

FRIEDRICH-SCHILLER-UNIVERSITÄT JENA
BIOLOGISCH-PHARMAZEUTISCHE FAKULTÄT
INSTITUT FÜR SPEZIELLE BOTANIK



seit 1558

Plastizität von Blatt- und Blütenmerkmalen im Hinblick auf eine bildgestützte Bestimmung von Blütenpflanzen

Masterarbeit

vorgelegt von

Alice Deggelmann
Matrikelnr. 151455

Jena, den 22.06.2017

Alice Deggelmann
Eichenweg 19
78479 Reichenau
a.deggelmann@gmx.de

Gutachter:

Prof. Dr. Christine Römermann, FSU Jena

Dr. Michael Rzanny, MPI Bgc

Inhaltsverzeichnis

Tabellenverzeichnis.....	4
Abbildungsverzeichnis	3
Abkürzungen.....	5
1. Einleitung	7
2. Material und Methoden.....	12
2.1 Beschreibung der Standorte.....	12
2.1.1 Geologie und Böden	12
2.1.2 Klima	13
2.1.3 Geschichte der Untersuchungsgebiete	15
2.1.4 Charakterisierung der Untersuchungsgebiete	17
2.2 Aufnahme der Umweltfaktoren.....	19
2.2.1 Vegetationsaufnahmen.....	20
2.2.2 Bodenuntersuchungen.....	22
2.3 Beschreibung der Arten.....	23
2.4 Merkmalsmessungen	25
2.4.1 Merkmalsmessungen an der Pflanze.....	27
2.4.2 Merkmalsmessungen an den Blättern	29
2.4.3 Fotoextrahierte Daten	30
2.5 Statistische Auswertung	32
2.5.1 Analyse der Vegetationsaufnahmen	32
2.5.2 Feststellung von Unterschieden zwischen der artspezifischen Plastizität der gemessenen Merkmale.....	32
2.5.3 Ermittlung von Assoziationen der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen und Merkmalsvariabilitäten mit den Standortfaktoren	33
2.5.4 Analyse der funktionellen Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen Merkmalen	37
2.5.5 Analyse der fotoextrahierten Merkmalen	38
3. Ergebnisse	40

3.1 Charakterisierung der Standorte	40
3.2 Plastizität der morphologischen und ökophysiologischen Merkmale	41
3.2.1 Analyse der Variationskoeffizienten	41
3.2.2 Analyse der Merkmale besonders variabler Arten	45
3.2.3 Multivariate Analyse der Merkmalsausprägungen der Arten.....	47
3.3 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen und Merkmalsvariabilitäten mit den standortspezifischen Umweltfaktoren.....	52
3.3.1 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen mit den Umweltfaktoren	52
3.3.2 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsvariabilitäten mit den Umweltfaktoren	54
3.3.3 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsvariabilitäten mit den Habitatansprüchen der Arten	55
3.3.4 Multivariate Analyse der gemessenen Merkmale und Umweltfaktoren	58
3.4 Funktionelle Zusammenhänge der direkt gemessenen Merkmale	60
3.5 Zusammenhänge der fotoextrahierten Daten mit den Arten- und Merkmalsdaten	64
3.5.1 Differenzierung der Arten durch fotoextrahierte Farb- und Formparameter...64	
3.5.2 Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen Merkmalen und den fotoextrahierten Merkmalen	71
3.5.3 Zusammenhänge zwischen Blattstickstoff und den fotoextrahierten Farbmerkmalen	74
4. Diskussion.....	76
4.1 Plastizität der morphologischen und ökophysiologischen Merkmale	76
4.2 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen mit Umweltfaktoren.....	80
4.3 Beschreibung der untersuchten Arten durch fotoextrahierte Farb- und Formmerkmale	82
4.4 Fazit.....	86
Zusammenfassung.....	89
Danksagung.....	91
Literaturverzeichnis.....	92
Selbstständigkeitserklärung.....	96
Anhang	97

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Klimadiagramm der Stadt Jena.....	15
Abbildung 2: Karte der Untersuchungsflächen.....	17
Abbildung 3: Impressionen der Untersuchungsstandorte.....	19
Abbildung 4: LAI Messung auf Standort 019.....	22
Abbildung 5: Fünf der untersuchten Arten.....	25
Abbildung 6: Übersicht über die Zusammensetzung der verwendeten Datensets und Betrachtungsebenen.....	26
Abbildung 7: DCA der Vegetationsaufnahmen.....	41
Abbildung 8: Variationskoeffizienten der Merkmale innerhalb der Arten.....	44
Abbildung 9: Boxplots der Messwerte auf den fünf Standorten einer Art.....	46
Abbildung 10: Plots der PCA mit jeweils den Umrissen der einzelnen Arten.....	51
Abbildung 11: Abhängigkeiten der Variationskoeffizienten von den Zeigerwerten für Stickstoff (a) und Feuchtigkeit (b).....	56
Abbildung 12: Signifikante Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit der PCA-Ratio.....	57
Abbildung 13: Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit der Stetigkeit der Arten.....	57
Abbildung 14: Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit der Formationszugehörigkeit der Arten.....	58
Abbildung 15: PCA der Merkmalsmessungen aller 1050 Individuen.....	59
Abbildung 16: Verhältnis von SLA zu Pflanzenhöhe.....	61
Abbildung 17: Verhältnis von SLA zu Blattstickstoffgehalt.....	62
Abbildung 18: Verhältnis von LDMC zu Blattkohlenstoffgehalt.....	63
Abbildung 19: PCA mit den fotoextrahierten Farbparametern der Blütenoberseiten.....	65
Abbildung 20: RGB Farbkreis.....	65
Abbildung 21: PCA mit den fotoextrahierten Farbparametern der Blätter.....	66
Abbildung 22: PCA mit den fotoextrahierten Formparametern der Blütenoberseite.....	67
Abbildung 23: PCA mit den fotoextrahierten Formparametern der Blätter.....	68

Abbildung 24: PCA mit den fotoextrahierten geometrischen Parametern der Blütenoberseiten.....	70
Abbildung 25: PCA der fotoextrahierten geometrischen Parametern der Blattdaten	71
Abbildung 26: PCA mit den fotoextrahierten Merkmalen der Blütenoberseiten	72
Abbildung 27: PCA mit den fotoextrahierten Merkmalen der Blütenunterseiten	73
Abbildung 28: PCA mit den fotoextrahierten Merkmalen der Blätter.....	74
Abbildung 29: PCA der Farbmerkmalen der Blätter und den Blattstickstoffwerten.....	75

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Übersicht über die Aufnahmestandorte.....	18
Tabelle 2: Übersicht über die Umweltvariablen	20
Tabelle 3: Schätzung der Deckung nach BRAUN-BLANQUET (1951).....	20
Tabelle 4: Übersicht der untersuchten Arten	24
Tabelle 5: Übersicht über die physiologisch gemessenen Merkmale	26
Tabelle 6: Fotoextrahierte Merkmale.....	31
Tabelle 7: Übersicht über Habitatansprüche der Arten.....	36
Tabelle 8: Übersicht über die Anzahl der verwendeten Hauptachsen	38
Tabelle 9: Überblick über die Variationskoeffizienten der gemessenen Merkmale.	43
Tabelle 10: Ergebnisse der LME mit den Merkmalsdaten gegen die Umweltdaten.....	53
Tabelle 11: LME Ergebnisse der Variationskoeffizienten der Merkmale gegen die Umweltfaktoren.....	55

Abkürzungen

Allgemeine Abkürzungen

bzw. - beziehungsweise

d.h. - das heißt

m. ü. M. - Meter über dem Meeresspiegel

n.s. - nicht signifikant

u.a. - unter anderem

Wissenschaftliche Abkürzungen

DCA - Detrended correspondence analysis

LAI - Leaf Area Index: Blattflächenindex

LDMC - Leaf dry matter content: Blatttrockenmassegehalt

LME - Linear mixed-effect model: Lineares gemischtes Modell

PCA - Principal Component Analysis: Hauptkomponentenanalyse

R^2_c - konditionaler R^2 Wert

R^2_m - marginaler R^2 Wert

RDA - Redundancy Analysis: Redundanz Analyse

SLA - Specific Leaf Area: spezifische Blattfläche

VarK - Variationskoeffizient

L_gew - gewichteter Ellenberg-Zeigerwert für Licht

T_gew - gewichteter Ellenberg-Zeigerwert für Temperatur

F_gew - gewichteter Ellenberg-Zeigerwert für Feuchtigkeit

R_gew - gewichteter Ellenberg-Zeigerwert für Reaktion

K_gew - gewichteter Ellenberg-Zeigerwert für Kontinentalität

N_gew - gewichteter Ellenberg-Zeigerwert für Stickstoff

Abstract

Analyzing traits and their different forms has proved to be an essential part of understanding and modelling ecological processes. For better insight of the variability of traits the aim of this study was to examine the plasticity of selected traits along a nutrient, drought and light gradient and by that evaluating the applicability of these traits for picture-based plant identification. The examination included morphological traits (plant height, releasing height, plant width, flower size, leaf size), ecophysiological traits (specific leaf area, leaf dry matter content) as well as chemical leaf traits (leaf carbon content, leaf nitrogen content). Additionally color and shape traits of leaves and flowers were extracted from pictures of the respective individuals. The dataset consisted of ten individuals per site and five sites per species. 21 different herbaceous species with easily measurable flowers were selected. To relate differences in trait expressions to environmental factors the sites were characterized by weighted Ellenberg indicator values and site dependent parameters (exposition, slope, soil depth, soil moisture, canopy height, LAI, tending strategy).

Coefficients of variation were used to quantify the plasticity on different levels. Differences between species produced most of the variation, within species reasons for variation could not be generally accounted for. Variation between populations could partly be explained by differences in the availability of nitrogen among the sites. Correlating the coefficients of variation with species specific habitat characters showed a tendency for variable species to occupy a wider ecological niche. The picture-extracted data was analyzed in an explorative multivariate manner. Color and shape parameters of flowers worked well for distinguishing between most of the species, whereas only shape parameters could be used for species separation by leaf pictures. No explicit connection was found between picture-extracted and directly measured traits.

Overall this study showed that differences in trait expression within species depend only partly on environmental conditions. Documentation of plant characteristics by pictures is helpful for identification of most species, but it does not replace physical trait measurements. Further studies are needed to reveal the nature of intraspecific variability.

1. Einleitung

Die Untersuchung von funktionellen Merkmalen an Pflanzenarten und deren Variabilität ist in den letzten beiden Jahrzehnten in den Fokus vieler Untersuchungen geraten (u.a. GARNIER et al. (2001)). Für das Verständnis ökologischer Prozesse und die Erklärung der räumlichen Verteilung von Arten bietet sich die Messung funktioneller Merkmale an, denn sie bilden die Verbindung der grundlegenden biologischen Prozesse zu den Gesellschaftsdynamiken der Ökosysteme (WESTOBY & WRIGHT, 2006). Laut VIOLLE et al. (2007) handelt es sich bei funktionellen Merkmalen um alle an einem Individuum messbaren morphologischen, physiologischen oder phänologischen Merkmale, die die Fitness der jeweiligen Art beeinflussen. Für funktionelle Merkmale gibt es standardisierte Messprotokolle, die einen weltweiten Vergleich von Arten und ihren Merkmalen ermöglichen (CORNELISSEN et al., 2003). Aus diesem Grund haben sich mehrere globale Datenbanken etabliert, in denen Messwerte der funktionellen Merkmale von möglichst vielen Arten gespeichert werden (u.a. TRY Datenbank (KATTGE et al., 2011)). Allerdings gilt es bei der Verwendung von Daten aus den Datenbanken zu beachten, dass alle Merkmale eine gewisse Plastizität aufweisen.

In verschiedenen Arbeiten wurde die Bedeutung der Plastizität für Pflanzengesellschaften bereits beschrieben. JUNG et al. (2010) zeigen, dass durch die Unterschiede innerhalb der Arten Koexistenz gefördert und Nischendifferenzierung ermöglicht wird. Dies wurde von BOLNICK et al. (2002) auch für die Variabilität einzelner Individuen bestätigt. Durch das Wissen über die Variabilität können verbesserte Vorhersagen über räumliche und zeitliche Reaktionen von Gesellschaften hinsichtlich Umweltveränderungen getroffen werden (VIOLLE et al., 2012). So konnte beispielsweise FUNK (2008) feststellen, dass invasive Arten eine höhere Plastizität der funktionellen Merkmale aufweisen, was einen Erklärungsansatz für die erfolgreiche Ausbreitung invasiver Arten bietet.

Der Variabilität innerhalb einer Art können zwei Ursachen zugrunde liegen: Zum einen eine genetische Variabilität, die zur Anpassung einer Art dient und durch Unterschiede im Genotyp der Art entsteht (HUGHES et al., 2008). Diese Variabilität bildet die Grundlage für evolutionäre Prozesse, da sie Selektion und eine Vererbung der

veränderten Merkmale ermöglicht. Zum anderen gibt es die phänotypische Variation, die durch die Akklimatisierung einer Art an veränderte Umweltfaktoren entsteht und in der Ausbildung unterschiedlicher Phänotypen aus demselben Genotyp resultiert (DEWITT et al., 1998). In der vorliegenden Arbeit sollen die Ursachen und Ausmaße der phänotypischen Variabilität ausgewählter Arten genauer analysiert werden.

Variabilität kann auf verschiedenen Ebenen betrachtet werden. Auf kleinster Ebene können sich Pflanzenorgane desselben Individuums unterscheiden (BOLNICK et al., 2002). Auf Populationsebene werden Unterschiede zwischen Individuen einer Art am gleichen Standort betrachtet. Als intraspezifische Variabilität bezeichnet man die Unterschiedlichkeit der Individuen einer Art, die allerdings nicht notwendigerweise am gleichen Standort vorkommen. Schließlich bildet die interspezifische Variabilität die morphologische Abgrenzung zwischen Arten.

Da jedes Merkmal und jede Art eine spezifische phänotypische Variabilität aufweisen, werden verallgemeinernde Prinzipien gesucht, nach denen sich die Reaktion der Merkmale auf veränderte Umweltbedingungen erklären lässt. Für artübergreifende Zusammenhänge zwischen einzelnen Merkmalen und Umweltfaktoren wurden bereits einige Studien durchgeführt (u.a. LAVOREL et al. (1997)). Inwiefern aber die intraspezifische Variabilität von der Umwelt beeinflusst wird, blieb lange unbeachtet. Erst in den letzten Jahren wurden mehrere Studien durchgeführt, die die Merkmalsausprägungen entlang von Umweltgradienten untersuchten. So untersuchten ALBERT et al. (2010b) die Variabilität drei funktioneller Merkmale von verschiedenen Arten, darunter auch Bäume und Gräser, über einen klimatischen Gradienten in den französischen Alpen. Sie konnten eine Abhängigkeit zu Temperatur und UV Strahlung ableiten, allerdings im Auftreten der Variabilitäten keine Muster benennen. BUCHER et al. (2016) untersuchten die Zusammenhänge von Blattmerkmalen entlang eines Höhengradienten und stellten dabei heraus, dass sich die Korrelationen zwischen zwei Merkmalen über die verschiedenen Betrachtungsebenen ändern kann. Zur Anpassung der spezifischen Blattfläche (SLA) über einen Temperaturgradienten wurde von ROSBAKH et al. (2015) eine Studie durchgeführt, die zeigte, dass die intraspezifische Variabilität der SLA nicht von der Temperatur abhängig ist. Die Abhängigkeit wichtiger

funktioneller Merkmale entlang eines Nährstoffgradienten unter Ausschließung großklimatischer Unterschiede wurde jedoch noch nicht überprüft.

Im Zuge der vorliegenden Arbeit wurde ein großer Datensatz entlang eines kurzen Umweltgradienten hinsichtlich der Variabilität ausgesuchter Blatt- und Blütenmerkmale von krautigen Arten untersucht. Zu der Auswahl der bearbeiteten Merkmale gehören auch fotoextrahierte Merkmale, die Farb- und Formeigenschaften der Arten beschreiben. Diese sollen mit den direkt gemessenen Merkmalen korreliert werden, um zu überprüfen, ob physiologische und vor allem aufwendig zu erhebende Merkmale über fotoextrahierte Merkmale vorhergesagt werden können. Die Fotos für die Merkmalsextraktion wurden in Zusammenarbeit mit dem Flora Incognita Projekt (www.floraincognita.com) aufgenommen. Flora Incognita ist ein Forschungsprojekt des Max-Planck-Instituts für Biogeochemie Jena und der TU Ilmenau. Es hat die Entwicklung einer App für mobile Endgeräte zum Ziel, die Pflanzen über einen halbautomatischen Prozess bestimmt (WÄLDCHEN et al., 2016). Mittels nur weniger Fotos und Beantwortung einiger Rückfragen soll der Benutzer der App in der Lage sein, die fotografierte Art zu bestimmen. Auf diese Weise soll sie als leicht zu bedienendes Werkzeug zur Pflanzenbestimmung für eine größere Artenkenntnis in der Gesellschaft sorgen, Interesse an der Umwelt fördern und somit letztendlich zum Schutz unserer Pflanzenwelt beitragen. Außerdem können über die App Informationen zum Vorkommen und der Variabilität verschiedener Ökotypen der bestimmten Arten gesammelt und in Datenbanken eingepflegt werden, sodass gleichzeitig eine Kartierung und ein Monitoring der Arten stattfindet. Für die Entwicklung der App ist relevant, dass die Arten gut durch die fotografierten Merkmale beschrieben werden. Dies kann den Bestimmungsprozess durch die App deutlich vereinfachen. Dazu sollten die in der App abgefragten Merkmale nur wenig variabel sein, um eine automatisierte Erfassung und Zuordnung der Arten zu gewährleisten.

Die Aufnahmen eines Testdatensatzes für die Projektentwicklung fanden an ausgewählten Blütenpflanzen der Halbtrocken- und Trockenrasen Jenas statt. Diese Biotope bieten sich für diesen Zweck besonders an, da sie eine große Anzahl auffälliger Blütenpflanzen beherbergen. Gemäß ihrer Definition sind sie als sehr trockene und

nährstoffarme Biotope charakterisiert. Den Böden dieser Flächen wurden hauptsächlich durch eine regelmäßige Mahd und Beweidung Nährstoffe entzogen (POSCHLOD, 2014). Vor allem an steilen Hängen und auf durchlässigem Kalkgestein wird Wasser schnell abgeleitet, was die Nährstoffauswaschung und Erosion beschleunigt und die Trockenheit der meist sonnenexponierten Flächen begünstigt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 2010). Die auf Trockenrasen wachsenden Arten müssen an die trockenen und nährstoffarmen Verhältnisse gut angepasst sein. Es handelt sich hauptsächlich um stresstolerante Arten, die nach dem CSR-Konzept von GRIME (1977) zwar als konkurrenzschwach und häufig störungsempfindlich eingeordnet werden, dafür aber eine große Toleranz gegenüber Stressfaktoren wie Hitze und Trockenheit aufweisen. Diese Arten bilden an Trockenheit angepasste Blätter aus. Häufig haben diese eine dicke Cuticula, eingesenkte Stomata oder starke Behaarung entwickelt, um sich vor erhöhter Verdunstung zu schützen (ELLENBERG et al., 1992). Auch eine generell verringerte Oberfläche und intensives Wurzelwachstum sind typische Merkmale der Xerophyten, die auf Trockenrasen wachsen (FREY & LÖSCH, 2010). Auf Halbtrockenrasen sind Hitze- und Trockenheitsextreme weniger ausgeprägt, wodurch sich der Unterschied zwischen den beiden Biotoptypen ergibt: Halbtrockenrasen bilden eher wiesenartige Bestände aus, während sich auf Trockenrasen nur eine lückige Vegetationsdecke bilden kann (SCHUBERT & WAGNER, 2000). Dadurch liegt zwischen den Standorten ein von der Verfügbarkeit von Wasser, Licht und Nährstoffen geprägter Umweltgradient vor.

Entlang dieses Gradienten wird im Rahmen der vorliegenden Arbeit die Plastizität von Pflanzenmerkmalen in Abhängigkeit zu den Umweltfaktoren untersucht. Dafür wurden funktionelle Merkmale direkt an den Pflanzen gemessen und von Fotos dieser Pflanzen digital extrahiert. Die Plastizität der Merkmale zwischen den Populationen und den Arten soll quantifiziert und mit den Umweltfaktoren korreliert werden. Wegen genetischer Differenzen zwischen den Arten und Populationen wird die Hypothese aufgestellt, dass die Variabilität eine hierarchische Struktur mit der höchsten Variabilität zwischen den Arten und der niedrigsten Variabilität zwischen Individuen einer Population aufweist. Darüber hinaus wird vermutet, dass die Unterschiede zwischen den Populationen durch veränderte Wasser- Nährstoff- oder Lichtverhältnis der jeweiligen Standorte erklärt werden.

Mit den fotoextrahierten Merkmalen soll eine Differenzierung der Arten erreicht werden, die auf die Stabilität der Merkmale oder die technische Eignung des Verfahrens folgern lässt. Des Weiteren werden Zusammenhänge der fotoextrahierten Merkmale mit den direkt messbaren Merkmalen explorativ untersucht, um, bei gegebener Tauglichkeit der Merkmalsextraktion aus Fotos, Rückschlüsse von Pflanzenfotos auf funktionelle Merkmale ziehen zu können.

Im Detail wurden die Merkmale an je 50 Individuen von 21 Arten auf jeweils fünf verschiedenen Halbtrocken- und Trockenrasen in der Umgebung von Jena gemessen, um anhand dieses Datensatzes die folgenden Fragen zu beantworten:

1. Gibt es Unterschiede in der artspezifischen Plastizität von morphologischen und ökophysiologischen Merkmalen?
2. Sind unterschiedliche Merkmalsausprägungen und -variabilitäten mit standortspezifischen Unterschieden assoziiert?
3. Sind die funktionellen Zusammenhänge zwischen den Merkmalen über die gemessenen Arten konsistent?
4. Können über fotoextrahierte Farb- und Formmerkmale Arten separiert werden?
5. Gibt es Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen und den fotoextrahierten Merkmalen?

2. Material und Methoden

2.1 Beschreibung der Standorte

2.1.1 Geologie und Böden

Jena befindet sich im mittleren Saaletal am Ostrand des Thüringer Beckens. Geologisch gehört das Gebiet zum Naturraum Ilm-Saale-Ohrdrufer Muschelkalkplatte (TLUG, 2017a). Auf den Hochflächen steht das Gestein des Oberen Muschelkalks an, während sich einzelne Flüsse über 200 m bis in den Buntsandstein graben (TLUG, 2017a). In Jena bietet sich deshalb an den steilen Hängen des Saaletals ein geologisch interessanter Blick auf die Schichtfolgen des triassischen Gesteins.

Die Untersuchungsflächen verteilen sich über die Schichten des Oberen Buntsandsteins bis hin zum Oberen Muschelkalk (Abbildung 2, Tabelle 1). Die tiefsten Untersuchungsstandorte befinden sich auf dem als abgeflachten Hangsockel anstehenden Oberen Buntsandstein, der sogenannte Röt-Formation. Er bildet die jüngste Schicht des während der Trias abgelagerten Buntsandsteins. Das Gestein besteht vorwiegend aus feinkörnigen Sedimenten. Auf dieser Schicht liegen die Untersuchungsstandorte „Pennickental“, „Drackendorf“, „Jenzig Ost“, „Jenzig West“ und „Wogau“.

Den Übergang zum Muschelkalk bildet die sogenannte Myophorien-Subformation, die zwar noch zum Buntsandstein zählt, jedoch schon wesentlich kalkreicher ist (ELLENBERG, 2012). An den Buntsandstein schließt sich der Muschelkalk an, der in Jenas Umgebung eine Mächtigkeit von etwa 240 m aufweist (ELLENBERG, 2012). Der Muschelkalk wird in Unteren, Mittleren und Oberen Muschelkalk unterteilt, wobei der Untere Muschelkalk um Jena auch als Wellenkalk wegen seiner welligen Lagerung bezeichnet wird. Er besteht vor allem aus grauem Mergelkalk, ist knaurig und feinschichtig (SEIDEL, 2003). Der Wellenkalk wiederum wird in Unteren, Mittleren und Oberen Wellenkalk gegliedert. Sie sind durch Oolithbänke und Terebratelbänke voneinander abgegrenzt. Auf den Oberen Wellenkalk folgt eine Schaumkalkschicht. Im Bereich des Unteren Wellenkalks befinden sich die Fläche „Lichtenhain“ und die drei Flächen am Sachseneck (Abbildung 2, Tabelle 1). Auf der etwa 25 m mächtigen Schicht

des Mittleren Muschelkalks findet sich die Fläche „Leutratal unten“ und die Fläche „Eule“, auf der allerdings viel Schutt von früheren Hangrutschungen liegt. Die Fläche „Remderoda“ liegt direkt am Übergang des Mittleren Muschelkalks zu dem schmalen Band der Terebratelbänke, die Kalkablagerungen mit den namensgebenden Fossilien Terebratel enthält. Auf den etwa 15 m mächtigen Schichten des Oberen Wellenkalks befinden sich die Untersuchungsflächen „Leutratal oben“, „Forst Eichen“ und „Forst Schießplatz“. Die Flächen „Landgraf“ und „Windknollen“ liegen auf den geologisch jüngsten Schichten der Schaumkalkbänke (TLUG, 2017b). Eine geographische Übersicht der Untersuchungsflächen ist auf der Karte in Abbildung 2 dargestellt.

Die Böden auf diesem Gestein sind alle kalkreich und weisen somit einen basischen pH-Wert auf. Nach Lösen des Carbonats bildet sich aus dem übriggebliebenen Schichtsilikaten und Quarz typischerweise Rendzinen als Bodentyp aus (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 2010). Diese werden charakterisiert durch einen humus- und skelettreichen flachen Oberboden über dem Gesteinshorizont aus Kalk- bzw. Dolomitgestein (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 2010). Gerade an den steilen Hängen des Wellenkalks kann sich kaum Boden bilden, da dieser durch Erosion schnell wieder abgetragen wird. Auf den tiefer gelegenen Flächen über dem Buntsandstein ist die Bodenbildung weiter fortgeschritten. Hier ist als Bodentyp Pararendzina oder Pararendzina-Pelosol aus grus- und schuttreichem Hangton oder Schuttlehm zu finden (TLUG, 2017b). Die Böden sind somit kaum vom Buntsandstein beeinflusst, sondern viel mehr von den darüber gelegenen Schichten des Muschelkalks. Bis auf deren Flachgründigkeit und Tendenz des Austrocknens handelt es sich hierbei um fruchtbare Böden (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 2010).

2.1.2 Klima

Jena befindet sich großklimatisch in der Übergangzone vom atlantischen Küstenklima zum kontinentalen Binnenklima (LEPPER & HEINRICH, 1999) und steht unter dem Einfluss der mitteleuropäischen Westwindzone mit warmgemäßigtem, feuchtem Wetter und warmen Sommern.

Die Stadt ist durch ihre Lage im Saaletal klimatisch begünstigt. Die Tallage schützt vor starken, auskühlenden Winden und an den hellen Steilhängen des Wellenkalks wird Sonnenstrahlung reflektiert, was zur Erwärmung des Tals führt (LEPPER & HEINRICH, 1999). Jena ist dadurch eines der wärmsten Gebiete Thüringens (STADT JENA, 2012). In Abbildung 1 sind die Jahresmittelwerte der Stadt Jena für die Jahre 2015 und 2016 zusammen mit den langjährigen Mittelwerten (1961 - 1990) in Klimadiagrammen dargestellt. Die Jahresmitteltemperatur von 9,3 C entspricht dem Durchschnittswert von Deutschland. Auf den Hochflächen um Jena liegen die Jahresmitteltemperaturen dagegen im Schnitt 1 bis 1,5° darunter (LEPPER & HEINRICH, 1999).

Die durchschnittliche Jahresniederschlagssumme liegt bei 587 mm und stellt Jena als eher trockene Gegend innerhalb Deutschlands dar. Der wärmste und zugleich niederschlagsreichste Monat ist der Juli mit 75 mm Niederschlag, während im Februar mit nur 34 mm durchschnittlich am wenigsten Regen fällt (STADT JENA, 2012).

Grundsätzlich ist die Witterung auf den Untersuchungsflächen kleinklimatisch auch durch die geographischen Gegebenheiten geprägt. Je nach Exposition und Hangneigung unterscheiden sich hier Temperatur, Niederschlag und Strahlung, weshalb beide Standortfaktoren für die Vegetation von entscheidendem Einfluss sind. Aber auch das umliegende Relief hat einen Einfluss auf die unterschiedliche Wetterausprägung. Je nach Relief kommt es an manchen Standorten zu Hitzesenken, wo die Temperatur höher ist als an Standorten, wo beispielsweise Fallwinde die Temperatur senken.

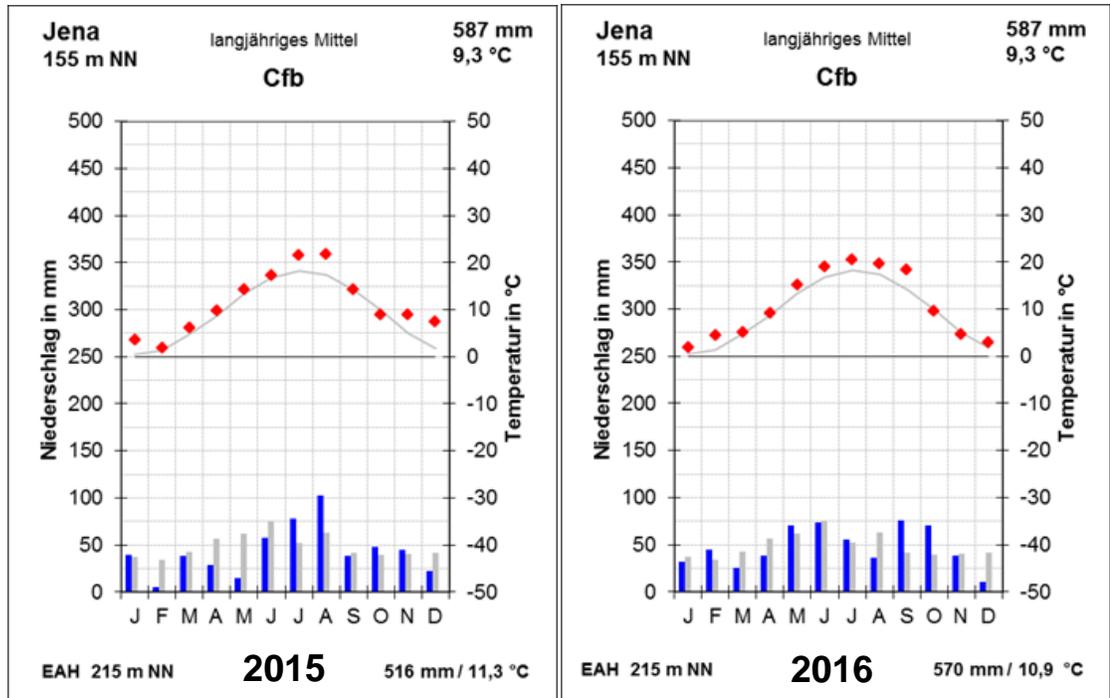


Abbildung 1: Klimadiagramm der Stadt Jena (Standort Ernst-Abbe-Hochschule) im Untersuchungszeitraum der Jahre 2015 (links) und 2016 (rechts). Die grau hinterlegten Balken bzw. Linien geben das langjährige Mittel (1961 - 1990) an (EAH JENA, 2017).

Die Daten- und Vegetationsaufnahmen für diese Arbeit wurden im Jahr 2015 und 2016 durchgeführt. Abbildung 1 stellt die Klimadiagramm der beiden Jahre dar. Das Jahr 2015 hatte einen trockenen Frühling gefolgt von einem überdurchschnittlich heißen Sommer. Dies zeigt sich auch im Jahresdurchschnitt, der mit nur 516 mm Niederschlag wesentlich trockener und mit 11,3°C heißer ausgefallen ist als die Durchschnittswerte des Jahres 2016 und das langjährige Mittel.

2.1.3 Geschichte der Untersuchungsgebiete

Für diese Arbeit wurden Halbtrockenrasen und Trockenrasen als Standorte gewählt. Diese Biotop sind um Jena noch mit relativ großer Häufigkeit vorhanden und sind vor allem wegen ihres Orchideenreichtums überregional bekannt (WESTHUS & VAN HENGEL, 1995). Da Halbtrockenrasen zu den artenreichsten Biotoptypen Mitteleuropas gehören

(KAULE, 1991) und besonders viele Blütenpflanzen beherbergen, wurden sie als Standort für diese Arbeit ausgewählt.

Mit Ausnahme einiger extremer Trockenstandorte ist die potentielle natürliche Vegetation im Untersuchungsgebiet ein für Mitteleuropa typischer Buchenwald auf Kalkgestein. Hauptsächlich wäre Bergseggen-Waldgerste-Buchenwald mit örtlichem Orchideenwald zu erwarten, an südlicheren und tiefer gelegenen Standorten auch Bergsegge-Hainsimsen-Buchen-Mischwald (BUSHART et al., 2008). Doch da der Mensch in dieser Gegend Thüringens seit dem Neolithikum bis heute die Vegetation beeinflusst (LEPPER & HEINRICH, 1999), stellt sich uns ein anderes Bild dar.

Die Halbtrockenrasen bilden eine halbnatürliche Artengemeinschaft und sind durch jahrhundertelange Nutzung als Mähwiesen oder Weiden entstanden. In der Gegend um Jena wurden die Wälder schon im frühen Mittelalter stark zurückgedrängt (WESTHUS et al., 1993). Seitdem war die Beweidung und vor allem Schafhaltung die wichtigste Nutzung der steilen Hänge des Saaletals. Zwischen dem 12. und 16. Jahrhundert wurde an den südexponierten Hängen für einige Zeit Weinbau betrieben (LEPPER & HEINRICH, 1999). In kleineren Kulturen wurden Heilpflanzen wie Salbei und Pfingstrosen angebaut (LEPPER & HEINRICH, 1999), von denen heute noch einzelne Individuen auf den Trockenrasen zu finden sind. Um 1500 n. Chr. war die Gegend weitestgehend waldfrei. Einige Hänge sind seit dem 17. Jahrhundert wieder aufgeforstet worden, aber erst Mitte des 19. Jahrhunderts kam es zu gezielten großflächigen Anpflanzungen (LEPPER & HEINRICH, 1999). Dies trug hauptsächlich dazu bei, dass man bei der heutigen Stadtansicht kaum mehr baumfreie Hänge sieht. Dabei hat sich vor allem die Schwarzkiefer *Pinus nigra* J.F.ARNOLD gut auf den trockenen, flachgründigen Böden etabliert und damit einige wertvolle Trockenrasen ausgelöscht. Ab dem 19. Jahrhundert kam es zudem durch den allgemeinen Rückgang der Weidewirtschaft an vielen Standorten zur Nutzungsaufgabe der wenig ertragreichen Weiden und Wiesen (WESTHUS et al., 1993), die infolgedessen verbuschten.

