness of distribution of traits in a community) of communities are an essential part of functional diversity, which influences, among others, the structure and dynamics of grassland communities. In Central Germany, *Stipa* species are an important element of xerothermic grasslands. Previous studies have shown that the grasslands dominated by *Stipa* species are very similar in floristic composition but differ in their structure. The aim of this study was to verify functional traits of four different grassland communities dominated by *Stipa* species (*S. capillata*, *S. pennata*, *S. pulcherrima* and *S. tirsia*) and to elucidate whether these differ in their functional diversity. Based on the vegetation surveys of MEIER & PARTZSCH (2018), selected functional traits (plant height, leaf area, leaf dry mass, LDMC (leaf dry matter content), SLA (specific leaf area), LNC (leaf nitrogen concentration), LCC (leaf carbon concentration), C/N ratio) were measured, and additionally temperature measurements and soil analyses were carried out. To compare the four *Stipa* dominated communities, we used linear mixed effects models, principal component analyses, canonical correspondence analyses and cluster analyses. We found that there were no significant differences between the *Stipa* grassland communities in terms of air temperature and soil parameters (exceptions: water content, N content, C content). Also with regard to the functional traits, there were hardly any significant differences between the *Stipa* grassland communities except SLA, LNC, and C/N ratio. Only the *S. capillata* communities exhibited significantly higher LNC than the *S. tirsia* communities. Gradients of functional traits allowed differentiation between *S. capillata* communities and *S. tirsia* communities only at the plots level, otherwise no differentiation could be identified. The cluster analysis showed that the four *Stipa* species and *Bromus erectus* belong functionally together to one group. In addition, the functional traits of the *Stipa* grassland communities were not significantly affected by abiotic factors. Overall, it can be concluded that the *Stipa* grassland communities have a low photosynthetic rate and growth rate as well as a long leaf life by investing in the preservation and slow return of nutrients. According to the results of this study, the *Stipa* grassland communities of Central Germany are not mutually distinguishable both floristically and functionally and cannot be regarded as independent communities. Rather, the *Stipa* species (as well as associated species of the community) have

similar functional traits and are therefore functionally redundant, so that it can lead to competitive exclusion when changing the abiotic factors.

Key words: *Stipa*, xerothermic grassland, abiotic factors, functional traits, community weighted mean, functional redundancy

1 Einleitung

Funktionelle Merkmale werden definiert als jede messbare morphologische, physiologische oder phänologische Eigenschaft eines Individuums, die indirekt auf die individuelle Fitness wirken (VIOLE et al. 2007). Außerdem bilden sie Reaktionen oder Auswirkungen von Umweltveränderungen (z. B. CO₂-Konzentration, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit) auf Ökosystemprozesse ab und sind u. a. assoziiert mit biotischen Interaktionen wie z. B. Konkurrenz (WEIHER et al. 1999). Deshalb nehmen sie Einfluss auf Ökosystemdienstleistungen, wie z. B. Klima- und Wasserregulation, Bodenstabilität und Schutz vor Störungen (DE BELLO et al. 2010). Somit wird davon ausgegangen, dass die funktionelle Diversität entscheidend die Stabilität und Dynamik von Ökosystemen beeinflusst (PETCHEY & GASTON 2006).

Vegetative Merkmale (z. B. Wuchshöhe, Blattmerkmale) sind essentiell, da diese eng mit dem Ressourcenerwerb und -nutzung sowie Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen verknüpft sind (GARNIER et al. 2016). Deshalb wurden in der vorliegenden Arbeit solche funktionellen Merkmale ausgewählt, die stark mit der jeweiligen ökologischen Funktion der Pflanzen in Verbindung stehen und damit gemeinsame Aussagen über Wachstum und Fitness der einzelnen Individuen erlauben (Tab. 1). Schließlich sollten diese Merkmale einfach und schnell unter Verwendung standardisierter Protokolle messbar sein, die auf eine Vielzahl von Arten und Umweltbedingungen anwendbar sind (GARNIER et al. 2016).

Insbesondere das „Leaf Economics Spectrum“ (LES) charakterisiert Beziehungen zwischen mehreren Blattmerkmalen (WRIGHT et al. 2004). Dabei ist die spezifische Blattfläche (SLA = specific leaf area) als das Verhältnis zwischen der Blattfläche und der Blattdrockenmasse definiert; der LDMC (leaf dry matter content) ist das Verhältnis zwischen Trockenmasse und wassergesättigten Frischmasse des Blattes. Daneben zählen auch die Blattkohlenstoff-, Blattstickstoff- und Blattphosphorkonzentration (LCC = leaf carbon concentration, LNC = leaf nitrogen concentration, LPC = leaf phosphorus concentration), maximale Photosyntheserate (A_{max}), Blattlebensdauer und Respirationsrate (R_{mass}) zu diesem Spektrum. Damit wird ein Gradient zwischen Pflanzen mit hohem Ressourcenerwerb und geringem Ressourcenerhalt gegenüber Pflanzen mit gegenteiliger Charakteristik beschrieben. Das bedeutet, dass Pflanzen mit höherer Photosyntheserate und Nährstoffkonzentration eine geringere Blattlebensdauer und Blattdrockenmasse aufweisen und somit in eine schnellere Rückführung von Nährstoffen investieren (Arten mit hoher SLA und geringem LDMC). Hingegen besitzen Pflanzen mit geringerer Photosyntheserate und Nährstoffkonzentration eine höhere Blattlebensdauer und Blattdrockenmasse und investieren damit in eine langsamere Rückführung von Nährstoffen (Arten mit geringer SLA und hohem LDMC) (SHIPLEY et al. 2006).

Jede Art besitzt eine bestimmte Variabilität hinsichtlich ihrer Reaktion auf Umweltfaktoren. Deshalb wird gewöhnlich von „intraspezifischer Variabilität“ gesprochen, womit die Variabilität eines Merkmals

von Individuen innerhalb einer Art gemeint ist. Diese ist das Ergebnis von genetischer Differenzierung und phänotypischer Plastizität (ALBERT et al. 2011). So entspricht die genetische Differenzierung der Variabilität zwischen verschiedenen Genotypen der gleichen Art. Hingegen repräsentiert die phänotypische Plastizität die Fähigkeit, dass jeder Genotyp unterschiedliche Phänotypen unter verschiedenen Umweltbedingungen produzieren kann (VIOLE et al. 2012). Letztlich ist die funktionelle Struktur, die die Zusammensetzung und Verteilung von funktionellen Merkmalen in einer Gesellschaft beschreibt (MOUILLOT et al. 2011, GARNIER et al. 2016), abhängig von der intra- und interspezifischen Variabilität der miteinander vergesellschafteten Individuen bzw. Pflanzenarten.

Die funktionelle Struktur und funktionelle Divergenz (Ungleichmäßigkeit der Verteilung von Merkmalen in einer Gesellschaft) von Gesellschaften sind Bestandteil der funktionellen Diversität (GARNIER et al. 2016). Innerhalb von Gesellschaften besitzen Arten mit höherer Abundanz einen größeren Einfluss auf die Ökosystemfunktionen (DÍAZ & CABIDO 2001). Auch GRIME (1998) hat in der „biomass-ratio hypothesis“ dargelegt, dass Arten mit hoher Abundanz den höchsten Biomasseanteil einer Gesellschaft ausmachen. Demnach sind die Mittelwerte der funktionellen Merkmale einer Gesellschaft zu gewichten, indem die relativen Abundanzen der Arten mit einberechnet werden. Der daraus resultierende Index wird als „community weighted mean“ (CWM) bezeichnet (GARNIER et al. 2004).

Einige Studien beschäftigen sich mit dem Einfluss der funktionellen Diversität auf die Struktur und Dynamik von Grasländern (LOUAULT et al. 2005, AL HAJ KHALED et al. 2006, CINGOLANI et al. 2007, DURU et al. 2008, GARNIER & NAVAS 2011). Für Grasländer in gemäßigten Zonen bewirken Klimafaktoren und Bodeneigenschaften starke Veränderungen hinsichtlich funktioneller Merkmale und Diversität (MARÉCHAUX et al. 2015, JAGER et al. 2015). Schließlich nimmt die Verfügbarkeit an Ressourcen eine zentrale Stellung ein. So stellen Temperatur, Licht, Wasser und Nährstoffe (z. B. Kohlenstoff, Stickstoff) wichtige limitierende abiotische Faktoren für das Pflanzenwachstum dar; besonders Wuchshöhe, SLA und LNC sind davon stark beeinflusst (GIVNISH 1988, EPSTEIN & BLOOM 2005, VALLADARES & NIINEMETS 2008). Auch die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit des Bodens nimmt einen entscheidenden Einfluss auf funktionelle Merkmale ein (ZHENG et al. 2010). Vor allem Arten nährstoffarmer Standorte sind durch eine geringe SLA sowie geringe LNC und einer geringen relativen Wachstumsrate charakterisiert, besitzen jedoch eine lange Blattlebensdauer (REICH et al. 1999). Im Vergleich zu dikotylen Arten sind Gräser durch eine geringere SLA und geringere LNC gekennzeichnet, zeigen aber einen höheren LDMC (REICH et al. 2003).

Zu den Grasländern, die anthropogenen Einflüssen unterliegen, gehören die Xerothermrasen, die vor allem von Gräsern, Kräutern und Zwergsträuchern bestimmt werden (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). KAHMEN et al. (2002) wiesen anhand von fünf Managementverfahren (Beweidung, Mahd, Mulchen, Flämmen, Brachlegung) unterschiedliche Auswirkungen auf die funktionellen Merkmale von Xerothermrasenarten nach. Zudem wurden die Auswirkungen von Beweidung auf die funktionelle Diversität von Xerothermrasen verdeutlicht, indem mit zunehmender Beweidung eine signifikante Abnahme der Blattmerkmale von *Stipa baicalensis* und *Stipa grandis* dominierten Rasengesellschaften verzeichnet werden konnte (ZHENG et al. 2010, 2014). Unter experimentellen Bedingungen konnte nachgewiesen werden, dass auch Klimaveränderungen signifikante Effekte auf die funktionellen Merkmale einzelner *Stipa*-Arten hatten (LV et al. 2016). Dabei zeigte sich unter einer Temperaturerhöhung u. a. für *Stipa bungeana* eine signifikante Erhöhung des Wurzel-Spross-Verhältnisses.

Auch in Mitteldeutschland stellen *Stipa*-Arten ein bedeutendes Element der artenreichen Xerothermrassen dar. Vegetationsökologische Arbeiten wurden bereits von MEUSEL (1938), MAHN (1965), ANDRES (1994), HENSEN (1995), BECKER (1996) und PUSCH & BARTHEL (2003) veröffentlicht. Diese Studien zeigten, dass die *Stipa*-Rasen in ihrer floristischen Zusammensetzung sehr ähnlich sind, sich in ihrer Physiognomie jedoch unterscheiden. Auch MEIER & PARTZSCH (2018) konnten keine floristische Differenzierung der jeweiligen *Stipa*-Bestände nachweisen.

Daher war es Ziel dieser Arbeit, zum einen die Klima- und Bodenfaktoren vergleichend zu betrachten, zum anderen anhand der funktionellen Merkmale von den vier verschiedenen von *Stipa*-Arten gekennzeichneten Rasengesellschaften (*S. capillata*, *S. pennata*, *S. pulcherrima* und *S. tirsia*) zu überprüfen, ob sich diese in ihrer funktionellen Diversität unterscheiden. Basierend auf MEIER & PARTZSCH (2018) wurden funktionelle Merkmale anhand der dort vorgestellten Vegetationsaufnahmen erhoben und zusätzlich Temperaturmessungen und Bodenanalysen durchgeführt. Dabei galt es, folgende Fragestellungen zu klären:

- 1) Unterscheiden sich die *Stipa*-Rasen hinsichtlich abiotischer Faktoren?
- 2) Unterscheiden sich die *Stipa*-Rasen hinsichtlich funktioneller Merkmale?
- 3) Werden die funktionellen Merkmale der *Stipa*-Rasen durch abiotische Faktoren beeinflusst?

2 Material und Methoden

2.1 Temperaturmessungen und Bodenanalysen

Es wurden insgesamt 13 Datalogger (iButtons; Typ: DS 1923-F5, Hygrochron Temperatur/Luftfeuchte Logger 8 KB - Data-Log Memory, Fuchs Elektronik) innerhalb der Aufnahmeflächen (vgl. MEIER & PARTZSCH 2018) ausgelegt (Harslebener Berge, Mittelberg, Falkenburg-Plateau, Kosakenberg), welche von Anfang Juni bis Ende Juli 2015 (Zeitraum: 09.06.15 - 31.07.15) im Intervall von 30 min die bodennahen Lufttemperaturen aufzeichneten (ca. 5 cm über der Bodenoberfläche). Aus den gemessenen Werten wurde pro Aufnahmefläche die durchschnittliche Temperatur, die maximale und die minimale Temperatur berechnet (gemittelt über Tagesmittelwerte).

In jeder Aufnahmefläche (vgl. MEIER & PARTZSCH 2018) wurde je eine Mischprobe des mineralischen Oberbodens (A-Horizont) entnommen (jeweils 5 Einstiche, ca. 80 bis 100 g Bodenmaterial) und mithilfe eines Metallstabes die Gründigkeit gemessen (jeweils 5 Einstiche). Anschließend wurden im Labor folgende Bodenparameter erhoben: Wassergehalt, pH(H₂O)-Wert (Microprocessor pH-Meter (pH537 WTW), Schütt Labortechnik GmbH), C-Gehalt, N-Gehalt, C/N-Verhältnis (C/N-Analyser) und Carbonatgehalt (Scheibler-Apparatur).

2.2 Untersuchung der funktionellen Pflanzenmerkmale

Die Untersuchungen zu den funktionellen Merkmalen (Tab. 1) erfolgten zeitgleich zu den bereits im Teil I beschriebenen Vegetationsaufnahmen (MEIER & PARTZSCH 2018). Basierend auf diesen Vegetationsaufnahmen wurden in jeder Aufnahmefläche die funktionellen Merkmale nur von den Arten mit der höchsten Abundanz erhoben, also die, die zusammen 80 % der Biomasse in einer Gesellschaft

ausmachten (GRIME 1998, GARNIER et al. 2004). Für den funktionellen Vergleich wurden die Deckungsgrade der Arten nach der modifizierten LONDO-Skala (LONDO 1976) angegeben. Es wurden insgesamt 28 Wuchsorte funktionell untersucht (*Stipa pulcherrima*- und *Stipa tirsia*-Rasen: 8 Wuchsorte, *Stipa pennata*-Rasen: 7 Wuchsorte, *Stipa capillata*-Rasen: 5 Wuchsorte).

Tab. 1 Die untersuchten funktionellen Merkmale (Blattmerkmale sind ebenfalls vegetative Merkmale, die jedoch von PEREZ-HARGUINDEGUY et al. (2013) separat als Blattmerkmale zusammengefasst werden) mit ökologischer Funktion und deren Anzahl der Wiederholungen (1 (10) bedeutet: 1 gemischte Blattprobe pro Art bzw. 10 Einzelblattproben pro *Stipa*-Art).