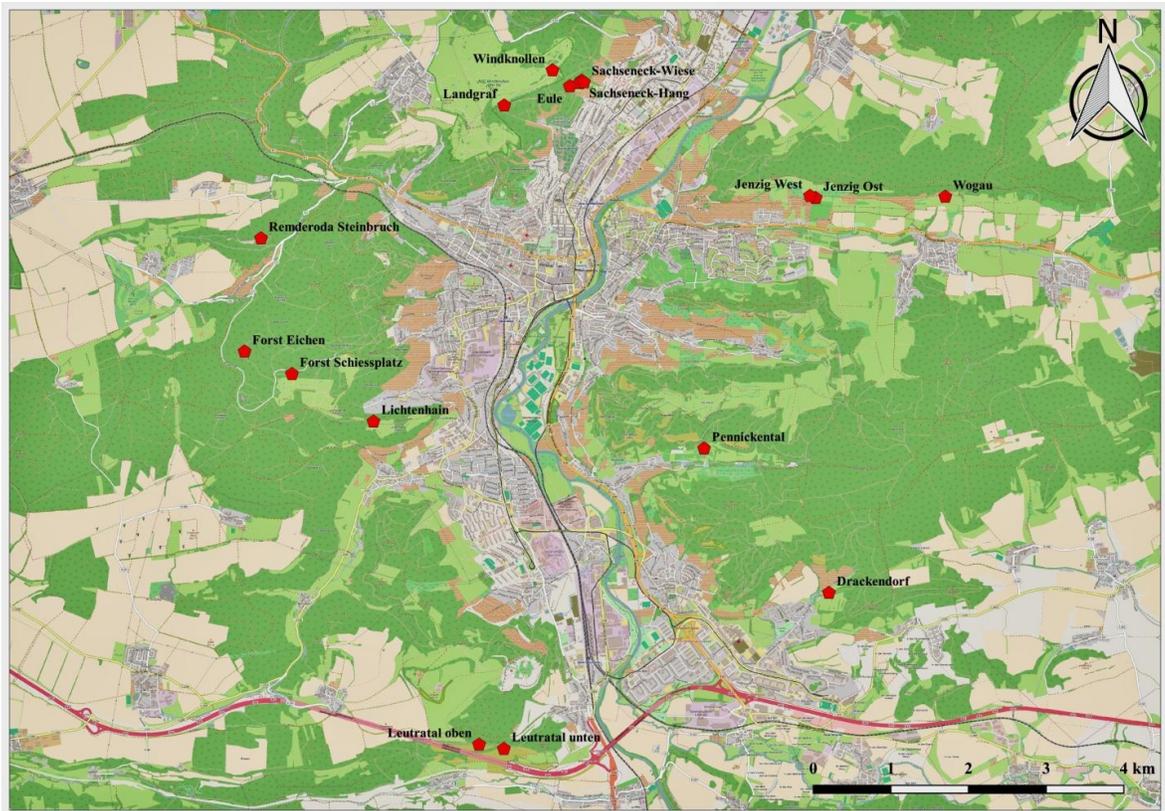


Abbildung 2: Karte der Untersuchungsflächen mit deren Arbeitsnamen (openstreetmap, 2016)

2.1.4 Charakterisierung der Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsstandorte verteilen sich auf unterschiedliche Halbtrocken- und Trockenrasen rund um Jena (Abbildung 2). Deren Charakteristika sind in Tabelle 1 und Anhang 1 aufgeführt.

Die meisten Untersuchungsflächen sind Teil von Naturschutzgebieten. Alle anderen Flächen befinden sich zumindest im Landschaftsschutzgebiet „Mittleres Saaletal“ oder sind ein Geschützer Landschaftsbestandteil. Eine Betretungs- und Sammelgenehmigung wurde deshalb bei der Unteren Naturschutzbehörde erwirkt.

Tabelle 1: Übersicht über die Aufnahmestandorte (ausführliche Tabelle in Anhang 1)

Standort Name	ID	Lage (WGS84)	Höhe in m. ü. M.	Biotoptyp	Ausgangsgestein	Pflege
Remderoda	001	50.932303 11.533229	291	Trockenrasen	Mittlerer Wellenkalk	Keine
Leutratal unten	002	50.873312 11.577653	273	Halbtrockenrasen	Mittlerer Wellenkalk	Keine
Leutratal oben	003	50.873811, 11.573112	337	Trockenrasen	Oberer Wellenkalk	Gehölzentfernung zuletzt 2009
Sachseneck Hang	004	50.950496, 11.591854	254	Trockenrasen	Unterer Wellenkalk	Gehölzentfernung zuletzt 2014
Pennickental	005	50.908028, 11.614273	257	Halbtrockenrasen	Röt	Schafbeweidung und bei Bedarf Nachentbuschung
Sachseneck Steinbruch	006	50.950232, 11.591505	250	Halbtrockenrasen	Unterer Wellenkalk	Keine
Sachseneck Fläche	007	50.950323, 11.592308	241	Halbtrockenrasen	Unterer Wellenkalk, Geröll	Mahd und Nachentbuschung alle 2 Jahre, zuletzt 2015
Eule	008	50.949863, 11.589717	278	Trockenrasen	Mittlerer Wellenkalk	Gehölzentfernung
Windknollen	009	50.951706, 11.586552	332	Trockenrasen	Schaumkalkbänke	Schafbeweidung und bei Bedarf Nachentbuschung
Forst Eichen	010	50.919229, 11.530220	362	Halbtrockenrasen	Oberer Wellenkalk	Mahd alle 3 Jahre
Forst Schießplatz	012	50.916635, 11.538892	367	Halbtrockenrasen	Oberer Wellenkalk	Keine
Drackendorf	014	50.891346, 11.637115	259	Halbtrockenrasen	Röt	Mahd zuletzt 2015, Schafbeweidung
Jenzig Ost	015	50.936966, 11.634691	268	Halbtrockenrasen	Röt	Schafbeweidung und bei Bedarf Nachentbuschung
Jenzig West	016	50.937208, 11.633651	270	Halbtrockenrasen	Röt	Mahd zuletzt 2015, bei Bedarf Nachentbuschung
Wogau	017	50.937110, 11.658400	309	Halbtrockenrasen	Röt	Schafbeweidung und bei Bedarf Nachentbuschung
Lichtenhain	018	50.911144, 11.553808	328	Halbtrockenrasen	Unterer Wellenkalk	Mahd und bei Bedarf Nachentbuschung
Landgraf	019	50.947645, 11.577717	321	Halbtrockenrasen	Schaumkalkbänke	Keine



Abbildung 3: Impressionen der Untersuchungsstandorte. Standort 010 Forst Eichen (a), Standort 015 Jenzig Ost (b), Standort 017 Wogau (c) und Standort 007 Sachseneck-Wiese (d) als Beispiele für Halbtrockenrasen und Standort 008 Eule (e) und Standort 004 Sachseneck-Hang (f) für einen Trockenrasen.

2.2 Aufnahme der Umweltfaktoren

Eine Übersicht über alle aufgenommenen Umweltvariablen findet sich in Tabelle 2.

Tabelle 2: Übersicht über die Umweltvariablen

Umweltvariable	Skala / Einheit	Probenumfang
Ellenberg-Zeigerwerte für	Gewichtete Zeigerwerte	Mittelwerte aus fünf Vegetationsaufnahmen pro Standort
- Licht (L)	1 - 9	
- Temperatur (T)	1 - 9	
- Feuchtigkeit (F)	1 - 12	
- Reaktion (R)	1 - 9	
- Stickstoff (N)	1 - 9	
Exposition	°	Eine Messung pro Standort
Hangneigung	°	Eine Messung pro Standort
Bodentiefe	cm	Fünf Messungen in fünf Plots pro Standort
Bodenfeuchte	%	Fünf Messungen in fünf Plots pro Standort
LAI	dimensionslos	Eine Messungen in fünf Plots pro Standort
Deckung	%	Eine Messungen in fünf Plots pro Standort
Bestandshöhe	cm	Eine Messungen in fünf Plots pro Standort
Verbuschung	1 - 10	Eine Messungen in fünf Plots pro Standort

2.2.1 Vegetationsaufnahmen

Zur Charakterisierung der Standorte wurden Vegetationsaufnahmen durchgeführt. Diese fanden im Mai und Juni 2016 statt. Auf jedem Standort wurden fünf Plots von jeweils 2 m x 2 m eingerichtet. Mit deren Verteilung wurden möglichst alle Aspekte der Fläche abgedeckt. Nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1951) wurden alle Arten innerhalb dieser Plots mit ihrem Artmächtigkeit (Tabelle 3) aufgenommen. Der Deckungsgrad wurde anschließend zu weiteren Analysen in prozentuelle Klassenmittel umgewandelt.

Tabelle 3: Schätzung der Deckung nach BRAUN-BLANQUET (1951)

Deckung/Abundanz	Skala nach Braun-Blanquet	Klassenmittel
Sehr selten / sehr wenig	r	0.1%
Spärlich / wenig deckend	+	0.5%
Zahlreich, aber < 5% deckend	1	2.5%
5 - 25% deckend	2	15%
25 - 50% deckend	3	37.5%
50 - 75% deckend	4	62.5%
75 - 100% deckend	5	87.5%

Die Flächen wurden durch die Berechnung gewichteter Ellenberg-Zeigerwerte charakterisiert (Anhang 5). Dabei handelt es sich um von ELLENBERG et al. (1992) zugeteilte Richtwerte über die Bedürfnisse bzw. Toleranzen einzelner Arten gegenüber Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Kontinentalität, pH-Wert (Reaktion) und Stickstoff unter Einbeziehung biotischer Faktoren. Alle Werte werden auf einer Skala von 1 bis 9 angegeben, außer Feuchtigkeit, die für (semi-)aquatische Arten bis auf den Wert 12 ansteigen kann (ELLENBERG et al., 1992). Die gewichteten Zeigerwerte wurden mit folgender Formel gewichtet:

$$gew\ ZW = \frac{\sum Deckung_i * ZW_i}{\sum Deckung}$$

Anschließend wurden die Werte der fünf Plots pro Standort gemittelt.

Bei den Vegetationsaufnahmen wurde die Deckung der krautigen Arten generell und der Anteil des bewuchsfreien Bodens aufgenommen, um einen Wert für die Bestandsdichte zu bekommen. Die Deckung wurde auf die gleiche Weise wie die Braun-Blanquet Werte geschätzt. Zudem wurde für jeden Plot die Bestandshöhe in cm gemessen. Dafür wurde vom Boden bis zu einem Punkt gemessen, auf dessen Höhe 90% der oberirdischen Biomasse enthalten sind.

Der Blattflächenindex (Leaf Area Index, LAI) als Indikator für die Vegetationsdichte und somit die Verfügbarkeit von Licht wurde mittels eines LAI-2250 (LI-COR, USA) gemessen (Abbildung 4). Pro Plot wurde jeweils eine Messung oberhalb der Vegetation als Vergleichswert und fünf Lichtmessungen unter der Vegetation auf Höhe des Erdbodens aufgenommen. Als Messergebnis erhält man einen dimensionslosen Wert.



Abbildung 4: LAI Messung auf Standort 019.

Die Verbuschung jedes Standortes wurde über eine definierte zehnteilige Skala aufgenommen. Dabei bedeutet 1, dass auf der Fläche keinerlei Gehölze zu finden sind und 10, dass die Fläche komplett von Gehölzen überwachsen ist, sodass Kräuter und Gräser nur noch in einer zweiten Vegetationsdecke vorkommen. Die Verbuschung wurde pro Plot eingeschätzt und später über die Fläche gemittelt.

2.2.2 Bodenuntersuchungen

Auf jedem Standort wurde die Bodentiefe und Bodenfeuchtigkeit gemessen. Die Bodentiefe wurde mittels eines Stocks von 0,6 cm Durchmesser gemessen, der orthogonal zur Bodenoberfläche bis zum Grundgestein in den Boden gestoßen und anschließend abgemessen wurde. Bodenfeuchtigkeit wurde mit einer Bodenfeuchtemessgerät des Typs ML3 Theta Kit (Delta-T Devices, Großbritannien) durchgeführt. Dafür wird ein Messkopf mit drei Messnadeln in den Boden gesteckt. Die Messung der elektrischen Leitfähigkeit gibt Auskunft über den Anteil von Wasser im Oberboden. Ist wenig Wasser im Boden, ist die Leitfähigkeit gering und es wird ein niedriger Bodenfeuchtwert angezeigt. Zwar wird auf diese Weise nur die Feuchtigkeit in den oberen 10 cm Boden gemessen, da die Messung jedoch auf allen Untersuchungsflächen gleich und am selben Tag durchgeführt wurde, dient dieser Wert dennoch zum Vergleich zwischen den Standorten. Sowohl für Bodentiefe, als auch für

Bodenfeuchtigkeit wurden jeweils fünf Messungen in jedem Plot durchgeführt. Diese 25 Messungen je Standort wurden im Anschluss zu einem Standortwert gemittelt.

Die Hangneigung auf jeder Fläche wurde mit dem TruPulse Messgerät (TruPulse 200, Kreitel, Deutschland) gemessen. Informationen über die Exposition wurden mit einem Kompass gewonnen. Lage und Höhenmeter wurden mit einem GPS-Gerät eTrex Vista HCx (Garmin, USA) ermittelt.

2.3 Beschreibung der Arten

Es wurden krautige Arten ausgewählt, die ein Haupt- oder Schwerpunktorkommen nach KORNECK et al. (1998) auf Trocken- und Halbtrockenrasen oder zumindest auf Staudensäumen trockenwarmer Standorte aufweisen (Tabelle 4). Damit wurden auch Arten einbezogenen, die auf zu Verbuschung neigenden Standorten wachsen. Sie mussten mit ausreichender Abundanz an mindestens fünf der beprobten Standorte vorkommen. Die Arten mussten eine fotografierbare Blüte ausbilden und sollten, um einen Querschnitt über die Vegetationszeit zu erhalten, möglichst zu verschiedenen Zeiten blühen. Auch Arten mit langer Blühdauer oder einer langen Blühperiode wurden bevorzugt ausgewählt.

Eine Übersicht, welche Art auf welchen Standorten beprobt wurde, ist außerdem in Anhang 3 zu finden.

Tabelle 4: Übersicht der untersuchten Arten mit dem in der Arbeit verwendeten Kürzel und den jeweiligen Standorten

Art	Familie	Kürzel	Sammelorte (ID)	Infloreszenz- messung
<i>Anemone sylvestris</i> L.	Ranunculaceae	Anesy	003, 005, 007, 009, 019	Infloreszenz
<i>Anthericum ramosum</i> L.	Anthericaceae	Antra	001, 004, 010, 015, 016	Einzelblüte
<i>Aster amellus</i> L.	Asteraceae	Astam	002, 004, 015, 016, 017	Infloreszenz
<i>Bupleurum falcatum</i> L.	Apiaceae	Bupfa	001, 015, 016, 018, 019	Infloreszenz
<i>Centaurea jacea</i> L.	Asteraceae	Cenja	001, 004, 016, 017, 018	Infloreszenz
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	Asteraceae	Censc	005, 007, 016, 017, 016	Infloreszenz
<i>Fragaria viridis</i>	Rosaceae	Fravi	003, 006, 010, 012, 016	Einzelblüte
DUCHESNE EX WESTON				
<i>Hippocrepis comosa</i> L.	Fabaceae	Hipco	001, 003, 004, 012, 016	Infloreszenz
<i>Knautia arvensis</i> (L.) COULT.	Dipsacaceae	Knaar	004, 014, 015, 016, 017	Infloreszenz
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Fabaceae	Lotco	005, 012, 014, 015, 016	Infloreszenz
<i>Ononis repens</i> L.	Fabaceae	Onore	002, 003, 015, 016, 017	Einzelblüte
<i>Origanum vulgare</i> L.	Lamiaceae	Orivu	001, 007, 015, 018, 019	Infloreszenz
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Apiaceae	Pimsa	004, 008, 009, 016, 019	Infloreszenz
<i>Polygala amarella</i>	Polygalaceae	Polam	003, 004, 008, 009, 012	Einzelblüte
CRANTZ				
<i>Polygala comosa</i>	Polygalaceae	Polco	002, 004, 009, 010, 016	Einzelblüte
SCHKUHR				
<i>Potentilla tabernaemontani</i> L.	Rosaceae	Potta	004, 008, 009, 016, 019	Einzelblüte
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	Ranunculaceae	Ranbu	005, 006, 015, 016, 018	Einzelblüte
<i>Salvia pratensis</i> L.	Lamiaceae	Salpr	002, 005, 007, 015, 018	Infloreszenz
<i>Scabiosa columbaria</i>	Dipsacaceae	Scaco	001, 015, 016, 018, 019	Infloreszenz
<i>Solidago virgaurea</i> L.	Asteraceae	Solvi	007, 010, 012, 015, 016	Infloreszenz
<i>Stachys recta</i> L.	Lamiaceae	Stare	005, 007, 010, 015, 016	Infloreszenz



Abbildung 5: Fünf der untersuchten Arten: *Aster amellus* (a), *Centaurea jacea* (b), *Fragaria viridis* (c), *Hippocrepis comosa* (d), *Polygala amarella* (e)

2.4 Merkmalsmessungen

Eine Übersicht über die Zusammensetzung der verwendeten Datensets ist in Abbildung 6 dargestellt. Der Datensatz zur Analyse der Variabilität besteht aus den Daten von 1050 Individuen. Mit einem Subset daraus wurden die Untersuchungen im Zusammenhang mit den fotoextrahierten Daten durchgeführt. Dieses Subset besteht aus den Daten von 224 Individuen für die Fotomerkmale der Blüten bzw. 213 Individuen für die Fotomerkmale der Blätter. Ein noch kleineres Subset daraus enthält die 126 Individuen, deren Blattstickstoff- und Blattkohlenstoffgehalt gemessen wurde.

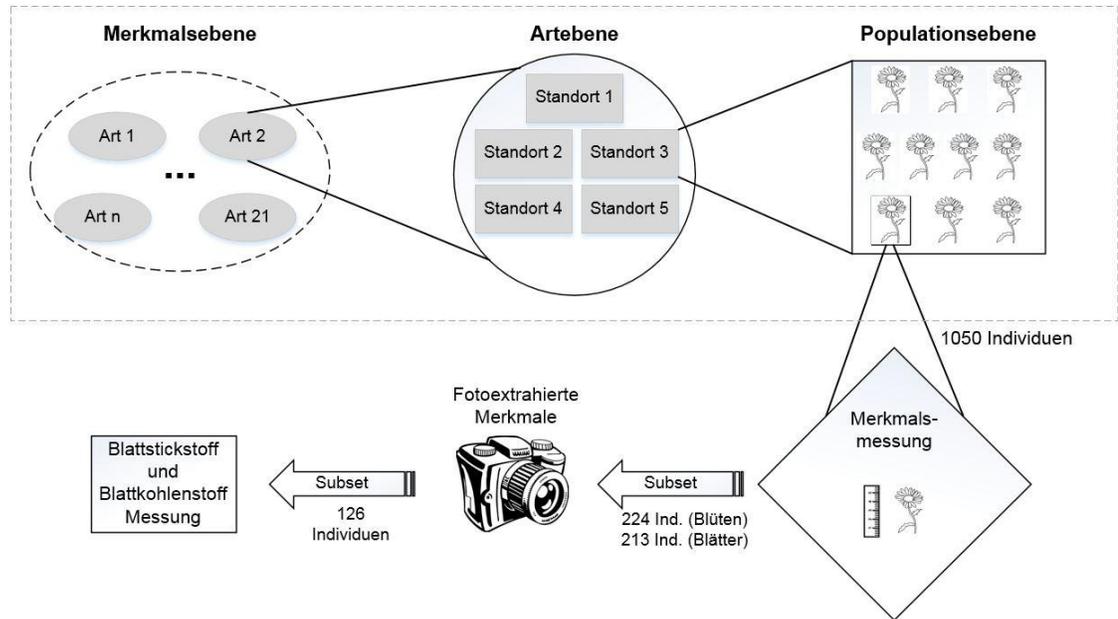


Abbildung 6: Übersicht über die Zusammensetzung der verwendeten Datensätze und Betrachtungsebenen

In Tabelle 5 sind die physiologisch gemessenen Merkmale aufgelistet. Zum einen wurden morphologische Merkmale ausgewählt, die für die Pflanzenbestimmung interessant sind (Pflanzenhöhe, Blütenhöhe, Pflanzenbreite, Blütengröße, Blattgröße), zum anderen ökophysiologische Merkmale, die in der Pflanzenökologie wichtig sind, da sie Rückschlüsse auf die Lebensstrategie der Arten zulassen (Spezifische Blattfläche, Blatttrockenmassegehalt, Blattkohlenstoffgehalt, Blattstickstoffgehalt).

Tabelle 5: Übersicht über die physiologisch gemessenen Merkmale

Merkmal	Datensatzgröße
Pflanzenhöhe [cm]	1050 Individuen
Ausstreuhöhe [cm]	1050 Individuen
Pflanzenbreite [cm]	1050 Individuen
Blütengröße [cm]	1050 Individuen
Blattgröße [cm]	1050 Individuen
Spezifische Blattfläche (SLA) [$\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$]	1050 Individuen
Blatttrockenmassegehalt (LDMC) [mg g^{-1}]	1050 Individuen
Blattkohlenstoffgehalt [%]	126 Individuen
Blattstickstoffgehalt [%]	126 Individuen

2.4.1 Merkmalsmessungen an der Pflanze

Für die Merkmalsmessungen wurden pro Art auf fünf Standort jeweils zehn Individuen vermessen. Dafür wurden Individuen ausgewählt, die möglichst weit über die gesamte Fläche des Standortes verteilt waren. Die Blüte musste vollständig geöffnet und die Pflanze möglichst gesund und unbeschädigt sein. Bei einer großen Auswahl an Individuen wurde versucht, morphologisch unterschiedliche Pflanzen zu beproben. Es wurde darauf geachtet, bei Arten mit klonalem/vegetativem Wachstum verschiedene Rameten auszuwählen, indem geographisch distanzierte Individuen ausgewählt wurden.

Die Merkmale wurden jeweils zur Blütezeit in der Saison 2015 und 2016 gemessen. Das Jahr und Aufnahmedatum wurden zwar in der Auswertung berücksichtigt, allerdings als zweitrangig angesehen, da laut GARNIER et al. (2001) Variation über Jahre hinweg wesentlich geringer ausfällt als über Jahreszeit und Raum.

Die Messungen folgten, wenn nicht anders beschrieben, den standardisierten Messprotokollen von CORNELISSEN et al. (2003) und PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. (2013).

Pflanzenhöhe

Die Pflanzenhöhe wurde als Distanz von dem Punkt, an dem die Pflanze aus der Erdoberfläche tritt, bis zum höchsten photosynthetisch aktiven Teil der Pflanze gemessen. Dafür wurden niederliegende Arten wie z.B. *Ononis repens* aufgerichtet und gebogene Sprosse langgestreckt. In der Literatur wird dieser Messwert deshalb auch als „Gestreckte Länge“ angegeben (CORNELISSEN et al., 2003). Generell wird die Pflanzenhöhe mit einer verbesserten Widerstandsfähigkeit und Vitalität assoziiert (CORNELISSEN et al., 2003)

Ausstreuhöhe

Da bei krautigen Arten die Blüte oft wesentlich höher steht als die Blätter, wird empfohlen, sowohl die Pflanzenhöhe als auch die Höhe der Infloreszenz aufzunehmen (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Deshalb wurde zusätzlich die Blüthenhöhe gemessen. Dabei wurde analog wie bei der im vorherigen Abschnitt beschrieben

Messung der Pflanzenhöhe vorgegangen: Gemessen wurde von der Erdoberfläche bis zum höchsten Teil der Infloreszenz.

Pflanzenbreite

Die Pflanzenbreite wurde als die Distanz der auf horizontaler Ebene am weitesten auseinanderliegenden Blatteile der Pflanzen gemessen. Sie ist nicht für alle Arten ein geeigneter Vergleichswert. Sie bietet sich hauptsächlich für rosettenartige Pflanzen an oder Arten mit nur einem Stängel. Bei ausladenden Arten oder Arten mit mehreren Stängeln ist es häufig schwer zu definieren, welche Blätter am äußersten liegen. Dadurch werden die Werte oft überdimensioniert und schwer untereinander vergleichbar.

Blütengröße

Die Definition, was bei den Arten als „Blütengröße“ gemessen wurde, ist in botanischer Hinsicht nicht ganz einfach. Im Hinblick auf die Flora Incognita App wurde sich prinzipiell danach gerichtet, was ein Laie unter dem Begriff verstehen würde. Deshalb wurde für manche Arten Einzelblüten und für andere die Infloreszenz gemessen. Bei radiärsymmetrischen Blüten wurde der größtmögliche Durchmesser der Blütenaufsicht gemessen. Bei zygomorphen Blüten wurde die Breite der Frontalansicht gemessen. Für Arten mit mehreren sehr kleinen Blüten wurde die gesamte Infloreszenz eines Sprosses gemessen. Dies war generell für alle Arten der Familien Apiaceae, Asteraceae, Dipsacaceae und Lamiaceae der Fall. In der Familie der Fabaceae wurde für *Lotus corniculatus* und *Hippocrepis comosa* die gesamte Infloreszenz gemessen, während für *Ononis repens* die etwas größeren Einzelblüten gemessen wurden (Tabelle 4).

Das Merkmal wird im weiteren Verlauf der Arbeit generell als „Blütengröße“ bezeichnet.

2.4.2 Merkmalsmessungen an den Blättern

Blattgröße, spezifische Blattfläche und Blatttrockenmassegehalt

Für die Messung der Blattmerkmale wurden pro Individuum zwei voll ausgewachsene und unbeschädigte Blätter gesammelt und bis zur weiteren Verwertung in feuchte Papiertücher gewickelt in Plastiktüten kühl aufbewahrt. Beide gesammelten Blätter eines Individuums wurden in jedem Arbeitsschritt zusammen bearbeitet, um so jeweils den gemittelten Wert zu erhalten.

Bei der Blattgröße handelt es sich um die einseitige Oberfläche eines frischen Blattes. Mit der spezifischen Blattfläche (Specific Leaf Area, SLA) bezeichnet man das Verhältnis der Blattfläche zum Trockengewicht in $\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$. Blatttrockenmassegehalt (Leaf Dry Matter Content, LDMC) ergibt sich aus dem Trockengewicht dividiert durch das Frischgewicht des Blattes. Die Blattgröße lässt auf das Energie- und Wasser-Gleichgewicht des Blattes schließen und ist häufig negativ mit Stressfaktoren wie Hitze und Trockenheit korreliert (CORNELISSEN et al., 2003). SLA hängt stark mit der relativen Wachstumsrate und der maximalen Photosyntheserate eines Individuums zusammen. Sie nimmt für dünne, produktive Blätter höhere Werte an als für dickere, ausdauernde Blätter (CORNELISSEN et al., 2003). Dagegen steht LDMC für den Aufbau von stabilem Blattgewebe, das ausdauernd, aber weniger produktiv ist (CORNELISSEN et al., 2003).

Blattgröße, SLA und LDMC wurde mit Hilfe des R package "LeafTraits" (BERNHARDT-RÖMERMANN, unveröffentlicht) berechnet. Dafür benötigt man maßstabsgetreue Bilder der Blätter, sowie deren Frisch- und Trockengewicht. Anhand der Bilder wird die Blattfläche berechnet. Dafür wurden die Blätter mit einer Auflösung von 300 dpi eingescannt. Feucht- und Trockengewicht wurden jeweils mit einer ABJ 120-4NM Waage (KERN & SOHN GmbH, Deutschland) gemessen. Vor dem Messen des Trockengewichts wurden die Blätter in einem Trockenschrank bei 45°C mindestens vier Tage getrocknet.

Blattkohlenstoff- und Blattstickstoffgehalt

Die chemischen Analysen der Blätter wurden am Max-Planck-Institut für Biogeochemie von der Servicegruppe „Routinemessungen und Analysen“ mit einem Elementanalyser

Typ varioEL II VarioMax CS500 (Elementar Analysesysteme GmbH, Deutschland) durchgeführt. Zuvor wurden die getrockneten Blattproben mit einer Schwingmühle MM400 (Retsch, Deutschland) über zwei Minuten gemahlen. Von dem dabei entstandenen Pulver wurden 15 - 19 mg in Zinnschiffchen eingewogen, zugefaltet und in den Elementanalyser gegeben. Die Elementarmessungen am Gerät wurden von Mitarbeitern des Max-Planck-Instituts durchgeführt.

Blattkohlenstoff- und Blattstickstoffgehalt konnte nur von den Individuen gemessen werden, die auch fotografiert worden waren und deren gesammelte Blätter ein gemeinsames Trockengewicht von > 15 mg aufwiesen. Deshalb kamen hierfür die Proben von 126 Individuen in Frage.

2.4.3 Fotoextrahierte Daten

Während der ersten Feldsaison im Jahr 2015 wurden die meisten Individuen zusammen mit den Testaufnahmen für Flora Incognita aufgenommen. Für die App wurden von einer Art an einem Standort fünf Individuen ausgewählt, die anschließend mit einem Smartphone (iPhone 6 Plus, Apple Inc, USA) fotografiert wurden. Von den einzelnen Pflanzen wurde eine Blüte und ein Blatt jeweils von oben und unten bzw. von der Seite fotografiert. Jede Ansicht wurde mit drei verschiedenen Lichtverhältnissen aufgenommen: Mit Kamerablitz, im Schatten und in direkter Sonne (wenn möglich). Für diese Arbeit wurden jedoch nur Fotos der beschatteten Motive analysiert, da diese die zuverlässigsten Daten ergaben. Auch die Fotos der Blattunterseite wurden nicht berücksichtigt, da von diesen keine neuen Informationen zusätzlich zu denen der Blattoberseite gewonnen werden könnten.

Die für Flora Incognita aufgenommenen Fotos wurden an der TU Ilmenau im Fachbereich Softwaretechnik für sicherheitskritische Systeme analysiert. Um die Fotos anhand von Daten möglichst genau zu beschreiben, wurden eine ganze Reihe verschiedener Parameter extrahiert. Diese Parameter beschreiben Farbwerte, Farbmerkmale, Kontur, Form, Textur und Geometrie der fotografierten Blätter und Blüten (Tabelle 6). Für die Extraktion der Werte wurden die Fotos vorher segmentiert,

d.h. so zugeschnitten, dass keine bzw. so wenig wie möglich Hintergrund die Extraktion der Parameter beeinflusst.

Tabelle 6: Aus den Fotos berechnete Merkmale und Indizes und deren Bedeutung (verändert nach SEELAND (2016), persönl. Mitteilung)

Gruppierung	Bezeichnung	Bedeutung
Farbe	Colormoments	die Bilder sind in CIE-Lab Farbwerte umgerechnet; die Vektoren enthalten die ersten. und Zweiten Momente der auf [0,1] normierten a,b-Farbkoordinaten
Farbe	Colorhist	die Bilder sind in CIE-Lab Farbwerte umgerechnet; die Vektoren enthalten Histogramme des normierten a- und b-Kanals, jeweils mit 21 bins
Farbe	DCN	Häufigkeit des Vorkommens von 500 gelernten lokalen Farbmerkmalen
Farbe	RGB	die Mittelwerte der RGB Kanäle
Farbe	NGRD	(Normalized green red difference index): Mittelwert von $(G-R)/(G+R)$
Farbe	GLI	(Green leaf index): Mittelwert von $(2 * G - R - B) / (2 * G + R + B)$
Farbe	pNDVI	("pseudo" normalized difference vegetation index): Mittelwert von $(B+G-R)/(R)$
Form	GFD	Momente der Fouriertransformierten der Kontur
Form	SIFT	Häufigkeit des Vorkommens von 500 gelernten lokalen Form- und Texturmerkmalen (auf Graustufenbildern)
Form	Geo	einfache geometrische Merkmale der Form bzw. Kontur: <ul style="list-style-type: none"> • Aspektverhältnis = Ellipsen-Hauptachse 1 / Ellipsen-Hauptachse 2 = lang/kurz • Kreisförmigkeit = $4 * \pi * \text{Fläche} / \text{Umfang}^2$ • Rechteckigkeit = Ellipsen-Hauptachse 1 * Ellipsen-Hauptachse 2 / Fläche • Spitzigkeit = längste Sekante / Ellipsen-Hauptachse 1 • Kreisförmigkeit (2) = Umfang / längste Sekante / π • Bedeckung = $4 * \text{Fläche} / \pi / (\text{Ellipsen-Hauptachse 1})^2$ • Kantenglattheit = scheinweise erweiterte Fläche / Fläche • Unregelmäßigkeit = längster Abstand Kante-Mittelpunkt / kürzester Abstand Kante-Mittelpunkt • Dichtigkeit = Fläche / konvex-einhüllende Fläche

Die unbearbeiteten Rohdaten der fotoextrahierten Merkmale befinden sich auf der beigefügten CD.

2.5 Statistische Auswertung

2.5.1 Analyse der Vegetationsaufnahmen

Um die Unterschiede der Vegetationszusammensetzung der Standorte zu veranschaulichen, wurden die Daten der Vegetationsaufnahmen mittels einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) graphisch dargestellt. Die Standortfaktoren wurden im Nachhinein als Overlay über die DCA gelegt ($p < 0.05$), wobei nicht die Standortmittel, sondern die Werte der einzelnen Plots genutzt wurden (Anhang 4).

2.5.2 Feststellung von Unterschieden zwischen der artspezifischen Plastizität der gemessenen Merkmale

Variationskoeffizienten

Um die Plastizität der Merkmale zu quantifizieren, wurden Variationskoeffizienten (VarK) auf Populationsebene, Artebene und auf Merkmalseben berechnet. Der Variationskoeffizient gibt, unabhängig von den verschiedenen Einheiten und Skalen, in denen die Merkmale gemessen wurden, einen Wert für die Streuung der Daten an (DORMANN & KÜHN, 2009). Er wurde jeweils mit der Formel

$$\text{VarK [dimensionslos]} = \frac{\text{Standardabweichung}}{\text{Mittelwert}}$$

berechnet.

Boxplots der variabelsten Arten

Um die innerartliche Variabilität auf Populationsebene genauer zu analysieren, wurden pro Merkmal die Messwerte der variabelsten Art in Boxplots dargestellt.

Signifikanzen zwischen den Standorten wurden mittels einer ANOVA bei Normalverteilung oder für nicht normalverteilte Daten mit einem Kruskal-Wallis-Test und anschließendem Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test festgestellt. Auf Normalverteilung wurde stets mittels Erstellung eines QQ-Plots und anschließendem Shapiro-Wilk-Test getestet. Ein QQ-Plot trägt die Quantile der Daten gegen theoretische

Quantile auf. Liegen die Punkte annähernd auf einer Gerade, ist von einer Normalverteilung auszugehen (ZUUR et al., 2007).

PCA der direkt gemessenen Merkmale

Zur multivariaten Analyse der Merkmalsdaten wurde mit den gemessenen Daten eine Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis, PCA) durchgeführt. Die PCA bietet eine indirekte Art der Dateninterpretation, indem sie als Ergebnis eine graphische Veranschaulichung der Daten liefert. Dabei werden die untersuchten Objekte in einem n-dimensionalen Raum dargestellt, wobei n die Anzahl der eingehenden Variablen ist. Die erste Hauptachse repräsentiert die Dimension mit der größten Variabilität. Die weiteren Achsen beschreiben in absteigender Reihenfolge die übrige Variabilität der Daten, bis diese komplett erklärt ist (BORCARD et al., 2011). Der Ergebnisplot einer PCA stellt typischerweise die ersten beiden PCA-Achsen dar, die die meiste Variation erklären. Die erklärenden Variablen werden in Form von Vektoren dazu geplottet. Je länger ein Vektor ist und je näher er sich an einer der Achsen befindet, desto größer ist sein Einfluss auf die mit der Achse dargestellte Variation.