Table 1 The investigated functional traits (leaf traits are also vegetative traits, but these are summarized separately as leaf traits by Perez-Harguindeguy et al. (2013) with ecological function and their number of repetitions (1 (10) means: 1 mixed leaf sample per species or 10 single leaf samples per *Stipa* species).

funktionelles Merkmal	ökologische Funktion	Einheiten- zeichen	Anzahl der Wieder- holungen
a) vegetative Merkmale			
Wuchshöhe	Lichtinterzeption, Konkurrenzfähigkeit	cm	5 - 10
b) Blattmerkmale			
Blattfläche	relative Wachstumsrate, Stoffumsatz	mm ²	5 - 10
Blatttrockenmasse	relative Wachstumsrate, Stoffumsatz	mg	5 - 10
LDMC (leaf dry matter content)	Stoffumsatz, Biomasseproduktion	mg/g	5 - 10
SLA (spezifische Blattfläche)	relative Wachstumsrate, Photosyntheserate	mm ² /mg	5 - 10
LNC (Blattstickstoffkonzentration)	relative Wachstumsrate, Ressourcenverfügbarkeit/-nutzung	%	1 (10)
LCC (Blattkohlenstoffkonzentration)	relative Wachstumsrate, Ressourcenverfügbarkeit/-nutzung	%	1 (10)
C/N-Verhältnis	Ressourcenverfügbarkeit/-nutzung	-	1 (10)

Die Wuchshöhe wurde definiert als der Abstand zwischen dem höchsten photosynthetischen Organ und der Basis der Pflanze (WEIHER et al. 1999). Im Gegensatz zu aufrechten Kräutern wurde bei Rosettenpflanzen die Wuchshöhe an den Blättern der Rosette gemessen (PEREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013). Es wurden für jede Art möglichst 10 Individuen (mindestens 5 Individuen) vermessen (Tab. 1). Die Methodik zur Untersuchung der Blattmerkmale folgte PEREZ-HARGUINDEGUY et al. (2013). Für jede Art wurden insgesamt 10 Blätter geerntet, pro Individuum je ein Blatt (Tab. 1). Falls weniger Individuen vorhanden waren, wurden zwei Blätter pro Individuum geerntet (mindestens 5 Individuen mit je zwei Blättern). Die Blattproben wurden in Plastiktüten mit Wasser feucht gehalten und in einer Kühlbox aufbewahrt. Im Labor wurden die Blätter mit einem Flachbettscanner (Auflösung: 300 dpi) gescannt und unter der Verwendung des Programmes WinFOLIA Pro (S) die Blattflächen analysiert. Anschließend wurde die Frischmasse eines jeden einzelnen Blattes bestimmt, in Papiertüten gelegt und

im Trockenschrank bei 80 °C 24 h getrocknet und erneut gewogen (Trockenmasse). Daraus ließen sich SLA (spezifische Blattfläche) und LDMC (leaf dry matter content) ermitteln. Weiterhin wurde das C/N-Verhältnis der Blätter analysiert (Einzelblattproben für die jeweilige *Stipa*-Art, gemischte Blattproben für die anderen Arten). Das Blattmaterial wurde in der Schwingmühle MM 400 (Retsch GmbH) gemahlen und danach dem C/N-Analyzer (vario EL cube, Elementar Analysensysteme GmbH) überführt. Dabei wurde der prozentuale C- und N-Gehalt (LCC = leaf carbon concentration, LNC = leaf nitrogen concentration) angegeben sowie das C/N-Verhältnis analysiert.

2.3 Datenanalyse

Es wurde eine Datenmatrix für die Umweltparameter und eine Datenmatrix für die funktionellen Merkmale erstellt. Die abiotischen Faktoren (Temperatur- und Bodenparameter) bzw. die jeweiligen funktionellen Merkmale stellten die abhängigen Variablen dar und wurden für die nachfolgenden Analysen logarithmisch transformiert (Daten des LDMC wurden wurzeltransformiert), um Normalverteilung zu erreichen. Zuvor wurden die abhängigen Variablen grafisch auf Normalverteilung und Homoskedastizität (Varianzhomogenität) geprüft (CRAWLEY 2007). Insbesondere wurde für jedes funktionelle Merkmal neben den ungewichteten Mittelwerten, zusätzlich die berechneten gewichteten Mittelwerte (CWM), also unter Einbeziehung der relativen Abundanz, pro Vegetationsaufnahme angegeben (Mittelwerte wurden über die transformierten, normalverteilten Daten berechnet). In der Summe wurden die relativen Abundanzen aller Arten multipliziert mit den Merkmalswerten aller Arten in einer Gesellschaft (gewichtete Mittel der funktionellen Merkmale pro Plot).

Um Unterschiede zwischen den *Stipa*-Rasen hinsichtlich abiotischer Faktoren und funktioneller Merkmale (ungewichtete Mittelwerte) darzustellen, wurde mithilfe linearer gemischter Modelle (bei LDMC und den Temperaturparametern wurde hier ausnahmsweise mit untransformierten Daten gerechnet) getestet, ob es signifikante Gruppenunterschiede gibt. Als unabhängige Variable wurden stets die von *Stipa*-Arten gekennzeichneten Gesellschaften festgelegt. Aufgrund von Veränderungen innerhalb der Vegetationsperiode wurde eine (statistische) Interaktion mit dem Datum (julianischer Tag) einbezogen (Datum * Gesellschaft), da die abhängigen Variablen zu unterschiedlichen Zeitpunkten untersucht wurden. Um Pseudoreplikation zu vermeiden, wurden genestete Zufallseffekte in die Modelle mit einbezogen (HURLBERT 1984). Dabei wurde der Zufallseffekt des Plots berücksichtigt, und zusätzlich noch der Zufallseffekt der Art genestet für die funktionellen Merkmale, wobei hier die festen Effekte über alle Arten hinweg und innerhalb der Arten getestet wurden. Anhand der linearen gemischten Modelle konnten auch intra- und interspezifische Variabilität beurteilt werden, welche mithilfe der einzelnen Varianzen der jeweiligen Zufallseffekte untersucht wurde. Die Irrtumswahrscheinlichkeit (p) der unabhängigen Variablen wurde mit einem F-Test geprüft. Alle statistischen Analysen wurden mit $p < 0,05$ als signifikant gewertet.

Mithilfe von Hauptkomponentenanalysen (PCA) wurden Gradienten funktioneller Merkmale dargestellt. In diesem Zusammenhang wurden Beziehungen zwischen den funktionellen Merkmalen und die Verteilung der *Stipa*-Rasen in einem dreidimensionalen Raum der Hauptkomponenten abgebildet. Dafür wurden die Mittelwerte und Varianzen, der im Vorfeld transformierten funktionellen Merkmale, auf 0 bzw. 1 skaliert. Von entscheidender Bedeutung sind die Eigenwerte, die der Variabilität der Hauptkomponenten entsprechen. Die Ergebnisse der PCA wurden grafisch in einem sogenannten „Biplot“ über die Merkmalszusammensetzung dargestellt. Dabei wurde gemittelt: 1) über alle Plots, 2)

über alle Arten und 3) über alle Individuen der *Stipa*-Rasen.

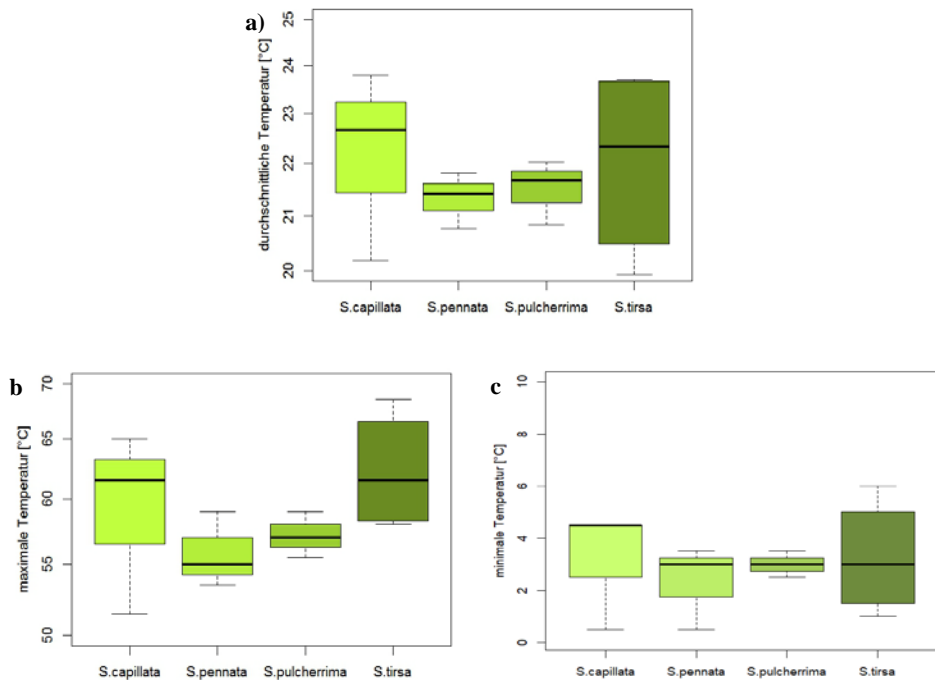


Abb. 1 Vergleich zwischen den vier *Stipa*-Rasen hinsichtlich ihrer Lufttagstemperaturen: a) durchschnittliche, b) maximale, c) minimale Lufttemperatur. Mithilfe von linearen gemischten Modellen wurde auf Unterschiede in den Mittelwerten geprüft (vgl. Tab. 2).

Fig. 1 Comparison of the four *Stipa* lawns with regard to their air day temperatures: a) mean, b) maximum, c) minimum air temperature. Using linear mixed models, testing for mean differences (see Table 2).

Mit einer Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA) wurde untersucht, ob die funktionellen Merkmale (CWM) der *Stipa*-Rasen durch abiotische Faktoren erklärt werden können. Dazu mussten einerseits Daten der Umwelt-Matrix und andererseits Daten der Merkmals-Matrix mit einberechnet werden. Die Ergebnisse der CCA wurden grafisch in einem sogenannten „Triplot“ gemeinsam über die Merkmalszusammensetzung und die Umweltfaktoren dargestellt. Mittels Permutationstest wurde das Gesamtmodell auf Signifikanz geprüft. Dabei werden die Residuen über das gesamte Modell gerechnet (TER BRAAK 1992). Generell wird eine Permutation immer unter der Nullhypothese durchgeführt, wenn die Residuen austauschbar sind (WELCH 1990).

Ferner wurde eine hierarchische Clusteranalyse (euklidisches Distanzmaß, Ward-Methode) durchgeführt, um alle untersuchten Arten bezüglich ihrer funktionellen Merkmale in Gruppen einzuteilen (k-Means-Algorithmus, $k = 4$). Für diese Analyse wurden die funktionellen Merkmale nach der Abundanz der Arten im jeweiligen Plot gewichtet.

Die statistische Auswertung erfolgte unter Verwendung des Programmes R 3.1.2 (R CORE TEAM 2014)

und den Paketen vegan (OKSANEN et al. 2014) und cluster (MAECHLER et al. 2015).

3 Ergebnisse

3.1 Abiotische Faktoren

Die verschiedenen *Stipa*-Rasen unterschieden sich nicht signifikant voneinander hinsichtlich ihrer Temperaturparameter im Tagesverlauf (Abb. 1, Tab. 2). Es waren auch keine signifikanten Unterschiede zu verschiedenen Zeitpunkten und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten zu verzeichnen (Tab. 2). Der Median der durchschnittlichen Temperatur (Mittelwerte aus 53 Tagen) lag je nach Gesellschaft zwischen 21 – 23 °C (Abb. 1a), der Median der maximalen Temperatur zwischen 55 – 63 °C (Abb. 1b) und der der minimalen Temperatur bei 3 °C (Abb. 1c). Die höchsten Temperaturen wurden für die *Stipa tirsia*-Rasen gemessen (bis zu 68 °C).

Tab. 2 Ergebnis der linearen gemischten Modelle. Vergleich zwischen den *Stipa*-Rasen hinsichtlich Temperaturparameter auf der Ebene der Plots. Das Aufnahmedatum wurde mit einbezogen. Der Zufallseffekt des Plots wurde mitberücksichtigt. Freiheitsgrade (df), mittlere Quadratsummen (MS), F-Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) sind angegeben.

Table 2 Result of the linear mixed models. Comparison between the *Stipa* lawns regarding temperature parameters at the plots level. The recording date was included. The random effect of the plot was taken into account. Degrees of freedom (df), mean square sums (MS), F-values and error probabilities (p) are given.

	df	MS	F	P
a) mittlere Temperatur				
Datum	1	2.53	1.32	0.302
Gesellschaft	3	0	0.01	0.999
Datum * Gesellschaft	3	2.83	1.48	0.326
Residuen	5	1.91		
b) maximale Temperatur				
Datum	1	39.39	2.1	0.207
Gesellschaft	3	15.57	0.83	0.531
Datum * Gesellschaft	3	34.34	1.84	0.258
Residuen	5	18.72		
c) minimale Temperatur				
Datum	1	4.96	1.71	0.248
Gesellschaft	3	3.13	0.4	0.758
Datum * Gesellschaft	3	10.98	1.33	0.363
Residuen	5	13.74		

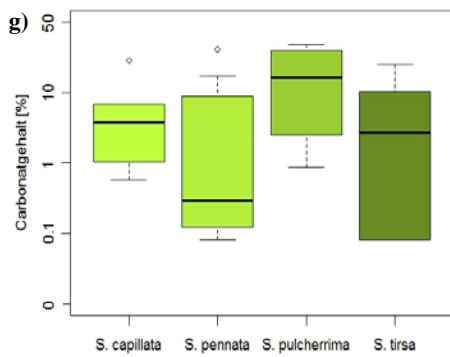
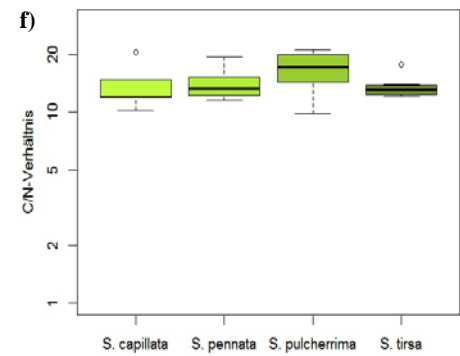
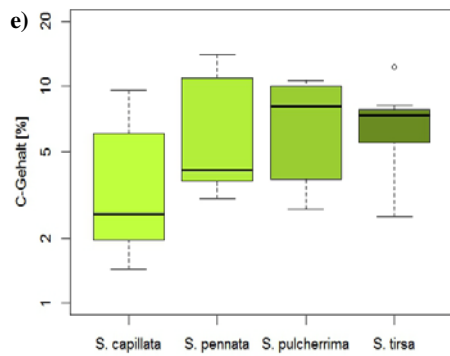
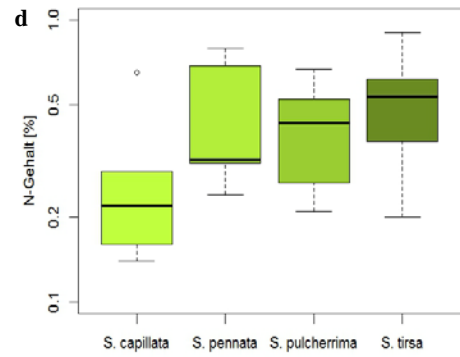
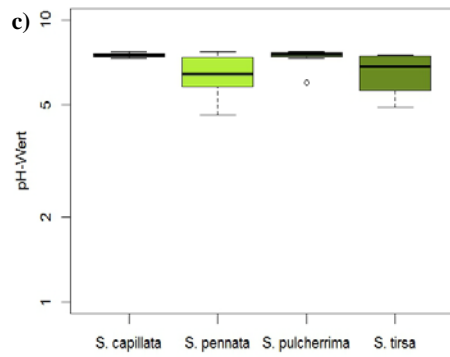
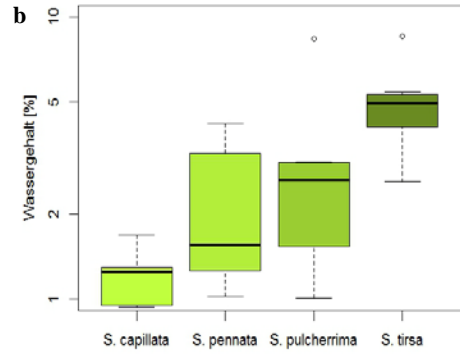
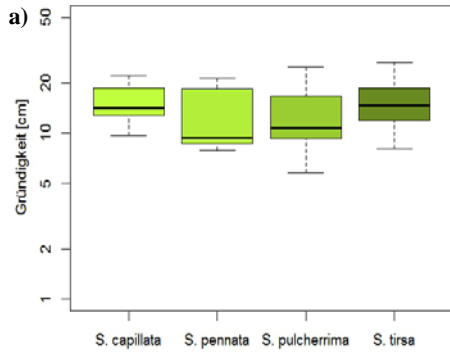


Abb. 2 Vergleich zwischen den vier *Stipa*-Rasen hinsichtlich ihrer Bodenparameter: a) Gründigkeit, b) Wassergehalt, c) pH-Wert, d) N-Gehalt, e) C-Gehalt, f) C/N-Verhältnis, g) Carbonatgehalt. Die y-Achsen sind logarithmisch skaliert. Mithilfe von linearen gemischten Modellen wurde auf Unterschiede in den Mittelwerten geprüft (vgl. Tab. 3).

Fig. 2 Comparison between the four *Stipa* lawns with regard to their soil parameters: a) soil depth, b) water content, c) pH-value, d) N content, e) C content, f) C/N ratio, g) carbonate content. The y-axes are scaled logarithmically. Using linear mixed models, testing for mean differences (see Table 3).

Tab. 3 Ergebnis der linearen gemischten Modelle. Vergleich zwischen den *Stipa*-Rasen hinsichtlich Bodenparameter auf der Ebene der Plots. Das Aufnahme datum wurde mit einbezogen (Gründigkeit unabhängig vom Datum). Der Zufallseffekt des Plots wurde mitberücksichtigt. Freiheitsgrade (df), mittlere Quadratsummen (MS), F-Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) sind angegeben. Fettdruck: $p < 0.05$.

Table 3 Result of the linear mixed models. Comparison between the *Stipa* lawns regarding soil parameters at the plots level. The recording date was included. The random effect of the plot was taken into account. Degrees of freedom (df), mean square sums (MS), F-values and error probabilities (p) are given. Bold: $p < 0.05$.

	df	MS	F	P
a) Gründigkeit				
Gesellschaft	3	0.10	0.62	0.608
Residuen	24	0.17		
b) Wassergehalt				
Datum	1	0.79	4.53	0.046
Gesellschaft	3	2.52	14.38	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	0.22	1.26	0.315
Residuen	20	0.18		
c) pH-Wert				
Datum	1	0.00	0.01	0.913
Gesellschaft	3	0.05	2.64	0.077
Datum * Gesellschaft	3	0.03	1.42	0.267
Residuen	20	0.02		
d) N-Gehalt				
Datum	1	0.02	0.08	0.784
Gesellschaft	3	0.72	3.46	0.036
Datum * Gesellschaft	3	0.23	1.11	0.368
Residuen	20	0.21		
e) C-Gehalt				
Datum	1	0.00	0.01	0.918
Gesellschaft	3	0.96	3.18	0.046
Datum * Gesellschaft	3	0.57	1.90	0.163
Residuen	20	0.30		
f) C/N-Verhältnis				
Datum	1	0.01	0.14	0.716
Gesellschaft	3	0.09	2.31	0.107
Datum * Gesellschaft	3	0.08	2.26	0.113
Residuen	20	0.04		
g) Carbonatgehalt				
Datum	1	0.13	0.03	0.872
Gesellschaft	3	10.20	2.13	0.128
Datum * Gesellschaft	3	3.80	0.79	0.511
Residuen	20	4.79		

Bei den Bodenparametern gab es signifikante Unterschiede zwischen den jeweiligen *Stipa*-Rasen in Bezug auf Wassergehalt, N-Gehalt und C-Gehalt des Bodens (Tab. 3b, 3d, 3e). Zudem waren für den Wassergehalt signifikante Unterschiede zwischen den Zeitpunkten der Probenahme ersichtlich (Tab. 3b). Die *Stipa capillata*-Rasen hatten einen geringeren Wassergehalt (Median etwa 1,5 %) im Vergleich zu den anderen *Stipa*-Rasen; wobei die *Stipa tirsia*-Rasen den höchsten Wassergehalt (Median etwa 5 %) aufwiesen (Abb. 2b). Auch der N-Gehalt und C-Gehalt waren bei den *Stipa capillata*-Rasen geringer (N: ca. 0,2 %, C: ca. 2,5 %) im Vergleich zu den anderen Rasen (N: ca. 0,5 %, C: ca. 5 %) (Abb. 2d, 2e). Hinsichtlich der Parameter Gründigkeit, pH-Wert, C/N-Verhältnis und Carbonatgehalt waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, den Gesellschaften und der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten vorzuweisen (Tab. 3a, 3c, 3f, 3g). Diese Parameter zeigten für alle *Stipa*-Rasen einen vergleichsweise ähnlichen Trend in den Medianen: Gründigkeit lag zwischen 10 – 15 cm (Abb. 2a), pH-Wert lag bei 7 (Abb. 2c), C/N-Verhältnis lag zwischen 13 – 15 (Abb. 2f) und Carbonatgehalt schwankte stark zwischen minimal 0,1 % und maximal 45 % (Abb. 2g).

3.2 Funktionelle Merkmale

Bezüglich der Wuchshöhe (Median ca. 15 cm) waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Gesellschaften, den jeweiligen Zeitpunkten und der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu verschiedenen Zeitpunkten zu verzeichnen (Abb. 3a, Tab. 4a, Tab. 5a). Allerdings gab es signifikante Unterschiede innerhalb der Arten zwischen den *Stipa*-Rasen, sowie zu unterschiedlichen Zeitpunkten und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten (Tab. 6a). Die *Stipa*-Rasen unterschieden sich in der Blattfläche (Median ca. 185 mm²) nicht signifikant (Abb. 3b), sowohl über alle Plots (Tab. 4b) als auch über alle Arten (Tab. 5b). Es waren keine signifikanten Unterschiede zu verschiedenen Zeitpunkten und keine interaktiven Effekte von Datum * Gesellschaft sichtbar. Jedoch waren innerhalb der Arten zwischen den *Stipa*-Rasen signifikante Unterschiede zu erkennen, auch zu unterschiedlichen Zeitpunkten und zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten (Tab. 6b). Bezüglich der Blatttrockenmasse (Median ca. 15 mg) waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Gesellschaften, dem jeweiligen Datum und der Interaktion Datum * Gesellschaft zu verzeichnen (Abb. 3c, Tab. 4c, Tab. 5c). Innerhalb der Arten zwischen den unterschiedlichen Xerothermrassen ergaben sich signifikante Unterschiede zu unterschiedlichen Zeitpunkten und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten (Tab. 6c).

Hinsichtlich LDMC (450 – 500 mg/g) ergaben sich über alle Plots keine signifikanten Unterschiede zwischen den unterschiedlichen *Stipa*-Rasen (Abb. 3d, Tab. 4d) sowohl zu den unterschiedlichen Terminen als auch in der Interaktion zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten. Wenn alle Arten gemeinsam betrachtet wurden, zeigten sich ebenso wenig signifikante Unterschiede (Tab. 5d), aber signifikante Unterschiede innerhalb der Arten zwischen den *Stipa*-Rasen, sowie zu unterschiedlichen Zeitpunkten und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu verschiedenen Zeitpunkten (Tab. 6d). Die SLA (13 – 15 mm²/mg) unterschied sich nicht zwischen den unterschiedlichen Zeitpunkten, aber wies signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf (Abb. 3e, Tab. 4e). Wenn alle Arten gemeinsam betrachtet wurden, waren keine signifikanten Unterschiede

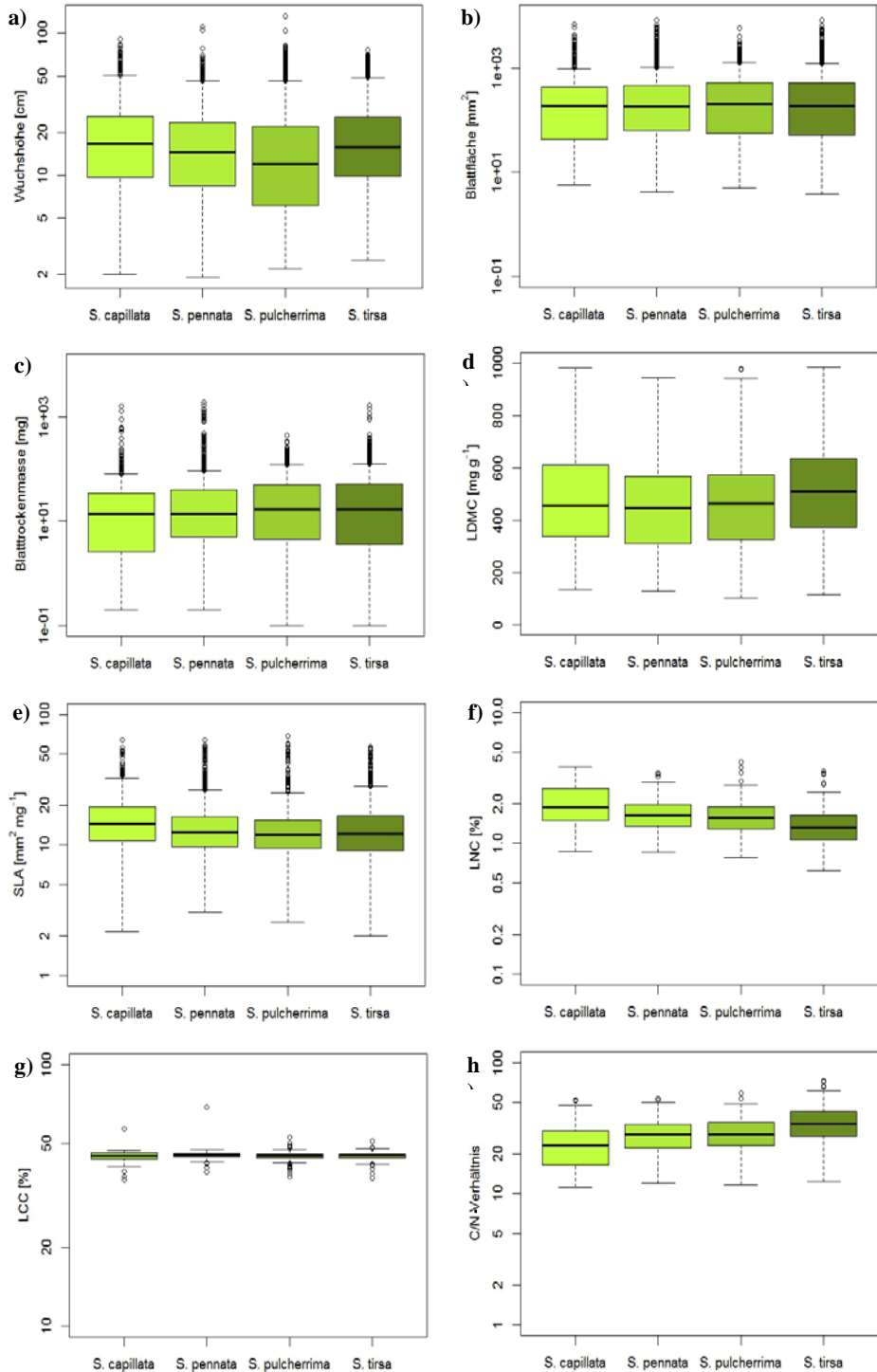


Abb. 3 Vergleich zwischen den vier *Stipa*-Rasen hinsichtlich ihrer funktionellen Merkmale: a) Wuchshöhe, b) Blattfläche, c) Blatttrockenmasse, d) LDMC, e) SLA, f) LNC, g) LCC, h) C/N-Verhältnis. Die y-Achsen sind logarithmisch skaliert (Abb. d untransformierte Daten). Mithilfe von linearen gemischten Modellen wurde auf Unterschiede in den Mittelwerten geprüft (vgl. Tab. 4, Tab. 5, Tab. 6).

Fig. 3 Comparison between the four *Stipa* lawns with regard to their functional traits: a) plant height, b) leaf area, c) leaf dry mass, d) LDMC, e) SLA, f) LNC, g) LCC, h) C/N ratio. The y-axes are logarithmically scaled (Fig. d untransformed data). Using linear mixed models, testing for mean differences (see Table 4, Table 5, Table 6).

zwischen den verschiedenen Xerothermrassen erkennbar, jedoch signifikante Unterschiede in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu verschiedenen Zeitpunkten (Tab. 5e), und signifikante Unterschiede innerhalb der Arten zwischen den *Stipa*-Rasen (Tab. 6e).

Im Hinblick auf LNC zeigten sich über alle Plots (Tab. 4f) und über alle Arten (Tab. 5f) signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen, aber nicht zu den unterschiedlichen Zeitpunkten. Ebenfalls waren signifikante Unterschiede innerhalb der Arten zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten nachweisbar (Tab. 6f). Es zeichnete sich ein abnehmender Trend zwischen den jeweiligen *Stipa*-Rasen ab (Abb. 3f). Die *Stipa capillata*-Rasen hatten signifikant höhere LNC (ca. 2 %) gegenüber den *Stipa tirsia*-Rasen (ca. 1,5 %). Die verschiedenen *Stipa*-Rasen unterschieden sich bezüglich LCC (ca. 45 %) nicht signifikant voneinander, wenn über alle Plots (Abb. 3g, Tab. 4g), alle Arten (Tab. 5g) und innerhalb der Arten zwischen den Gesellschaften (Tab. 6g) gemittelt wurde. Es waren keine signifikanten Unterschiede zu verschiedenen Zeitpunkten und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten vorhanden (Tab. 4g, Tab. 5g, Tab. 6g). Das C/N-Verhältnis wies signifikante Unterschiede zwischen den unterschiedlichen *Stipa*-Rasen auf, jedoch nicht zwischen den unterschiedlichen Zeitpunkten, wenn die Plots (Tab. 4h) und alle Arten gemeinsam (Tab. 5h) betrachtet wurden. Innerhalb der Arten zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen waren auch signifikante Unterschiede und in der Interaktion zwischen den Gesellschaften zu unterschiedlichen Zeitpunkten erkennbar (Tab. 6h). Im Vergleich zur LNC, war beim C/N-Verhältnis ein zunehmender Trend zwischen den jeweiligen *Stipa*-Rasen zu sehen (Abb. 3h). Die *Stipa capillata*-Rasen hatten ein signifikant geringeres C/N-Verhältnis mit ca. 23 gegenüber den *Stipa tirsia*-Rasen mit ca. 35.

Tab. 4 Ergebnis der linearen gemischten Modelle. Vergleich zwischen den *Stipa*-Rasen hinsichtlich funktioneller Merkmale, wenn die Plots (28 Vegetationsaufnahmen) betrachtet werden. Freiheitsgrade (df), mittlere Quadratsummen (MS), F- Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) sind angegeben. Fettdruck: $p < 0.05$.