Vor der Berechnung der PCA wurde mittels einer DCA die Länge des Gradienten in den Daten bestimmt, da die Anwendung einer PCA nur für Gradientenlängen < 2 sinnvoll ist. Für die PCA wurden die Daten auf den Mittelwert null mit Einheitsabweichung skaliert. Aus dem Ergebnisplot wurden die Umrisse aller Arten extrahiert und jeweils einzeln im Artenraum dargestellt.

Die PCA wurde in R (R CORE TEAM, 2014) unter Verwendung des Packages „vegan“ (OKSANEN et al., 2016) berechnet.

2.5.3 Ermittlung von Assoziationen der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen und Merkmalsvariabilitäten mit den Standortfaktoren

Lineare gemischte Modelle der Merkmale und Standortfaktoren

Um die Zusammenhänge zwischen den gemessenen Merkmalen und den Umweltfaktoren herauszustellen, wurden lineare gemischte Modelle (linear mixed-effect

model, LME) durchgeführt. Dabei werden im Gegensatz zu einem linearen Modell auch sogenannte „zufällige Faktoren“ (random factors) in der Berechnung berücksichtigt, die zwar auch Varianzen in den Daten hervorrufen, aber nicht von vorrangigem Interesse sind (DORMANN & KÜHN, 2009). In dieser Arbeit sind dies die unterschiedlichen Arten.

Für jedes gemessene Merkmal wurde ein LME gerechnet, wobei das Merkmal die abhängige Variable bildete. Innerhalb der erklärenden Variablen dienten die Umweltvariablen als feste Faktoren (fixed factors) und die Art als random factor. Es wurde mit den Daten der einzelnen Individuen gerechnet, um Variationen innerhalb der Populationen nicht durch deren Mittelwerte zu vereinheitlichen.

Im ersten Schritt der LME Berechnung wurde ein vollständiges Modell mit ausgewählten Umweltfaktoren (Exposition, Hangneigung, Bodentiefe, gewichteter Feuchtigkeit-Zeigerwert, gewichteter Stickstoff-Zeigerwert) gefitted. Dabei wurde darauf geachtet, dass die Umweltfaktoren untereinander nicht stark korreliert ($r^2 < 0.7$) waren (Anhang 2). Da die Umweltvariablen auf unterschiedlichen Skalen gemessen worden waren, wurden sie vor der Berechnung skaliert, d.h. der Mittelwert wurde auf null zentriert und die Standardabweichung auf eins. Die Merkmale Pflanzenhöhe, Ausstreuhöhe, Pflanzenbreite, Blattgröße und Blütengröße mussten logarithmiert werden, um die Voraussetzung einer Normalverteilung zu erfüllen.

Zur Vereinfachung des Modells nach dem Parsimonie-Prinzip wurden schrittweise die erklärenden Faktoren mit dem geringsten Beitrag aus dem Modell entfernt, so dass nur noch signifikante Faktoren ($p < 0.05$) im Modell verblieben (CRAWLEY, 2007).

Gemäß der von NAKAGAWA & SCHIELZETH (2013) entworfenen Methode wurde anschließend von jedem LME der marginale R^2 (R^2_m) und konditionale R^2 (R^2_c) Wert berechnet. Dabei ist R^2_m ein Erklärungsmaß für die Varianz, die nur durch die fixed factors beschrieben ist, und R^2_c die Varianz, die durch die fixed und random factors erklärt wird. Es kann somit durch die Differenz der beiden R^2 auf den Einfluss des random factor auf die Gesamtvarianz geschlossen werden.

Lineare gemischte Modelle der Variationskoeffizienten und Standortfaktoren

Um Beziehungen zwischen den Variationskoeffizienten der Merkmale und den Standortfaktoren aufzudecken, wurde auf die gleiche Weise ein LME berechnet. Dabei bildeten die Variationskoeffizienten auf Populationsebene die abhängigen Faktoren. Die Standortfaktoren dienten als fixed factors, während die Arten als random factor eingesetzt wurden. Hier wurde mit den Daten auf Populationsebene gerechnet, da die Variationskoeffizienten für die Populationen berechnet wurden.

Bei der Durchführung und Auswertung der LME wurden die Packages „lme4“ (BATES et al., 2015), „lmerTest“ (KUZNETSOVA et al., 2016) und „MuMIn“ (BARTON, 2016) verwendet.

Redundanz Analyse zur Untersuchung von globalen Zusammenhängen zwischen den Merkmalsausprägungen und Umweltfaktoren

Mittels einer Redundanz-Analyse (RDA) sollten die Daten auf lineare Beziehungen zwischen den direkt gemessenen Merkmalsdaten und den Umweltfaktoren untersucht werden. Eine RDA ist ein multivariates Ordinationsverfahren, das eine kanonische Ordination mit zwei Matrizen durchführt (DORMANN & KÜHN, 2009). Die Matrix der erklärenden Faktoren bestand hierbei aus den Umweltfaktoren, während die Merkmalsdaten als Matrix der abhängigen Variablen eingesetzt wurden. Bei der Berechnung wurden nach dem Ansatz von BLANCHET et al. (2008) vorgegangen. Der dabei durchzuführende globale Test zu Beginn der Analyse fiel jedoch nicht signifikant aus, weshalb mit der Durchführung der RDA nicht fortgefahren werden konnte.

Die Tests wurden auf Art- und Populationsebene durchgeführt. Sie wurden im Statistikprogramm R (R CORE TEAM, 2014) unter Verwendung des package „vegan“ (OKSANEN et al., 2016) berechnet.

Korrelation der Merkmalsdaten mit Habitatansprüchen der Arten

Um eine Interpretation der Variation in den Merkmalsdaten zu ermöglichen, wurden zusätzliche Informationen über die Habitatansprüche der Arten hinzugezogen (Anhang 6). Durch eine Gegenüberstellung dieser Habitatansprüche und der

Variationskoeffizienten können Rückschlüsse auf die ökophysiologische Strategien der Arten gezogen werden.

Zu dieser Analyse wurden bestimmte Faktoren ausgewählt, die die Abundanz der Arten erklären (Tabelle 7).

Tabelle 7: Übersicht über zusätzliche Artfaktoren, die als erklärende Variablen mit den Variationskoeffizienten der gemessenen Merkmale korreliert wurden

Artfaktor	Beschreibung
Zeigerwert N	Jeweiliger Ellenberg-Zeigerwert für Stickstoff
Zeigerwert F	Jeweiliger Ellenberg-Zeigerwert für Feuchtigkeit
PCA-Ratio	Verhältnis der Artausdehnung auf der erste PCA-Achse zur Ausdehnung entlang der zweiten PCA-Achse
Stetigkeit	Prozentueller Anteil auf wie vielen der untersuchten Standorte die Art vorkommt
Formzugehörigkeit nach Korneck	Anzahl wie viele Haupt- und Schwerpunktorkommen nach KORNECK et al. (1998) eine Art aufweist

Die Gradienten von Stickstoff und Feuchtigkeit sind auf (Halb-)Trockenrasen besonders entscheidend für die physiologische Ausprägung der Arten. Ein niedriger Zeigerwert für Feuchtigkeit bzw. Stickstoff weist auf eine hohe Toleranz gegenüber Trockenheit bzw. Nährstoffarmut hin.

Die Angaben zu Stetigkeit und Formationszugehörigkeit deuten auf die Standortvariabilität der Arten hin. Je höher der Wert ist, desto mehr Standorte besiedelt die Art. Dabei ist die Stetigkeit in einem kleineren Maßstab gehalten, da sie nur die Untersuchungsstandorte dieser Arbeit beinhaltet. Somit bezieht sie sich nur auf die Artenvorkommen innerhalb der Formation der Halbtrocken- und Trockenrasen. In der Formationszugehörigkeit nach Korneck sind mögliche andere Standorte enthalten, die, wie beispielsweise Frischwiesen und -weiden, nicht Teil dieser Arbeit waren. Ein hoher Wert bei der Formationszugehörigkeit beschreibt eine Art als Ubiquisten, während ein niedriger Wert eher für spezialisierte Arten steht.

PCA-Ratio ist eine Angabe der multivariaten Merkmalsverteilung der Arten im Achsenraum aus dem Ergebnis der PCA aller gemessenen Merkmale (vgl. Kapitel 2.5.2). Sie wurde für jede Art aus der maximalen PC1- und PC2-Ausdehnung der einzelnen Arten mit der Formel

$$PCA - Ratio = \frac{|x_{max}| - |x_{min}|}{|y_{max}| - |y_{min}|}$$

berechnet.

Ein sehr kleiner Wert weist auf eine starke Variation entlang der zweiten Achse hin, ein gegen eins tendierender Wert auf eine runde Kontur und somit eine etwa gleichmäßige Variation entlang der ersten und zweiten Achse. Je größer der Wert über eins ist, desto mehr steigt der Einfluss der ersten Achse auf die Variabilität dieser Art und der Einfluss der zweiten Achse wird geringer.

Zusammenhänge zwischen diesen Artansprüchen und den Variationskoeffizienten der Populationen wurden bei kontinuierlichen Daten (PCA-Ratio, Stetigkeit, Formationszugehörigkeit) in Streudiagrammen dargestellt, bei kategorialen Daten (Zeigerwerte) als Boxplots. Im Ergebnisteil sind nur die signifikanten Korrelationen dargestellt. Für die kontinuierlichen Daten wurden Signifikanzen mittels Korrelation nach der Spearman-Methode festgestellt, wobei jedoch die Regressionsgerade aus einem linearen Modell eingefügt wurde. Zwischen den Boxplots wurde, wie unter Kapitel 2.5.2 beschrieben, auf signifikante Unterschiede getestet.

2.5.4 Analyse der funktionellen Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen Merkmalen

Um den funktionellen Zusammenhang der direkt gemessenen Pflanzenmerkmale zu überprüfen, wurden die Merkmalsdaten korreliert. Für ausgewählte Merkmalspaare, von denen interessante Korrelationen zu erwarten waren (SLA - Pflanzenhöhe, SLA - Blattstickstoffgehalt, LDMC - Blattkohlenstoffgehalt), wurden einzelne Plots erstellt. Die Korrelationen dieser Merkmalspaare wurden auf Ebene der Populationen, der Arten und über alle Arten hinweg getestet. Statistisch signifikante Korrelation wurde durch die

Regressionsgerade in den Graphen angezeigt. In den Ergebnissen wurden nur Arten mit signifikanten Zusammenhängen abgebildet.

2.5.5 Analyse der fotoextrahierten Merkmalen

Bei allen Analysen der fotoextrahierten Daten wurde ausschließlich mit dem Subset gerechnet, welches nur die Daten derjenigen Individuen beinhaltet, von denen auch fotoextrahierte Merkmale vorhanden sind. Die Daten von Blütenoberseite, Blütenunterseite und der Blätter wurden stets getrennt behandelt, da der Datensatz der Blüten leicht vom Datensatz der Blätter abweicht und die Ergebnisse je nach Aufnahmemotiv unterschiedlich ausfallen können.

PCA zur Dimensionsreduktion

Da die fotoextrahierten Merkmale colorhist, DCN, GFD, SIFT und geo (Tabelle 6) in bis zu 500 Variablen beschrieben sind, wurde für jedes dieser Merkmal eine PCA gerechnet, um dadurch die Hauptkomponenten zu exzerpieren. Anschließend wurde gemäß des Scree Test (CATTELL, 1966) die Achsenwerten der stärksten Achsen zur Weiterverwendung ausgewählt (Tabelle 8). Auf diese Weise konnten die Variablen reduziert werden.

Tabelle 8: Übersicht über die Anzahl der Hauptachsen, die in der weiteren Auswertung der jeweiligen fotoextrahierten Daten berücksichtigt wurden, und deren erklärte Varianz

	Blütenoberseite		Blütenunterseite		Blattoberseite	
	Anzahl der PCA-Achsen	Kumulative erklärte Varianz	Anzahl der PCA-Achsen	Kumulative erklärte Varianz	Anzahl der PCA-Achsen	Kumulative erklärte Varianz
colhist	3	71%	4	75%	5	92%
DCN	4	46%	5	47%	3	33%
GFD	1	64%	1	54%	3	72%
SIFT	4	33%	4	23%	6	29%
geo	2	68%	4	88%	4	91%

Nach Extraktion der Achsenwerte wurden die Merkmale mit der entsprechenden Achsennummer und einem Kürzel des Aufnahmemotivs (ft = Blütenoberseite, fs = Blütenunterseite, lt = Blattoberseite) versehen.

PCA zur Differenzierung der Arten

Um zu überprüfen, ob die untersuchten Arten durch die fotoextrahierten Farb- und Formparameter getrennt werden können, wurde jeweils eine PCA mit dem Datensatz der Farbmerkmale und dem Datensatz der Formmerkmale durchgeführt. Alle fotoextrahierten Daten wurden vor der PCA auf den Mittelwert null mit Einheitsabweichung skaliert.

Die PCA der Formparameter wurde zunächst mit allen Parametern durchgeführt. Anschließend wurde eine weitere PCA berechnet, in die ausschließlich die ursprünglichen Variablen der geo-Daten (Tabelle 6) einfließen.

PCA zur Analyse der Datenkorrelationen

Um Zusammenhänge zwischen den fotoextrahierten Daten und den direkt gemessenen Merkmalen aufzudecken, wurden in einer explorativen Datenanalyse PCAs mit allen fotoextrahierten Parametern gerechnet. Die direkt gemessenen Merkmale, die signifikante Verbindungen ($p < 0.05$) zu den Achsen aufwiesen, wurden im Anschluss als Overlay in die PCA eingefügt. Auch die Daten von Blattstickstoff und Blattkohlenstoff wurden auf diese Weise in die PCA hinzugefügt, allerdings gilt es hier zu beachten, dass für diese Merkmale nur der kleinere Datensatz zur Verfügung steht.

Alle statistischen Berechnungen und Schaubilder wurden unter Verwendung des Programms R (R CORE TEAM, 2014) erstellt.

Signifikanzen wurden mit den allgemein üblichen Symbolen angezeigt: * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$. Marginale Signifikanzen wurden nicht berücksichtigt. Signifikante Unterschiede zwischen Boxplots sind mit Buchstaben gekennzeichnet.

3. Ergebnisse

3.1 Charakterisierung der Standorte

Die Ergebnisse der Standortmessungen sind in Anhang 1 aufgelistet. Die Daten der Vegetationsaufnahmen finden sich auf der beigefügten CD.

Das Ergebnis der DCA aus den Daten der Vegetationsaufnahmen veranschaulicht die Standortunterschiede hinsichtlich ihrer Vegetationszusammensetzung (Abbildung 7). Mit einer Gradientenlänge von 4.51 zeichnet sich ein kompletter Arten turn-over ab (LEYER & WESCHE, 2007). Somit unterscheidet sich das Artenspektrum zwischen den Standorten sehr. Die Arten *Carex humilis* LEYSS., *Anthericum ramosum* L. und *Cirsium acaulon* SCOP. charakterisieren die flachgründigen, trockenen, nährstoffarmen Standorte mit niedriger Bestandshöhe, wobei das Vorkommen von *Viburnum lantana* L. auf zu Verbuschung neigende Flächen hinweist. Hierzu gehören vor allem die Standorte Eule (008), Sachseneck Hang (004), Jenzig West (016) und Leutratal oben (003). Die Plots der Standorte Windknollen (009), Drackendorf (014) und Landgraf (019) sind von den Arten *Agrimonia eupatoria* L. und *Ranunculus bulbosus* L. und den beiden ruderalen Arten *Plantago lanceolata* L. und *Taraxacum spec.* geprägt. Es ist auffällig, dass diese Standorte alle durch Schafe beweidet werden. Der gewichtet Licht-Zeigerwert geht mit der Auftrennung dieses Standortes einher.

Des Weiteren grenzen sich Standorte ab, die durch Arten charakterisiert sind, die häufig an schattigen Staudensäumen oder Waldrändern vorkommt. *Geranium sanguineum* L., *Peucedanum cervaria* (L.) LAPEYR. und *Polygonatum odoratum* (MILL.) DRUCE beschreiben insbesondere die beiden Standorte Forst Eichen (010) und Forst Schießplatz (012), die vom umgebenden Wald geprägt sind.

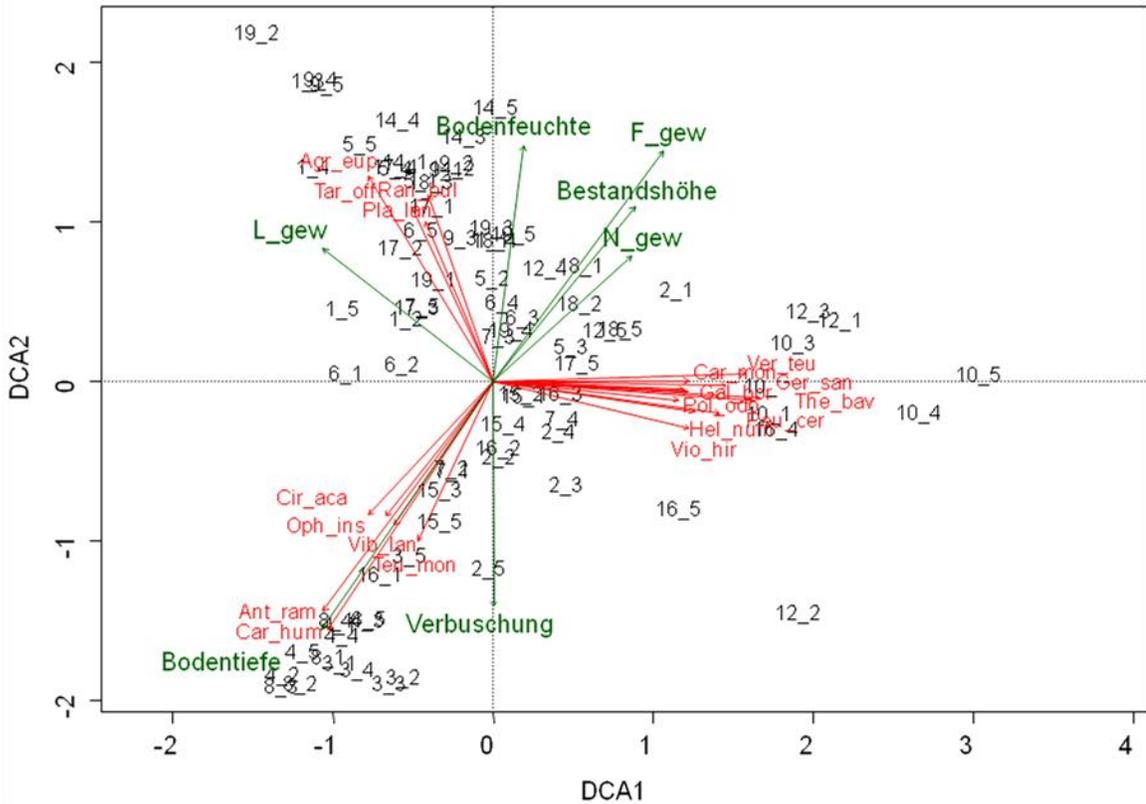


Abbildung 7: DCA der Vegetationsaufnahmen (175 Arten in 85 Aufnahmen) mit einem Overlay der Standortfaktoren. Der Eigenvalue der ersten Achse beträgt 0.60. Die Zahlen geben die jeweilige StandortID mit der Plotnummer an. Es werden nur Arten angezeigt, die höchst signifikant ($p < 0.005$) mit den Achsen in Verbindung stehen (rote Vektoren). Die Standortfaktoren wurden ab einer Signifikanz von $p < 0.05$ eingefügt (grüne Vektoren).

Wie durch die DCA dargestellt, spannen die 17 bearbeiteten Standorte einen ausreichenden Umweltgradienten auf, um im Zuge dieser Arbeit die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen der Arten mit den verschiedenen Standortbedingungen zu kombinieren.

3.2 Plastizität der morphologischen und ökophysiologischen Merkmale

3.2.1 Analyse der Variationskoeffizienten

Für eine Quantifizierung der Plastizität der Merkmale wurden die Variationskoeffizienten berechnet (Anhang 11). Welches Merkmal besonders variabel

ist, lässt sich anhand der Variationskoeffizienten in Tabelle 9 erkennen. Es zeigt sich dabei, dass die Blattgröße auf allen Ebenen die höchste Variabilität aufweist. Der Kohlenstoffgehalt der Blätter ist dahingegen das stabilste Merkmal, er weist einen wesentlich geringeren Variationskoeffizienten auf als die anderen Merkmale.

Tabelle 9 stellt die Mittelwerte und Extreme der Variationskoeffizienten auf drei verschiedenen Betrachtungsebenen (vgl. Abbildung 6) dar. Die großen Unterschiede zwischen den Werten der Merkmalseben und den Werten auf Artebene zeigen, dass zwischen den Arten eine hohe Variabilität herrscht. Allerdings ist die Individuenanzahl auf Ebene der Merkmale wesentlich höher als auf Ebene der Arten. Hingegen steigen die Variationskoeffizienten von der Populationsebene zur Artebene nicht so stark an, somit wird durch die Unterschiede zwischen den Standorten weniger Variabilität erklärt als durch die Unterschiede zwischen den Arten. Die Rangfolge der Merkmale bleibt über die Ebenen nahezu konstant, nur auf Ebene der Arten weist Blattstickstoff eine höhere Variabilität auf als SLA. Die Merkmale SLA, LDMC, Blattstickstoff und Blattkohlenstoff können wegen ihres niedrigen Variationskoeffizienten als stabile Pflanzenmerkmale bezeichnet werden.

Tabelle 9: Überblick über die Variationskoeffizienten der gemessenen Merkmale. Auf Merkmalsebene wurde der Koeffizient über alle Individuen berechnet, auf Artebene über alle Individuen einer Art. Auf Ebene der Populationen wurden Variationskoeffizienten mit den Individuen einer Art für jeden Standort einzeln berechnet. Für die Art- und Populationsebene ist jeweils der Mittelwert angegeben und das Minimum und Maximum einer Art bzw. Population. Die Variationskoeffizienten der Merkmale, die mit einem Asteriskus * gekennzeichnet sind, wurden aus einem kleineren Datensatz berechnet (vgl. Tabelle 5).

Merkmal	Merkmalsebene	Artebene [min; max]	Populationsebene [min; max]
	n=1050	n=50	n=10
VarK(Blattgröße)	1.31	0.49 [0.33 (Potta); 0.90 (Solvi)]	0.36 [0.14 (Fravi010); 0.81 (Censc017)]
VarK(Pflanzenbreite)	0.74	0.43 [0.27 (Orivu); 1.18 (Polco)]	0.32 [0.13 (Polam003); 0.65 (Lotco016)]
VarK(Pflanzenhöhe)	0.70	0.36 [0.22 (Antra); 0.57 (Polam)]	0.30 [0.08 (Censc018); 0.70 (Salpr005)]
VarK(Ausstreuhöhe)	0.61	0.31 [0.22 (Pimsa); 0.47 (Polam)]	0.25 [0.08 (Censc018); 0.62 (Solvi010)]
VarK(Blütengröße)	0.55	0.22 [0.09 (Hipco); 0.44 (Solvi)]	0.19 [0.04 (Hipco016); 0.26 (Salpr005)]
VarK(SLA)	0.25	0.17 [0.09 (Potta); 0.31 (Lotco)]	0.13 [0.05 (Anesy005); 0.36 (Polam008)]
VarK(Blattstickstoff*)	0.23	0.18 [0.13 (Antra); 0.21 (Salpr)]	0.13 [0.04 (Anesy005); 0.28 (Orivu001)]
VarK(LDMC)	0.23	0.12 [0.07 (Antra); 0.28 (Polco)]	0.08 [0.04 (Orivu007); 0.33 (Polco010)]
VarK(Blattkohlenstoff*)	0.03	0.02 [0.01 (Fravi); 0.03 (Antra)]	0.02 [0.00 (Anesy005); 0.28 (Orivu001)]

Die Spanne zwischen dem kleinsten und größten Variationskoeffizienten auf Artebene nimmt mit Verringerung des Mittelwerts ab, zeigt jedoch große Unterschiede zwischen den Variationskoeffizienten der verschiedenen Arten an. Die größte Differenz findet sich für das Merkmal Pflanzenbreite zwischen den Arten *Origanum vulgare* und *Polygala comosa*.

In Abbildung 8 sind die Boxplots der Variationskoeffizienten dargestellt. Jeder Boxplot umfasst die fünf Variationskoeffizienten der Populationen. Obwohl die Variationskoeffizienten bereits Auskunft über die Variabilität der Art geben, zeigen die Boxplots zusätzlich die Variation über die Standorte. So erkennt man hier anhand der Boxplotgrößen, wie sehr sich die Variabilität zwischen den Standorten unterscheidet.

Der Variationskoeffizient von LDMC ist für alle Arten auf allen Standorten etwa gleich groß, was bedeutet, dass die Standortfaktoren kaum zur Variabilität dieses Merkmals beitragen. Interessant ist, dass sich die Boxplotgrößen zwischen Pflanzhöhen und Ausstreuöhe unterscheiden. Beide Merkmale sind sich ähnlich, aber hier weist die Pflanzhöhe größere Unterschiede zwischen den Variationskoeffizienten einer Art auf als die Ausstreuöhe.

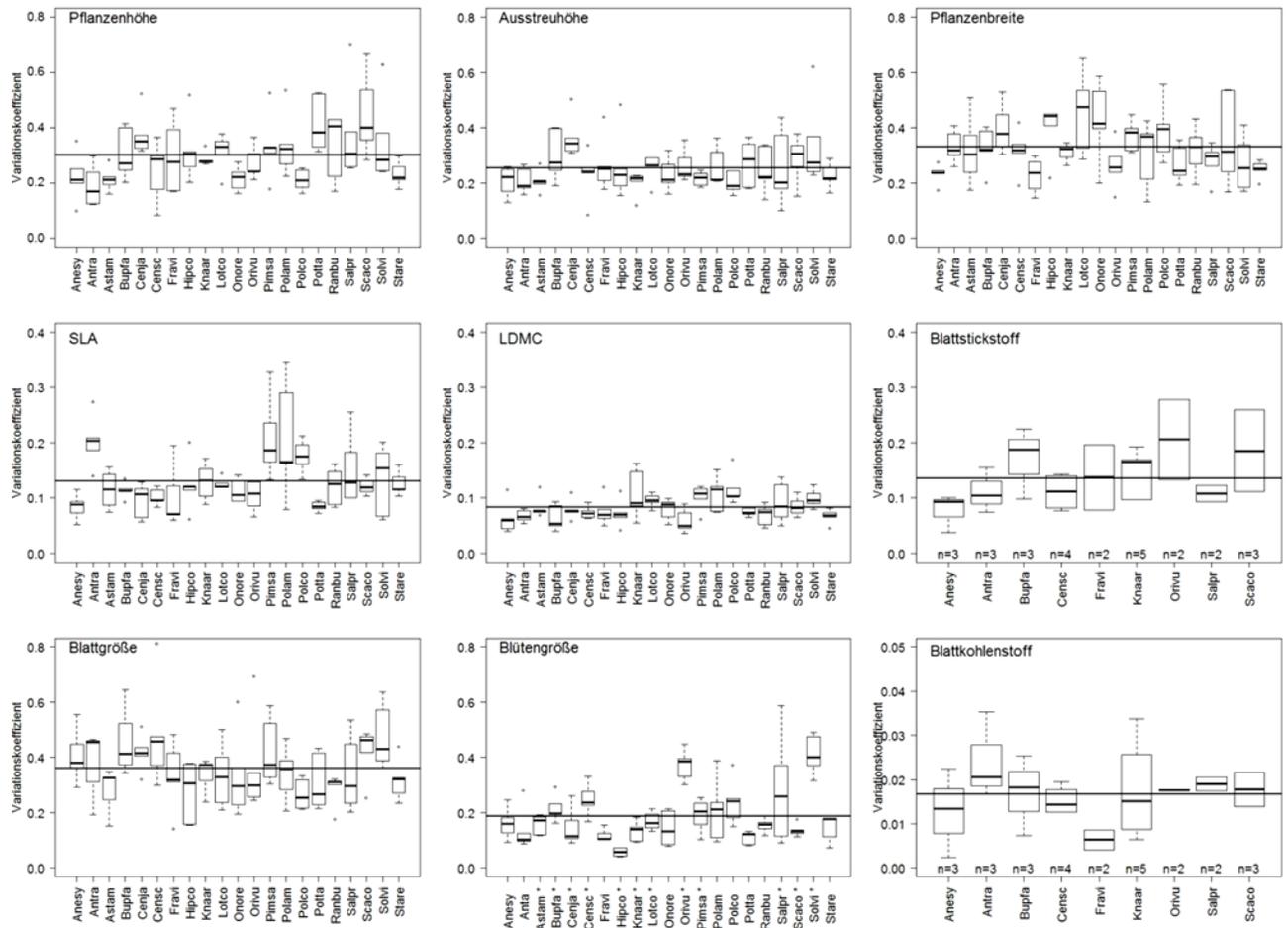


Abbildung 8: Variationskoeffizienten der Merkmale innerhalb der Arten. Wenn nicht anders angegeben, gibt ein Boxplot die Spannweite über die fünf Variationskoeffizienten der Populationen wider. Die durchgezogene Linie stellt jeweils den Mittelwert der Populationen dar. Im Plot des Merkmals Blütengröße sind die Arten mit einem * markiert, deren gesamte Infloreszenz gemessen wurde.

Aus den Boxplots lassen sich zudem Schlüsse auf die Variabilität der einzelnen Arten ziehen. Die Variationskoeffizienten von *Stachys recta* liegen immer unter dem Mittelwert aller Arten. *Anemone sylvestris* ist nur hinsichtlich der Blattgröße variabler als der Mittelwert, weist im Allgemeinen also eine sehr geringe Variabilität auf. Ebenso zeigt sich in den Variationskoeffizienten von *Aster amellus* nur eine geringe Variabilität. Alle anderen Arten sind je nach Merkmal mehr oder wenig variabel.

Die Variabilität ist somit für jede Art und jedes Merkmal spezifisch, wobei manche Merkmale und manche Arten stärker variieren als andere.

3.2.2 Analyse der Merkmale besonders variabler Arten

Zur genaueren Betrachtung der standortspezifischen Variation wurden die Messwerte der variabelsten Art eines jeden Merkmals in einzelnen Boxplots dargestellt (Abbildung 9). Für die Merkmale Blattgröße, Pflanzenbreite, Pflanzenhöhe, SLA und LDMC erkennt man, dass sich im wesentlichen ein Standort von den anderen Standorten unterscheidet. Der Variationskoeffizient der Ausstreuöhe von *Polygala amarella* ist so hoch, da die Messwerte auf allen Standorten variieren und auch zwischen den Standorten große Differenzen bestehen. Dagegen weist die Blütengröße von *Solidago virgaurea* zwischen den Standorten keine signifikanten Unterschiede auf, doch sind die Wert innerhalb der Standorte sehr variabel. Am Beispiel von *Solidago virgaurea* erkennt man im Vergleich der Boxplots von Blattgröße zu Blütengröße, dass die Variabilität auch innerhalb einer Art unterschiedliche Ursachen haben kann.

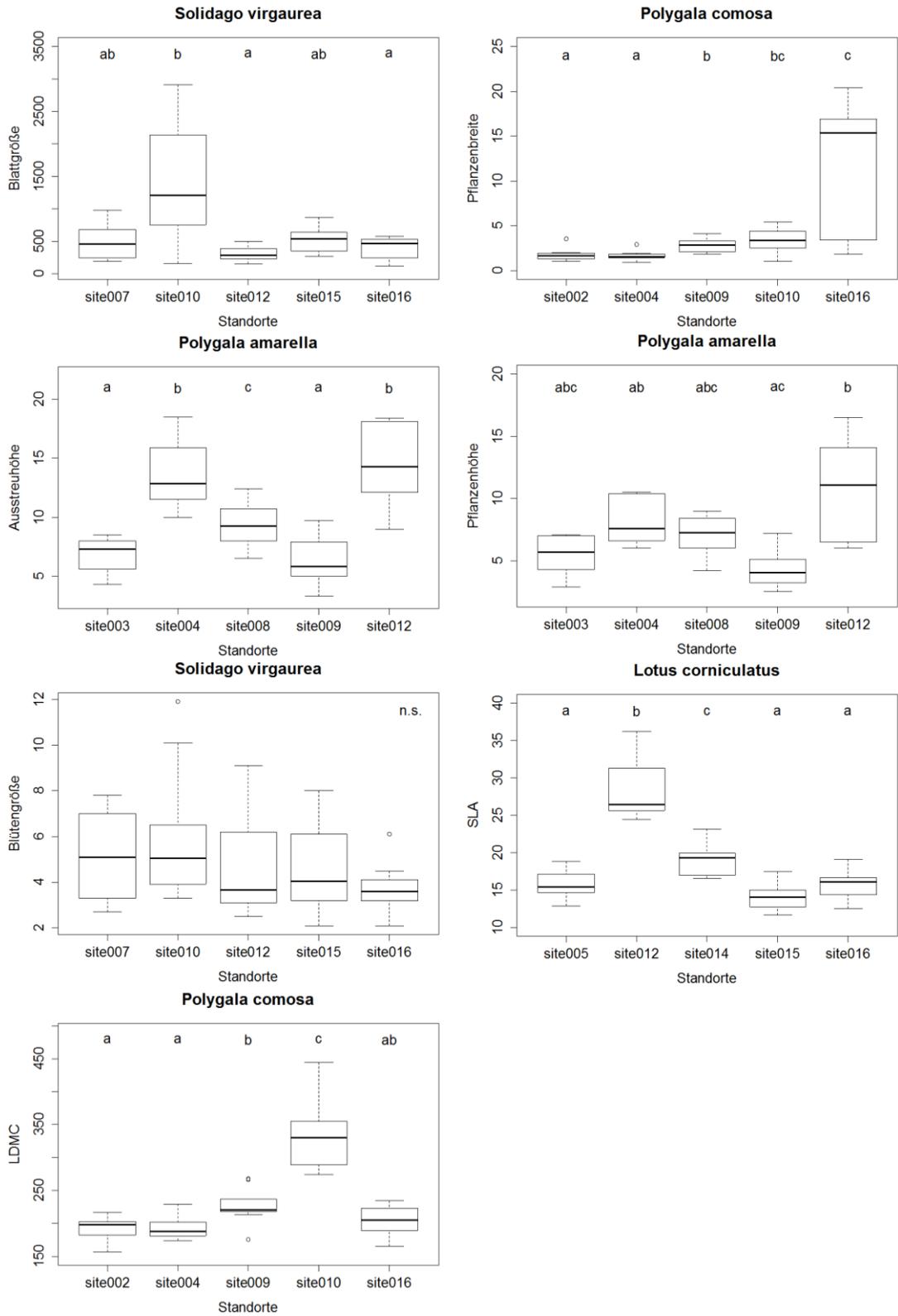


Abbildung 9: Boxplots der Messwerte auf den fünf Standorten einer Art. Dargestellt sind die variabelsten Arten der jeweiligen Merkmale.