Table 4 Result of the linear mixed models. Comparison between the *Stipa* lawns regarding functional traits when considering the plots (28 vegetation surveys). The recording date was included. The random effect of the plot was taken into account. Degrees of freedom (df), mean square sums (MS), F-values and error probabilities (p) are given. Bold: $p < 0.05$.

	df	MS	F	P
a) Wuchshöhe				
Datum	1	47.57	3.07	0.095
Gesellschaft	3	4.27	0.28	0.842
Datum * Gesellschaft	3	3.53	0.23	0.876
Residuen	20	15.49		
b) Blattfläche				
Datum	1	0.00	0.00	0.997
Gesellschaft	3	2.28	0.16	0.922
Datum * Gesellschaft	3	2.46	0.17	0.913
Residuen	20	14.21		
c) Blatttrockenmasse				
Datum	1	0.00	0.00	0.986
Gesellschaft	3	16.71	1.71	0.199
Datum * Gesellschaft	3	6.40	0.65	0.591
Residuen	20	9.83		
d) LDMC				
Datum	1	1806301	3.21	0.088
Gesellschaft	3	317562	0.57	0.645
Datum * Gesellschaft	3	692869	1.23	0.324
Residuen	20	562322		
e) SLA				
Datum	1	0.00	0.00	0.976
Gesellschaft	3	6.86	3.49	0.035
Datum * Gesellschaft	3	7.75	3.94	0.023
Residuen	20	1.97		
f) LNC				
Datum	1	0.53	1.24	0.278
Gesellschaft	3	2.92	6.82	0.002
Datum * Gesellschaft	3	0.63	1.46	0.255
Residuen	20	0.43		
g) LCC				
Datum	1	0.00	0.01	0.925
Gesellschaft	3	0.00	1.63	0.215
Datum * Gesellschaft	3	0.00	1.03	0.402
Residuen	20	0.00		
h) C/N-Verhältnis				
Datum	1	0.53	1.18	0.290
Gesellschaft	3	2.91	6.52	0.003
Datum * Gesellschaft	3	0.65	1.46	0.256
Residuen	20	0.45		

Tab. 5 Ergebnis der linearen gemischten Modelle. Vergleich zwischen den *Stipa*-Rasen hinsichtlich funktioneller Merkmale, wenn über alle Arten hinweg betrachtet wird. Das Aufnahmedatum wurde mit einbezogen. Der Zufallseffekt der Art wurde mitberücksichtigt. Freiheitsgrade (df), mittlere Quadratsummen (MS), F-Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) sind angegeben. Fettdruck: $p < 0.05$.

Table 5 Result of the linear mixed models. Comparison between the *Stipa* lawns regarding functional traits when considered across all species. The recording date was included. The random effect of the species was taken into account. Degrees of freedom (df), mean square sums (MS), F-values and error probabilities (p) are given. Bold: $p < 0.05$.

	df	MS	F	P
a) Wuchshöhe				
Datum	1	12.41	0.64	0.425
Gesellschaft	3	20.24	1.05	0.375
Datum * Gesellschaft	3	14.62	0.76	0.521
Residuen	90	19.28		
b) Blattfläche				
Datum	1	114.01	1.21	0.274
Gesellschaft	3	46.56	0.49	0.687
Datum * Gesellschaft	3	21.38	0.28	0.877
Residuen	86	94.18		
c) Blatttrockenmasse				
Datum	1	105.55	0.92	0.341
Gesellschaft	3	85.41	0.74	0.530
Datum * Gesellschaft	3	51.33	0.45	0.721
Residuen	86	115.22		
d) LDMC				
Datum	1	1849839	2.21	0.141
Gesellschaft	3	323997	0.39	0.762
Datum * Gesellschaft	3	307326	0.37	0.777
Residuen	86	836073		
e) SLA				
Datum	1	0.16	0.03	0.864
Gesellschaft	3	8.25	1.49	0.223
Datum * Gesellschaft	3	16.52	2.98	0.036
Residuen	86	5.54		
f) LNC				
Datum	1	1.00	3.03	0.086
Gesellschaft	3	2.27	6.88	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	0.32	0.97	0.412
Residuen	84	0.33		
g) LCC				
Datum	1	0.00	0.49	0.487
Gesellschaft	3	0.01	0.77	0.512
Datum * Gesellschaft	3	0.01	0.85	0.473
Residuen	84	0.01		
h) C/N-Verhältnis				
Datum	1	1.13	2.99	0.087
Gesellschaft	3	2.21	5.87	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	0.29	0.77	0.517
Residuen	84	0.38		

Tab. 6 Ergebnis der linearen gemischten Modelle. Vergleich zwischen den *Stipa*-Rasen hinsichtlich funktioneller Merkmale, wenn innerhalb der Arten zwischen den Gesellschaften betrachtet wird. Das Aufnahmedatum wurde mit einbezogen. Der Zufallseffekt der Art wurde mitberücksichtigt. Freiheitsgrade (df), mittlere Quadratsummen (MS), F- Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) sind angegeben. Fettdruck: $p < 0.05$.

Table 6 Result of the linear mixed models. Comparison between the *Stipa* lawns regarding functional traits when viewed within species between communities. The recording date was included. The random effect of the species was taken into account. Degrees of freedom (df), mean square sums (MS), F-values and error probabilities (p) are given. Bold: $p < 0.05$.

	df	MS	F	P
a) Wuchshöhe				
Datum	1	35.16	227.74	< 0.001
Gesellschaft	3	2.16	13.78	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	0.68	4.32	0.005
Residuen	3948	0.16		
b) Blattfläche				
Datum	1	40.65	235.80	< 0.001
Gesellschaft	3	1.66	9.62	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	1.77	10.30	< 0.001
Residuen	3898	0.17		
c) Blatttrockenmasse				
Datum	1	38.26	157.57	< 0.001
Gesellschaft	3	0.19	0.77	0.513
Datum * Gesellschaft	3	2.45	10.11	< 0.001
Residuen	3898	0.24		
d) LDMC				
Datum	1	568760	38.86	< 0.001
Gesellschaft	3	175296	11.98	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	450453	30.78	< 0.001
Residuen	3898	14636		
e) SLA				
Datum	1	0.04	0.36	0.550
Gesellschaft	3	2.01	19.87	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	1.73	17.12	< 0.001
Residuen	3898	0.10		
f) LNC				
Datum	1	0.05	0.86	0.354
Gesellschaft	3	1.20	22.63	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	0.83	15.69	< 0.001
Residuen	508	0.05		
g) LCC				
Datum	1	0.00	2.51	0.114
Gesellschaft	3	0.00	1.88	0.132
Datum * Gesellschaft	3	0.00	2.16	0.092
Residuen	508	0.00		
h) C/N-Verhältnis				
Datum	1	0.03	0.53	0.466
Gesellschaft	3	1.25	23.69	< 0.001
Datum * Gesellschaft	3	0.83	15.73	< 0.001
Residuen	508	0.05		

3.3 Gradienten funktioneller Merkmale

Die Hauptkomponentenanalyse (PCA) zeigt die Verteilung der ungewichteten Mittel der funktionellen Merkmale pro Plot innerhalb der *Stipa*-Rasen (Abb. 4). Die ersten drei Hauptkomponenten erklärten zusammen ca. 81 % der Variabilität. Hier waren im Raum der ersten und zweiten Hauptkomponente die Parameter Wuchshöhe, Blattfläche und Blatttrockenmasse positiv miteinander korreliert (Abb. 4a). SLA und LNC waren ebenfalls positiv miteinander korreliert, jedoch gegenüber den zuvor genannten negativ. Zu LDMC stehen diese fast orthogonal, also unkorreliert. Diese Beziehung wurde auch im Raum der zweiten und dritten Hauptkomponente deutlich (Abb. 4b). Außerdem war LDMC einerseits mit LCC hoch, andererseits mit dem C/N-Verhältnis gering positiv korreliert, und mit der Wuchshöhe, Blattfläche und Blatttrockenmasse negativ korreliert (Abb. 4a). LNC und C/N-Verhältnis waren miteinander unkorreliert, ebenso die Blattfläche und LCC. Insbesondere LNC lud mit hohen negativen Werten auf der zweiten Hauptkomponente und zeigte auf dieser die höchste Varianz. Anhand der Gradienten war eine Differenzierung zwischen *Stipa capillata*- und *Stipa tirsia*-Rasen für die jeweiligen Plots (pro Vegetationsaufnahme) nachweisbar (Abb. 4a, 4b). Auch das C/N-Verhältnis und LNC differenzierten zwischen diesen beiden *Stipa*-Rasen, wobei weitere Differenzierungen nicht zu erkennen waren.

Eine PCA der Verteilung der CWM der funktionellen Merkmale erklärte auf den ersten drei Achsen zusammen ca. 98 % der Variabilität (Abb. 5). LDMC, C/N-Verhältnis und LCC waren positiv korreliert, während LNC und C/N-Verhältnis miteinander unkorreliert waren. Auch hier differenzierten C/N-Verhältnis und LNC zwischen den *Stipa tirsia*- und *Stipa capillata*-Rasen (Abb. 5a). Die Erklärungskraft der dritten Hauptkomponente ist zu gering für eine sinnvolle Interpretation (Abb. 5b).

Die Verteilung der funktionellen Merkmale über die einzelnen Arten innerhalb der *Stipa*-Rasen zeigt, dass die ersten drei Hauptkomponenten zusammen ca. 45 % der Variabilität erklären (Abb. 6). Der LDMC war zusammen mit LCC und C/N-Verhältnis positiv, gegenüber SLA und LNC negativ korreliert (Abb. 6a). Das C/N-Verhältnis und LNC waren miteinander stark negativ korreliert. Blattfläche und Blatttrockenmasse waren gemeinsam positiv korreliert und besaßen auf der zweiten Hauptkomponente die höchste Varianz. Beide Parameter waren auch mit der Wuchshöhe positiv korreliert, welche auf der dritten Hauptkomponente mit hohen negativen Werten lud (Abb. 6b). Anhand dieser PCA zeigten sich keine Differenzierungen zwischen den Arten. Somit zeigte sich keine Differenzierung zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen, wenn alle Arten gemeinsam betrachtet wurden.

Weiterhin wurde eine PCA über die Verteilung der funktionellen Merkmale aller Individuen innerhalb der *Stipa*-Rasen durchgeführt, in der alle vier Rasentypen sehr eng beieinander lagen und somit keine Differenzierung zwischen ihnen erkennbar war (Abb. 7).

In der Clusteranalyse war eine Gruppe von Arten besonders hervorzuheben, die sich stark funktionell von den anderen Gruppen abgrenzte (Abb. 9, im Anhang). Diese enthielt die Arten *Stipa capillata*, *Stipa pennata*, *Stipa pulcherrima*, *Stipa tirsia*, *Bromus erectus* und *Sesleria caerulea*. Die anderen Gruppen waren auf funktioneller Basis nicht eindeutig voneinander differenzierbar, da innerhalb dieser Gruppen viele unterschiedliche Gräser und Kräuter gemeinsam enthalten waren (vgl. MEIER & PARTZSCH 2018).

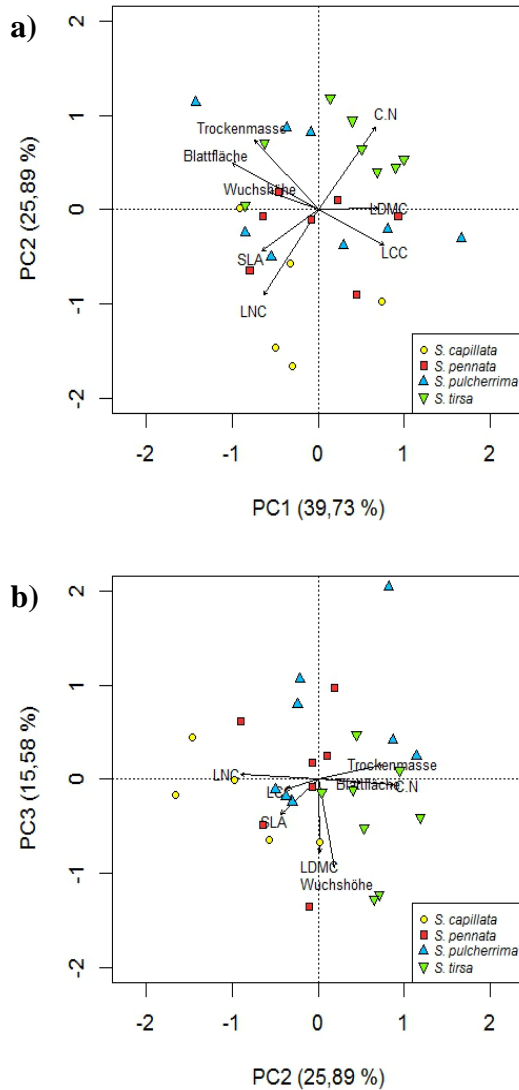


Abb. 4 Hauptkomponentenanalyse (PCA) der Verteilung der ungewichteten Mittel der funktionellen Merkmale (Wuchshöhe, (Blatt-) Trockenmasse, Blattfläche, LDMC, SLA, LNC, LCC, C.N (C/N-Verhältnis)) pro Plot innerhalb der *Stipa*-Rasen im Raum der a) ersten und zweiten Hauptkomponente und b) zweiten und dritten Hauptkomponente. Symbole und Farben entsprechen den Plots (insgesamt 28 Vegetationsaufnahmen) der jeweiligen *Stipa*-Rasen. Die Anteile erklärter Variabilität sind an den Achsen angegeben.

Fig. 4 Principal component analysis (PCA) of the distribution of unweighted means of the functional traits (plant height, (leaf) dry mass, leaf area, LDMC, SLA, LNC, LCC, CN (C/N ratio)) per plot within the *Stipa* lawns in the space of a) first and second component and b) second and third component. Symbols and colors correspond to the plots (a total of 28 vegetation surveys) of the respective *Stipa* lawns. The proportions of declared variability are indicated on the axes.

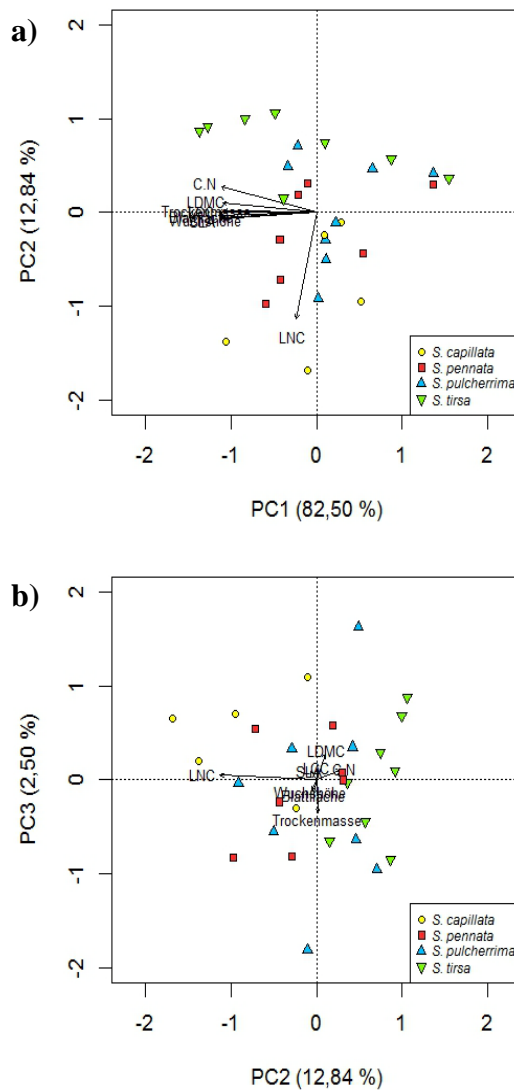


Abb. 5 Hauptkomponentenanalyse (PCA) der Verteilung der CWM der funktionellen Merkmale (Wuchshöhe, (Blatt-) Trockenmasse, Blattfläche, LDMC, SLA, LNC, LCC, C.N (C/N-Verhältnis)) innerhalb der *Stipa*-Rasen im Raum der a) ersten und zweiten Hauptkomponente und b) zweiten und dritten Hauptkomponente. Symbole und Farben entsprechen den Plots (insgesamt 28 Vegetationsaufnahmen) der jeweiligen *Stipa*-Rasen. Die Anteile erklärter Variabilität sind an den Achsen angegeben.

Fig. 5 Principal component analysis (PCA) of the distribution of CWM of the functional traits (plant height, (leaf) dry mass, leaf area, LDMC, SLA, LNC, LCC, CN (C/N ratio)) per plot within the *Stipa* lawns in the space of a) first and second component and b) second and third component. Symbols and colors correspond to the plots (a total of 28 vegetation surveys) of the respective *Stipa* lawns. The proportions of declared variability are indicated on the axes

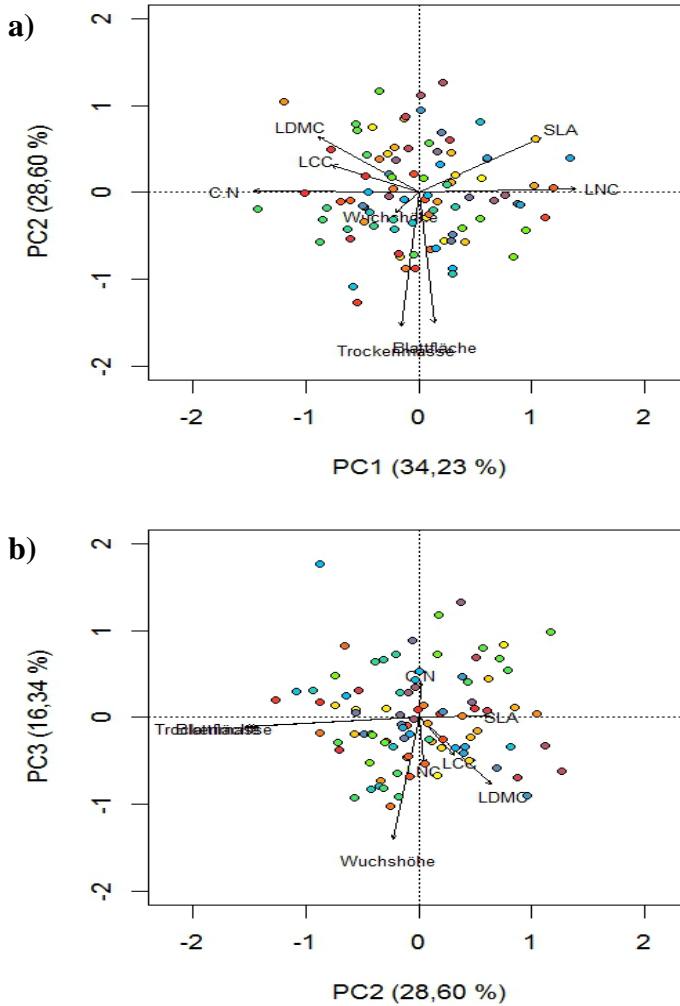


Abb. 6 Hauptkomponentenanalyse (PCA) der Verteilung der funktionellen Merkmale (Wuchshöhe, (Blatt-) Trockenmasse, Blattfläche, LDMC, SLA, LNC, LCC, C.N (C/N-Verhältnis)) pro Art innerhalb der *Stipa*-Rasen im Raum der a) ersten und zweiten Hauptkomponente und b) zweiten und dritten Hauptkomponente. Punkte stellen die Arten dar, Farben entsprechen des jeweiligen *Stipa*-Rasens (verschiedene Farben, da viele Arten in mehreren *Stipa*-Rasen vorhanden waren). Die Anteile erklärter Variabilität sind an den Achsen angegeben.

Fig. 6 Principal component analysis (PCA) of the distribution of unweighted means of the functional traits (plant height, (leaf) dry mass, leaf area, LDMC, SLA, LNC, LCC, CN (C/N ratio)) per species within the *Stipa* lawns in the space of a) first and second component and b) second and third component. Points represent the species, colors correspond to the respective *Stipa* lawn (different colors because many species were present in several *Stipa* lawns). The proportions of declared variability are indicated on the axes.

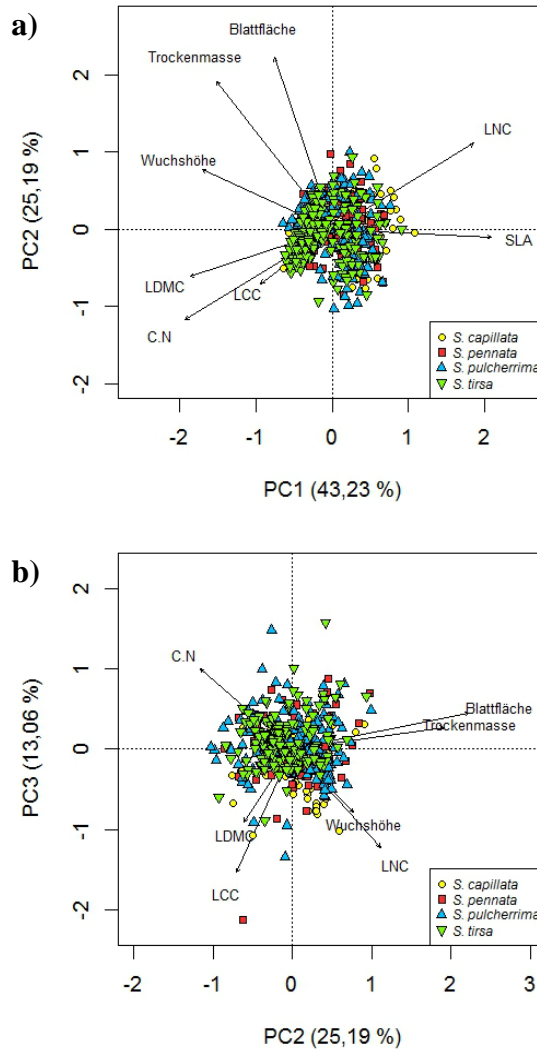


Abb. 7 Hauptkomponentenanalyse (PCA) der Verteilung der ungewichteten Mittel der funktionellen Merkmale (Wuchshöhe, (Blatt-) Trockenmasse, Blattfläche, LDMC, SLA, LNC, LCC, C.N (C/N-Verhältnis)) pro Individuum innerhalb der *Stipa*-Rasen im Raum der a) ersten und zweiten Hauptkomponente und b) zweiten und dritten Hauptkomponente. Symbole und Farben entsprechen den Individuen der jeweiligen *Stipa*-Rasen. Die Anteile erklärter Variabilität sind an den Achsen angegeben.

Fig. 7 Principal component analysis (PCA) of the distribution of unweighted means of the functional traits (plant height, (leaf) dry mass, leaf area, LDMC, SLA, LNC, LCC, CN (C/N ratio)) per individual within the *Stipa* lawns in the space of a) first and second component and b) second and third component. Symbols and colors correspond to the individuals of the respective *Stipa* lawns. The proportions of declared variability are indicated on the axes.

3.4 Einfluss abiotischer Faktoren auf funktionelle Merkmale

Die CCA zeigt, dass die funktionellen Merkmale (CWM) der *Stipa*-Rasen nicht durch abiotische Faktoren beeinflusst wurden (Abb. 8). Die beiden Achsen erklärten gemeinsam ca. 81 % der Variabilität. Auch konnten die *Stipa*-Rasen nicht durch Gründigkeit, N-Gehalt, C-Gehalt, Carbonatgehalt und pH-Wert des Bodens differenziert werden (Gesamtmodell: 999 Permutationen, $p = 0,4$). Einzig Wassergehalt und minimale Temperatur (negativ zueinander) konnten zwischen *Stipa tirsae*- und *Stipa capillata*-Rasen differenzieren. Die Werte der funktionellen Merkmale (CWM) waren im Raum der CCA um den Koordinatenursprung angeordnet und besaßen daher keine Variabilität in Bezug auf die abiotischen Faktoren.

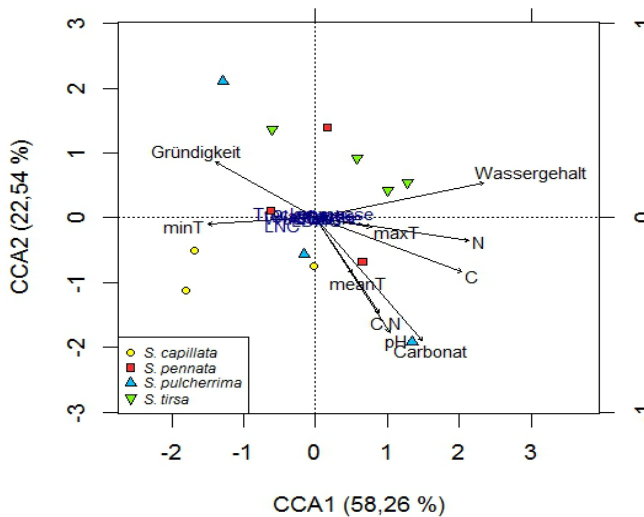


Abb. 8 Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA). Einfluss von abiotischen Faktoren auf den CWM der funktionellen Merkmale für die verschiedenen *Stipa*-Rasen im Raum der ersten und zweiten Hauptkomponente. Umweltvariablen sind als Vektorpfeile dargestellt (meanT (durchschnittliche Temperatur), maxT (maximale Temperatur), minT (minimale Temperatur), Gründigkeit, Wassergehalt, pH-Wert, N-Gehalt, C-Gehalt, C.N (C/N-Verhältnis), Carbonatgehalt). Funktionelle Merkmale (Wuchshöhe, Blatttrockenmasse, Blattfläche, LDMC, SLA, LNC, LCC, C.N (C/N-Verhältnis)) sind als Zentroide dargestellt (blaue Schrift). Symbole und Farben entsprechen den Plots (Datensatz über 13 Plots) der jeweiligen *Stipa*-Rasen. Die Anteile erklärter Variabilität sind an den Achsen angegeben. Das Ergebnis ist für das Gesamtmodell nicht signifikant (999 Permutationen, $p = 0,4$).

Fig. 8 Canonical correspondence analysis (CCA). Influence of abiotic factors on the CWM of the functional traits for the various *Stipa* lawns in the space of the first and second component. Environmental variables are represented as vector arrows (meanT (average temperature), maxT (maximum temperature), minT (minimum temperature), soil depth, water content, pH-value, N content, C content, CN (C/N ratio), carbonate content). Functional traits (plant height, leaf dry mass, leaf area, LDMC, SLA, LNC, LCC, C.N (C/N ratio)) are represented as centroids (blue text). Symbols and colors correspond to the plots (data over 13 plots) of the respective *Stipa* lawn. The proportions of declared variability are indicated on the axes. The result is not significant for the whole model (999 permutations, $p = 0.4$).

4 Diskussion

Mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit konnten wir nicht nachweisen, dass sich die unterschiedlichen von *Stipa* dominierten Xerothermrasen Mitteldeutschlands in ihren abiotischen Faktoren und funktionellen Merkmalen unterscheiden. Zudem wurden die funktionellen Merkmale der *Stipa*-Rasen nicht durch abiotische Faktoren beeinflusst.

Abiotische Faktoren

Hinsichtlich der Lufttemperatur waren keine signifikanten Unterschiede zu verzeichnen, obwohl für die *Stipa tirsata*-Rasen in der Tendenz höhere Temperaturen verzeichnet wurden (vgl. MEIER 2017). Exposition, Inklination und die Deckung der Krautschicht wirken sich nur geringfügig auf das Mikroklima der jeweiligen *Stipa*-Rasen aus. BECKER (1999) ermittelte für das Teucro-Seslerietum caricetum am Schafberg (Freyburg/Unstrut), in 5 cm Höhe über der Bodenoberfläche, einen Temperaturbereich von 27 – 33 °C (Sommermonate). Wir konnten für die untersuchten Xerothermrasen einen etwas geringeren durchschnittlichen Temperaturbereich von 21 – 23 °C in Bodennähe erfassen. Hinzu kommt, dass wir für die *Stipa*-Rasen einen maximalen Temperaturbereich von 55 – 63 °C in Bodennähe nachweisen konnten. Im Gegensatz dazu konnte ein Maximum von 47 – 52 °C der ertragbaren Temperaturbelastung für krautige Arten, die an verhältnismäßig sonnigen Standorten vorkamen, erfasst werden (LARCHER 1994). Somit kann Trockenstress die Photosyntheseleistung von Xerothermrasenarten erheblich reduzieren (GLOSER 1967). Hinsichtlich der Bodenparameter zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den unterschiedlichen *Stipa*-Rasen, mit Ausnahme des Wassergehaltes, N-Gehaltes und C-Gehaltes, die vor allem in den *Stipa tirsata*-Rasen signifikant höher war als in den *Stipa capillata*-Rasen. Hierbei spielt jedoch der Zeitpunkt der jeweiligen Probenahme eine wichtige Rolle. Außerdem hatten die *Stipa capillata*-Rasen einen signifikant geringeren N-Gehalt und C-Gehalt als die *Stipa pennata*- und *Stipa pulcherrima*-Rasen. Da die *Stipa tirsata*-Rasen hohe Deckungsgrade nahe 100 % besitzen (MEIER & PARTZSCH 2018), waren die Böden nährstoffreicher und konnten mehr Wasser speichern. Für diese Bestände gab MAHN (1965) den Bodentyp "degradierter Tschernosem mit mächtigem humosen Oberboden" an. Über alle Standorte hinweg konnte ein enges C/N-Verhältnis im Boden der *Stipa*-Rasen zwischen 13 und 15 festgestellt werden, was eine hohe Stickstoffverfügbarkeit anzeigte. Je niedriger (enger) das C/N-Verhältnis, desto höher ist die mikrobielle Aktivität und die damit verbundene fortgeschrittene Humifizierung (BLUME et al. 2010). Dementsprechend gehen schnelle Zersetzungsraten von Streuschichten in der Regel mit einem hohen N-Gehalt einher (GOMEZ et al. 2002, CHAPIN 2003), was in dieser Studie insbesondere für die *Stipa tirsata*-Rasen zutrifft. Für von *Stipa krylovii* dominierte Rasen der Inneren Mongolei wurde gezeigt, dass die mineralische Stickstoffproduktion durch erhöhte Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit begünstigt wird (LI et al. 2014). Dieser Trend wurde auch in der vorliegenden Arbeit durch die jeweiligen N-Gehalte und Wassergehalte der verschiedenen *Stipa*-Rasen widerspiegelt. Ferner wird darauf hingewiesen, dass Horstgräser Hügel aus organischen Ablagerungen und Bodenpartikeln bilden, die mehr Wasser speichern können und einen höheren Nährstoffgehalt aufweisen (SÁNCHEZ & PUIGDEFÁBREGAS 1994, PUIGDEFÁBREGAS et al. 1996). Vergleicht man die *Stipa*-Rasen des Vinschgaus in Südtirol mit denen in Mitteldeutschland, so hatten diese Böden ein annähernd gleiches C/N-Verhältnis (FLORINETH 1974).