3.2.3 Multivariate Analyse der Merkmalsausprägungen der Arten

Zur multivariaten Analyse der Merkmalsdaten wurde eine PCA mit den Merkmalsdaten aller Individuen berechnet (vgl. Abbildung 15 und Beschreibung des Gesamtergebnisses der PCA unter Kapitel 3.3.4) Um einen genauen Überblick über die Plastizitäten der Arten zu erhalten, wurden die Verteilungen der einzelnen Arten in Form ihrer Umriss im Achsenraum aufgetragen (Abbildung 10). Auf diese Weise lassen sich Aussagen über die Variabilität der Arten hinsichtlich bestimmter Merkmale oder Merkmalskombinationen treffen. Die Arten, deren Individuen weit über den Achsenraum streuen, sind über die Merkmale hinweg variabler als Arten mit geringerem Streuradius. In Anhang 6 ist unter PCA-Ratio zudem das PC1/PC2-Verhältnis als Wert für deren Verteilung im Achsenraum aufgelistet (vgl. Kapitel 2.5.3).

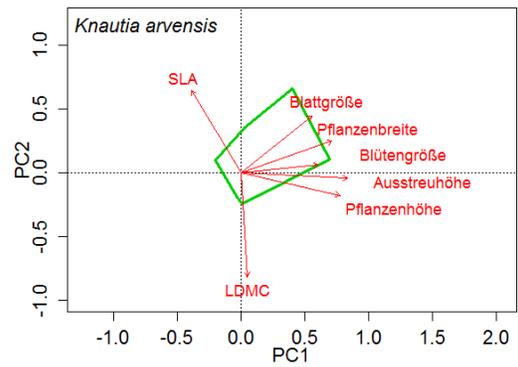
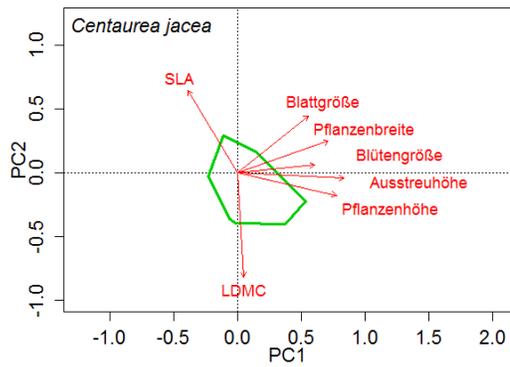
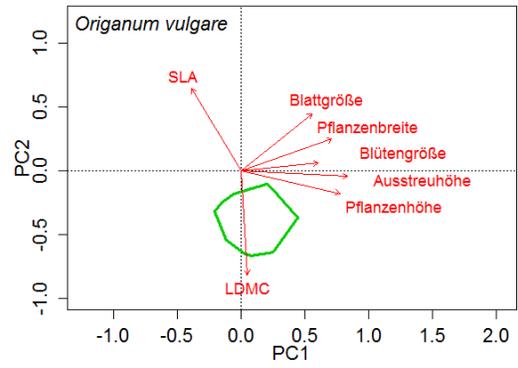
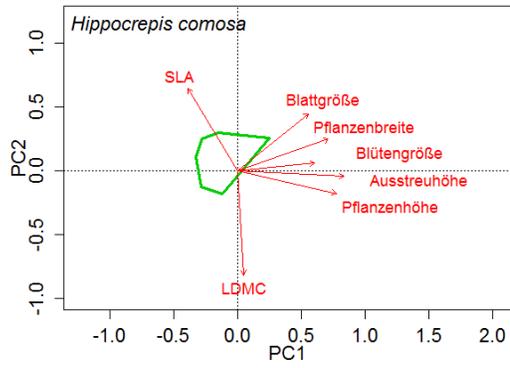
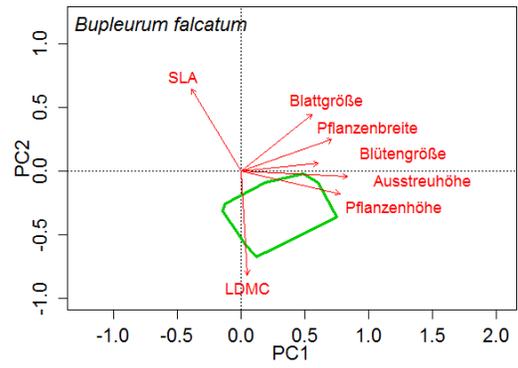
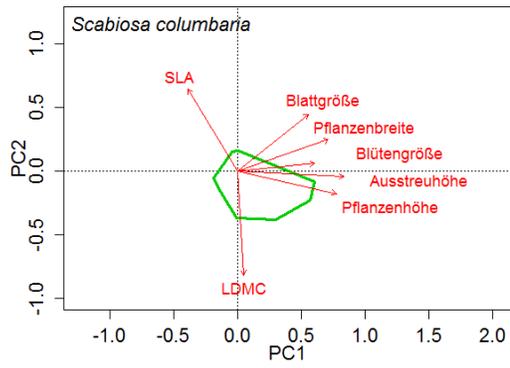
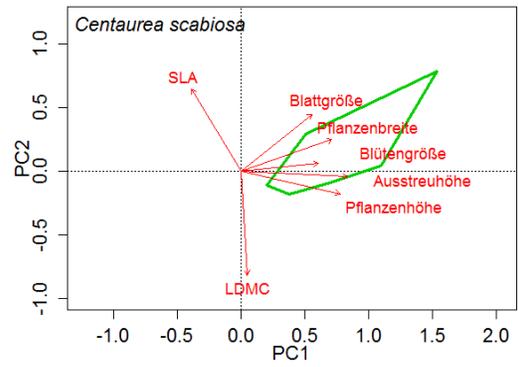
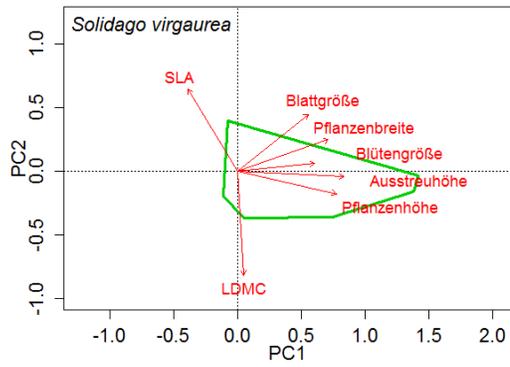
Die Korrelation der Merkmale zu den beiden Hauptachsen zeigt eine grobe Zweiteilung: Die morphologischen Merkmale Ausstreuhöhe, Pflanzenhöhe, Blütengröße, Pflanzenbreite und Blattgröße korrelieren stark mit der ersten Achse; die ökophysiologischen Merkmale SLA und LDMC korrelieren stark mit der zweiten Achse (Abbildung 15).

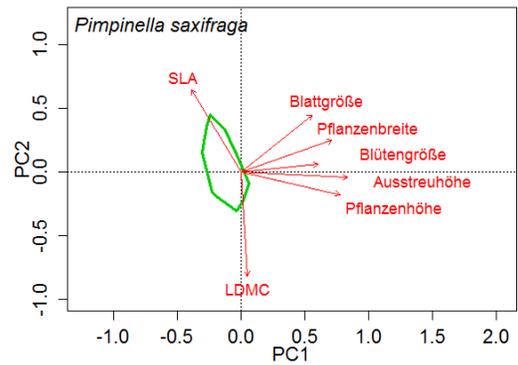
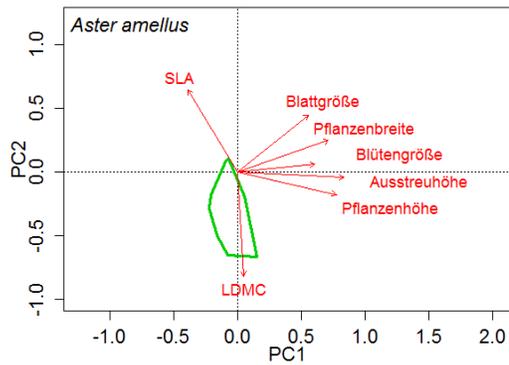
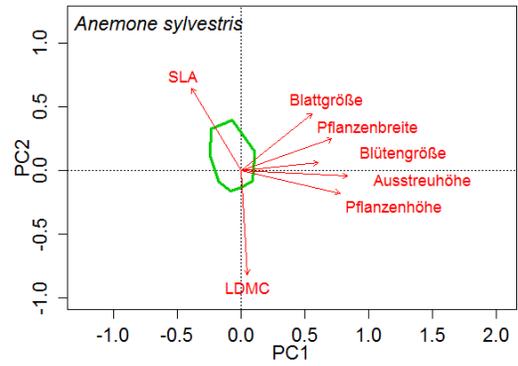
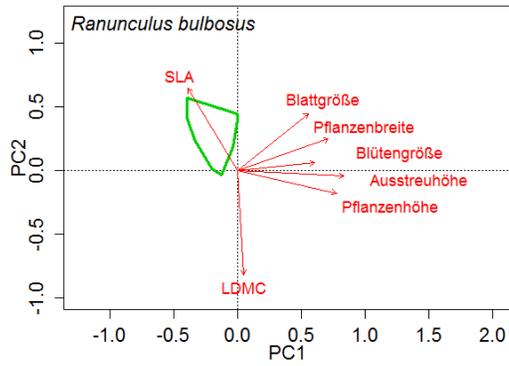
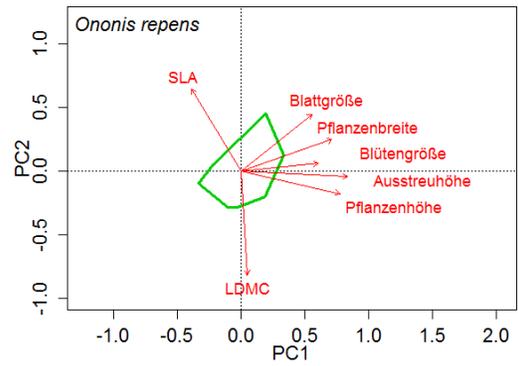
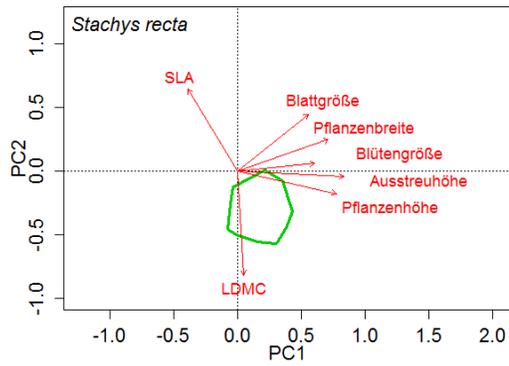
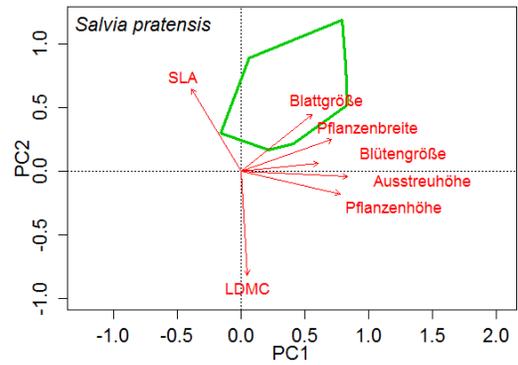
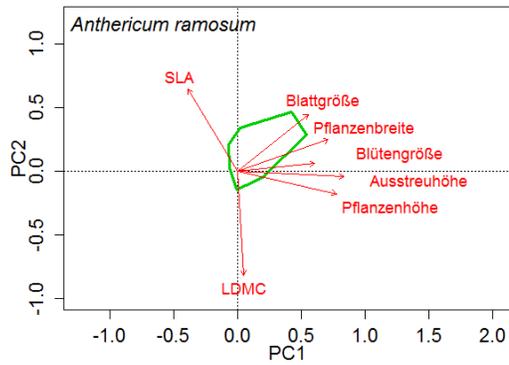
Die Abbildungen zu der Position der einzelnen Arten im PCA-Ordinationsdiagramm sind nach absteigenden PCA-Ratio Werten in Abbildung 10 sortiert. Die Ausprägung entlang der ersten Achse und somit Variation bezüglich der morphologischen Merkmale zeigt sich am meisten bei den Arten *Solidago virgaurea* und *Centaurea scabiosa*. Die Arten *Lotus corniculatus*, *Polygala amarella*, *Polygala comosa*, *Fragaria viridis*, *Potentilla tabernaemontani*, *Pimpinella saxifraga* und *Aster amellus* variieren fast ausschließlich entlang der zweiten Achse und deren Variation ist somit durch den Gradient SLA - LDMC geprägt.

Die übrigen Arten können mit ihrem annähernd runden Umfang kaum einer Achse zugeordnet werden. Sie variieren allerdings hinsichtlich ihres Schwerpunkts bzw. der Lage im PCA-Ordinationsdiagramm. Die Arten *Bupleurum falcatum*, *Origanum vulgare* und *Stachys recta* unterscheiden sich vor allem durch ihren hohen LDMC von den

anderen Arten, während *Hippocrepis comosa*, *Ranunculus bulbosus* und *Anemone sylvestris* sich durch eine hohe SLA auszeichnen. *Knautia arvensis*, *Salvia pratensis* und *Anthericum ramosum* unterscheiden sich durch vergleichsweise große Blätter von den restlichen Arten.

Hinsichtlich der Fächengröße, die die Arten in der PCA einnehmen, fällt vor allem die Art *Potentilla tabernaemontani* mit sehr kleinem Areal auf. Dies bedeutet, dass sich die Art innerhalb aller in der PCA aufgenommenen Merkmale sehr stabil verhält. Die Arten *Solidago virgaurea* und *Salvia pratensis* unterliegen dagegen starken Schwankungen, da sie beide eine sehr große Streuung der Daten aufweisen. Allerdings gilt es zu bedenken, dass die Standardabweichung umso größer wird, je größer der Mittelwert ist. Somit ist die hohe Variation hier auch auf die unterschiedlichen Pflanzenmaße zurückzuführen.





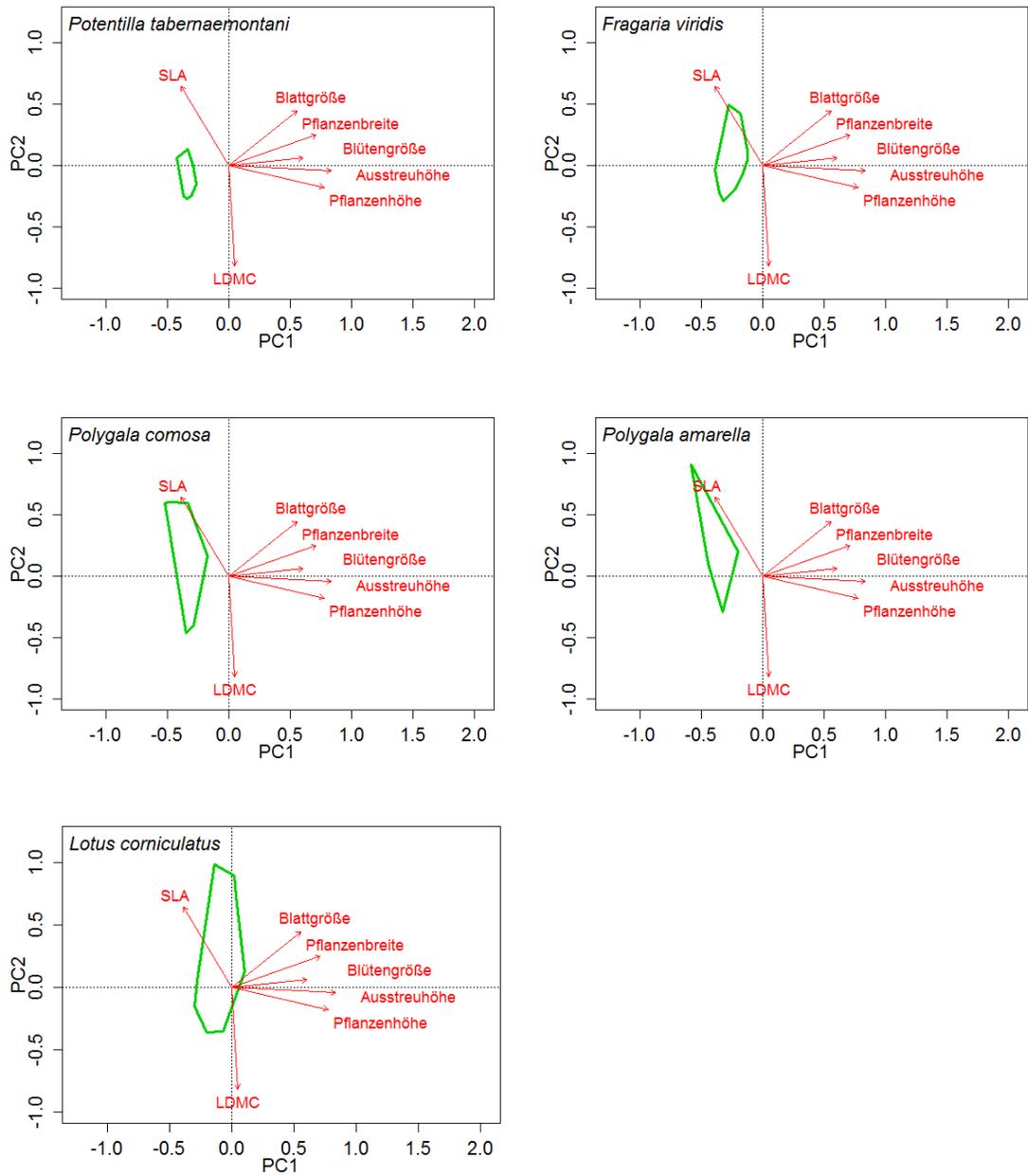


Abbildung 10 und vorangegangene Seiten: Plots der PCA mit jeweils den Umrissen der einzelnen Arten (PCA1: 45.8%, PCA2: 24%). Sie sind nach der Verteilung entlang der ersten und zweiten Achse sortiert. Die Polygone der Artverteilungen wurden mit der Funktion „ordihull“ aus dem R package „vegan“ (OKSANEN et al., 2016) als konvexe Hülle der Merkmalsverteilungen einer Art in den Achsenraum geplottet.

3.3 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen und Merkmalsvariabilitäten mit den standortspezifischen Umweltfaktoren

3.3.1 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen mit den Umweltfaktoren

Die linearen gemischten Modelle (LME) wurden berechnet, um Korrelationen zwischen den Merkmalen und den Umweltfaktoren aufzudecken und deren Signifikanz zu erhalten. In den Ergebnissen beschreibt R^2_m die Varianz, die durch die erklärenden Variablen (hier Umweltfaktoren) erklärt wird. R^2_c repräsentiert die Varianz, die gemeinsam durch die erklärenden Variablen und den zufälligen Faktor (hier Art) erklärt wird. Bei der Berechnung der LME mit den morphologischen Merkmalen und den Umweltvariablen ergeben sich für alle Merkmale große Differenzen zwischen den R^2_m und den R^2_c Werten (Tabelle 10). Das bedeutet, dass ein Großteil der Varianz durch den zufälligen Faktor, also die unterschiedlichen Arten erklärt wird. Die größte Differenz findet sich bei Blütengröße und Blattgröße, die geringste bei Blattkohlenstoff und Blattstickstoff.

Die kleinen R^2_m Werte bedeuten zudem, dass die signifikanten Zusammenhänge zwischen den Merkmalen und den Umweltvariablen nur einen sehr geringen Anteil der Varianz in den Daten erklären. Der größte Anteil der Varianz, der durch die Umweltvariablen erklärt wird, findet sich für Blattstickstoff.

Für den kleinen Anteil der Variation, die durch die Umweltfaktoren erklärt wird, wurden mittels der LMEs einige signifikante Zusammenhänge identifiziert. Man erkennt dabei die Korrelationen zwischen den Merkmalen und Korrelationen zwischen den Umweltfaktoren. So zeigen die beiden negativ assoziierten Merkmale SLA und LDMC jeweils entgegengesetzte Signifikanzen zu LAI, Bodentiefe und dem gewichteten Feuchtigkeitwert (F_{gew}). LDMC ist zusätzlich negativ mit der Hangneigung verbunden. Obwohl Pflanzenhöhe und Ausstreuhöhe stark miteinander assoziiert sind, bilden sie nur zu Exposition einen gemeinsamen Zusammenhang. Pflanzenbreite und Blattgröße bilden jeweils positive Korrelationen zu Exposition und dem gewichteten Stickstoff-Zeigerwert (N_{gew}).

Für die Datensätze des Blattstickstoff- und Blattkohlenstoffgehalts wird ein kleinerer Anteil der Variation durch die Arten erklärt, was bedeutet, dass ein Großteil der

Variation unerklärt bleibt. Blattkohlenstoff bildet eine signifikant positive Verbindungen zu Hangneigung und Feuchtigkeit, ein negativer Zusammenhang besteht zu N_gew. Blattstickstoff bildet dagegen konträre Verbindungen zu den Zeigerwerten, mit einem positiven Zusammenhang zu N_gew und einem signifikant negativen Zusammenhang mit F_gew.

Für die Blütengröße lässt sich keine deutliche Aussage zu einer Korrelation mit den Umweltvariablen treffen.

Tabelle 10: Ergebnisse der LME mit den Merkmalsdaten gegen die Umweltdaten. Art wurde als zufälliger Faktor gesetzt. In den unteren Zeilen sind jeweils die Estimates des Modells mit dem Standardfehler und Signifikanzniveau angegeben.

	SLA	LDMC	Pflanzenhöhe	Ausstreuhöhe
R^2_m	0.08	0.02	0.02	0.02
R^2_c	0.65	0.72	0.77	0.79
Estimates				
LAI	-0.44 ± 0.10 ***	3.78 ± 1.20 **	0.03 ± 0.01 ***	n.s.
Exposition	n.s.	n.s.	0.02 ± 0.00 ***	0.02 ± 0.00 ***
Hangneigung	n.s.	-7.15 ± 1.62 ***	n.s.	n.s.
Bodentiefe	-0.32 ± 0.12 **	8.33 ± 1.71 ***	n.s.	n.s.
F_gew	0.44 ± 0.11 ***	-4.58 ± 1.46 **	0.03 ± 0.00 ***	n.s.
N_gew	n.s.	n.s.	n.s.	0.04 ± 0.00 ***

	Pflanzenbreite	Blattgröße	Blütengröße	Blattkohlenstoff	Blattstickstoff
R^2_m	0.04	0.02	0.00	0.05	0.09
R^2_c	0.62	0.80	0.83	0.33	0.48
Estimates					
LAI	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Exposition	0.03 ± 0.01 ***	0.03 ± 0.01 ***	-0.01 ± 0.01 *	n.s.	0.08 ± 0.03 **
Hangneigung	n.s.	-0.04 ± 0.01 ***	n.s.	0.40 ± 0.19 *	n.s.
Bodentiefe	-0.02 ± 0.01 ***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
F_gew	n.s.	-0.03 ± 0.01 ***	n.s.	0.52 ± 0.25 *	-0.16 ± 0.05 **
N_gew	0.04 ± 0.01 ***	0.07 ± 0.01 ***	n.s.	-0.46 ± 0.21 *	0.18 ± 0.05 ***

Grundsätzlich macht das Modell deutlich, dass die verschiedenen Merkmalsausprägungen hauptsächlich durch die Arten bestimmt werden und durch die Umweltfaktoren nur ein sehr geringer Anteil der Variation interpretiert werden kann.

3.3.2 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsvariabilitäten mit den Umweltfaktoren

Um Verbindungen zwischen den verschiedenen Plastizitäten der Merkmale und den unterschiedlichen Standortfaktoren zu untersuchen, wurden auch mit den Variationskoeffizienten der Merkmale und den Umweltfaktoren LMEs gerechnet. Diese ergaben nur wenige, kaum signifikante Zusammenhänge (Tabelle 11). Die signifikanten Ergebnisse treten vor allem bei den gewichteten Zeigerwerten auf, die jeweils Verbindungen zu den Variationskoeffizienten der Ausstreuhöhe und dem Blattstickstoff zeigten.

Die Differenzen zwischen R^2_m und R^2_c sind in diesen Modellen nicht so groß wie bei den vorangegangenen Berechnungen (vgl. Kapitel 3.3.1). Somit erklären die Artdifferenzen weniger die Varianzen des Modells.

Für die Variationskoeffizienten von SLA, LDMC, Pflanzenbreite und Blattkohlenstoff gibt es keine signifikanten Zusammenhängen mit Umweltfaktoren und die R^2 Werte sind jeweils sehr niedrig. Für die Variationskoeffizienten der Pflanzhöhe, Ausstreuhöhe, Blattgröße und Blütengröße gibt es zwar signifikante Verbindungen zu Umweltfaktoren, allerdings sind auch hier die R^2_m Werte nicht aussagekräftig. Ein interessantes Ergebnis zeigt sich lediglich für den Variationskoeffizienten des Blattstickstoffs. Hier werden 44% der Variation durch die Umweltvariablen erklärt. Es besteht eine signifikant positive Korrelation zu den gewichteten Zeigerwerten für Feuchtigkeit und eine signifikant negative Korrelation für die gewichteten Stickstoff-Zeigerwerte.

Tabelle 11: LME Ergebnisse der Variationskoeffizienten der Merkmale gegen die Umweltfaktoren. Im unteren Teil der Tabelle sind jeweils die Estimates des Modells mit dem Standardfehler und dem Signifikanzniveau angegeben.

	VarK(SLA)	VarK(LDMC)	VarK(Pflanzenhöhe)	VarK(Ausstreuhöhe)	
R^2_m	0.02	0.02	0.11	0.11	
R^2_c	0.35	0.21	0.30	0.16	
Estimates					
LAI	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Exposition	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Hangneigung	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Bodentiefe	n.s.	n.s.	-0.02 ± 0.01 *	n.s.	
F_gew	n.s.	n.s.	n.s.	0.03 ± 0.01 **	
N_gew	n.s.	n.s.	n.s.	-0.03 ± 0.01 *	

	VarK(Pflanzen- breite)	VarK(Blatt- größe)	VarK(Blüten- größe)	VarK(Blatt- kohlenstoff)	VarK(Blatt- stickstoff)
R^2_m	0.07	0.14	0.04	0.06	0.44
R^2_c	0.22	0.23	0.55	0.06	0.63
Estimates					
LAI	n.s.	n.s.	-0.02 ± 0.01 *	n.s.	n.s.
Exposition	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Hangneigung	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Bodentiefe	n.s.	-0.04 ± 0.01 **	n.s.	n.s.	n.s.
F_gew	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.05 ± 0.02 **
N_gew	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0.05 ± 0.02 **

3.3.3 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsvariabilitäten mit den Habitatsansprüchen der Arten

Da nur eine geringe Abhängigkeit der Variationskoeffizienten von den bisher untersuchten Umweltvariablen aufgedeckt werden konnte, wurden im nächsten Schritt die Variationskoeffizienten mit weiteren Arteigenschaften korreliert, die die Habitatsansprüche der untersuchten Arten konkretisieren (Tabelle 7). Dadurch können die Variationskoeffizienten über die Arten mit Standortfaktoren in Verbindung gebracht werden.

Abbildung 11a trägt die Stickstoff Zeigerwerte aller Arten gegen die Variationskoeffizienten der Blütengröße auf. Arten mit höherem Stickstoffbedarf weisen eine höhere Plastizität der Blütengröße auf. In Abbildung 11b lässt sich ein ähnlicher Zusammenhang zwischen den Zeigerwerten der Feuchtigkeit und den Variationskoeffizienten von LDMC erkennen. Demnach weisen Arten auf feuchten Standorten eine höhere Variabilität des LDMC auf als Arten auf trockenen Standorten.

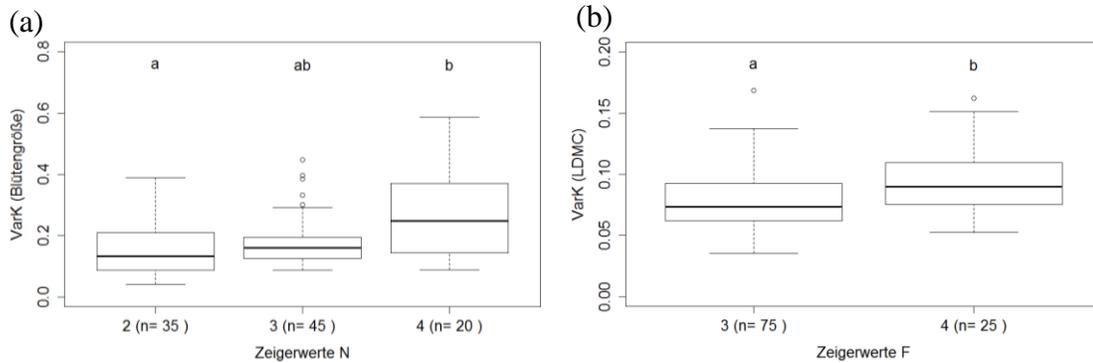


Abbildung 11: Abhängigkeiten der Variationskoeffizienten von den Zeigerwerten für Stickstoff (a) und Feuchtigkeit (b)

In Abbildung 12 ist die PCA-Ratio gegen die Variationskoeffizienten aufgetragen. Signifikant positive Korrelationen ergaben sich dabei für die Variabilität der Ausstreuöhe und der Blattgröße. Da die PCA-Ratio ein Maß für die Streuungsrichtung der Messdaten ist, ist es bemerkenswert, dass sich in der Gegenüberstellung zu den Variationskoeffizienten nur morphologische Merkmale als signifikant herausstellen. Diese sind alle mit der ersten PCA-Achse korreliert, was auf eine hohe PCA-Ratio hindeutet.

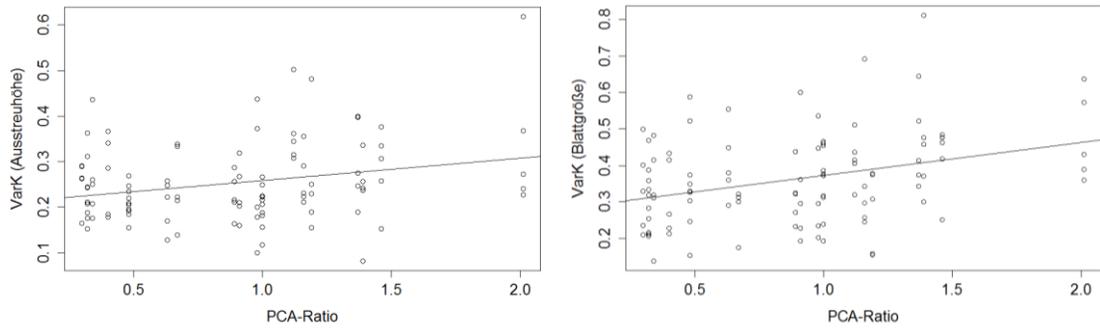


Abbildung 12: Signifikante Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit der PCA-Ratio (VarK Ausstreuhöhe $R^2 = 0.25^*$, VarK Blattgröße $R^2 = 0.33^*$)

Abbildung 13 stellt die beiden signifikanten Korrelationen der Stetigkeit dar. Zum einen ergibt sich ein positiver Zusammenhang mit den Variationskoeffizienten der Pflanzenbreite, zum anderen ein positiver Zusammenhang mit der Variabilität des Blattstickstoffgehalts. Somit sind Arten, die auf einer größeren Anzahl der untersuchten Standorte vorkommen, variabler hinsichtlich der Pflanzenbreite und des Blattstickstoffs.

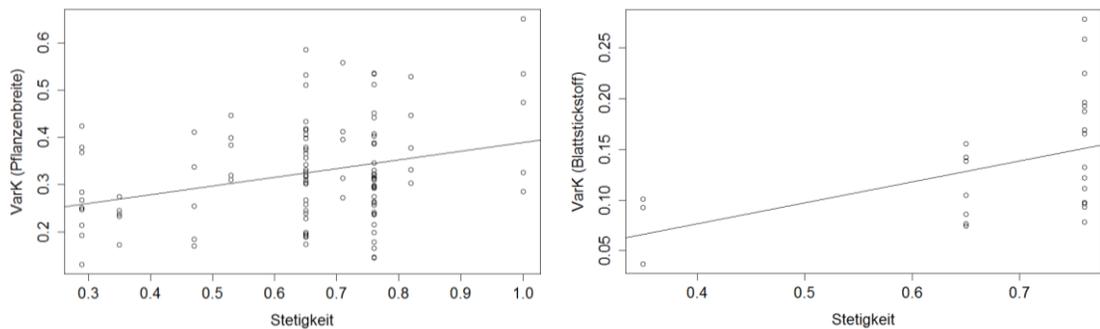


Abbildung 13: Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit der Stetigkeit der Arten (VarK Pflanzenbreite $R^2 = 0.30^*$, VarK Blattstickstoff $R^2 = 0.46^*$)

Die Formationszugehörigkeit nach KORNECK et al. (1998) weist daraufhin, ob die Art variabel hinsichtlich ihres Lebensraums ist oder ob sie lediglich in einer bestimmten Formation vorkommt. Der Vergleich der Plastizitäten einzelner Merkmale ergibt drei signifikante Zusammenhänge. Die Arten mit Vorkommen auf mehreren Formationen sind variabler bezüglich der Blattgröße, Blütengröße und des LDMC.

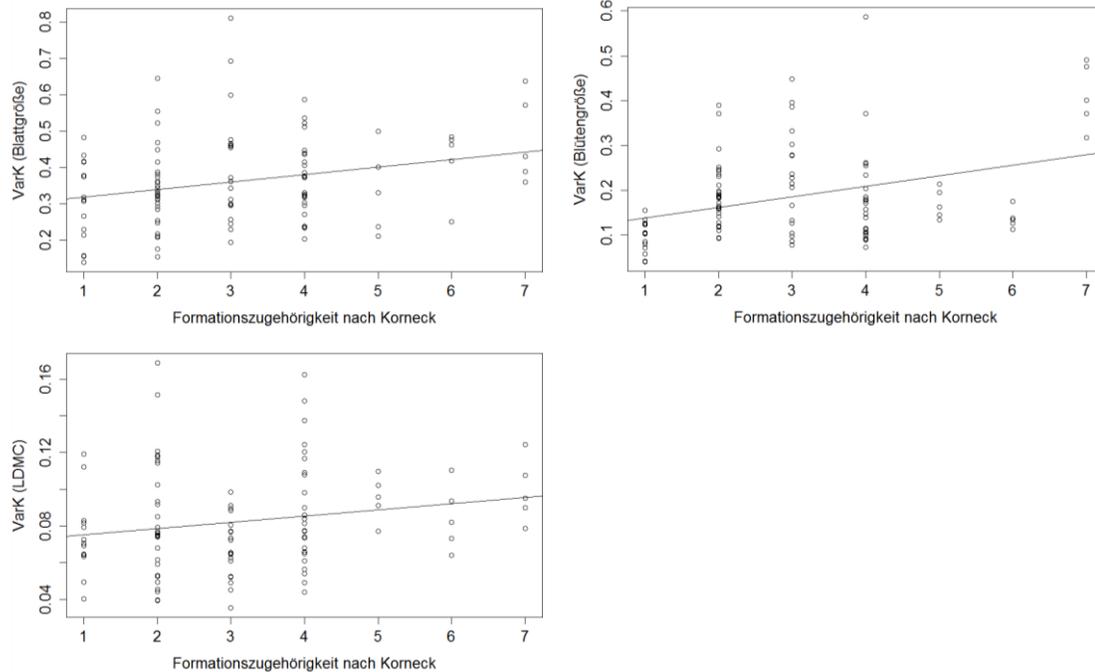


Abbildung 14: Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit der Formationszugehörigkeit der Arten VarK Blattgröße $R^2 = 0.26^{**}$, VarK Blütengröße $R^2 = 0.35^{**}$, VarK LDMC $R^2 = 0.20^*$

3.3.4 Multivariate Analyse der gemessenen Merkmale und Umweltfaktoren

Für eine multivariate Betrachtung der Zusammenhänge zwischen den unterschiedlichen Merkmalsausprägungen und den Standortfaktoren wurde wiederum die PCA der direkt gemessenen Merkmale herangezogen (Abbildung 15, vgl. Kapitel 2.5.2). Nun wurden zusätzlich die Daten der Standorte mit den Achsen korreliert. Dabei wurden jeweils nur signifikante Korrelationen ($p \leq 0.05$) abgebildet. Blattkohlenstoff und Blattstickstoff wurden auch nachträglich mit den Achsen korreliert, da sie aus dem verkleinerten Datensatz stammen. Ihre Beziehungen zu den Umweltfaktoren sind somit in dieser Darstellung nicht repräsentativ.