Allgemein lagen die pH-Werte der Böden im neutralen bis schwach alkalischen Bereich, was auch anhand der Zeigerwertspektren der Reaktionszahlen verdeutlicht werden konnte (MEIER & PARTZSCH

2018). Der Carbonatgehalt variierte allerdings stark zwischen den einzelnen Standorten, was auch MAHN (1965) und HENSEN (1995) bereits nachweisen konnten. Einige der von uns untersuchten *Stipa pennata*- und *Stipa tirsia*-Rasen waren nahezu carbonatfrei. Die geringe Gründigkeit des Bodens (im Mittel 10 – 15 cm) bei allen *Stipa*-Rasen zeigte einen begrenzt verfügbaren Wurzelraum und mäßige Nährstoffverfügbarkeit an (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Funktionelle Merkmale

Wir fanden keine signifikanten Unterschiede in den funktionellen Merkmalen zwischen den *Stipa*-Rasen, mit Ausnahme der Parameter SLA, LNC und C/N-Verhältnis.

Im Allgemeinen besitzen nährstoffarme Standorte eine relativ geringe SLA und LNC, aber einen hohen LDMC (REICH et al. 1999, LAVOREL & GARNIER 2002, GARNIER et al. 2004), was wir für die *Stipa*-Rasen bestätigen konnten. Schließlich weist das auf geringe Photosynthese- und relative Wachstumsraten sowie lange Blattlebensdauer und hohe Blatttrockenmasse der Xerothermrassen hin (REICH et al. 1999). Daher wird auch im Zuge des „Leaf Economics Spectrum“ von der sogenannten „Strategie der konservativen Ressourcennutzung“ gesprochen, indem solche langsam wachsenden Pflanzen ressourcenarmer Standorte in eine Erhaltung und langsame Rückführung von Nährstoffen investieren (WRIGHT et al. 2004, DÍAZ et al. 2016).

Die *Stipa*-Rasen hatten einen verhältnismäßig hohen LDMC und LCC. Dies ist verbunden mit einem hohen Anteil an strukturellem Gewebe, um den Blattturgor unter Trockenstress aufrechtzuerhalten (CHAVES et al. 2002). Auch die Kohlenstoffverfügbarkeit der Blätter kann als hoch eingestuft werden. PAKEMAN et al. (2011) verzeichneten für Xerothermrassenarten hohe LCC zwischen ca. 38 - 45 %, ähnlich unseren Ergebnissen. Insbesondere Gräser sind durch höheren LDMC gegenüber dikotylen Arten gekennzeichnet (REICH et al. 2003). Hierbei wird für Gräser ein LDMC von ca. 250 mg/g und für Kräuter ein LDMC von ca. 230 mg/g (Sommermonate) angegeben (AL HAJ KHALED et al. 2005). Neben LDMC ist auch SLA abhängig vom Wassergehalt der Blätter (GARNIER et al. 2001, VILE et al. 2005), indem vor allem unter Wassermangel kleinere und dickere Blätter gebildet werden, um den Schutz vor Wasserverlust durch stomatare Transpiration zu gewährleisten (MCDONALD & DAVIS 1996, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). So konnten für *Stipa*-Arten geringe Wassergehalte der Blätter (unter 50 % des Blatttrocken- bzw. 33 % des Blattfrischgewichtes) erfasst werden (RYCHNOVSKÁ & ÚHLELOVÁ 1975). In unserer Studie hatte *S. capillata* einen signifikant höheren Wassergehalt als *S. tirsia*. Wir konnten jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen den vier *Stipa*-Rasen in deren Blatttrockenmasse nachweisen, sodass wir ähnlich geringe Wassergehalte der Blätter vermuten. Durch geringe Wassersättigungsdefizite im Blattgewebe nimmt die Photosyntheseleistung der Xerothermrassenarten stark ab (GLOSER 1967).

Aufgrund der angespannten Wasserverfügbarkeit nehmen die Arten der *Stipa*-Rasen weniger Stickstoff aus dem Boden auf, sodass insbesondere *Stipa*-Arten eine geringe LNC (1,4 – 1,7 % N) aufweisen und deren Photosyntheseleistung (u. a. CO₂-Assimilation) und Blattleitfähigkeit begrenzt ist (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Auch die SLA sinkt, wenn weniger Stickstoff aus dem Boden aufgenommen wird (RYSER & LAMBERS 1995, AL HAJ KHALED et al. 2005), wobei sinkende LNC zusätzlich mit abnehmender Blatttrockenmasse einhergeht (PFADENHAUER & KLÖTZLI 2014). Zudem ist die Photosyntheserate mit SLA bzw. LNC stets positiv korreliert (SMITH & SMITH 2009), wobei für Xerothermrassenarten eine durchschnittliche SLA von ca. 15 – 30 mm²/mg angegeben wird (ÖSTER & ERIKSSON 2011). Wir konnten für die untersuchten *Stipa*-Rasen ähnlich niedrige Werte für LNC (ca. 1,5

– 2,0 % N) und SLA (ca. 13 - 15 mm²/mg) nachweisen, was auf eine geringe Aufnahme von Stickstoff und geringe Photosyntheseleistung der Blätter hindeutet. Dennoch konnten wir feststellen, dass LNC der *Stipa capillata*-Rasen signifikant höher war als der der *Stipa tirsia*-Rasen. Diesbezüglich könnten für die *Stipa capillata*-Rasen artspezifische Reaktionen vorliegen. Das bedeutet, dass eventuell einige Arten der *Stipa capillata*-Rasen in der Lage sind, höhere Mengen an Stickstoff aufzunehmen und es ist davon auszugehen, dass diese eine höhere Photosyntheseleistung haben, da ein höherer LNC positiv mit der Respiration und Netto-Photosyntheserate korreliert sein kann (REICH et al. 2003). Die könnten vor allem auf ruderale Vertreter, wie *Echium vulgare* und *Falcaria vulgaris*, zurückzuführen sein (MEIER & PARTZSCH 2018). Im Vergleich dazu hatten die *Stipa tirsia*-Rasen einen geringeren LNC, was mit einer langsameren Rückführung von Nährstoffen verbunden ist (WRIGHT et al. 2004). Für *Stipa purpurea* dominierte Xerothermrassen des Tibetischen Plateaus wurde mit ansteigender Temperatur zunehmende LNC gemessen, was zu einer höheren Produktivität infolge erhöhter oberirdischer Biomasse führte (HU et al. 2012). Der Trend, dass Xerothermrassenarten mit höherer Deckung eine signifikant höhere Wuchshöhe zeigen sollen (LAUTERBACH et al. 2013), konnten wir nur augenscheinlich für die jeweilige dominierende *Stipa*-Art erfassen.

Weiterhin ließen sich Gradienten funktioneller Merkmale nachweisen, die aber nur auf der Ebene der Plots eine Differenzierung zwischen zwei unterschiedlichen *Stipa*-Rasen erlaubten. Auch hier differenzierte das C/N-Verhältnis und LNC zwischen *Stipa capillata*- und *Stipa tirsia*-Rasen. Anhand aller Hauptkomponentenanalysen konnte ein einheitlicher Trend dargestellt werden, indem die SLA und LNC positiv miteinander und gegenüber dem LDMC negativ korreliert waren. Diese Korrelationen wurden auch für verschiedene Xerothermrassenarten gezeigt (SIEBENKÄS et al. 2015). Ansonsten konnten wir bezüglich der Gradienten keine Differenzierungen zwischen den verschiedenen *Stipa*-Rasen nachweisen. ZHU et al. (2016) untersuchten Xerothermrassen des Nördlichen Tibetischen Plateaus, die von *Stipa purpurea*, *Stipa subsessiflora* und *Stipa glareosa* dominiert wurden. Hier waren ebenfalls anhand der Gradienten funktioneller Merkmale (u. a. Blatttrockenmasse, LDMC, Wuchshöhe) keine Differenzierungen zwischen unterschiedlichen Vegetationstypen vorhanden und zeigten daher keine signifikanten Beziehungen mit der funktionellen Diversität und Ökosystemfunktion (insbesondere Primärproduktion).

In der Regel ändert sich die Merkmalszusammensetzung einer Pflanzengesellschaft durch die jeweilige Artenzusammensetzung und relativen Abundanz (LEPŠ et al. 2011). Die *Stipa*-Arten hatten eine höhere Abundanz im Vergleich zu den anderen Arten innerhalb der *Stipa*-Rasen (vgl. MEIER & PARTZSCH 2018). Daher ist davon auszugehen, dass die funktionelle Struktur der jeweiligen Rasengesellschaft durch die funktionellen Merkmale der betreffenden *Stipa*-Art weitestgehend bestimmt wird.

Außerdem stellten wir fest, dass die einzelnen *Stipa*-Arten ähnliche funktionelle Merkmale hatten und sich daher gegenseitig funktionell austauschen können (vgl. Abb. 9, im Anhang). Das wird allgemein auch als funktionelle Redundanz (engl.: functional redundancy) bezeichnet, indem funktionell ähnliche Arten eine gleichwertige Rolle in der Ökosystemfunktion einnehmen (ROSENFELD 2002, JONER et al. 2011). Die Kompensation von funktionell ähnlichen Arten verleiht Stabilität und dient der Erhaltung des Ökosystems unter verändernden Umweltbedingungen (WALKER et al. 1999, PILLAR et al. 2013). Es konnte eine positive Korrelation zwischen funktioneller Redundanz und der Stabilität der Pflanzengesellschaft anhand von Xerothermrassen (u. a. dominiert von *Stipa grandis* und *Stipa krylovii*) der Inneren Mongolei verzeichnet werden (KANG et al. 2015). Auch Arten mit ähnlicher Phylogenie zeigten ähnliche Merkmalswerte gegenüber entfernt verwandten Arten (SRIVASTAVA et al. 2012).

Weiterhin konnten wir zeigen, dass die einzelnen *Stipa*-Arten und andere Arten (Gräser, Kräuter) sich funktionell ergänzen bzw. als komplementär (engl.: functional complementarity) angesehen werden können (vgl. Abb. 9, im Anhang); zwischen den anderen Gräsern und Kräutern war ebenfalls funktionelle Komplementarität zu erkennen. Die Komplementarität zwischen funktionellen Gruppen fördert die funktionelle Diversität, indem unterschiedliche Ressourcen genutzt werden, oder dieselben Ressourcen in Raum oder Zeit unterschiedlich verfügbar sind (GROSS et al. 2007, CONNOLLY et al. 2011). Dabei fördert die komplementäre Ressourcennutzung die Ökosystemfunktion, wie z. B. die Primärproduktion (CADOTTE et al. 2011).

Eine mögliche Begründung für die funktionelle Ähnlichkeit der *Stipa*-Arten lässt sich anhand der erdgeschichtlichen Wanderbewegungen vermuten. *Stipa*-Rasen gelten in Deutschland als Relikte der postglazialen Vorwärmezeit (HENSEN 1995). Diese kontinentalen Xerothermrasen nahmen während des Pleistozän in ihrer Verbreitung zu und konnten sich mit frühwärmezeitlich einströmenden Arten des submediterranen Elements vermischen; aufgrund des zunehmend feuchteren Klimas wurden diese Rasen durch Wälder ersetzt, sodass gegenwärtig nur noch kleinflächige Vorkommen dieser Xerothermrasen vorhanden sind (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Somit konnte während dieser Zeit die jeweilige *Stipa*-Art, welche zuerst vorhanden war und sich entwickelt hatte, den für sich am besten angepassten Standort besetzen. Dabei ist die Konkurrenz am stärksten, wenn die *Stipa*-Arten die gleichen räumlichen und zeitlichen Standorte besetzen und die gleichen Ressourcen nutzen. Daher könnte es zu Konkurrenzausschluss kommen, wenn sich die abiotischen Umweltbedingungen verändern („limiting similarity“; MCARTHUR & LEVINS 1967). In diesem Kontext muss auch die Studie von RUPRECHT et al. (2008) genannt werden. Diese konnte experimentell nachweisen, dass die Blätter von *S. pulcherrima* allelopathische Effekte hatten und dessen Streuschichten die Keimung und Etablierung kontinentaler Xerothermrasenarten hemmten, wie z. B. *S. capillata*. Außerdem ist *S. pulcherrima* selbst vor der hemmenden Wirkung dieser allelopathischen Effekte geschützt und wird dadurch in ihrer klonalen Ausbreitung gefördert. Letztlich können auch diese Effekte dazu beitragen, dass die jeweilige funktionell ähnliche *Stipa*-Art ihren „optimalen“ Standort besetzen kann. Außerdem ist auch die dominierende Grasart *Bromus erectus* den *Stipa*-Arten funktionell ähnlich. Insbesondere *Bromus erectus* hat sich in den letzten Jahrzehnten innerhalb der Xerothermrasen zunehmend ausgebreitet (BORNKAMM 2006), was sich auch anhand der Vegetationsaufnahmen von MEIER & PARTZSCH (2018) für die *Stipa*-Rasen Mitteldeutschlands belegen lässt.

Einfluss abiotischer Faktoren auf funktionelle Merkmale

Die funktionellen Merkmale der einzelnen *Stipa*-Rasen wurden nicht signifikant durch abiotische Faktoren beeinflusst. Dies steht eigentlich im Widerspruch, da Klimafaktoren und Bodeneigenschaften starke Veränderungen hinsichtlich funktioneller Merkmale und Diversität bewirken (JAGER et al. 2015, MARÉCHAUX et al. 2015). Dabei muss berücksichtigt werden, dass die verschiedenen *Stipa*-Rasen nicht durch abiotische Faktoren differenziert werden können und somit funktionell ähnlich sind. Dagegen konnte unter experimentellen Bedingungen gezeigt werden, dass funktionelle Merkmale einzelner *Stipa*-Arten der Inneren Mongolei durch Klimaveränderungen signifikant beeinflusst und artspezifische Reaktionen gegenüber Temperatur und Niederschlag sichtbar wurden (LV et al. 2016). So wurden z. B. für *Stipa bungeana* eine signifikante Erhöhung der unterirdischen Biomasse und des Wurzel-Spross-Verhältnisses und für *Stipa baicalensis* eine Abnahme in der Blattanzahl nachgewiesen. Daher sind die Autoren der Auffassung, dass diese Reaktionen eine entscheidende Rolle auf die Anpassung von *Stipa*-

Arten an zukünftige Klimaveränderungen einnehmen könnten. Auch die funktionellen Merkmale der von *Stipa breviflora* dominierten Rasen des nördlichen Zentralchinas werden signifikant beeinflusst durch Erwärmung und Niederschlagsänderungen (LÜ et al. 2014). Hierbei zeigte sich, dass unter zukünftigen Bedingungen das Wachstum von *Stipa breviflora* durch leicht verringerten Niederschlag und erhöhter Temperatur gefördert wird.

Lediglich der Wassergehalt des Bodens trug zu einer Differenzierung zwischen *Stipa tirsia*- gegenüber *Stipa capillata*-Rasen bei. Dieser Parameter hat einen Einfluss auf Blattmerkmale (ZHENG et al. 2010), jedoch konnten wir bezüglich des CWM diesen Trend nicht nachweisen. Demnach hatten die abiotischen Faktoren keinen Einfluss auf den CWM der Blattmerkmale der mitteleuropäischen *Stipa*-Rasen. So soll die SLA von alpinen *Stipa*-Rasen des Tibetischen Plateaus nicht signifikant durch Klimavariablen und Bodennährstoffe beeinflusst worden sein (HU et al. 2012, LI & WU 2016). In den Xerothermrassen der Inneren Mongolei, die im Hinblick auf funktionelle Merkmale unter dem Aspekt der Beweidung und Bodenfeuchtigkeit untersucht wurden, hatte der Wassergehalt des Bodens einen signifikanten Einfluss auf SLA und LNC (ZHENG et al. 2015). In subalpinen Rasengesellschaften konnte unter extremer Dürre eine signifikante Abnahme in SLA und eine Zunahme in LDMC und LCC nachgewiesen werden (JUNG et al. 2014). Zusätzlich kann unter Dürre die Wuchshöhe reduziert sein und die photosynthetische Aktivität abnehmen (MUMSON et al. 2013).

Hingegen konnten wir intraspezifische Variabilität der funktionellen Merkmale für die unterschiedlichen *Stipa*-Rasen nachweisen. Die Merkmale aller Arten zeigten eine hohe Varianz, ausgenommen von der Blatttrockenmasse und LCC. Im Unterschied zu KAZAKOU et al. (2014) war in unserer Arbeit die intraspezifische Variabilität höher als die interspezifische Variabilität, da die Merkmalswerte innerhalb der Arten stärker variierten als zwischen den Arten. Somit hatten die funktionellen Merkmale der *Stipa*-Rasen, bezogen auf die Individuen innerhalb einer Art, eine hohe phänotypische Plastizität in Bezug auf die Umweltfaktoren (ALBERT et al. 2011). Es ist bekannt, dass insbesondere die Merkmale Wuchshöhe, SLA und LNC eine hohe intraspezifische Variabilität in Xerothermrassen besitzen, während LDMC geringe bis keine Variabilität aufweist (JUNG et al. 2010). Im Gegensatz dazu konnten wir für LDMC eine hohe intraspezifische Variabilität erkennen, sodass dieses Ergebnis im Einklang mit SIEBENKÄS et al. (2015) steht. Hierbei hatte LDMC der Gräser eine höhere intraspezifische Variabilität als die der dikotylen Arten. Zudem besaß LCC eine geringe bis keine intraspezifische Variabilität, was wir ebenfalls nachweisen konnten. Letztlich kann die intraspezifische Variabilität auch von artspezifischen Reaktionen (WEST et al. 2012, JUNG et al. 2014) und von der Gesellschaftsstruktur abhängig sein (WHITLOCK et al. 2007), sowie mittels Ressourcenteilung die Koexistenz fördern (CALLAWAY 2003, MINER et al. 2005, JUNG et al. 2010).

Schlussfolgerungen

Mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie konnten wir nachweisen, dass sich die vier unterschiedlichen *Stipa*-Bestände in ihren abiotischen Faktoren und funktionellen Merkmalen nicht unterscheiden. Somit sind die von *Stipa* dominierten Xerothermrassen Mitteldeutschlands weder floristisch noch funktionell voneinander unterscheidbar und können nicht als eigenständige Gesellschaften betrachtet werden. Phytosoziologische Einteilungen, die die unterschiedlichen *Stipa*-Bestände zum Festuco valesiacae-Stipetum capillatae zuordnen und das Stipetum stenophyllae als eigenständige Assoziation ausweisen (ANDRES 1994, BECKER 1996), werden sowohl durch die Ergebnisse des Teil I (MEIER & PARTZSCH 2018) als auch durch den vorliegenden Teil II dieser

Arbeiten nicht unterstützt. Wir befürworten die Auffassung von MAHN (1959), eine einzige Gebietsassoziation für die unterschiedlichen *Stipa*-Rasen zu verwenden. Dafür wäre am ehesten der alleinige Begriff des „Stipetum“ zur Charakterisierung von *Stipa*-Rasen vorzuziehen. Letztlich sind die dominierenden *Stipa*-Arten gegenseitig funktionell austauschbar, sodass es zukünftig interessant wäre, Konkurrenzversuche zwischen diesen Arten durchzuführen.

5 Zusammenfassung

MEIER, T., HENSEN, I., KÜHN, I. (2019): Federgras-Bestände in Mitteldeutschland. - Teil II. Funktionelle Merkmale. - *Hercynia* N. F. 52/2: 129 – 163.

Funktionelle Merkmale sind Merkmale von Organismen, die sich auf deren individuelle Fitness auswirken. Die funktionelle Struktur (Zusammensetzung und Verteilung von Merkmalen in einer Gesellschaft) und funktionelle Divergenz (Ungleichmäßigkeit der Verteilung von Merkmalen in einer Gesellschaft) von Gesellschaften sind Bestandteil der funktionellen Diversität, die auch die Struktur und Dynamik von Xerothermrassen beeinflusst. In Mitteldeutschland stellen *Stipa*-Arten ein bedeutendes Element dieser Rasen dar. Frühere Studien zeigten, dass sich die von *Stipa*-Arten dominierten Rasen in ihrer floristischen Zusammensetzung sehr ähnlich sind, sich in ihrer Physiognomie jedoch unterscheiden. Ziel dieser Arbeit war es, zum einen die abiotischen Faktoren vergleichend zu betrachten, zum anderen anhand der funktionellen Merkmale der vier verschiedenen von *Stipa* gekennzeichneten Rasen (*S. capillata*, *S. pennata*, *S. pulcherrima* und *S. tirsia*) zu überprüfen, ob sich diese in ihrer funktionellen Diversität unterscheiden. Basierend auf den Vegetationsaufnahmen von MEIER & PARTZSCH (2018) wurden funktionelle Merkmale (Wuchshöhe, Blattfläche, Blatttrockenmasse, LDMC (leaf dry matter content), SLA (spezifische Blattfläche), LNC (Blattstickstoffkonzentration), LCC (Blattkohlenstoffkonzentration), C/N-Verhältnis) erhoben und zusätzlich Temperaturmessungen und Bodenanalysen durchgeführt. Die erhobenen Daten wurden mittels linearer gemischter Modelle, Hauptkomponentenanalysen, Kanonischen Korrespondenzanalysen und Clusteranalysen miteinander verglichen. Hinsichtlich Lufttemperatur und Bodenparameter gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den *Stipa*-Rasen (Ausnahmen: Wassergehalt, N-Gehalt, C-Gehalt). Auch bezüglich der funktionellen Merkmale zeigten sich kaum signifikante Unterschiede zwischen den *Stipa*-Rasen, mit Ausnahme von SLA, LNC, und C/N-Verhältnis. Nur die *Stipa capillata*-Rasen wiesen signifikant höhere LNC als die *Stipa tirsia*-Rasen auf. Gradienten funktioneller Merkmale erlaubten nur auf der Ebene der Plots eine Differenzierung zwischen *Stipa capillata*- und *Stipa tirsia*-Rasen, ansonsten waren keine Differenzierungen nachweisbar. Die Clusteranalyse zeigte, dass die vier *Stipa*-Arten und u. a. *Bromus erectus* gemeinsam funktionell zu einer Gruppe gehören. Außerdem wurden die funktionellen Merkmale der *Stipa*-Rasen nicht signifikant durch abiotische Faktoren beeinflusst. Insgesamt lässt sich schließen, dass die *Stipa*-Rasen eine geringe Photosynthese- und Wachstumsrate sowie lange Blattlebensdauer besitzen, indem in die Erhaltung und langsame Rückführung von Nährstoffen investiert wird. Nach den Ergebnissen dieser Arbeit sind die *Stipa*-Rasen Mitteldeutschlands sowohl floristisch als auch funktionell nicht voneinander unterscheidbar und können nicht als eigenständige Gesellschaften betrachtet werden. Vielmehr haben die einzelnen *Stipa*-Arten ähnliche funktionelle Merkmale und können sich daher gegenseitig funktionell austauschen, sodass es zu Konkurrenzausschluss kommen könnte, wenn sich die abiotischen Faktoren ändern.

6 Danksagung

Wir bedanken uns besonders bei Frau Christine Voigt für die Hilfe bei der praktischen Vorbereitung der Freiland- und Laborarbeiten.

7 Literaturverzeichnis

- ALBERT, C. H., GRASSEIN, F., SCHURR, F. M., VIELLEDENT, G., VIOLLE, C. (2011): When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? - *PPEES* 13(3): 217– 225.
- AL HAJ KHALED, R., DURU, M., THEAU, J. P., PLANTUREUX, S., CRUZ, P. (2005): Variation in leaf traits through seasons and N availability levels and its consequences for ranking grassland species. - *J. Veg. Sci.* 16: 391 – 398.
- AL HAJ KHALED, R., DURU, M., DECRUYENAERE, V., JOUANY, C., CRUZ, P. (2006): Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. - *Rangeland Ecol. Manage.* 59: 648 – 654.
- ANDRES, C. (1994): Flora und Vegetation im Naturschutzgebiet „Badraer Lehde–Großer Eller“ am Kyffhäuser. - *Dipl.arb., Univ. Göttingen.*
- BECKER, T. (1996): Flora und Vegetation von Felsfluren und Magerrasen im unteren Unstruttal (Sachsen-Anhalt). - *Dipl.arb., Univ. Göttingen.*
- BECKER, T. (1999): Die Xerothermrassen-Gesellschaften des unteren Unstruttals und einige ökologische Gründe für ihre Verteilung im Raum. - *Mitt. florist. Kart. Sachsen-Anh.* 4: 3 – 29.
- DE BELLO, F., LAVOREL, S., DÍAZ, S., HARRINGTON, R., CORNELISSEN, J. H. C., et al. (2010): Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. - *Biodiv. Conserv.* 19: 2873 – 2893.
- BLUME, H.-P., BRÜMMER, G. W., HORN, R., KANDELER, E., KÖGEL-KNABNER, I., KRETZSCHMAR, R., STAHR, K., WILKE, B.-M. (2010): Scheffer/ Schachtschabel, Lehrbuch der Bodenkunde. 16. Aufl. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- BORNKAMM, R. (2006): Fifty years development of a xerothermic calcareous grassland in Central Europe after heavy disturbance. - *Flora* 201: 249 – 267.
- TER BRAAK, C. J. F. (1992): Permutation versus bootstrap significance tests in multiple regression and ANOVA. *Bootstrapping and Related Techniques* (eds. JÖCKEL, K.-H., ROTHE, G., SENDLER, W.): 79–86. - Springer-Verlag, Berlin.
- CADOTTE, M. W., CARSCADDEN, K., MIROTCHEV, N. (2011): Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. - *J. Appl. Ecol.* 48 (5): 1079 – 1087.
- CALLAWAY, R. M., PENNINGS, S. C., RICHARDS, C. L. (2003): Phenotypic plasticity and interactions among plants. - *Ecol.* 84: 1115 – 1128.
- CHAPIN, F. S. (2003): Effects of Plant Traits on Ecosystem and Regional Processes: a Conceptual Framework for Predicting the Consequences of Global Change. - *Ann. Bot.* 91: 455 – 463.
- CHAVES, M. M., PEREIRA, J. S., MAROCO, J., RODRIGUES, M. L., RICARDO, C. P. P., et al. (2002): How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. - *Ann. Bot.* 89: 907 – 916.
- CINGOLANI, A. M., CABIDO, M., GURVICH, D. E., RENISON, D., DÍAZ, S. (2007): Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? - *J. Veg. Sci.* 18: 911 – 920.

- CONNOLLY, J., CADOTTE, M. W., BROPHY, C., DOOLEY, Á., FINN, J., et al. (2011): Phylogenetically diverse grasslands are associated with pairwise interspecific processes that increase biomass. - *Ecol.* 92 (7): 1385 – 1392.
- CRAWLEY, M. J. (2007): *The R Book*. - John Wiley & Sons Ltd, England.
- DÍAZ, S., CABIDO, M. (2001): *Vive la différence*: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. - *Trends Ecol. Evol.* 16: 646 – 655.
- DÍAZ, S., KATTGE, J., CORNELISSEN, J. H. C., WRIGHT, I. J., LAVOREL, S., et al. (2016): The global spectrum of plant form and function. - *Nature* 529: 167 – 171.
- DURU, M., CRUZ, P., AL HAJ KHALED, R., DUCOURTIEUX, C., THEAU, J.-P. (2008): Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. - *Agronomy J.* 100: 1622 – 1630.
- ELLENBERG, H., LEUSCHNER, C. (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. In ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6., erweit. Aufl. - Ulmer Verlag, Stuttgart.
- EPSTEIN, E., BLOOM, A. J. (2005): *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. 2. Aufl. - Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- FLORINETH, F. (1974): *Vegetation und Boden im Steppengebiet des oberen Vinschgaues (Südtirol: Italien)*. - *Ber. nat.wiss.-med. Verein Innsbruck* 61: 43 – 70.
- GARNIER, E., SHIPLEY, B., ROUMET, C., LAURENT, G. (2001): A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. - *Funct. Ecol.* 15: 688 – 695.
- GARNIER, E., CORTEZ, J., BILLÈS, G., NAVAS, M.-L., ROUMET, C., DEBUSSCHE, M., et al. (2004): Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. - *Ecol.* 85: 2630 – 2637.
- GARNIER, E., NAVAS, M.-L. (2011): Assessing the functional role of plant diversity in grasslands: a trait-based approach. In: Lemaire, G., Hodgson, J. G., Chabbi, A. (Hrsg.): *Grassland Productivity and Ecosystem Services*. - Wallingford, UK.
- GARNIER, E., NAVAS, M.-L., GRIGULIS, K. (2016): *Plant Functional Diversity. Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. - Oxford University Press, Oxford.
- GIVNISH, T. J. (1988): Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. - *Austr. J. Plant Physiology* 15: 63 – 92.
- GLOSER, J. (1967): The dependence of CO₂ exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in *Stipa* and *Bromus*. - *Photosynthetica* 1: 171 – 178.
- GOMEZ, A. G., POWERS, R. F., SINGER, M. J., HORWARTH, W. R. (2002): N uptake and N status in ponderosa pine as affected by soil compaction and forest floor removal. - *Plant Soil* 242: 263 – 75.
- GRIME, J. P. (1998): Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. - *J. Ecol.* 86: 902 – 910.
- GROSS, N., SUDING, K. N., LAVOREL, S., ROUMET, C. (2007): Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. - *J. Ecol.* 95: 1296 – 1305.
- HENSEN, I. (1995). *Die kontinentalen Stipa-Steppenrasen der mittel- und nordostdeutschen Trockengebiete*. - *Gleditschia* 23 (1): 3 – 24.
- HU, M.-Y., ZHANG, L., LUO, T.-X., SHEN, W. (2012): Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China. - *Chinese J. Plant Ecol.* 36 (2): 136 – 143.
- HURLBERT, S. H. (1984): Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. - *Ecol. Monographs* 54 (2): 187 – 211.