Mit zusammen etwa 70% bilden die ersten zwei Hauptachsen einen großen Teil der Varianz der Daten ab. Es ist damit ausreichend, nur die ersten beiden Achsen zu betrachten, da der Eigenwert der dritten Achse wesentlich geringer ausfällt.

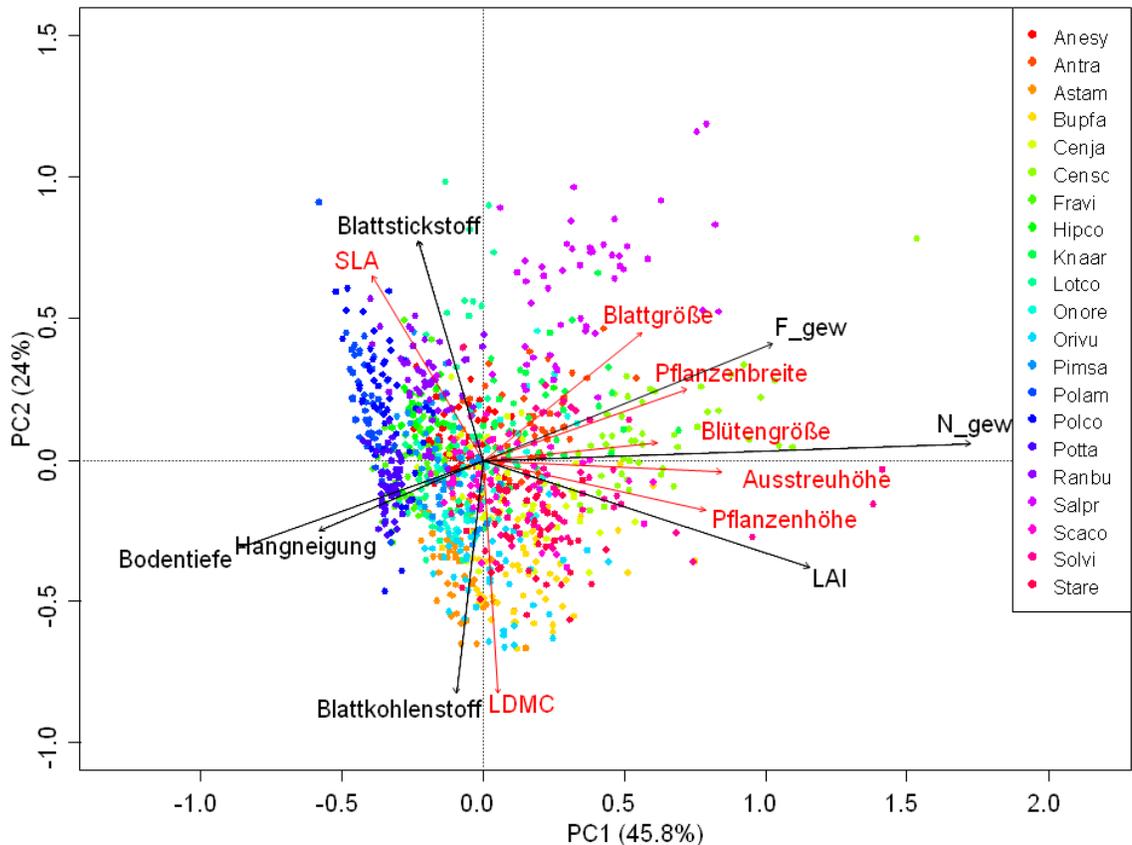


Abbildung 15: PCA der Merkmalsmessungen aller 1050 Individuen (1050 Individuen x 7 Merkmale). Die signifikanten Umweltfaktoren (schwarze Vektoren; $p_{\max} < 0,05$), sowie die Vektoren für Blattkohlenstoff und Blattstickstoff wurden im Nachhinein mit den Achsen korreliert.

Die erste Achse ist mit abnehmendem Einfluss durch die morphologischen Merkmale Ausstreuöhe, Pflanzenhöhe, Pflanzenbreite, Blütengröße und Blattgröße geprägt. Die zweite Achse ist dagegen klar durch den Gradient SLA - LDMC beschrieben. Die beiden Merkmale liegen einander fast gegenüber, da sie negativ mit einander korreliert sind (CORNELISSEN et al., 2003).

Die Umweltfaktoren bilden kaum Korrelationen mit der zweiten Achse. Die erste Achse ist jedoch sehr stark mit dem gewichteten Zeigerwert für Stickstoff (N_{gew}) assoziiert. Es zeigen sich einige Zusammenhänge zwischen den morphologischen Merkmalen und den Umweltvariablen. So sind die morphologischen Merkmale Ausstreuöhe, Pflanzenhöhe, Pflanzenbreite, Blütengröße und Blattgröße mit N_{gew} korreliert und zu Hangneigung und Bodentiefe besteht ein negativer Zusammenhang. Blattkohlenstoff und Blattstickstoff scheinen miteinander negativ korreliert zu sein und hängen zugleich

stark mit der zweiten Achse zusammen. Somit sind beide blattchemischen Merkmale auch jeweils mit SLA und LDMC korreliert. Des Weiteren weist der LAI eine starke Korrelation mit der Pflanzenhöhe und der Ausstreuhöhe auf. Exposition bildet zu keiner der beiden Achsen eine signifikante Korrelation und ist deshalb nicht abgebildet.

3.4 Funktionelle Zusammenhänge der direkt gemessenen Merkmale

Für eine allgemeine Übersicht über die funktionellen Zusammenhänge der physikalisch gemessenen Merkmale wurden Korrelationen zwischen allen Merkmalspaaren in Anhang 7 dargestellt.

Für ausgewählte Merkmalspaare wurden die Zusammenhänge noch einmal gesondert auf Ebene der Merkmale, der Arten und der Populationen betrachtet. Abbildung 16, Abbildung 17 und Abbildung 18 zeigen jeweils die Beziehung von SLA zu Pflanzenhöhe, SLA zu Blattstickstoff und LDMC zu Blattkohlenstoff. Für jedes Merkmalpaar stellten sich auf Artebene drei signifikante Korrelationen heraus.

Die Gegenüberstellung von SLA und Pflanzenhöhe ergab eine signifikante, aber nicht sehr ausgeprägte negative Korrelation über alle Arten hinweg (Abbildung 16). Die Punkte der Individuen sind stark gestreut und besonders die niedrigen Werte der Pflanzenhöhe liegen weit von der Regressionsgerade entfernt. Innerhalb der Arten sind die Werte von *Centaurea jacea* überwiegend entlang der x-Achse verteilt und so entspricht deren Regressionsgerade in etwa der Gesamtkorrelation aller Arten. Dagegen ergaben sich für die Arten *Lotus corniculatus* und *Ononis repens* hochsignifikante positive Korrelationen. Somit stimmt die Korrelation über alle Arten hinweg nicht generell mit den Korrelationen auf Artebene überein.

Für diese Merkmalskombination zeigen sich sogar innerhalb einzelner Populationen signifikante Zusammenhänge von der Pflanzenhöhe zu SLA. Für *Lotus corniculatus* auf Standort 012 und *Ononis repens* auf Standort 016 besteht ein signifikanter Zusammenhang, der jeweils die Korrelation der gesamten Art widerspiegelt.

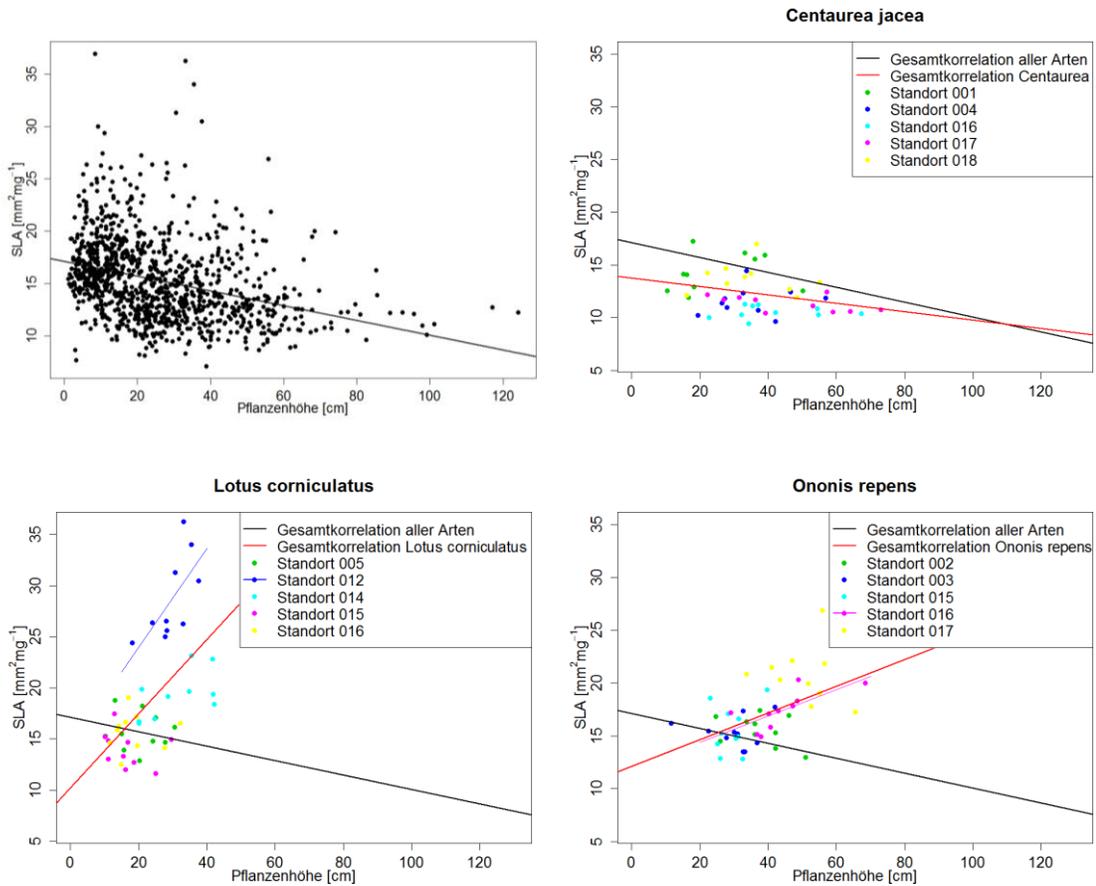


Abbildung 16: Verhältnis von SLA zu Pflanzenhöhe über alle Arten ($R^2 = 0.40^{***}$), für die Art *Centaurea jacea* ($R^2 = 0.30^*$), für die Art *Lotus corniculatus* ($R^2 = 0.57^{***}$; *L. corniculatus* Standort 012: $R^2 = 0.73^*$) und für die Art *Ononis repens* ($R^2 = 0.53^{***}$; *O. repens* Standort 016: $R^2 = 0.84^{**}$)

Zwischen SLA und dem Blattstickstoffgehalt wurde auf Merkmalsebene eine positive Korrelation festgestellt (Abbildung 17). Sie ist weniger signifikant als zwischen SLA und Pflanzenhöhe, doch der Datensatz des Blattstickstoffs ist wesentlich kleiner. Auch auf Ebene der Arten besteht eine ähnliche Beziehung zwischen den Merkmalen.

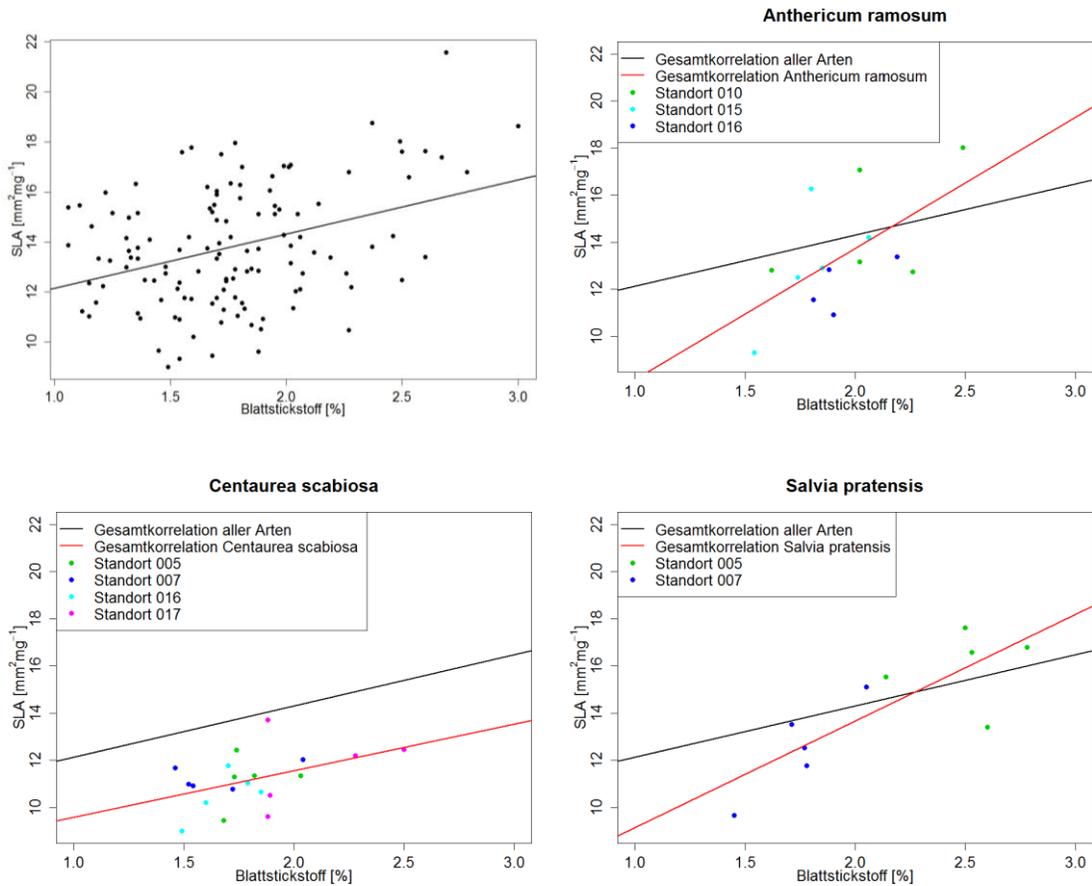


Abbildung 17: Verhältnis von SLA zu Blattstickstoffgehalt über alle Arten ($R^2 = 0.27^{**}$), für die Art *Anthericum ramosum* ($R^2 = 0.55^*$), für die Art *Centaurea scabiosa* ($R^2 = 0.45^*$) und für die Art *Salvia pratensis* ($R^2 = 0.70^*$)

LDMC und Blattkohlenstoff sind auf Merkmalsebene positiv korreliert (Abbildung 18). Auf Ebene der Arten sind ähnliche Zusammenhänge zu erkennen.

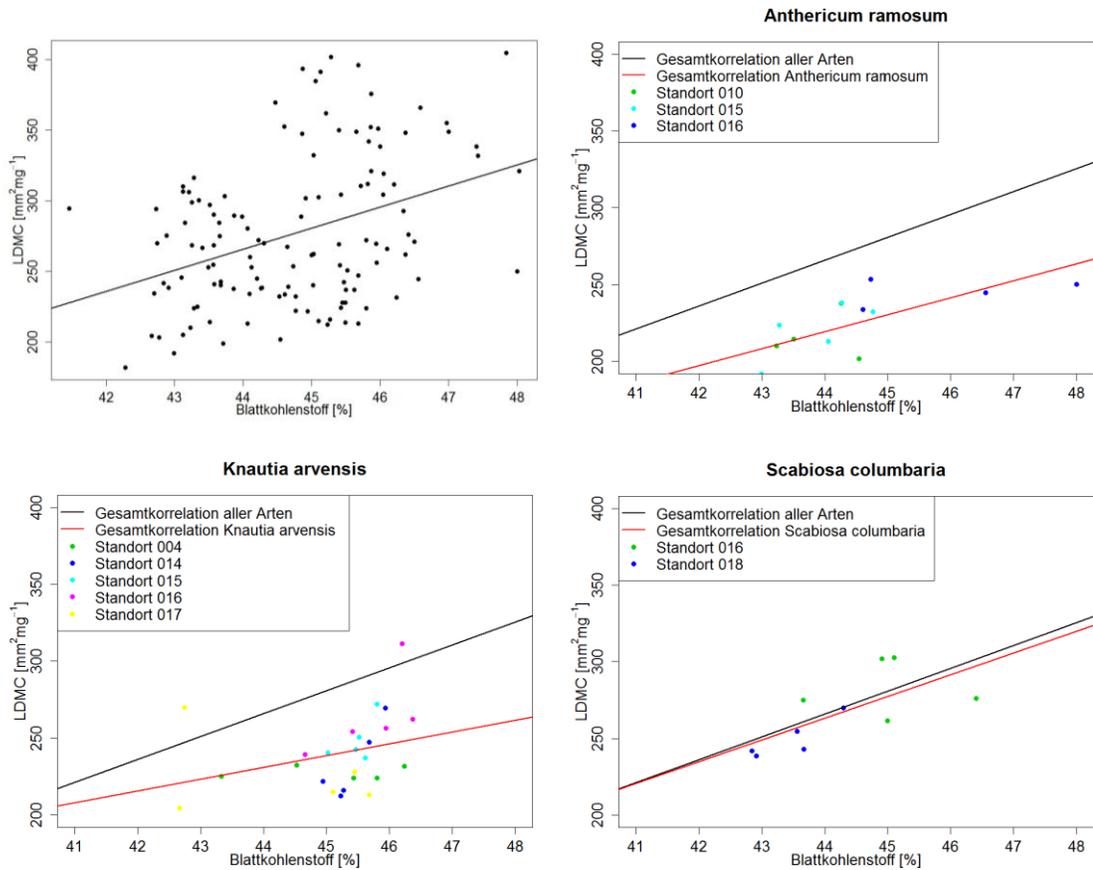


Abbildung 18: Verhältnis von LDMC zu Blattkohlenstoffgehalt über alle Arten ($R^2 = 0.34^{***}$), für die Art *Anthericum ramosum* ($R^2 = 0.79^{**}$), für die Art *Knautia arvensis* ($R^2 = 0.44^*$) und für die Art *Scabiosa columbaria* ($R^2 = 0.79^{**}$)

Die Streudiagramme machen deutlich, dass Individuen mit einem höheren Blattstickstoffgehalt eine höhere SLA aufweisen, und dass im Gegenzug Individuen mit erhöhtem LDMC etwas mehr Kohlenstoff in den Blättern beinhalten. Für den Zusammenhang von SLA und Pflanzenhöhe ergeben sich auf Artebene sowohl positive als auch negative Korrelationen.

3.5 Zusammenhänge der fotoextrahierten Daten mit den Arten- und Merkmalsdaten

3.5.1 Differenzierung der Arten durch fotoextrahierte Farb- und Formparameter

Um herauszubekommen, wie gut die Arten über die fotoextrahierten Merkmale beschrieben werden, wurde die Verteilung der Arten innerhalb des Achsenraums einer PCA betrachtet.

Differenzierung der Arten durch fotoextrahierte Farbmerkmale

Zuerst wurde eine PCA mit ausschließlich fotoextrahierten Farbmerkmalen durchgeführt. Für die Daten der Blütenoberseite ergab dies ein deutliches Ergebnis, welches alle Arten nach ihrer Blütenfarbe sortiert (Abbildung 19). Die Übergangstöne der Blütenfarben von Gelb zu Weiß liegen annähernd entlang der zweiten Achse, die am stärksten durch den pNDVI und DCN 1 beschrieben wird. Die erste Achse korreliert hauptsächlich mit dem GLI, sie ist aber nur schwer mit einem Gradienten in den Blütenfarben gleichzusetzen.

Der RGB_Grün Wert steht als Komplementärfarbe gegenüber der pinken Blütenfarbe, während RGB_Blau eindeutig für den Blauanteil in den Blüten von beispielsweise *Polygala amarella* steht. Der Gradient der Blütenfarben von Weiß zu Magenta wird am besten durch den DCN 1 Wert beschrieben, der möglicherweise einen Rotton darstellt.

Am wenigsten Farbvariation in ist den Arten mit weißen Blüten (*Fragaria viridis*, *Anthericum ramosum*, *Anemone sylvestris*, *Pimpinella saxifraga*) zu erkennen.

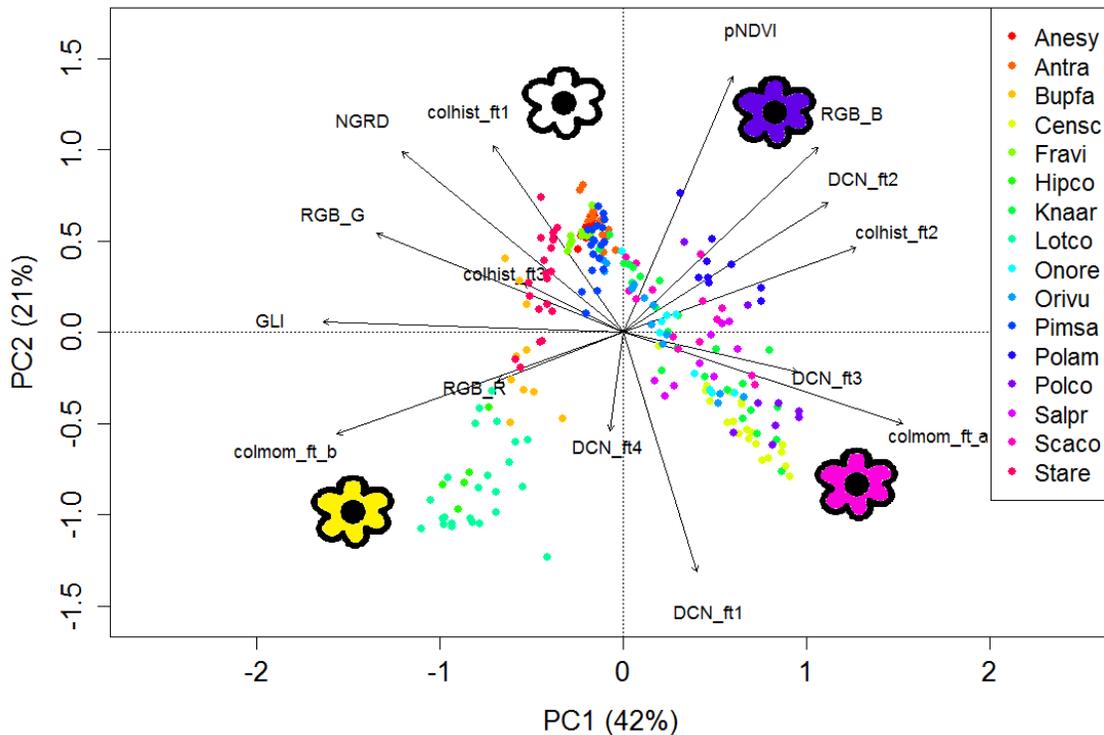


Abbildung 19: PCA mit den fotoextrahierten Farbparametern der Blütenoberseiten (224 Individuen x 15 Merkmale)

Der Vergleich der PCA zu einem RGB-Farbkreis (Abbildung 20) zeigt viele Kongruenzen. Die Verteilung der gelben, blauen und magentafarbenen Blüten stimmt mit dem Farbkreis überein. Der GLI Index weist in Richtung der Farbe Grün. In der PCA fehlen die beiden Komplementärfarben Rot und Cyan, die sonst entlang der zweiten Achse liegen müssten. Dagegen finden sich hier die weißen Blüten, die in einem RGB Farbkreis nicht vorkommen.

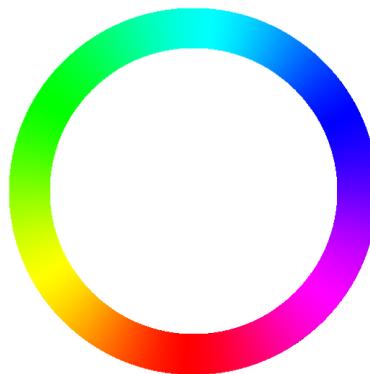


Abbildung 20: RGB Farbkreis (WIKIMEDIA, 2004)

Die Analyse der Blattfarbe lässt hingegen keine Auftrennung der Arten zu (Abbildung 21). Da die Blätter aller untersuchten Arten mehr oder weniger grün sind, machen schon leichte Farbvariationen innerhalb einer Art das Blatt nicht mehr von anderen Arten unterscheidbar. So sind die Daten aller Arten im Achsenraum weit gestreut. Für Blätter sind somit die Farbparameter zur Art-differenzierung nur schlecht zu gebrauchen.

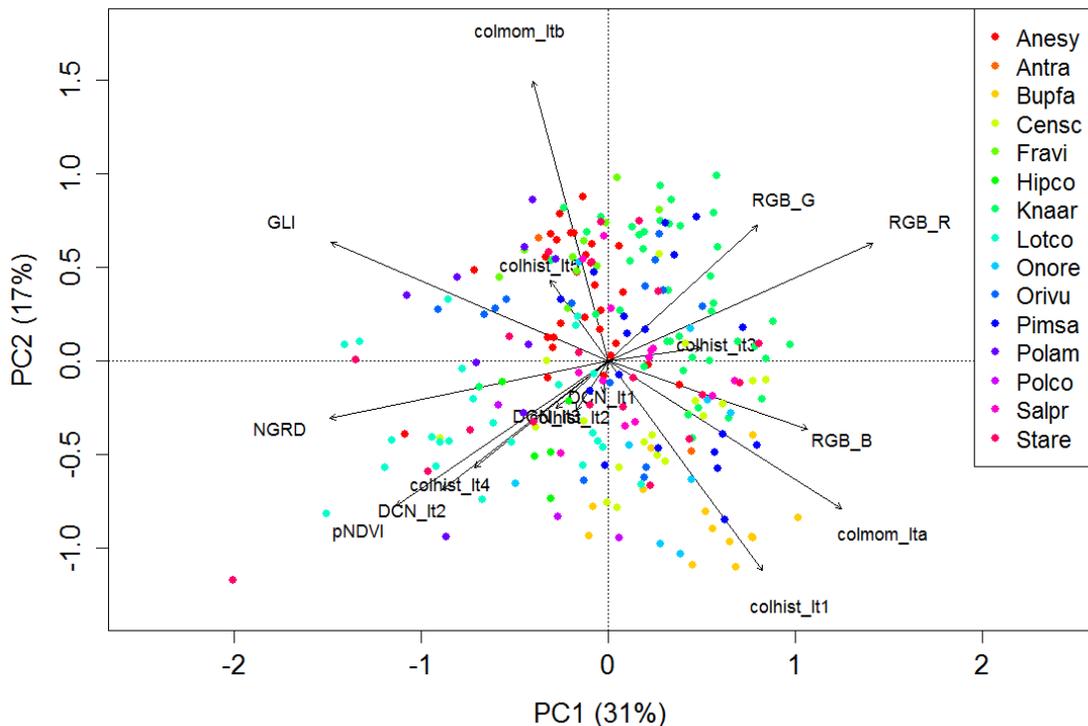


Abbildung 21: PCA mit den fotoextrahierten Farbparametern der Blätter (213 Individuen x 16 Merkmale)

Differenzierung der Arten durch fotoextrahierte Formmerkmale

Mit den Formmerkmalen wurde jeweils für die Daten der Blütenoberseite und der Blätter eine PCA gerechnet, die die Arten hinsichtlich verschiedener Formparameter verteilen soll.

In der PCA der Blütenoberseite (Abbildung 22) erkennt man eine relativ gute Artentrennung durch die Formparameter, allerdings lassen sich diese Parameter nur schwer mit bestimmten Formmerkmalen der Blüten gleichsetzen. Deutlich abgetrennt sind die Arten *Anemone sylvestris* und *Fragaria viridis*. Beide haben

radiärsymmetrische, recht kantenglatte Blüten, die nur wenig Variation aufweisen. Diese sind vor allem durch den Parameter SIFT 1 beschrieben. Die Arten *Lotus corniculatus*, *Stachys recta* und *Centaurea scabiosa* weisen dagegen eine sehr große Streuung der Formdaten auf.

Die Parameter SIFT 2 und geo 2 spannen einen Gradienten entlang der zweiten PCA-Achse auf. Arten mit zygomorphen Schmetterlingsblüten decken zwischen *Polygala comosa* und *Lotus corniculatus* einen großen Teil dieses Gradienten ab.

Die beiden Apiaceen *Bupleurum falcatum* und *Pimpinella saxifraga* sind hauptsächlich durch den Parameter geo 1 beschrieben. Die Lamiaceen sind durch eine Kombination der Parameter GFD 1 und geo 2 differenziert. *Knautia arvensis* und *Scabiosa columbaria* bilden morphologisch sehr ähnliche Blüten aus, weshalb beide Arten im Achsenraum sehr nah beieinander liegen. Dennoch werden sie durch den Parameter SIFT 2 relativ gut unterschieden.

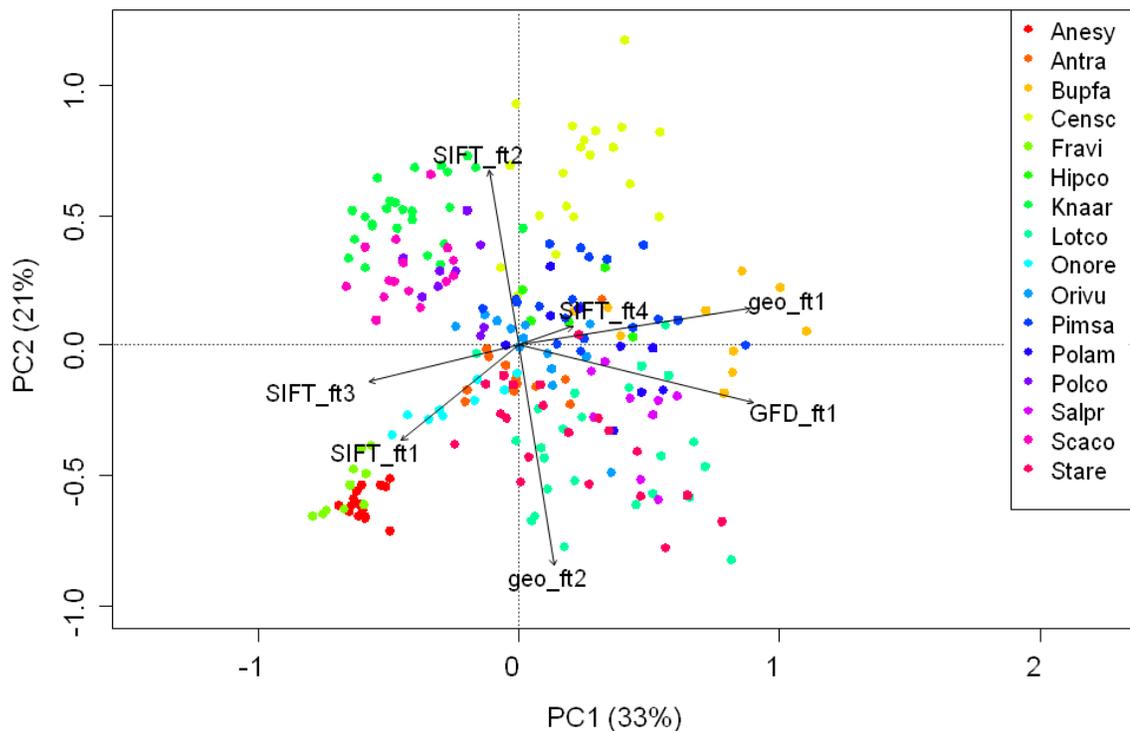


Abbildung 22: PCA mit den fotoextrahierten Formparametern der Blütenoberseite (224 Individuen x 7 Merkmale)

Ein weniger aussagekräftiges Ergebnis erbrachte die PCA mit den Blattdaten. Zwar sind die Formparameter stark mit den Achsen korreliert, doch werden mit beiden Hauptachsen nur 36% der Variation in den Daten erklärt. Die erste Achse ist negativ mit den Werten von geo 2, SIFT 4 und geo 1 und positiv mit den Parametern GFD 1 und GFD 2 korreliert. Die zweite Achse drückt einen Gradient von GFD 2 zu geo 3 und geo 4 aus, die genau übereinander liegen.

Wenig Variabilität zeigt sich wiederum in den Daten von *Anemone sylvestris* und *Fragaria viridis*, wohingegen die Arten *Pimpinella saxifraga* und *Bupleurum falcatum* sehr großflächig entlang der zweiten Achse verteilt sind.

Hinsichtlich der Blattformen lässt sich lediglich ein Trend entlang der ersten Achse von geteilten Blättern hinzu ungeteilten Blättern feststellen. Die meisten Arten sind deshalb hauptsächlich entlang der zweiten Achsen verteilt.

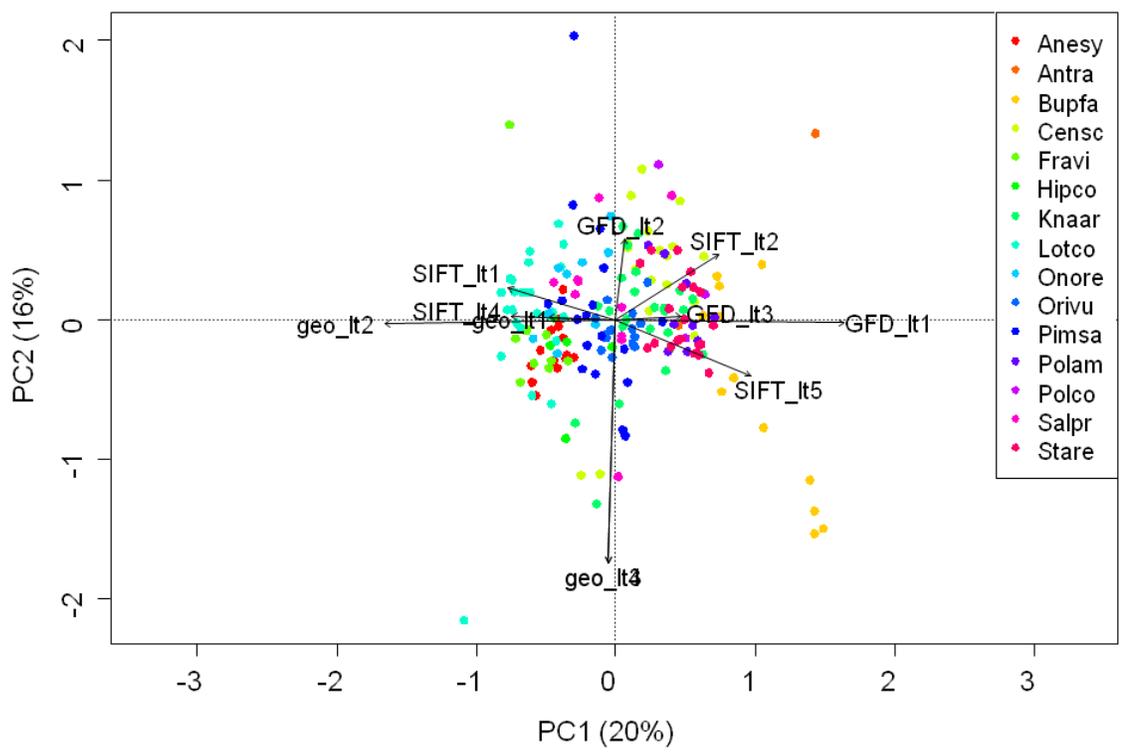


Abbildung 23: PCA mit den fotoextrahierten Formparametern der Blätter (213 Individuen x 13 Merkmale). Nur die signifikanten ($p < 0.05$) Parameter werden angezeigt.

Die Formparameter sind zur Differenzierung der Blüten brauchbar, allerdings ist die Anwendung für Blätter nur sehr eingeschränkt. Die Blattdaten sind in der PCA wesentlich aggregierter als die Blütendaten. Deshalb wurde im Folgenden versucht, die Blattformen der Arten durch andere, leichter zugängliche Parameter zu beschreiben.

Differenzierung der Arten durch die geo-Variablen

Die PCA der ursprünglichen, nicht transformierten geo-Daten (vgl. Tabelle 6) zeigt eine Auftrennung der Arten nach ihren geometrischen Merkmalen. Für die PCA der Blütenformen (Abbildung 24) lässt sich kaum eine Definition der Hauptachsen durch bestimmte geo-Merkmale nennen. Lediglich die Dichtigkeit ist mit der ersten Achse negativ korreliert.

Eine Differenzierung der Arten ist nur bedingt und vornehmlich für gedrungene Blüten mit klaren Konturen möglich. Vor allem die Doldenblütler streuen sehr breit zwischen den Merkmalen Rechteckigkeit und Kreisförmigkeit. Durch das Aspektverhältnis werden längliche zygomorphe Blüten abgegrenzt und Kreisförmigkeit und Kantenglattheit beschreiben die radiärsymmetrischen Blüten von *Fragaria viridis* und *Anemone sylvestris*. Neben diesen beiden Arten findet sich allerdings auch *Ononis repens*, welches ein Schmetterlingsblütler ist. Besonders die Arten *Lotus corniculatus* und *Stachys recta* überschneiden sich sehr und nehmen eine große Fläche ein. Beide Arten waren auch in der PCA aller Formkonturen (Abbildung 22) kaum zu unterscheiden.

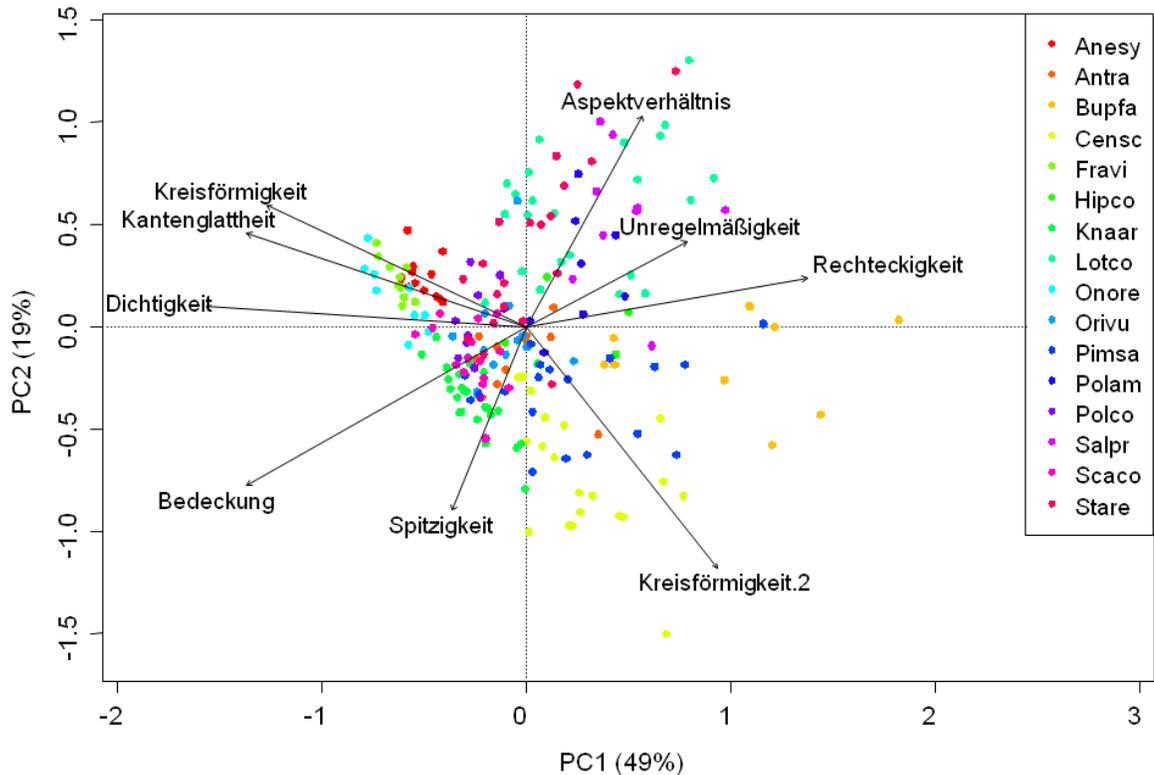


Abbildung 24: PCA mit den fotoextrahierten geometrischen Parametern der Blütenoberseiten (224 Individuen x 9 Merkmale)

Zur Differenzierung der Blätter sind die geo-Daten gut geeignet. Vor allem durch das Aspektverhältnis, das stark mit der zweiten Achse korreliert ist, unterscheiden sich alle länglichen und linealischen Blätter von Blättern anderer Gestaltung. Die erste Achse ist stark durch den Gradienten von Kreisförmigkeit und Dichtigkeit zu Rechteckigkeit geprägt. Das Merkmal Rechteckigkeit charakterisiert die tief geschnittenen Blätter von *Centaurea scabiosa* und *Knautia arvensis*, Kreisförmigkeit beschreibt dagegen die eiförmigen Blätter von *Origanum vulgare* und *Salvia pratensis*. Zusammengesetzte Blätter wie die der Arten *Lotus corniculatus*, *Fragaria viridis* oder *Anemone sylvestris* sind positiv mit der zweiten Achse korreliert.

Die Arten mit gefiederten Blättern sind am schwersten auszumachen: Die Daten von *Pimpinella saxifraga* und *Hippocrepis comosa* sind weit über das Zentrum der PCA verteilt. Am besten funktioniert die Differenzierung für einfache, ungeteilte Blätter.

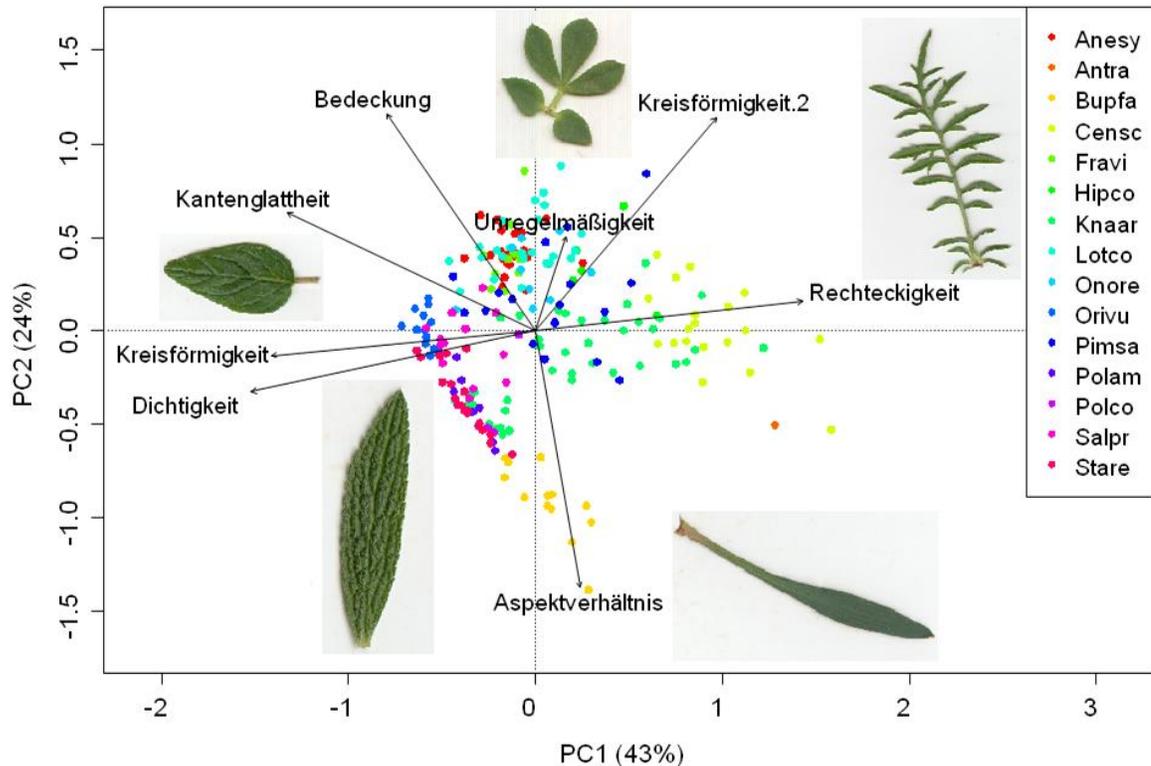


Abbildung 25: PCA mit den fotoextrahierten geometrischen Parametern der Blattdaten (213 Individuen x 8 Merkmale). Nur die signifikanten ($p < 0.05$) Parameter werden angezeigt.

Die Unterscheidung der Arten mittels der fotoextrahierten Parameter funktioniert mit gewissen Einschränkungen gut. Die Blüten sind sowohl durch die Farb- als auch die Formmerkmale gut beschreibbar, während für die Blätter eine Differenzierung nur durch die Formmerkmale, vorrangig die geometrischen Merkmale möglich ist.

3.5.2 Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen Merkmalen und den fotoextrahierten Merkmalen

Mit den fotoextrahierten Daten wurde jeweils eine PCA für die Daten der Blütenoberseite (Abbildung 26), Blütenunterseite (Abbildung 27) und der Blätter (Abbildung 28) durchgeführt, um mögliche Zusammenhänge der Fotodaten mit den physiologisch gemessenen Daten aufzudecken.

Aus diesen PCAs lassen sich jeweils keine eindeutigen Ergebnisse ableiten. Die Farb- und Formmerkmale sind fast gleichmäßig über den Artenraum verteilt. Bei keiner der Achsen kann man eine starke Beeinflussung eines bestimmten Parameters erkennen. Trotz der hohen Variablenanzahl, die in die PCA aufgenommen wurde, liegt die erklärte Varianz der beiden Hauptachsen nur bei 51% (Blütenoberseite), 43% (Blütenunterseiten) und 30% (Blätter).

Für die Blütendaten kann ein Zusammenhang der Variablen von GLI und RGB_G mit dem LDMC vermutet werden. LDMC und Blattstickstoff hängen eher mit den Farbindices zusammen als die entgegengesetzten morphologischen Merkmale. Außerdem ist bemerkenswert, dass die Arten ähnlich wie in Abbildung 19 nach der Blütenfarbe sortiert sind. Somit sind die Farbparameter für die Blüten bedeutender als die Formparameter. Dies lässt sich in der PCA der Blütenunterseiten (Abbildung 27) auch an der Länge der Vektoren erkennen, die für die Farbparameter überwiegend länger sind als für die Formparameter.

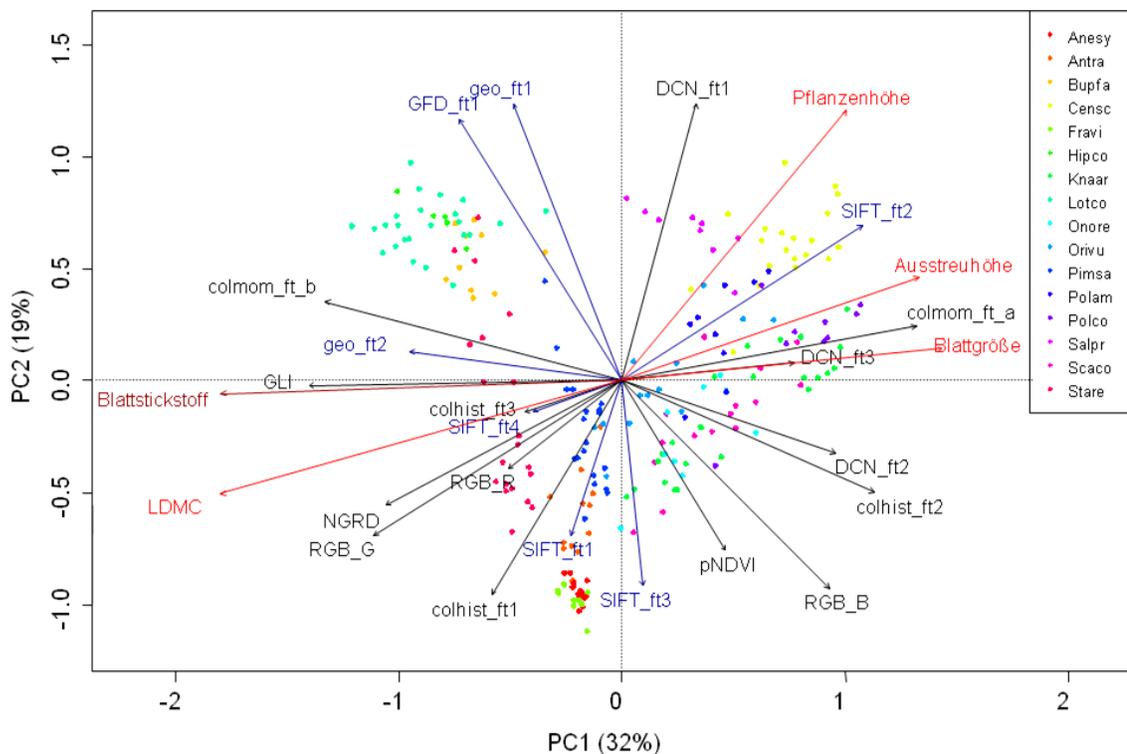


Abbildung 26: PCA mit den fotoextrahierten Merkmalen der Blütenoberseiten (224 Individuen x 22 Merkmale) mit einem Overlay der signifikanten direkt gemessenen Merkmale (rote Vektoren)

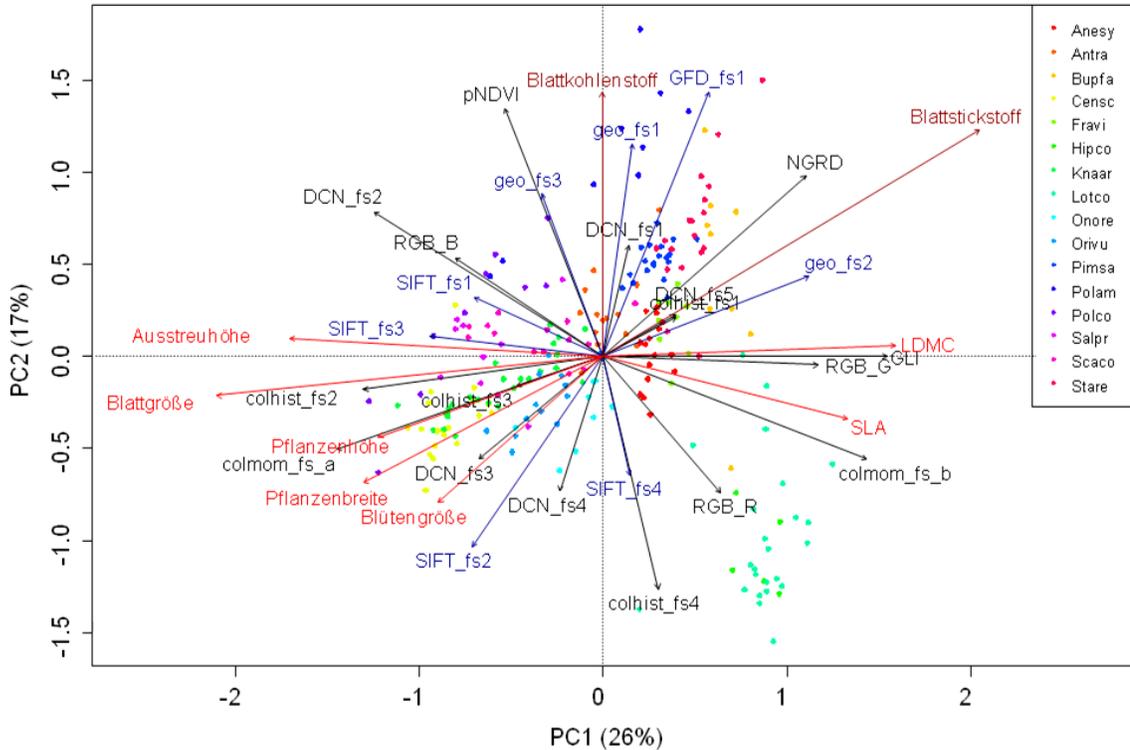


Abbildung 27: PCA mit den fotoextrahierten Merkmalen der Blütenunterseiten (224 Individuen x 26 Merkmale) mit einem Overlay der signifikanten ($p < 0.05$) direkt gemessenen Merkmale (rote Vektoren)

Für die Blattdaten waren vor allem mit den direkt gemessenen Blattmerkmalen gute Korrelationen zu erwarten. Der Ergebnisplot der PCA (Abbildung 28) zeigt eine enge Verbindung des GLI zur SLA, während LDMC nur schwach signifikant ist und mit keinem Fotoparameter direkt korreliert. Der Blattkohlenstoff weist gemeinsam mit der Pflanzhöhe, Ausstreuöhe und Pflanzenbreite eine Verbindung zu den zwei SIFT Parametern und vor allem dem GFD 1 Parameter auf. Blattstickstoff zeigt Annäherungen zu einigen Fotoparametern an. In erster Linie ist dabei eine Korrelation zu dem pNDVI und NGRD Index erkennbar.

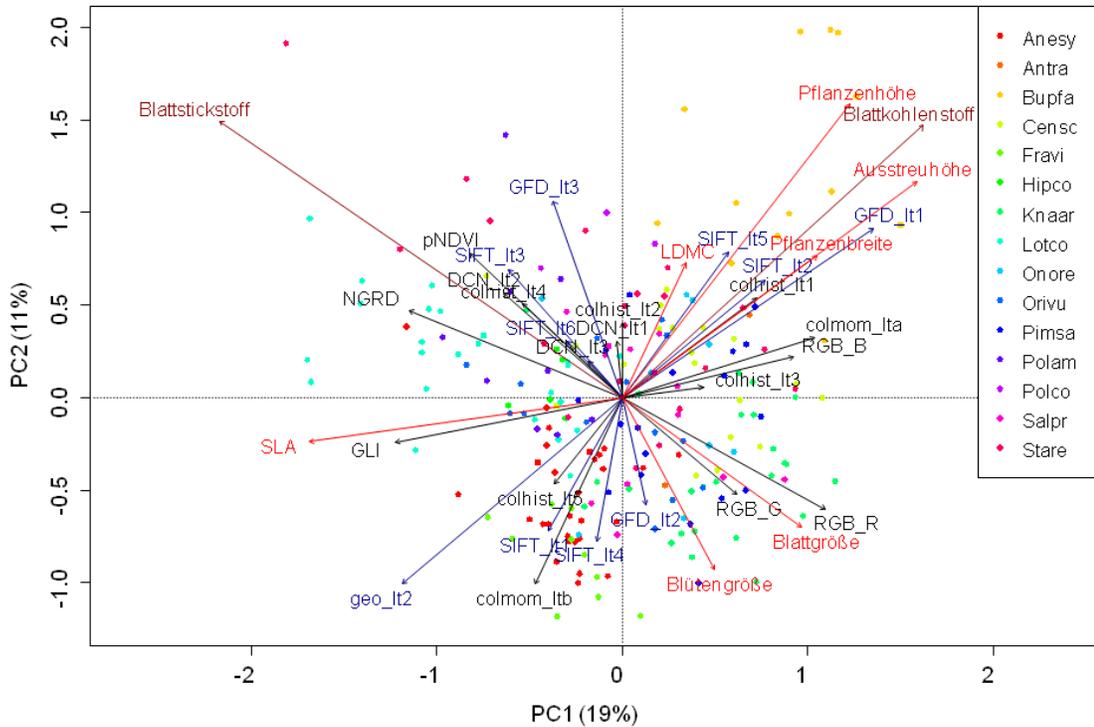


Abbildung 28: PCA mit den fotoextrahierten Merkmalen der Blätter (213 Individuen x 29 Merkmale) mit einem Overlay der signifikanten ($p < 0.05$) direkt gemessenen Merkmale (rote Vektoren)

Durch diesen multivariaten Ansatz erschließen sich zunächst keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen fotoextrahierten Merkmalen und den direkt gemessenen Merkmalen. Für eine konkrete Vermutung wurde im Folgenden eine weitere Analyse durchgeführt.

3.5.3 Zusammenhänge zwischen Blattstickstoff und den fotoextrahierten Farbmerkmalen

Zwischen den Farbmerkmalen der Blätter und den chemischen Blatinhaltstoffen wurden direkte Zusammenhänge vermutet.

In einem univariaten Ansatz wurden die Korrelationen des Blattstickstoffs mit allen Farbmerkmalen der Blätter getestet (Anhang 9). Dabei wurden einige signifikante, aber nicht sehr starke Zusammenhänge festgestellt. Die Korrelationen zu RGB_R, RGB_B, NGRD und pNDVI konnten ebenfalls bestätigt werden.

Für eine multivariate Analyse wurden die Farbmerkmale mit den Daten des Blattstickstoffs in einer PCA korreliert (Abbildung 29). Das Ergebnis fällt ähnlich aus wie die PCA aller fotoextrahierter Merkmale (Abbildung 28). Blattstickstoff hängt mit den Werten von colhist 2, colhist 4, DCN 2 und pNDVI zusammen. Außerdem besteht ein negativer Zusammenhang zu den beiden RGB Werten für Rot und Grün.

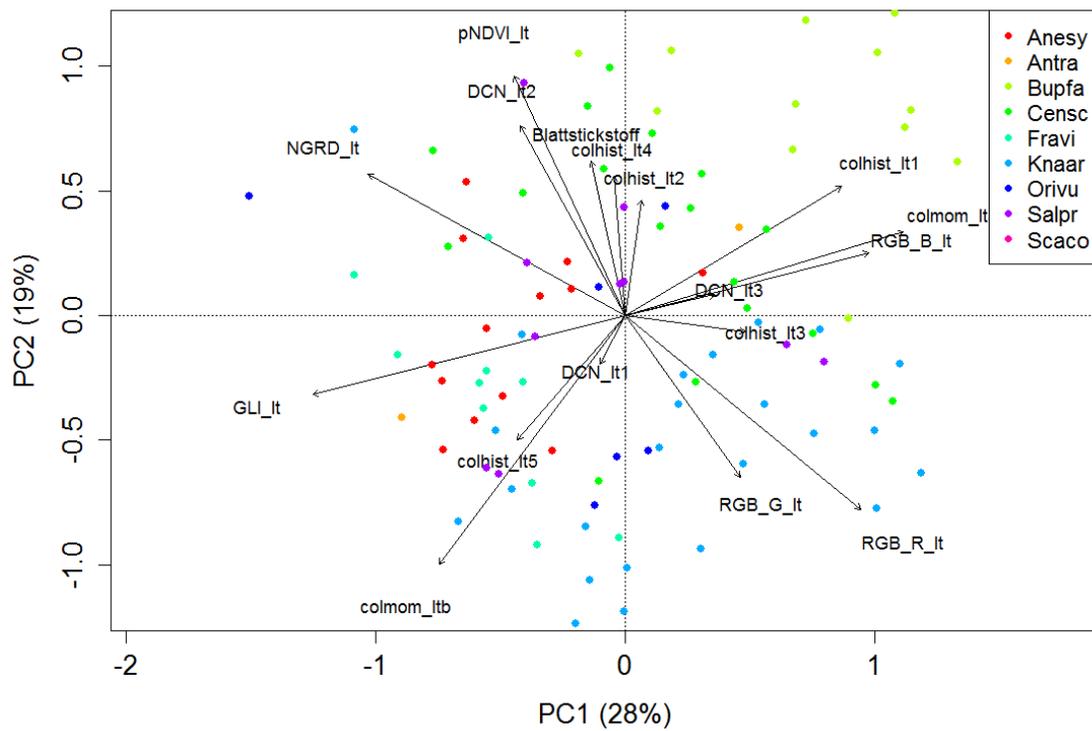


Abbildung 29: PCA mit den Farbmerkmalen der Blätter und den Blattstickstoffwerten (126 Individuen x 17 Merkmale).

Insgesamt ergibt die Korrelationsanalyse zwischen den fotoextrahierten Merkmalen und den direkt gemessenen Merkmalen zwar keine ausgeprägten Ergebnisse, doch es gibt Hinweise auf Zusammenhänge zwischen verschiedenen Blattmerkmalen.

4. Diskussion

Anhand der Ergebnisse sollte gezeigt werden, welche Variabilität die untersuchten Merkmale aufweisen und inwiefern sie mit den aufgenommenen Umweltfaktoren zusammenhängen. Mit den fotoextrahierten Merkmalen sollte die Eignung von Fotoanalysen zur Artbestimmung getestet und deren Zusammenhänge zu direkt messbaren Pflanzenmerkmalen untersucht werden.

4.1 Plastizität der morphologischen und ökophysiologischen Merkmale

Eine Quantifizierung der Plastizitäten der Merkmale wurde durch die Variationskoeffizienten auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen erreicht (Tabelle 9). Es stellte sich heraus, dass die Rangfolge der Merkmalsvariabilitäten auf jeder Betrachtungsebene erhalten blieb und die Merkmale allein somit eine gleichbleibende Variabilität ausdrücken. Die größte Variabilität wurde durch die Unterschiede zwischen den Arten hervorgerufen. Die morphologischen Merkmale wiesen einen hohen Variationskoeffizienten auf, da sich die untersuchten Arten in ihrer äußeren Erscheinung stark unterscheiden. Für die ökophysiologischen und blattchemischen Merkmale waren geringere Unterschiede der Merkmalsausprägungen zwischen den Arten zu erkennen. Aus der Betrachtung der Merkmalsverteilungen der variabelsten Arten (Abbildung 9) konnte man schließen, dass der intraspezifischen Variabilität unterschiedliche Ursachen zugrunde liegen. Teilweise gründeten die hohen Variationskoeffizienten einer Art auf Differenzen zwischen den Populationen, teilweise aber auch auf unterschiedliche Merkmalsausprägungen von Individuen innerhalb eines Standorts. Die Vermutung einer hierarchischen Struktur der Variabilität ließ sich somit nicht bestätigen.

Die Differenzen zwischen den Standorten und ihr Einfluss auf die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen wurden im weiteren Verlauf der Arbeit analysiert, die Ursachen für unterschiedliche Merkmalsausprägung innerhalb der Populationen bleiben zunächst ungeklärt. Eine Erklärungsmöglichkeit wären genetische Unterschiede innerhalb der Individuen eines Standorts, obwohl es sich hier meist um Fortpflanzungsgemeinschaften handelt, die wenig genetische Variation aufweisen (BEGON et al., 1996). Genetische

Untersuchungen wären hier für eine eindeutige Klarstellung unerlässlich. Als anderer Grund für die Variabilität innerhalb einer Population wird von ALBERT et al. (2010b) eine ausgeprägte Heterogenität des Standorts vorgeschlagen. Die Konkurrenz innerhalb eines Standorts könnte auch Auslöser für verschiedene Merkmalsausprägungen sein (ADLER et al., 2013) Außerdem könnten biotische und abiotische Störungen, wie zum Beispiel Herbivorie oder Bodenerosion, die Phänotypen innerhalb der Populationen beeinflussen. Für SLA konnten bereits ROSBAKH et al. (2015) eine Beeinflussung durch Beweidung feststellen. Da die Merkmalsausprägungen auch von der Phänologie des Individuums abhängig sind (RÖMERMANN et al., 2016), könnten es auch dadurch zu Unterschieden zwischen den Individuen eines Standorts kommen. Obwohl für die vorliegende Arbeit alle Pflanzen zu ihrer Blütezeit aufgenommen wurden, sind dennoch Unterschiede zwischen den Merkmalen zu Blühbeginn, Vollblüte oder Ende der Blüte zu vermuten.

Die multivariate Betrachtung der artspezifischen Merkmalsverteilung ließ eine grobe Dreiteilung der Arten erkennen (Abbildung 10). Zum einen die Arten, deren Individuen vorrangig entlang des morphologischen Gradienten variieren, der vor allem durch die Merkmale Ausstreuöhe und Pflanzenhöhe geprägt wird. Zum anderen Arten, die sich hauptsächlich entlang des ökophysiologischen Gradienten zwischen SLA und LDMC bewegen. Eine dritte Gruppe ist von beiden Achsen etwa gleich beeinflusst. Es lässt sich dadurch ein Trade-off erkennen, nach dem sich die Arten an veränderte Umweltbedingungen entweder durch Veränderung der Gesamtgröße des Individuums oder Veränderung der Blatteigenschaften anpassen. Im hier behandelten Artensatz finden sich mehr Arten mit einer Verteilung entlang des ökophysiologischen Gradienten. Dies erklärt sich in der Betrachtung der Untersuchungsstandorte. Da es sich jeweils um trockene, sonnenexponierte Standorte handelt, ist eine große Pflanzenhöhe nicht von Vorteil. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, sind Pflanzen oft durch verringerte Oberfläche und stabile Blätter an Wärme und Trockenheit angepasst, weshalb die Trockenrasenarten vor allem in ihren Blattmerkmalen Variation aufweisen.

Die beiden Strategien der Anpassung wurden von DÍAZ et al. (2016) auch für ein globales Spektrum an Arten aufgedeckt. Dabei wurden Arten verschiedener

Lebensformen und aus unterschiedlichen klimatischen Zonen gemeinsam multivariat analysiert. Mit den dabei betrachteten Merkmalen konnte ein Großteil der Arten in einem zweidimensionalen Merkmalsraum eingeordnet werden, der annähernd dem Ergebnis der vorliegenden Arbeit entspricht. Eine Achse konnte durch den Anstieg der Pflanzen- und Diasporengröße beschrieben werden, die andere Achse durch den strategischen Aufbau der Blätter von dünnen, produktiven Blättern zu ausdauernden, dickeren Blättern, was dem Gradienten von SLA zu LDMC entspricht.

Diese zwei grundlegenden Variationsdimensionen konnten durch die vorliegende Arbeit auch für einen homogenen Artensatz auf kleiner räumlicher Skala identifiziert werden. Der Vergleich der Merkmalsverteilung bei DÍAZ et al. (2016) mit dem hier verwendeten Datensatz lässt weitere Gemeinsamkeiten erkennen. So entsprechen die Lage der Blattgröße, des Blattkohlenstoffgehalts und des Blattstickstoffgehalts im Achsenraum ihren Äquivalenten in der globalen Ansicht. Blattgröße bildet dabei eine weitere schwache Achse zwischen SLA und Pflanzenhöhe aus. Blattstickstoff- und Blattkohlenstoffgehalt konnten in der vorliegenden Arbeit wegen ihres kleineren Datensatzes erst im Nachhinein mit der multivariaten Analyse der Merkmale korreliert werden (Abbildung 15). Die Zusammenhänge zwischen SLA und Blattstickstoff und zwischen LDMC und Blattkohlenstoff konnten aber auch univariat und auf Artebene bestätigt werden (Abbildung 17 und Abbildung 18). Da produktive Blätter eine größere Menge Stickstoff enthalten und SLA mit einer hohen maximalen Photosynthesekapazität assoziiert, hängt der Stickstoffgehalt mit der SLA zusammen (BRESINSKY et al., 2008). Die gegenteilige Korrelation von LDMC und Blattkohlenstoff lässt sich aus dem Aufbau ausdauernder Blätter erklären, da schwere, dickere Blätter mehr Kohlenstoff enthalten (BRESINSKY et al., 2008).

ALBERT et al. (2010a) führten eine ähnliche Analyse ihrer Daten durch. Sie verwendeten zwar nur ein morphologisches Merkmal (Pflanzenhöhe), konnten aber dennoch artübergreifend eine sehr ähnliche Verteilung der Achsen ausmachen. Ihr Modell erklärte sogar 82% der Variation der Daten, während das globale Modell 74% (DÍAZ et al., 2016) und das hier entworfene Modell 70% der Variation erklärt. ALBERT et al.

(2010a) führten die gleichen Analysen auch auf Artebene durch, dabei verlor allerdings die Achse der Pflanzenhöhe stark an Gewichtung.

Laut CORNELISSEN et al. (2003) wird die Pflanzenhöhe mit der Vitalität und Konkurrenzkraft eines Individuums verbunden, weshalb im Zuge dieser Arbeit eine Korrelation mit SLA, die eher für produktive, wenig defensive Blätter steht, getestet wurde. Jedoch ist der funktionelle Zusammenhang von SLA und der Pflanzenhöhe nicht für alle Arten gegeben (Abbildung 16). Artübergreifend stimmt die Vermutung einer negativen Korrelation, allerdings wiesen einzelne Arten auch positive Korrelationen auf. Auf Artebene waren generell nur Korrelationen von drei Arten signifikant. Schaut man sich auch die nicht signifikanten Korrelationsplots an (nicht in dieser Arbeit enthalten), erkennt man auch hier die beiden Strategien der morphologischen oder ökophysiologischen Variation wieder. Einige Arten variieren hauptsächlich hinsichtlich der SLA, andere Arten hinsichtlich der Pflanzenhöhe. Ein Durchschnitt der Strategien aller untersuchten Arten ergibt eine negative Korrelation, allerdings darf dies nicht auf die einzelnen Arten übertragen werden. Im Konsens mit dem Ergebnis der PCA (Abbildung 15), das eine orthogonale Positionierung der beiden Merkmale zueinander zeigt, kann man vermuten, dass SLA und Pflanzenhöhe unabhängig voneinander sind.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die morphologischen Merkmale sich wegen ihrer hohen Plastizität kaum für funktionelle Analysen der Pflanzen eignen. Dagegen findet man in den Merkmalen SLA, LDMC, Blattstickstoffgehalt und Blattkohlenstoffgehalt sehr hilfreiche Werkzeuge zur Entschlüsselung der Funktionalität der Arten. Dies bestätigt die Ergebnisse von GARNIER et al. (2001), ROCHE et al. (2004) und KAZAKOU et al. (2014). Generell weisen die unterschiedlichen Ausprägungen der Plastizitäten zwischen den Arten größere Differenzen als zwischen den Standorten auf.