- JAGER, M. M., RICHARDSON, S. J., BELLINGHAM, P. J., CLEARWATER, M. J., LAUGHLIN, D. C. (2015): Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. - *J. Ecol.* 103: 374 – 385.
- JONER, F., SPECHT, G., MÜLLER, S. C., PILLAR, V. D. (2011): Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. - *Oikos* 120 (9): 1420 – 1426.
- JUNG, V., VIOLLE, C., MONDY, C., HOFFMANN, L., MULLER, S. (2010): Intraspecific variability and trait-based community assembly. - *J. Ecol.* 98: 1134 – 1140.
- JUNG, V., ALBERT, C. H., VIOLLE, C., KUNSTLER, G., LOUCOUGARAY, G., SPIEGELBERGER, T. (2014): Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. - *J. Ecol.* 102: 45 – 53.
- KAHMEN, S., POSCHLOD, P., SCHREIBER, K.-F. (2002): Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. - *Biol. Conserv.* 104: 319 – 328.
- KANG, S., MA, W., LI, F. Y., ZHANG, Q., NIU, J., DING, Y., HAN, F., SUN, X. (2015): Functional redundancy instead of species redundancy determines community stability in a typical steppe of Inner Mongolia. - *PLoS ONE* 10 (12): 1 – 11.
- KAZAKOU, E., VIOLLE, C., ROUMET, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KATTGE, J., GARNIER, E. (2014): Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? - *J. Veg. Sci.* 25: 235 – 247.
- LARCHER, W. (1994): *Ökophysiologie der Pflanzen*. - 5. Aufl. - Ulmer Verlag, Stuttgart.
- LAUTERBACH, D., RÖMERMANN, C., JELTSCH, F., RISTOW, M. (2013): Factors driving plant rarity in dry grasslands on different spatial scales - a functional trait approach. - *Biodivers. Conserv.* 22: 2337 – 2352.
- LAVOREL, S., GARNIER, E. (2002): Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. - *Funct. Ecol.* 16: 545 – 556.
- LEPŠ, J., DE BELLO, F., ŠMLAUER, P., DOLEŽAL, J. (2011): Community trait response to environment: disentangling species turnover vs. intraspecific trait variability effects. - *Ecography* 34: 856 – 863.
- LI, S., WU, J. (2016): Community assembly and functional leaf traits mediate precipitation use efficiency of alpine grasslands along environmental gradients on the Tibetan Plateau. - *PeerJ* 4: 1 – 20.
- LI, Y., LIU, Y. H., WANG, Y. L., NIU, L., XU, X., TIAN, Y. Q. (2014): Interactive effects of soil temperature and moisture on soil N mineralization in a *Stipa krylovii* grassland in Inner Mongolia, China. - *J. Arid Land* 6 (5): 571 – 580.
- LONDO, G. (1976): The decimal scale for relevés of permanent quadrats. - *Vegetatio* 33: 61 – 64.
- LOUAULT, F., PILLAR, V. D., AUFRÈRE, J., GARNIER, E., SOUSSANA, J.-F. (2005): Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. - *J. Veg. Sci.* 16: 151 – 160.
- LÜ, X., ZHOU, G., WANG, Y., XU, Z., CHEN, J., TAN, L., LIU, T. (2014): Sensitivity and adaptability of functional traits in *Stipa breviflora* to changing temperature and precipitation. - *Chinese Sci. Bulletin* 59: 3378 – 3387.
- LV, X., ZHOU, G., WANG, Y., SONG, X. (2016): Sensitive Indicators of Zonal *Stipa* Species to Changing Temperature and Precipitation in Inner Mongolia Grassland, China. - *Frontiers Plant Sci.* 7: 1 – 13.

- MAEHLER, M., ROUSSEUW, P., STRUYF, A., HUBERT, M., HORNIK, K. (2015): cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.0.3. <http://CRAN.R-project.org/package=cluster> (aufgerufen am: 01.11.16)
- MAHN, E.-G. (1959): Vegetations- und standortkundliche Untersuchungen an Felsfluren, Trocken- und Halbtrockenrasen Mitteldeutschlands. - Diss., Univ. Halle (Saale).
- MAHN, E.-G. (1965): Vegetationsaufbau und Standortverhältnisse der kontinental beeinflussten Xerothermrasengesellschaften Mitteldeutschlands. - Abh. Sächs. Akad. Wiss. zu Leipzig 49 (1): 1 – 138.
- MARÉCHAUX, I., BARTLETT, M. K., SACK, L., BARALOTO, C., ENGEL, J., JOETZIER, E., et al. (2015): Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. - *Funct. Ecol.* 29: 1268 – 1277.
- MCARTHUR, R. H., LEVINS, R. (1967): The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. - *Am. Nat.* 101: 377 – 385.
- MCDONALD, A. J. S., DAVIES, W. J. (1996): Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. - *Advances in Bot. Res.* 22: 229 – 300.
- MEIER, T. (2017): Abiotische Faktoren und funktionelle Merkmale von *Stipa* dominierten Xerothermrasen in Mitteldeutschland. - Masterarb. Univ. Halle.
- MEIER, T., PARTZSCH, M. (2018): Federgras-Bestände in Mitteldeutschland. - Teil I. Aktuelle Situation und Bestandsentwicklung. - *Hercynia N. F.* 51: 113 – 154.
- MEUSEL, H. (1938): Über das Vorkommen des Schmalblättrigen Federgrases *Stipa stenophylla* ČERN, im nördlichen Harzvorland. - *Hercynia* 1 (2): 285 – 303.
- MINER, B. G., SULTAN, S. E., MORGAN, S. G., PADILLA, D. K., RELYEA, R. A. (2005): Ecological consequences of phenotypic plasticity. - *Trends Ecol. Evol.* 20: 685 – 692.
- MOUILLOT, D., VILLÉGER, S., SCHERER-LORENZEN, M., MASON, N. W. H. (2011): Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. - *PLoS ONE* 6 (3): 1 – 9.
- MUMSON, S. M., MULDAVIN, E. H., BRILNAP, J., PETERS, D. P. C., ANDERSON, J. P., REISER, M. H., et al. (2013): Regional signatures of plant response to drought and elevated temperature across a desert ecosystem. - *Ecol.* 94: 2030 – 2041.
- ÖSTER, M., ERIKSSON, O. (2011): Recruitment in species-rich grasslands: the effects of functional traits and propagule pressure. - *J. Plant Ecol.* 5 (3): 260 – 269.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., et al. (2014): vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (aufgerufen am: 01.11.16)
- PAKEMAN, R. J., EASTWOOD, A., SCOBIE, A. (2011): Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the 'mass ratio hypothesis'. - *Plant Soil* 342: 49 – 57.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., et al. (2013): New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. - *Austr. J. Bot.* 61: 167 – 234.
- PETCHY, O. L., GASTON, K. J. (2006): Functional diversity: back to basics and looking forward. - *Ecol. Letters* 9: 741 – 758.
- PFADENHAUER, J., KLÖTZLI, F. (2014): *Vegetation der Erde: Grundlagen, Ökologie, Verbreitung.* - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- PILLAR, V. D., BLANCO, C. C., MÜLLER, S. C., SOSINSKI, E. E., JONER, F., DUARTE, L. D. S. (2013): Functional redundancy and stability in plant communities. - *J. Veg. Sci.* 24: 963 – 974.

- PUIGDEFÁBREGAS, J., ALONSO, J. M., DELGADO, L., DOMINGO, F., CUETO, M. (1995): The Rambla Honda field site: interactions of soil and vegetation along a catena in semi-arid SE Spain. In: Thornes, J., Brandt, J. (Hrsg.): Mediterranean desertification and Land Use. - Wiley, New York.
- PUSCH, J., BARTHEL, K.-J. (2003): Zum Vorkommen der *Stipa*-Arten im Kyffhäusergebirge. - *Hercynia N. F.* 36: 23 – 45.
- R CORE TEAM (2014): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/> (aufgerufen am: 01.11.16)
- REICH, P. B., ELLSWORTH, D. S., WALTERS, M. B., VOSE, J. M., GRESHAM, C., VOLIN, J. C., BOWMAN, W. D. (1999): Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. - *Ecol.* 80: 1955 – 1969.
- REICH, P. B., WRIGHT, I. J., CAVENDER-BARES, J., CRAINE, J. M., OLEKSYN, J., WESTOBY, M., WALTERS, M. B. (2003): The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. - *Int. J. Plant Sci.* 164: 143 – 164.
- REICHEL, G., WILMANN, O. (1973): Vegetationsgeographie. - Westermann, Braunschweig.
- ROSENFELD, J. S. (2002): Functional redundancy in ecology and conservation. - *Oikos* 98: 156 – 162.
- RUPRECHT, E., DONATH, T. W., OTTE, A., ECKSTEIN, R. L. (2008): Chemical effects of a dominant grass on seed germination of four familial pairs of dry grassland species. - *Seed Sci. Res.* 18: 239 – 248.
- RYCHNOVSKÁ, M., ÚHLELOVÁ, B. (1975): Autökologische Studie der tschechoslowakischen *Stipa*-Arten. - Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag.
- RYSER, P., LAMBERS, H. (1995): Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. - *Plant Soil* 170: 251 – 265.
- SÁNCHEZ, G., PUIGDEFÁBREGAS, J. (1994): Interactions of plant-growth and sediment movement on slopes a semiarid environment. - *J. Hydrology* 9: 243 – 260.
- SHIPLEY, B., LECHOWICZ, M. J., WRIGHT, I., REICH, P. B. (2006): Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. - *Ecol.* 87: 535 – 541.
- SIEBENKÁS, A., SCHUMACHER, J., ROSCHER, C. (2015): Phenotypic plasticity to light and nutrient availability alters functional trait ranking across eight perennial grassland species. - *AoB Plants* 7: 1 – 15.
- SMITH, T. M., SMITH, R. L. (2009): Ökologie. 6. Aufl. - Pearson Studium
- SRIVASTAVA, D. S., CADOTTE, M. W., MACDONALD, A. A. M., MARUSHIA, R. G., MIROTCHEV, N. (2012): Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. - *Ecol. Letters* 15 (7): 637 – 648.
- VALLADARES, F., NIINEMETS, Ü. (2008): Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. - *Ann. Rev. Ecol. Evol. Systematics* 39: 237 – 257.
- VILE, D., GARNIER, E., SHIPLEY, B., LAURENT, G., NAVAS, M.-L., et al. (2005): Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. - *Ann. Bot.* 96: 1129 – 1136.
- VIOLLE, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., GARNIER, E. (2007): Let the concept of trait be functional! - *Oikos* 116: 882 – 892.
- VIOLLE, C., ENQUIST, B. J., MCGILL, B. J., JIANG, L., ALBERT, C. H., et al. (2012): The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. - *Trends Ecol. Evol.* 27 (4): 244 – 252.
- WALKER, B., KINZIG, A., LANGRIDGE, J. (1999): Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. - *Ecosystems* 2: 95 – 113.
- WEIHER, E., VAN DER WERF, A., THOMPSON, K., RODERICK, M., GARNIER, E., ERIKSSON, O. (1999): Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. - *J. Veg. Sci.* 10: 609 – 620.
- WELCH, W. J. (1990): Construction of permutation tests. - *J. Am. Statist. Asso.* 85: 693 – 698.

- WEST, A. G., DAWSON, T. E., FEBRUARY, E. C., MIDGLEY, G. F., BOND, W. J., ASTON, T. L. (2012): Diverse functional responses to drought in a mediterranean-type shrubland in South Africa. - *New Phytologist* 195: 396 – 407.
- WHITLOCK, R. A. J., GRIME, J. P., BOOTH, R., BURKE, T. (2007): The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. - *J. Ecol.* 95: 895 – 907.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., WESTOBY, M., ACKERLY, D. D., BARUCH, Z., et al. (2004): The worldwide leaf economics spectrum. - *Nature* 428: 821 – 827.
- ZHENG, S. X., REN, H. Y., LAN, C. Z., LI, W. H., WANG, K. B., BAI, Y. F. (2010): Effects of grazing on leaf traits and ecosystem functioning in Inner Mongolia grasslands: scaling from species to community. - *Biogeosciences* 7: 1117 – 1132.
- ZHENG, S. X., LI, W. H., LAN, C. Z., REN, H. Y., WANG, K. B., BAI, Y. F. (2014): Testing functional trait-based mechanisms underpinning plant responses to grazing and linkages to ecosystem functioning in grasslands. - *Biogeosciences Discussions* 11: 13157 – 13186.
- ZHENG, S. X., LI, W. H., LAN, Z., REN, H., WANG, K. (2015): Functional trait responses to grazing are mediated by soil moisture and plant functional group identity. - *Sci. Reports* 5: 1 – 12.
- ZHU, J., JIANG, L., ZHANG, Y. (2016): Relationships between functional diversity and aboveground biomass production in the Northern Tibetan alpine grasslands. - *Sc. Reports* 6: 1 – 8.

Manuskript angenommen: 1. November 2019

Anschrift der Autoren:

MSc. Biol. Tim Meier

Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Biologie/Geobotanik und Botanischer Garten,
Am Kirchtor 1, 06120 Halle (Saale)

E-Mail: tim.meier@botanik.uni-halle.de oder tim.meier1@t-online.de

Prof. Dr. Isabell Hensen

Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Biologie/Geobotanik und Botanischer Garten,
Am Kirchtor 1, 06120 Halle (Saale)

E-Mail: isabell.hensen@botanik.uni-halle.de

Prof. Dr. Ingolf Kühn

Helmholtzzentrum für Umweltforschung - UFZ, Dept. Biozönoseforschung, Theodor-Lieser-Str. 4,
06120 Halle (Saale); Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Biologie/Geobotanik und
Botanischer Garten, Am Kirchtor 1, 06120 Halle (Saale)

E-Mail: ingolf.kuehn@ufz.de

Anhang:

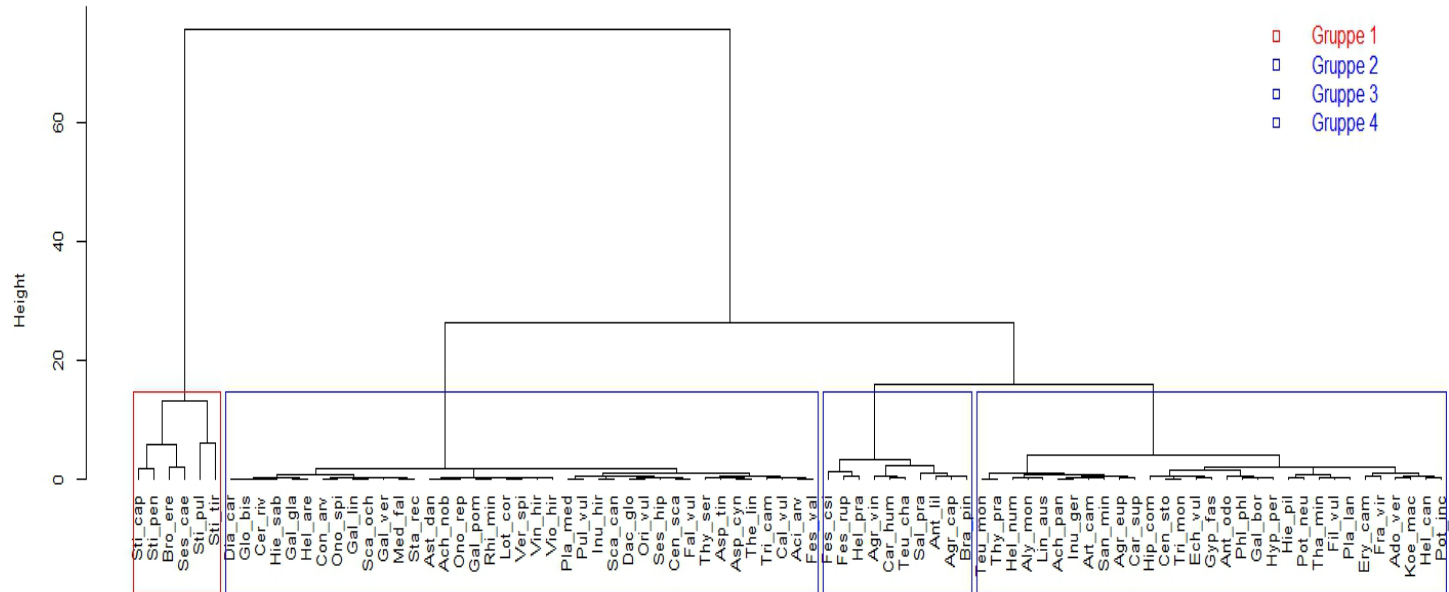


Abb. 9 Dendrogramm zur Clusteranalyse (hierarchisch, euklidisches Distanzmaß, Ward-Methode, k-Means-Algorithmus) über die gewichteten Mittel der funktionellen Merkmale für die untersuchten Arten der Xerothermrassen. Die Einteilung erfolgte nach $k = 4$ Gruppen. Dabei ist die Gruppe 1 insbesondere durch die vier *Stipa*-Arten hervorzuheben.

Fig. 9 Dendrogram for cluster analysis (hierarchical, Euclidean distance, Ward's method, k-means algorithm) on the weighted mean of the functional traits for the investigated species of the xerothermic grasslands. The classification was carried out according to $k = 4$ groups. The group 1 is particularly emphasized by the four *Stipa* species.