Die Studie von DÍAZ et al. (2016) zeigt in bester Form die Benutzung von artspezifischen Merkmalsmittelwerten aus einer Datenbank. Dass das Ergebnis der vorliegenden Arbeit dem globalen Ergebnis entspricht, untermauert die Anwendung von Merkmalsmittelwerten aus Datenbanken für globale Analysen.

4.2 Zusammenhänge der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen mit Umweltfaktoren

Um die Variabilität der Merkmale zwischen den Standorten zu klären, wurde nach Zusammenhängen zwischen den gemessenen Merkmalen und den aufgenommenen Umweltfaktoren gesucht. Die Ergebnisse der linearen gemischten Modelle bestätigten vornehmlich die Schlussfolgerung der ersten Fragestellung, dass die Variabilität der Merkmale auf Unterschiede zwischen den Arten zurückzuführen ist (Tabelle 10). Allerdings bleibt auch ein großer Teil der Variabilität ungeklärt. Die eingesetzten Umweltparameter bedingen nur einen kleinen Teil der Variation.

Bei der Berechnung linearer Modelle ist es wichtig, dass die erklärenden Variablen möglichst unabhängig voneinander sind. Für Umweltfaktoren ist dies aber nur sehr schwer festzumachen, da im Ökosystem viele Prozesse ineinander greifen und Faktoren miteinander verbunden sind (BEGON et al., 1996). Exposition und Hangneigung sind als generische Faktoren auszumachen, doch von ihnen hängt die Bodentiefe und Strahlungsintensität ab, was sich wiederum auf die Temperatur und Feuchtigkeit der Standorte auswirkt. Es wurde zwar auf diese Korrelationen getestet und sehr stark korrelierte Faktoren wurden aus der Analyse ausgeschlossen, dennoch konnten nicht alle Konvergenzen komplett aus den Berechnungen herausgehalten werden.

Wegen der vielen Korrelationen innerhalb der Umweltfaktoren und innerhalb der gemessenen Merkmale liefert die multivariate Analyse (Abbildung 15) ein glaubwürdiges Ergebnis, man kann es jedoch teilweise mit den Ergebnissen der univariaten Modelle (Tabelle 10) untermauern.

Die PCA zeigte positive Zusammenhänge der morphologischen Merkmale mit den Stickstoff-, Feuchtigkeits- und Lichtverhältnisse der Standorte. Besonders die Stickstoff-Zeigerwerte wiesen eine starke Beeinflussung der Ausstreuöhe auf, während der LAI als Wert der Lichtverfügbarkeit mehr auf die Pflanzenhöhe wirkte. Beide Aussagen konnten auch durch die LME Ergebnisse bestätigt werden. Der enge Zusammenhang des gewichteten Feuchtigkeits-Zeigerwerts zu Blattgröße und Pflanzenbreite wurde auf diese Weise nicht bekräftigt. Der Zusammenhang von erhöhter Stickstoffverfügbarkeit mit gesteigerter Pflanzengröße wurde bereits gut beschrieben (u.a. GRIME (1977)). Ein

erhöhter LAI steht für weniger Lichtverfügbarkeit auf der Fläche, worauf Pflanzen mit verstärktem Wachstum reagieren (GRIME, 1977).

Des Weiteren wurde zwischen Blattgröße und Hangneigung ein signifikant negativer Zusammenhang festgestellt. Dies könnte dadurch zu erklären sein, dass stärker geneigte Hänge durch schräg einfallendes Sonnenlicht mehr Strahlung empfangen (LEPPER & HEINRICH, 1999) und die dort wachsenden Pflanzen somit weniger große Blätter für ihren Energiehaushalt benötigen. Die Pflanzenhöhe ist stark mit dem LAI korreliert, da größere Pflanzen mehr Blätter und somit mehr Blattfläche pro Bodenfläche ausbilden können. Die Vermutung von einer starken Beeinflussung durch die standortspezifischen Licht-, Nährstoff- und Wasserverhältnisse konnten durch die multivariate Analyse bestätigt werden. Allerdings bestand diese Beeinflussung vorrangig für die morphologischen Merkmale. Die Pflanzen waren generell bei erhöhten Stickstoff- und Feuchtigkeitswerten, sowie stärkerer Beschattung größer.

Die unterschiedlichen Variabilitäten der Merkmale ließen keine Abhängigkeit zu Umweltfaktoren erkennen. Die Ergebnisse des LME aus Variationskoeffizienten und Umweltfaktoren (Tabelle 11) belegten lediglich, dass die dimensionslosen Variationskoeffizienten zwar unabhängiger von den Artdifferenzen sind, sich dennoch schwerlich durch Umweltgradienten erklären lassen.

Über die Habitatansprüche der Arten konnten Zusammenhänge der Variationskoeffizienten mit den Umweltbedingungen und den Lebensstrategien der Arten offengelegt werden. Das Verhältnis zwischen den Variationskoeffizienten der Blütengröße und den Stickstoff-Zeigerwerten (Abbildung 11a) sowie zwischen den Variationskoeffizienten von LDMC und den Feuchtigkeits-Zeigerwerten (Abbildung 11b) konnten jeweils mit den über die Standorte gewichteten Zeigerwerte nicht bestätigt werden (Tabelle 11). Der Vergleich der PCA-Ratio zu den Variationskoeffizienten müsste eigentlich für die morphologischen Merkmale einen positiven Zusammenhang und für die beiden ökophysiologischen Merkmale einen negativen Zusammenhang aufweisen. Die Tatsachen, dass hier allerdings nur zwei signifikante Korrelationen jeweils von morphologischen Merkmalen zu erkennen waren, weist darauf hin, dass die

Merkmalsverteilung in der PCA nicht mit der univariaten Betrachtung der Merkmalsvariabilität übereinstimmt.

Für Stetigkeit und die Formationszugehörigkeit nach KORNECK et al. (1998) ergaben sich ausschließlich positive Korrelationen (Abbildung 13 und Abbildung 14). Daraus erwächst die Vermutung, dass Arten mit einer größeren Verbreitung variabler hinsichtlich verschiedener Merkmale sind und im Umkehrschluss eine größere Variabilität die Besetzung einer breiteren ökologischen Nische ermöglicht. Diese intraspezifische Nischen-Differenzierung wurde bereits von BOLNICK et al. (2002) beschrieben. Danach weisen Arten mit variableren Merkmalen eine bessere Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltbedingungen auf. Im Hinblick auf den Klimawandel und den steigenden Einfluss des Menschen auf die Umwelt sind somit Arten mit plastischen Merkmalen im Vorteil (WELLSTEIN et al., 2013). Erstaunlich ist jedoch, dass für Stetigkeit und die Formationszugehörigkeit nach KORNECK et al. (1998) nicht die gleichen Merkmale signifikant sind. Somit scheint es Unterschiede in den Merkmalsausprägungen zu geben, abhängig davon, ob die Arten innerhalb einer Formation oder in mehreren Formationen auftreten.

Zusammenfassend lässt sich schließlich sagen, dass die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen in einem geringen Maß von einigen Umweltfaktoren bedingt sind, den Merkmalsvariabilitäten allerdings andere unbekannte Ursachen zugrunde liegen. Es lässt sich allerdings eine Tendenz erkennen, wonach variablere Arten eine größere Ausbreitung aufweisen.

4.3 Beschreibung der untersuchten Arten durch fotoextrahierte Farb- und Formmerkmale

Die Auswertung der fotoextrahierten Merkmale wurde im Stil einer explorativen Analyse durchgeführt. Die Daten wurden mittels einer PCA dargestellt, um Muster und Zusammenhänge zu erkennen.

Die Betrachtung der Farbparameter ergab für die Fotos der Blütenoberseite aufschlussreiche Ergebnisse (Abbildung 19). Anhand der verwendeten Parameter konnten 63% der Datenverteilung beschrieben werden. Die Blütenfarben der Arten wurden ähnlich zu den Farben eines RGB-Farbspektrums sortiert. Komplementärfarben lagen sich somit im Achsenraum der PCA gegenüber. Die Blüten zeigten Farben von Gelb über Weiß bis Magenta und Arten mit ähnlicher Blütenfarbe überschritten sich in großen Bereichen. Manche Arten wiesen größere Ausdehnungen im Achsenraum auf, was darauf hinweist, dass sie Blüten unterschiedlicher Farbtönung ausbilden. Solche Arten sind durch diese Herangehensweise nur schwer zu differenzieren.

Für die Fotos der Blätter stellte sich eine Farbanalyse als vergebens heraus. Über die Farben konnten keine Arten separiert werden, die Grünvariationen der unterschiedlichen Blätter wurden durch die PCA nicht unterschieden. Dies weist darauf hin, dass sich das angewendete Analyseverfahren nur für stärkere Farbkontraste eignet.

Die Untersuchung der Blatt- und Blütenformen wurde zweimal mit jeweils unterschiedlichen Parametern durchgeführt. Zum einen wurden alle Formparameter, inklusive der Geometrie-, Kontur- und Texturmerkmale in die PCA aufgenommen, zum anderen nur die geometrischen Merkmale. Der Vorteil hierbei war, dass keine PCA-transformierten Daten verwendet werden mussten, was die Interpretation erleichtert.

Für die Blütendaten gelang eine hinreichende Differenzierung der Arten sowohl durch alle Formparameter als auch durch die geometrischen Parameter. Die Aufteilung der Arten war nicht so ausgeprägt wie durch die Farbparameter, man konnte aber dennoch Unterschiede zwischen einzelnen Blütengruppen ausmachen. Dies wiederum gelang mit der Benutzung aller Formparameter besser als nur mittels der geo-Daten. Gut zu lokalisieren waren hauptsächlich Arten mit nahezu runden Blüten. Für andere Arten war eine genauere Zuordnung schwierig. Unter den geometrischen Parametern waren vor allem Aspektverhältnis, Kantenglattheit, Rechteckigkeit und Kreisförmigkeit 2 die entscheidenden Merkmale.

Für die Differenzierung der Blattdaten dienten die Formparameter wesentlich besser als die Farbparameter. Die rein geometrischen Merkmale stellten die Aufteilung zwischen

den Arten am besten dar, was sich auch in den erklärten Varianzen der beiden Modelle zeigt (alle Formparameter 31%, nur geo-Merkmale 67%). Hierbei grenzten sich vor allem verlängerte Blätter unter dem Merkmal Aspektverhältnis ab. Die zusammengesetzten und stark zerteilten Blätter ließen sich nur schwer mit den Merkmalen differenzieren. Die Daten dieser Arten streuten in weiteren Bereichen als die der Arten mit ganzrandigen Blättern.

Innerhalb des Datensatzes konnten die meisten Arten entweder durch Blüten- oder durch Blattmerkmale unterschieden werden. Die Blüten eignen sich etwas besser für die Beschreibung der Arten, da sie sich sowohl durch die Farbe als auch die Form unterscheiden lassen. Für die Blätter ist eine Differenzierung nur durch die Formmerkmale, vorrangig die geometrischen Merkmale möglich. Eine Kombination aus Blatt- und Blütenaufnahmen mit den jeweiligen geeigneten Parametern schafft eine gute Voraussetzung für eine Pflanzenbestimmung, die für Flora Incognita ausschlaggebend ist.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde die Differenzierung zwar nur an einer kleinen Auswahl von Arten getestet, doch stammen diese Arten alle von einem sehr artenreichen Standorttypen. Bei einer praktischen Anwendung der Artbestimmung durch die Flora Incognita App stehen Hintergrundinformationen über den Standort zur Verfügung. Die wenigsten Standorte weisen ein derart hohes Artenspektrum auf, weshalb in der Praxis voraussichtlich zwischen weniger Arten differenziert werden muss, als es in dieser Arbeit der Fall war. Die Extrahierung der Farb- und Formmerkmale aus den Pflanzenfotos bietet somit eine gute Grundlage für die Bestimmungssapp.

Die Gegenüberstellung der fotoextrahierten Merkmale mit den direkt an der Pflanze messbaren Merkmalen zeigte keine aussagekräftigen Ergebnisse. Einzelne Zusammenhänge zwischen den Merkmalen können nur vermutet werden und keine der Korrelationen kann über alle drei Betrachtungsebenen (Blütenoberseite, Blütenunterseite, Blätter) nachvollzogen werden. Die Analyse der Pflanzenfotos bringt somit vorerst keinen Ersatz für die aufwendige Messung physiologischer Merkmale.

Jedoch sollten weiterhin nach konkreten Zusammenhängen gesucht und im Einzelnen getestet werden.

Eine Verbindung von Blattstickstoff zu den Farbmerkmalen der Blätter wurde vermutet, da der Stickstoffgehalt in den Blättern oft mit einer hohen maximalen Photosyntheserate verbunden wird (CORNELISSEN et al., 2003) und die farbgebenden Chlorophylle der Blätter an der Photosynthese beteiligt sind (BRESINSKY et al., 2008). Das multivariante Modell ergab allerdings keine eindeutigen Korrelationen. Es lässt Verbindungen des Blattstickstoffs zu den Parameter colhist 4, colhist 2, pNDVI und DCN 2 vermuten. Die Berechnung eines linearen Modells (nicht in dieser Arbeit enthalten) konnte allerdings nur einen schwachen Zusammenhang mit dem Parameter colhist 4 bestätigen. Man kann somit keine gesicherte Aussage über den Zusammenhang der Blattfarbe mit dem Blattstickstoffgehalt treffen.

Die Aufnahmen und Analyse eines solchen Datensatzes, wie er hier verwendet worden ist, bergen einige Fehlerquellen. So könnten zwischen den Standorten Unterschiede bestehen, die bei der Korrelation mit den Merkmalsausprägungen nicht berücksichtigt wurden. Auch sind Unterschiede innerhalb der Arten denkbar, die durch Unterschiede zwischen den Aufnahmejahren 2015 und 2016 bedingt sind. Die Analysen der verkleinerten Datensätze sollten mit Vorsicht betrachtet werden, da hier nicht für alle Merkmale gleich viele Standorte und nicht für alle Standorte gleich viele Individuen beprobt worden sind. Dadurch könnte es zu Verzerrungen in den Ergebnissen gekommen sein. Hinsichtlich der Umweltparameter sind die gewichteten Zeigerwerte kritisch zu betrachten, da sie aus subjektiven Schätzungen der Vegetationsaufnahmen entstehen. Zudem sind die Ellenberg-Zeigerwerte nur sehr grob skaliert, weshalb sie innerhalb der hier behandelten Standorte nur wenig Variation abbilden können. Für genauere Ergebnisse müssten Bodenproben aller Standorte analysiert werden und langfristige Messungen der Bedingungen *in situ* angestellt werden. Auch bei den Merkmalsmessungen an den Pflanzen kann es zu Messfehlern kommen. Dennoch

spiegeln die hier erhaltenen Ergebnisse die Befunde vorangegangener Arbeiten wider, was für die Verlässlichkeit der Daten spricht.

4.4 Fazit

Mit der Durchführung der vorliegenden Arbeit sollten die folgenden Fragestellungen beantwortet werden:

1. Gibt es Unterschiede in der artspezifischen Plastizität von morphologischen und ökophysiologischen Merkmalen?
2. Sind unterschiedliche Merkmalsausprägungen und -variabilitäten mit standortspezifischen Unterschieden assoziiert?
3. Sind die funktionellen Zusammenhänge zwischen den Merkmalen über die gemessenen Arten konsistent?
4. Können über fotoextrahierte Farb- und Formmerkmale Arten separiert werden?
5. Gibt es Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen und den fotoextrahierten Merkmalen?

Die erste Fragestellung konnte durch die Berechnung der Variationskoeffizienten beantwortet werden. Obwohl hier nur innerhalb eines Habitattyps ohne großklimatische Unterschiede zwischen den Standorten und mit ausschließlich krautigen Arten gearbeitet wurde, ergaben sich etwa gleiche Verteilungen der Variabilität, wie vorangegangenen Studien aus der Literatur über größere Gradienten beschreiben konnten. Die größte Variabilität war durch die Unterschiede zwischen den Arten bedingt. Innerhalb der Arten und Standorte waren keine Muster hinter der Verteilung der Variabilität zu erkennen.

Über alle Arten hinweg konnte zwei prinzipielle Variationsachsen beschrieben werden, die auch auf globaler Ebene Bestätigung finden. Zum einen gibt es eine morphologische Achse, die die Ausprägung des gesamten Individuums betrifft, zum anderen eine ökophysiologische Achse, die die Ressourcenstrategie der Blätter ausmacht.

Die zweite Fragestellung wurde mittels eines univariaten und eines multivariaten Ansatzes bearbeitet. Aus beiden Ergebnissen ließen sich einige Zusammenhänge zwischen den aufgenommenen Merkmalen und den Umweltfaktoren beschreiben, die bereits etabliert sind. So zeigten sich ein starker Zusammenhang zwischen der Pflanzengröße und dem Stickstoffgehalt des Standorts, sowie eine starke Bindung des LAI an die Pflanzenbreite. Vor allem wiesen die Ergebnisse darauf hin, dass der Einfluss der aufgenommenen Umweltparameter auf die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen sehr gering ist. Ein Hinweis auf eine Abhängigkeit der Merkmalsvariabilität von Umweltfaktoren konnte nicht geliefert werden, allerdings konnte eine Tendenz erkannt werden, wonach Arten mit variableren Merkmalen eine größere ökologische Nische besetzten und somit ein größeres Habitat beanspruchen können.

Die dritte Fragestellung wurde für die Merkmalspaare SLA - Pflanzenhöhe, SLA - Blattstickstoff und LDMC - Blattkohlenstoff bearbeitet. Der funktionelle Zusammenhang von SLA und Blattstickstoff, sowie LDMC und Blattkohlenstoff konnte auf Art- und Merkmalsebene bestätigt werden, zwischen SLA und Pflanzenhöhe war er jedoch nicht gegeben. Die einzelnen Arten reagierten auf unterschiedliche Weise auf veränderte Umweltbedingung und es zeigten sich generell nur wenige signifikante Korrelationen.

Zur Beantwortung der vierten Fragestellung wurden die Arten nach fotoextrahierten Farb- und Formmerkmalen im multivariaten Raum dargestellt. Durch die Betrachtung der Blüten konnten viele Arten von einander separiert werden, für die Blattfotos gelang dies nur mit den Formmerkmalen. Durch eine gleichzeitige Berücksichtigung der Blatt- und Blütenmerkmale sollte diese Vorgehensweise dennoch eine vielversprechende Methode bieten, die hoffentlich zur baldigen Einführung der Flora Incognita App beitragen kann.

Hinsichtlich der fünften Fragestellung konnten keine klaren Zusammenhänge zwischen den direkt gemessenen und den bildextrahierten Merkmalen erkannt werden. Die fotoextrahierten Merkmale können somit nicht genutzt werden, um auf physische oder chemische Merkmale der Blätter oder Blüten zu schließen und aufwendige Messungen

zu ersetzen. Selbst eine vermutete Verbindung von Blattstickstoff und der Blattfarbe konnte nicht eindeutig festgestellt werden.

Das Wissen über die Plastizität der Pflanzenmerkmale und deren Abhängigkeiten ist entscheidend für die Modellierung ökologischer Prozesse. Besonders hinsichtlich der Einnischung von Arten bieten diese Informationen neue Einblicke in die Funktionalität der Merkmale. Auch für den Bestimmungsprozess von Pflanzenarten ist das Wissen über die verschiedenen Merkmalsausprägungen hilfreich. Man kann außerdem darauf schließen, welche Merkmale als Durchschnittswerte aus Datenbanken gezogen werden können. Dabei ist das Verhältnis der intraspezifischen Variabilität zur Variabilität zwischen den Arten entscheidend. Da dieses Verhältnis artspezifisch zu sein scheint, wären hier weitere Messungen an einer möglichst großen Auswahl an Arten nötig.

Die Extrahierung von Farb- und Formmerkmalen aus Fotos bietet eine neue Methode zur Einordnung der Arten. Hierfür wären weitergehende Untersuchungen von Arten unterschiedlicher Habitate und Lebensformen interessant. Bisher stellte sich die Methode als sehr vielversprechend heraus. Für die Verknüpfung fotografierbarer Merkmale zu physischen und chemischen Merkmalen wären konkrete Untersuchungen beispielsweise der Farbspektren oder chemischen Inhaltsstoffen nötig.

Zusammenfassung

Die Analyse funktioneller Pflanzenmerkmale und deren unterschiedliche Ausprägungen bildet ein zentraler Punkt für das Verständnis und die Modellierung ökologischer Prozesse in der Botanik. Für ein besseres Verständnis dieser Variabilität war es Ziel dieser Arbeit, die Plastizität einiger Pflanzenmerkmale entlang eines Umweltgradienten von Halbtrocken- und Trockenrasen zu untersuchen und dadurch zusätzlich deren Eignung für eine bildgestützte Pflanzenerkennung zu beurteilen. Dazu wurden Merkmale, die relevant für die Pflanzenfunktionen sind (SLA, LDMC, Blattstickstoff- und Blattkohlenstoffgehalt), und Merkmale, die sich mit Hilfe von Fotos direkt dokumentieren lassen (Pflanzenhöhe, Ausstreuöhe, Pflanzenbreite, Blütengröße, Blattgröße), ausgewählt. Es wurden 21 krautige Blütenpflanzen auf jeweils fünf verschiedenen Standorten mit je zehn Wiederholungen beprobt. Zur Charakterisierung der Standorte wurden anhand von Vegetationsaufnahmen gewichtete Ellenberg- Zeigerwerte berechnet und mit direkten Standortmessungen (Exposition, Hangneigung, Bodentiefe, Bodenfeuchtigkeit, LAI, Bestandshöhe) ergänzt. Für einen Teil der Arten wurden Fotos der Blätter und Blüten aufgenommen, aus denen Merkmale der Farben und Gestalt extrahiert wurden.

Mit Hilfe von Variationskoeffizienten konnte die Plastizität der Merkmale auf verschiedenen Betrachtungsebenen analysiert werden. Die meiste Variabilität war durch Artdifferenzen begründet, innerhalb der Arten lagen der Variabilität unterschiedliche Ursachen zugrunde. Zu einem kleinen Teil konnte sie durch Zusammenhänge mit den standortbedingten Stickstoffverhältnissen erklärt werden. Korrelationen der Variationskoeffizienten mit Habitateigenschaften der Arten ließen die Tendenz erkennen, dass Arten mit variablen Merkmalen eine größere Verbreitung und somit größere Toleranzen gegenüber Umweltveränderungen aufweisen. Die Analysierung der fotoextrahierten Daten erfolgte in explorativer, multivariater Weise. Die Farb- und Formmerkmale der Blütenfotos konnten die Arten gut separieren, für die Unterscheidung der Arten durch die Blätter eigneten sich hauptsächlich geometrische Merkmale. Konkrete Verbindungen zwischen fotoextrahierten und direkt gemessenen Merkmale konnten nicht aufgedeckt werden.

Insgesamt konnte durch diese Arbeit gezeigt werden, dass die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen innerhalb der Arten nur wenig von den untersuchten Umweltfaktoren abhängen. Die Dokumentation von Pflanzenmerkmalen durch Fotos ist für die Pflanzenerkennung hilfreich, bietet aber keinen Ersatz zu physiologischen Messungen der Merkmale. Weiterführenden Studien sind nötig um die Zusammenhänge der Merkmalsplastizität innerhalb der Arten zu erklären.

Danksagung

Ich möchte mich herzlich bei Prof. Dr. Christine Römermann und Dr. Michael Rzanny für die Ermöglichung dieser Arbeit und die intensive Betreuung bedanken!

Des Weiteren möchte ich mich bei Solveigh Franziska Bucher und Patrizia König bedanken, die mir mit Tipps und Beratung weiterhelfen konnten. Bei Dr. Zündorf bedanke ich mich für die fachliche Unterstützung bei der Bestimmung schwieriger Arten. Friedhelm Petzke danke ich für die beständige Unterstützung während der gesamten Arbeitszeit, insbesondere für die Hilfe bei den Standortaufnahmen und das Verbringen der vielen Mittagspausen.

Ein Dank geht auch an Dr. Marco Seeland von der TU Ilmenau für die Aufbereitung der fotoextrahierten Daten und an Janin Naumann, die mir bei den Laborarbeiten im botanischen Institut behilflich war. Ich danke den Mitarbeitern der Servicegruppe RoMA am Max-Planck-Institut für Biogeochemie für die Messungen von Blattstickstoff- und Blattkohlenstoffgehalt. Außerdem möchte ich der Unteren Naturschutzbehörde Jena, im Speziellen Frau Prommersberger und Herrn Blank danken, die mir eine Sammel- und Betretungsgenehmigung für die Untersuchungsflächen gewährten und Informationen über die Pflegemaßnahmen zur Verfügung stellten.

Zum Schluss bedanke ich mich auch bei meinem Freund und meiner Familie, die mich während meines ganzen Studiums stets unterstützen.

Literaturverzeichnis

- Adler, P. B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. R., & Kraft, N. J. B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16:1294-1306.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010a). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24:1192-1201.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010b). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98:604-613.
- Barton, K. (2016). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1-48.
- Begon, M. E., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1996). Ökologie, 3. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89:2623-2632.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2002). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161:1-28.
- Borcard, D., Legendre, P., & Gillet, F. (2011). Numerical ecology with R. Springer Verlag, New York.
- Braun-Blanquet, J. (1951). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Springer Verlag, Wien.
- Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J. W., Neuhaus, G., & Sonnewald, U. (2008). Strasburger Lehrbuch der Botanik, 36. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Bucher, S. F., Auerswald, K., Tautenhahn, S., Geiger, A., Otto, J., Müller, A., & Römermann, C. (2016). Inter- and intraspecific variation in stomatal pore area index along elevational gradients and its relation to leaf functional traits. *Plant Ecology* 217:229-240.
- Bushart, M., Suck, R., Bohn, U., Hofmann, G., Schlüter, H., Schröder, L., Türk, W., & Westhus, W. (2008). Potenzielle natürliche Vegetation Thüringens. In: Schriftreihe Thüringer Landesanstalt für Umwelt und Geologie Nr. 78, Jena.
- Cattell, R. B. (1966). The Scree Test For The Number Of Factors. *Multivariate Behavioral Research* 1:245-276.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Steege, H. t., Morgan, H. D., Heijden, M. G. A. v. d., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Crawley, M. J. (2007). The R Book. John Wiley & Sons Verlag, England.
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13:77-81.

- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Wright, S. J., Sheremet'ev, S. N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D., & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167-171.
- Dormann, C. F., & Kühn, I. (2009). Angewandte Statistik für die biologischen Wissenschaften. *Helmholtz Zentrum für Umweltforschung-UFZ* 2.
- EAH Jena (2017). Klimatologische Messungen. <http://wetter.mb.eah-jena.de/station/statistik/frame.html> (15.5.2017).
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulißen, D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18.
- Ellenberg, J. (2012). Geologie erleben: Saale-Holzland und Jena. Jenzig-Verlag, Jena.
- Frey, W., & Lösch, R. (2010). Geobotanik, 3. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Funk, J. L. (2008). Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96:1162-1173.
- Garnier, E., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., & Navas, M. L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*:69–83.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169-1194.
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N., & Vellend, M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11:609-623.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., & al. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905-2935.
- Kaule, G. (1991). Arten-und Biotopschutz, 2. Auflage. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- 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? *Journal of Vegetation Science* 25:235-247.
- Korneck, D., Schnittler, M., Klingenstein, F., Ludwig, G., Takla, M., Bohn, U., & May, R. (1998). Warum verarmt unsere Flora? Auswertung der roten Fiste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 29:299-444.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2016). lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models. R package version 2.0-30. <http://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12:474-478.

- Lepper, L., & Heinrich, W. (1999). Jena: Landschaft, Natur, Geschichte. Heimatkundlicher Lehrpfad. Ahorn Verlag, Jena.
- Leyer, I., & Wesche, K. (2007). Multivariate Statistik in der Ökologie: Eine Einführung. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133-142.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2016). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.
- Poschlod, P. (2014). Geschichte der Kulturlandschaft. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Roche, P., Díaz-Burlinson, N., & Gachet, S. (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecology* 174:37-48.
- Römermann, C., Bucher, S. F., Hahn, M., & Bernhardt-Römermann, M. (2016). Plant functional traits—fixed facts or variable depending on the season? *Folia Geobotanica* 51:143-159.
- Rosbakh, S., Römermann, C., & Poschlod, P. (2015). Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alpine botany* 125:79-86.
- Scheffer, F., & Schachtschabel, P. (2010). Lehrbuch der Bodenkunde, 16. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Schubert, R., & Wagner, G. (2000). Botanisches Wörterbuch. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Seidel, G. (2003). Geologie von Thüringen, 2. Auflage. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermiller), Stuttgart.
- Stadt Jena (2012). Umweltbericht der Stadt Jena. http://www.jena.de/de/stadt_verwaltung/stadtverwaltung/dezernat3/fb_bauen_umwelt/fd_umweltschutz/umweltbericht/256047 (2.5.2017).
- TLUG (2017a). Geographische Lage der kreisfreien Stadt Jena. http://www.tlug-jena.de/uw_raum/umweltregional/j/j02.html (02.05.2017).
- TLUG (2017b). Kartendienste der TLUG Jena. <http://www.tlug-jena.de/kartendienste/> (30.04.2017).
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 27:244-252.

- 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.
- Wäldchen, J., Thuille, A., Seeland, M., Rzanny, M., Schulze, E.-D., Boho, D., Alaqraa, N., Hofmann, M., & Mäder, P. (2016). Flora Incognita - Halbautomatische Bestimmung der Pflanzenarten Thüringens mit dem Smartphone. *Landschaftspflege und Naturschutz in Thüringen* 53:121-125.
- Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galiè, M., Spada, F., & Canullo, R. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and conservation* 22:2353-2374.
- Westhus, W., Heinrich, W., Klotz, S., Korsch, H., Marstaller, R., Pfützenreuter, S., & Samietz, R. (1993). Die Pflanzengesellschaften Thüringens-Gefährdung und Schutz. *Naturschutzreport* 6:257.
- Westhus, W., & van Hengel, U. (1995). Biotope in Thüringen - Situation, Gefährdung und Schutz. *Naturschutzreport* 9.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:261-268.
- Wikimedia (2004). Komplementärfarben. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Komplement%C3%A4r.png> (13.06.2017).
- Zuur, A., Ieno, E., & Smith, G. (2007). *Analysing Ecological Data*. Springer Verlag, New York.

Selbstständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst, keine anderen als die von mir angegebenen Hilfsmittel und Quellen benutzt, sowie Zitate kenntlich gemacht habe.

Jena, 22. Juni 2017

Anhang

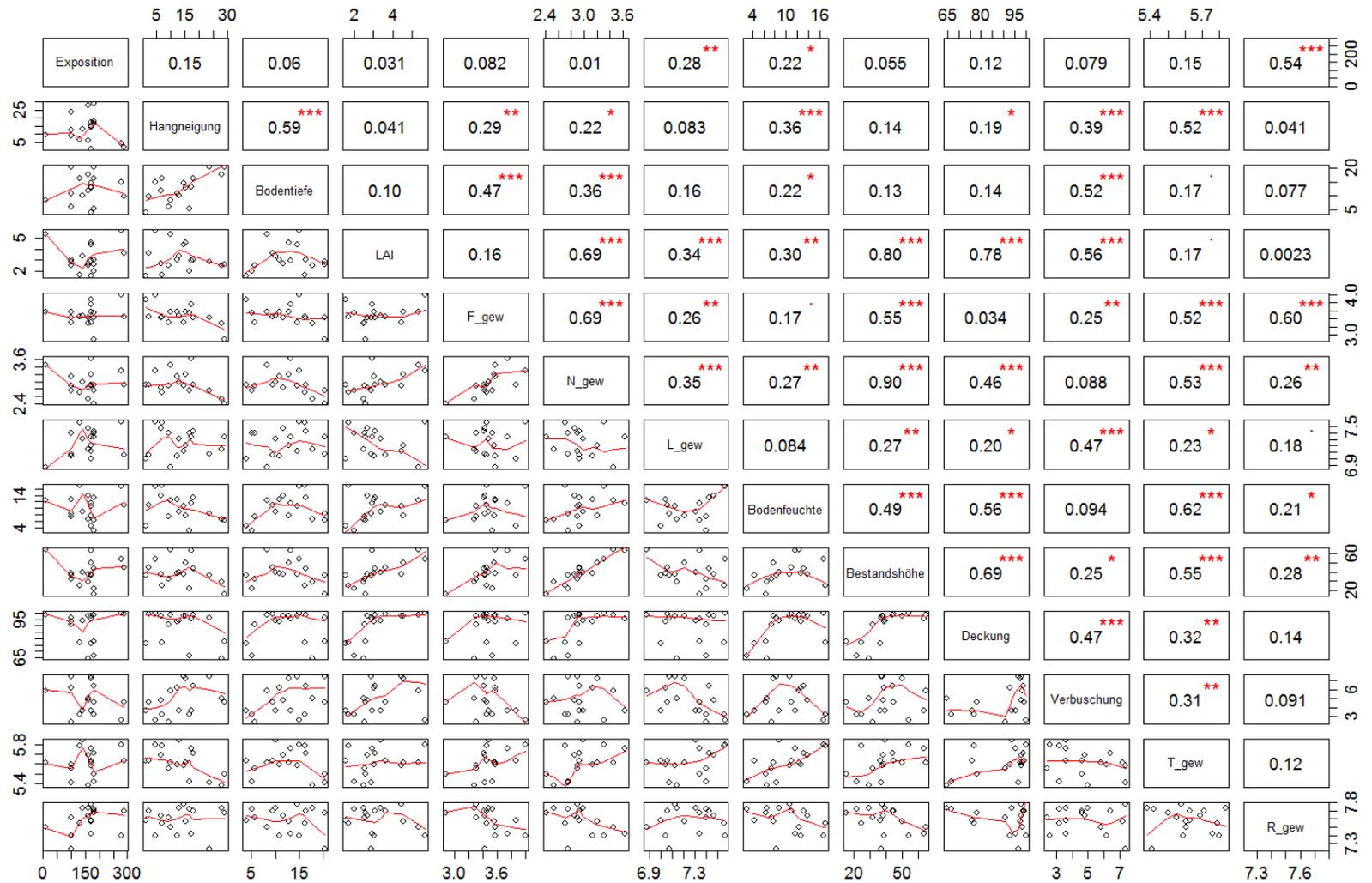
Anhang 1: Zusammenfassung der Standortfaktoren. Die Kategorien der Pflege sind: Gehölzentrfernung (G), Schafbeweidung (S), Mahd (M), keine Pflegemaßnahmen (N)

Standort Name	Remderoda	Leutralal unten	Leutralal oben	Sachseneck Hang	Pennickental	Sachseneck Steinbruch	Sachseneck Fläche	Eule
Standort ID	001	002	003	004	005	006	007	008
Lage (WPS)	50.932303 11.533229	50.873312 11.577653	50.873811, 11.573112	50.950496, 11.591854	50.908028, 11.614273	50.950232, 11.591505	50.950323, 11.592308	50.949863, 11.589717
Höhe [m.ü.M.]	291	273	337	254	257	250	241	278
Exposition	170° S	180° S	180° S	100° O	130° SO	100° O	100° O	160° SO
Hangneigung	16.4°	17.8°	28.9°	23.6°	13°	9.2°	12.3°	27.9°
Pflege	N	N	G	G	S	N	M	G
Schutzstatus (seit)	LSG (1972)	NSG (1937)	NSG (1937)	GLB (1990)	NSG (2004)	GLB (1990)	GLB (1990)	LSG (1972)
Bodentiefe [cm]	5.12 ± 4.39	16.38 ± 1.37	20.34 ± 21.3 4	20.38 ± 8.58	10.18 ± 1.14	5.84 ± 1.28	10.84 ± 0.98	17.8 ± 3.41
Bestandshöhe [cm]	22 ± 5.61	44.2 ± 5.49	15.6 ± 4.15	37 ± 11.26	39.4 ± 9.50	32 ± 13.36	38.8 ± 8.13	29.4 ± 8.56
Verbuschung	3.2	6.4	4.6	7.4	3.6	2.4	6.2	5
Deckung [%]	66.8	98.8	78	96.6	94	91	93	64.6
LAI	1.98 ± 1.54	3.08 ± 1.31	2.6 ± 1.04	2.89 ± 0.47	3.37 ± 0.92	2.54 ± 1.17	3.03 ± 0.56	2.50 ± 0.28
Bodenfeuchte [%]	2.96 ± 2.41	13.22 ± 0.85	6.34 ± 1.20	8.23 ± 3.39	8.84 ± 0.82	7.39 ± 1.49	12.73 ± 2.64	6.49 ± 1.86
L_gew	7.40	7.43	7.34	7.07	7.31	7.40	7.04	7.14
T_gew	5.42	5.71	5.50	5.41	5.84	5.55	5.59	5.38
F_gew	3.54	3.42	2.88	3.43	3.48	3.31	3.58	3.28
Ausgangs- gestein	Mittlerer Wellenkalk	Mittlerer Wellenkalk	Oberer Wellenkalk	Unterer Wellenkalk	Röt	Unterer Wellenkalk	Unterer Wellenkalk	Mittlerer Wellenkalk

Fortsetzung von Anhang 1

Standort Name	Windknollen	Forst Eichen	Forst Schießplatz	Drackendorf	Jenzig Ost	Jenzig West	Wogau	Lichtenhain	Landgraf
Standort ID	009	010	012	014	015	016	017	018	019
Lage (WPS)	50.951706, 11.586552	50.919229, 11.530220	50.916635, 11.538892	50.891346, 11.637115	50.936966, 11.634691	50.937208, 11.633651	50.937110, 11.658400	50.911144, 11.553808	50.947645, 11.577717
Höhe [m.ü.M.]	332	362	367	259	268	270	309	328	321
Exposition	130° (SO)	290° (NO)	170° (O)	280° W	170° S	170° S	170° S	40° N	160° SO
Hangneigung	7°	2.2°	1.2°	4.4°	15.1°	14.6°	17.3°	9.9°	6.4°
Pflege	S	M	N	MS	S	G	S	M	S
Schutzstatus (seit)	NSG (1997)	NSG (2008)	LSG (1972)	NSG (2004)	NSG (2005)	NSG (2005)	NSG (2005)	NSG (2008)	NSG (1997)
Bodentiefe [cm]	16.18 ± 5.33	9.58 ± 1.34	3.9 ± 1.25	14.98 ± 3.25	12.8 ± 2.19	14.66 ± 2.93	13.32 ± 2.42	8.34 ± 1.82	11.64 ± 1.08
Bestandshöhe [cm]	24.8 ± 11.62	44.6 ± 10.28	36.6 ± 9.91	54.2 ± 12.71	50 ± 9.02	37.8 ± 14.04	63.4 ± 7.82	64.6 ± 7.82	38 ± 7.51
Verbuschung	3.2	4.6	3.6	2.6	7.2	7.4	3.6	5.8	4.8
Deckung [%]	76.8	99.4	76	100	97.8	98	95.6	98.4	98
LAI	1.68 ± 1.32	3.60 ± 0.91	1.58 ± 0.39	5.66 ± 0.91	4.56 ± 1.20	4.45 ± 1.10	2.94 ± 0.58	5.35 ± 1.48	2.69 ± 0.96
Bodenfeuchte [%]	17.03 ± 1.47	10.88 ± 2.77	4.36 ± 1.87	16.78 ± 1.00	7.70 ± 0.94	10.64 ± 1.00	11.58 ± 1.69	12.37 ± 4.09	13.78 ± 2.69
L_gew	7.56	7.06	7.00	7.57	7.21	7.12	7.34	6.87	7.47
T_gew	5.79	5.63	5.63	5.80	5.61	5.58	5.76	5.61	5.69
F_gew	3.45	3.46	3.87	4.00	3.56	3.31	3.75	3.57	3.43
Ausgangsgestein	Schaumkalkbänke	Oberer Wellenkalk	Oberer Wellenkalk	Röt	Röt	Röt	Röt	Unterer Wellenkalk	Schaumkalkbänke

Anhang 2: Korrelationen zwischen allen aufgenommenen Umweltfaktoren



Anhang 3: Übersicht über die Standorte der Arten

Art \ Standort ID	001	002	003	004	005	006	007	008	009	010	012	014	015	016	017	018	019
<i>Anemone sylvestris</i>	-	-	X	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Anthericum ramosum</i>	X	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-
<i>Aster amellus</i>	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-
<i>Bupleurum falcatum</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X
<i>Centaurea jacea</i>	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-
<i>Centaurea scabiosa</i>	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-
<i>Fragaria viridis</i>	-	-	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-
<i>Hippocrepis comosa</i>	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-
<i>Knautia arvensis</i>	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-
<i>Lotus corniculatus</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-
<i>Ononis repens</i>	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-
<i>Origanum vulgare</i>	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X
<i>Pimpinella saxifraga</i>	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	X
<i>Polygala amarella</i>	-	-	X	X	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Polygala comosa</i>	-	X	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-
<i>Potentilla tabernaemontanum</i>	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	X
<i>Ranunculus bulbosus</i>	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-
<i>Salvia pratensis</i>	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-
<i>Scabiosa columbaria</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X
<i>Solidago virgaurea</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-
<i>Stachy recta</i>	-	-	-	-	X	-	X	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-

Anhang 4: Zusammenfassung aller auf Plotebene aufgenommenen Umweltfaktoren. Der Plotnummer ist jeweils die Standort ID nachgestellt.

Plot	Bodentiefe [cm]	Bestandshöhe [cm]	Verbuschung	Deckung [%]	LAI	Bodenfeuchte [%]	L_gew	T_gew	N_gew	F_gew
1_1	3.8	14	3	60	1.82	4.82	7.19	5.68	3.03	4.36
1_2	3.1	20	2	70	0.28	1.22	7.53	5.78	2.19	3.20
1_3	1.7	22	4	50	1.21	0.6	7.14	4.69	2.30	3.94
1_4	4.2	25	1	55	2.16	2	7.86	5.71	1.50	2.89
1_5	12.8	29	6	99	4.43	6.18	7.61	5.60	1.82	2.97
2_1	15.1	50	6	99	1.34	13.1	7.62	5.94	3.00	3.90
2_2	16.9	41	8	95	2.90	14	7.36	5.41	2.79	3.94
2_3	16.8	38	7	100	3.00	12.2	7.32	5.32	2.80	3.58
2_4	18.2	42	5	100	3.11	14.18	7.38	5.33	3.01	3.89
2_5	14.9	50	6	100	5.03	12.62	7.45	5.50	2.62	3.43
3_1	9.9	12	3	60	3.69	5.68	7.24	5.72	2.51	2.28
3_2	10.5	21	4	90	3.75	4.6	7.34	5.57	1.95	2.10
3_3	10.8	16	4	85	2.13	7.64	7.34	5.59	1.87	1.95
3_4	58.5	11	5	70	1.54	6.8	7.41	5.51	2.10	1.91
3_5	12	18	7	85	1.89	7	7.35	5.41	2.32	2.91
4_1	9.6	34	8	99	2.80	2.8	7.16	5.46	2.84	2.81
4_2	30.6	26	7	95	2.35	8.72	7.26	5.42	2.83	2.81
4_3	16.1	33	7	99	3.38	10.7	6.95	5.41	3.00	2.95
4_4	18.1	56	8	95	3.38	7.54	6.84	5.65	3.04	4.25
4_5	27.5	36	7	95	2.52	11.38	6.91	5.26	3.09	4.15
5_1	10.9	49	2	100	2.83	7.88	7.23	6.00	3.16	3.34
5_2	10.8	49	5	100	3.21	8.44	7.46	5.24	3.25	3.44
5_3	10.8	27	2	95	4.52	9.88	7.50	5.79	3.68	3.39
5_4	10.2	36	6	95	4.04	9.52	7.09	5.74	2.81	3.71
5_5	8.2	36	3	80	2.23	8.48	6.76	5.78	2.48	3.62
6_1	5.3	14	2	80	2.49	7.9	7.69	5.78	2.24	3.03
6_2	7.8	31	2	95	1.56	9.06	7.34	5.38	3.04	3.14
6_3	5.2	44	3	95	2.22	5.66	7.39	5.38	3.47	3.31
6_4	6.4	46	3	95	4.55	5.98	7.19	5.53	3.02	3.46
6_5	4.5	25	2	90	1.87	8.36	7.35	5.62	2.90	3.32
7_1	10	29	3	85	2.47	8.76	7.29	5.59	3.26	3.30
7_2	12.4	46	9	90	2.75	13.28	6.90	5.37	3.33	4.13
7_3	10.2	31	7	100	3.06	16.14	6.80	5.52	3.53	3.98
7_4	11.2	45	5	90	2.91	12.4	7.04	5.64	3.23	3.48
7_5	10.4	43	7	100	3.97	13.08	6.92	5.62	3.45	4.15
8_1	14.1	28	4	45	2.20	5.36	7.24	5.21	2.63	2.90
8_2	14.6	17	3	55	2.91	5.22	7.16	5.27	2.78	2.78
8_3	21.4	37	7	45	2.62	4.84	7.14	5.19	2.66	2.84
8_4	20.9	38	5	98	2.51	8.72	7.13	5.53	2.72	2.88
8_5	18	27	6	80	2.27	8.3	7.03	5.20	2.79	2.98

Fortsetzung von Anhang 4

9_1	17.7	11	1	60	1.34	14.46	7.41	5.89	2.82	3.91
9_2	15.7	14	1	45	0.50	17.28	7.41	5.88	2.90	3.78
9_3	23.9	29	2	80	1.71	18.22	7.26	5.72	3.01	3.71
9_4	14.4	37	5	99	0.95	17.7	7.73	6.03	1.74	3.33
9_5	9.2	33	7	100	3.92	17.5	7.32	5.76	2.52	3.78
10_1	10	36	4	100	3.13	9.2	7.24	5.78	2.81	3.10
10_2	8.3	38	5	99	3.29	9.94	7.48	5.84	3.12	3.96
10_3	10	59	4	98	4.61	15.32	6.51	5.77	3.36	3.45
10_4	11.4	38	4	100	2.50	8.26	7.14	5.42	2.74	3.45
10_5	8.2	52	6	100	4.48	11.66	6.95	4.89	2.86	4.13
12_1	3.9	43	3	60	1.49	3.88	6.58	5.89	2.88	4.18
12_2	5.1	19	4	75	2.26	4	6.86	3.69	3.02	4.00
12_3	4.3	40	5	95	1.42	7.58	7.19	5.85	2.94	3.31
12_4	1.8	41	2	90	1.26	3.7	7.28	5.31	3.34	4.09
12_5	4.4	40	4	60	1.46	2.64	6.67	5.31	3.34	3.63
14_1	16.7	70	2	100	7.22	15.8	7.58	5.38	3.55	3.61
14_2	14.7	47	2	100	5.10	18.28	7.45	5.55	3.25	3.99
14_3	18.9	56	4	100	5.74	16.92	7.77	6.16	3.08	3.62
14_4	10.1	37	2	100	5.19	17	7.61	5.94	3.40	3.52
14_5	14.5	61	3	100	5.06	15.92	7.64	5.93	3.24	3.83
15_1	12.1	49	8	98	3.48	7.72	7.31	5.47	3.41	3.56
15_2	14.3	58	6	98	5.36	9.16	7.21	5.17	3.31	3.80
15_3	9.8	58	7	100	4.91	7.78	7.36	5.15	2.80	4.04
15_4	15.5	49	7	98	5.91	7.26	7.17	5.40	3.37	3.75
15_5	12.3	36	8	95	3.12	6.6	7.02	5.15	3.36	4.36
16_1	16.5	54	8	98	2.97	10.44	7.12	5.47	3.03	3.04
16_2	10.8	34	7	99	4.00	11.58	7.14	5.60	3.12	3.53
16_3	17.1	50	8	99	4.83	10.7	7.05	5.52	3.15	3.57
16_4	16.7	31	8	99	5.97	11.42	6.97	5.92	3.01	3.18
16_5	12.2	20	6	95	4.50	9.06	7.16	5.69	2.77	2.95
17_1	12.3	67	4	99	NA	12.06	7.39	5.39	3.89	3.69
17_2	11.1	51	3	95	NA	10.3	7.63	5.53	2.71	3.32
17_3	11.5	65	3	95	NA	9.5	7.41	5.14	2.90	4.29
17_4	15	62	3	90	NA	13.78	7.16	5.56	3.45	3.82
17_5	16.7	72	5	99	NA	12.28	7.10	5.54	3.92	3.67
18_1	6.4	62	5	95	4.56	6.9	7.13	5.54	3.46	3.81
18_2	10.8	57	8	99	3.16	12.86	6.31	5.77	4.41	4.37
18_3	8.6	60	4	99	5.90	11.1	7.07	5.78	3.72	3.71
18_4	6.7	67	4	100	6.30	12.7	7.06	5.39	3.74	3.47
18_5	9.2	77	8	99	6.82	18.3	6.62	5.60	4.64	4.19
19_1	10.8	27	2	99	3.44	12.46	7.81	5.12	3.05	3.21
19_2	11.6	37	8	95	1.60	13.04	7.17	5.91	3.34	3.65
19_3	10.7	40	4	99	3.64	12.1	7.32	5.48	3.06	3.51
19_4	11.7	48	6	98	3.05	12.72	7.18	5.59	3.22	3.68
19_5	13.4	38	4	99	1.73	18.56	7.13	5.35	3.12	3.36

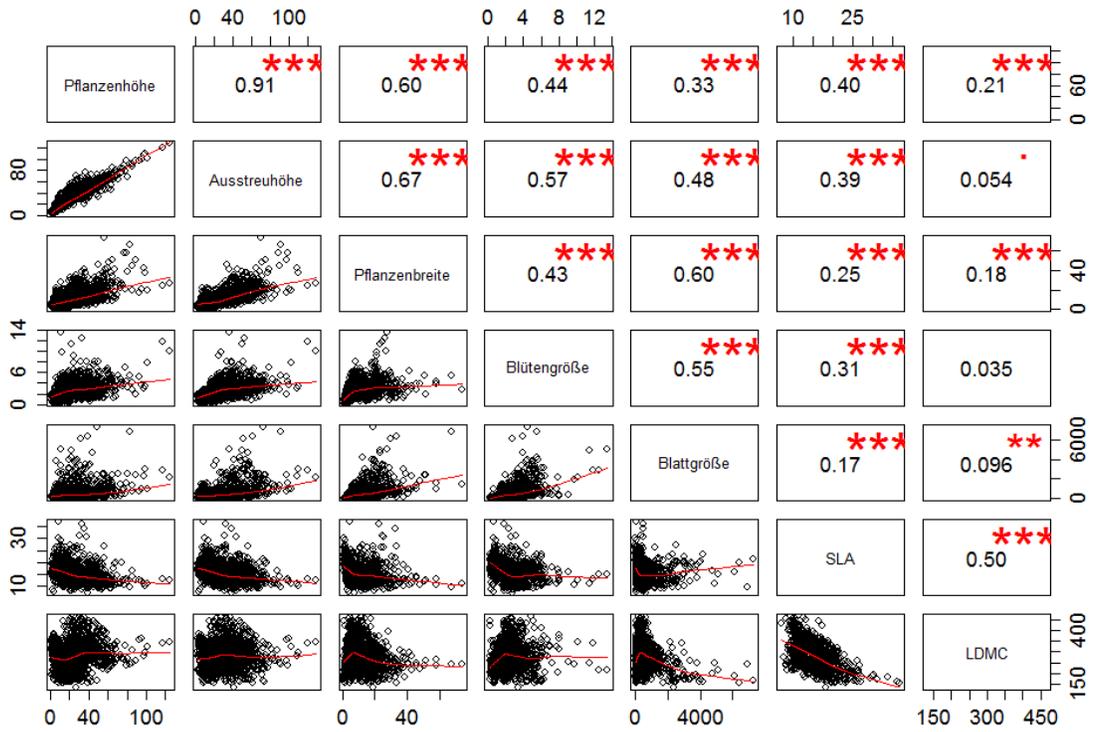
Anhang 5: Übersicht über die Ellenberg-Zeigerwerte

Zeigerwert	Skala	Beschreibung
Lichtzahl (L)	1 - 9	Tiefschatten- bis Volllichtpflanze
Temperaturzahl (T)	1 - 9	Kälte- bis extremer Wärmezeiger
Kontinentalitätszahl (K)	1 - 9	extremes See- bis extremes Steppenklima zeigend
Feuchtezahl (F)	1 - 12	Starktrockenheitszeiger bis Unterwasserpflanze
Reaktionszahl (R)	1 - 9	Starksäure- bis Basen-/Kalkzeiger
Stickstoffzahl (N)	1 - 9	ausgesprochene Stickstoffarmut bis übermäßigen Stickstoffreichtum zeigend

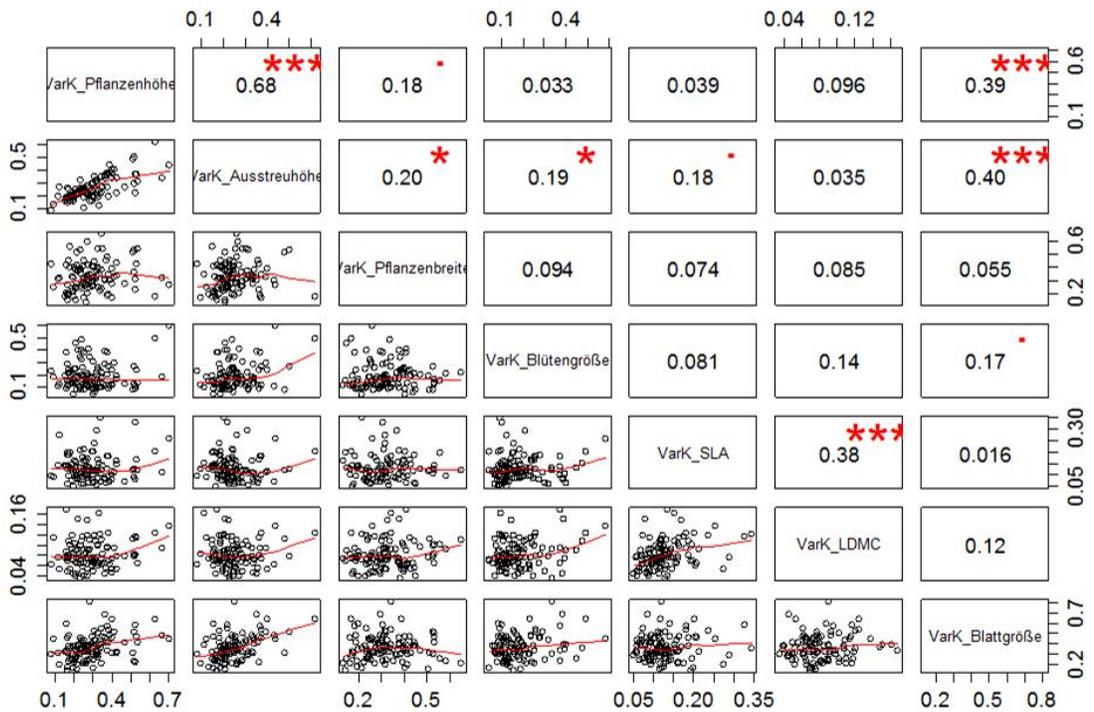
Anhang 6: Übersicht über die Habitatansprüche der Arten

Art	Zeigerwert N	Zeigerwert F	Stetigkeit	Korneck	PCA-Ratio
<i>Anemone sylvestris</i>	3	3	0.35	2	0.63
<i>Anthericum ramosum</i>	3	3	0.65	3	1.00
<i>Aster amellus</i>	3	4	0.65	2	0.48
<i>Bupleurum falcatum</i>	3	3	0.76	2	1.37
<i>Centaurea jacea</i>	k.A.	k.A.	0.82	4	1.12
<i>Centaurea scabiosa</i>	4	3	0.65	3	1.39
<i>Fragaria viridis</i>	3	3	0.76	1	0.34
<i>Hippocrepis comosa</i>	2	3	0.76	1	1.19
<i>Knautia arvensis</i>	4	4	0.76	4	1.00
<i>Lotus corniculatus</i>	3	4	1	5	0.30
<i>Ononis repens</i>	2	4	0.65	3	0.91
<i>Origanum vulgare</i>	3	3	0.76	3	1.16
<i>Pimpinella saxifrage</i>	2	3	0.53	4	0.48
<i>Polygala amarella</i>	1	9	0.29	2	0.32
<i>Polygala comosa</i>	2	3	0.71	2	0.32
<i>Potentilla tabernaemontani</i>	2	3	0.65	1	0.40
<i>Ranunculus bulbosus</i>	3	3	0.65	2	0.67
<i>Salvia pratensis</i>	4	3	0.76	4	0.98
<i>Scabiosa columbaria</i>	3	3	0.76	6	1.46
<i>Solidago virgaurea</i>	4	5	0.47	7	2.01
<i>Stachys recta</i>	2	3	0.29	4	0.89

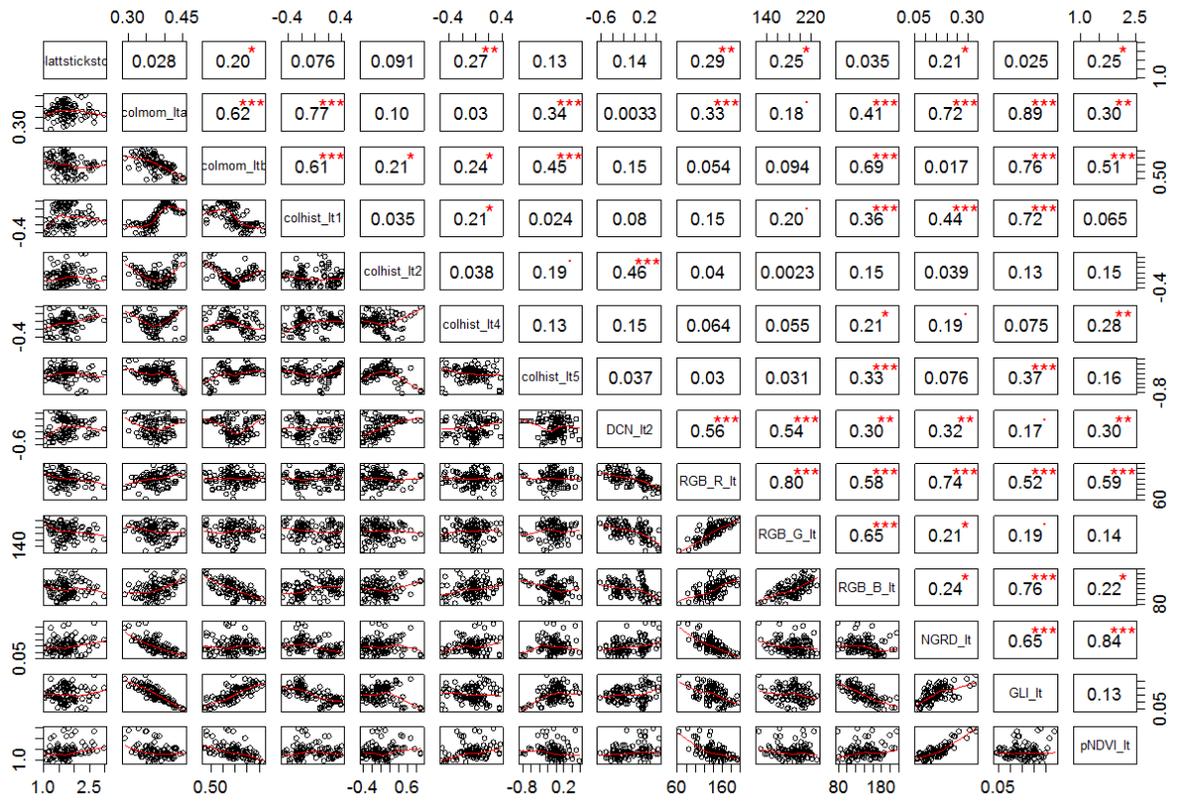
Anhang 7: Korrelationen aller gemessenen Merkmale untereinander



Anhang 8: Korrelationen der Variationskoeffizienten auf Populationsebene



Anhang 9: Korrelationen zwischen dem Blattstickstoff und den Farbmerkmalen der Blätter



Anhang 10: Übersicht über die Populations-Mittelwerte der Merkmale Ausstreuöhe (RH), Pflanzenhöhe (PH), Pflanzenbreite (PW), Blütengröße (FS), Blattgröße (LS), SLA, LDMC, Blattkohlenstoffgehalt (LCC) und Blattstickstoffgehalt (LNC)

Population	RH	PH	PW	FS	LS	SLA	LDMC	LNC	LCC
Anesy003	24.51	15.4	5.89	3.98	730.08	17.42	286.57	2.62	44.02
Anesy005	23.78	12.45	6.4	4.93	709.07	16.69	298.87	1.69	43.2
Anesy007	26.42	13.29	6.05	4.04	559.09	15.72	304.96	2	42.88
Anesy009	21.93	13.31	6.6	3.69	675.04	18.65	278.08	NA	NA
Anesy019	28.52	16.67	8.67	3.96	987.52	18.65	274.37	NA	NA
Antra001	41.41	21.49	17.87	2.6	598.32	14.29	231.26	NA	NA
Antra004	35.92	22.09	22.13	2.19	491.51	11.44	238.07	NA	NA
Antra010	50.43	28.75	27.13	2.15	1040.28	14.1	216.79	2.08	43.57
Antra015	40.11	24.1	25.46	2.29	705.24	12.04	239.16	1.95	47.87
Antra016	48.18	24.71	22.48	2.47	792.43	11.79	222.89	1.8	43.87
Astam002	29.42	28.18	7.21	2.45	495.05	10.79	432.45	NA	NA
Astam004	23.05	21.94	6.37	2.18	350.60	12.82	369.12	NA	NA
Astam015	18.2	17.12	5.19	2.23	380.65	12.13	359.47	NA	NA
Astam016	27.12	25.9	6.28	2.14	330.59	12.02	380.68	NA	NA
Astam017	30.39	29.67	7.41	2.14	477.69	16.65	312.09	NA	NA
Bupfa001	43.38	41.46	14.2	2.65	410.48	12.97	359.37	1.74	46.23
Bupfa015	33.46	31.56	9.91	2.94	294.81	10.71	403.78	NA	NA
Bupfa016	41.34	39.58	14.39	3.15	439.60	10.02	424.97	NA	NA
Bupfa018	47.45	45.87	16.74	2.69	684.10	13.12	365.16	1.9	44.85
Bupfa019	53.74	51.55	12.16	3.51	398.65	13.44	375.8	1.86	45.85
Cenja001	26.96	25.27	12.17	3.17	153.11	14.3	224.93	NA	NA
Cenja004	35.94	34.98	10.6	3.2	258.31	11.59	306.43	NA	NA
Cenja016	42.6	41.32	11.7	3.26	176.60	10.55	292.22	NA	NA
Cenja017	47.85	46.2	13.69	3.73	188.62	11.34	274.5	NA	NA
Cenja018	35.89	34.8	14.69	3.74	374.06	13.73	260.64	NA	NA
Censc005	47.85	59.65	34.03	4.59	1392.53	11.86	262.78	1.66	43.65
Censc007	61.97	53.2	25.03	4.06	1162.43	11.52	286.69	1.8	45.81
Censc016	68.87	58.49	22.37	4.19	1798.36	10.38	286.36	1.68	43.61
Censc017	75.99	66.12	43.25	3.74	2168.65	11.92	253.43	2.09	43.92
Censc018	66	57.66	38.15	3.96	1737.96	11.79	238.48	NA	NA
Fravi003	8.59	6.46	6.65	1.78	588.42	15.17	341.08	1.83	45.92
Fravi006	10.04	8.78	9.59	2.15	1067.31	16.52	289.13	2.02	45.54
Fravi010	9.38	9.18	10.49	1.8	1141.71	17.15	313.99	NA	NA
Fravi012	6.06	6.37	7.69	1.48	855.66	19.42	322.4	NA	NA
Fravi016	5.91	5.15	5.81	1.77	535.01	16.56	355.69	NA	NA
Hipco001	9.48	7.24	14.36	2.33	177.14	16.04	238.5	NA	NA
Hipco003	11.82	9.97	11.55	2.54	199.73	15.56	237.27	NA	NA
Hipco004	12.73	10.46	9.06	2.37	201.40	16.97	234.73	NA	NA
Hipco012	17.32	15.3	10.41	2.11	355.12	16.08	256.51	NA	NA
Hipco016	11.95	9.94	13.04	2.52	213.87	15.37	237.19	NA	NA
Knaar004	34.35	24.09	9.2	2.9	593.11	14.6	236.23	1.19	45.07

Fortsetzung von Anhang 10

Population	RH	PH	PW	FS	LS	SLA	LDMC	LNC	LCN
Knaar014	68.37	42.85	23.08	3.71	1478.77	15.78	215.01	1.47	45.41
Knaar015	42.84	28.95	13.07	3.75	1081.94	14.3	237.02	1.46	45.49
Knaar016	43.57	30.96	13.1	3.28	690.55	12.91	268.53	1.46	45.72
Knaar017	46.03	20.53	12.47	3.26	1024.11	14.52	233.62	1.59	44.32
Lotco005	21.27	20.26	4.6	2.42	194.47	15.73	283.44	NA	NA
Lotco012	32.86	29.58	21.38	2.68	401.08	28.62	192.17	NA	NA
Lotco014	33.56	30.99	12.21	2.6	226.83	19.27	270.17	NA	NA
Lotco015	19.6	16.65	7.56	2.42	163.87	13.99	317.31	NA	NA
Lotco016	22.32	18.6	5.5	2.29	172.96	15.73	302.82	NA	NA
Onore002	36.62	37.51	14.77	1.22	47.69	15.54	301.85	NA	NA
Onore003	29.42	29.99	6.52	1.18	50.13	15.34	305	NA	NA
Onore015	29.46	29.39	8.22	1.24	60.14	15.65	300.15	NA	NA
Onore016	39.67	44.04	12.39	1.37	211.88	17.41	305.91	NA	NA
Onore017	49.62	50.22	23.76	1.19	277.97	20.76	267.22	NA	NA
Orivu001	34.63	33	6.99	4.01	258.34	13.45	347.9	1.42	47.12
Orivu007	34.18	32.54	6.45	3.51	203.76	10.63	434.8	NA	NA
Orivu015	23.44	22.48	5.97	2.61	185.96	11.81	355.5	NA	NA
Orivu018	36.47	34.35	6.46	5.19	262.65	12.7	367.63	NA	NA
Orivu019	29.89	28.83	6.63	4.13	284.93	13.11	355.86	1.32	46.53
Pimsa004	23.63	10.88	6.21	3.3	252.82	14.38	280.39	NA	NA
Pimsa007	25.24	14.07	6.77	3.62	391.18	14.67	287.53	NA	NA
Pimsa009	23.33	12.64	5.71	3.04	194.76	14.53	281.24	NA	NA
Pimsa016	27.22	16.26	8.37	3.66	307.15	15.41	268.68	NA	NA
Pimsa019	21.89	10.76	5.99	3.19	274.80	17.84	253.45	NA	NA
Polam003	6.85	5.53	3.82	0.38	80.14	19.09	201.18	NA	NA
Polam004	13.8	8.13	2.21	0.44	54.16	20.23	228.11	NA	NA
Polam008	9.32	6.69	3.76	0.74	77.13	20.61	206.96	NA	NA
Polam009	6.16	4.32	3.73	0.58	54.61	13.49	241.49	NA	NA
Polam012	15.51	12.12	3.81	0.52	66.88	20.02	224.86	NA	NA
Polco002	21.23	16.82	1.75	0.97	57.62	21.53	191.82	NA	NA
Polco004	14.93	11.54	1.66	0.92	42.11	21.13	193.42	NA	NA
Polco009	9.97	8.63	2.87	0.72	33.33	21.78	226.32	NA	NA
Polco010	20.92	18.19	3.34	0.52	72.56	18.3	339.15	NA	NA
Polco016	14.43	13.15	12.76	0.88	62.40	19.55	203.44	NA	NA
Potta004	7.54	4.16	5.41	1.89	136.51	16.68	300.03	NA	NA
Potta008	7.22	4.2	5.25	1.84	157.00	16.37	299.36	NA	NA
Potta009	5.8	3.1	4.37	1.59	166.05	15.1	324.01	NA	NA
Potta016	6.87	4.1	4.54	1.72	152.46	16.67	325.92	NA	NA
Potta019	7.29	3.86	5.48	1.69	186.55	15.84	299.16	NA	NA
Ranbu005	16.69	11.59	8.21	1.65	333.22	20	193.94	NA	NA
Ranbu006	14.1	11.09	11.18	2	577.38	18.78	176.93	NA	NA
Ranbu015	16.06	14.02	11.22	2.04	558.54	17.89	202.88	NA	NA
Ranbu016	17.36	14.19	11.78	1.86	469.26	16.33	250.95	NA	NA
Ranbu018	20.65	17.48	11.74	2.16	626.80	18.94	205.77	NA	NA

Fortsetzung von Anhang 10

Population	RH	PH	PW	FS	LS	SLA	LDMC	LNC	LCN
Salpr002	44.96	21.31	18.61	5.56	3003.82	19.79	166.4	NA	NA
Salpr005	37.08	18.43	20.58	6.37	4005.70	13.56	228.76	1.75	44.06
Salpr007	41.5	25.29	17.12	6.34	2211.29	15.88	213.74	2.51	43.61
Salpr015	52.4	32.22	21.77	4.7	3390.85	18.55	188.24	NA	NA
Salpr018	38.1	24.64	18.39	4.17	2669.86	19.82	174.26	NA	NA
Scaco001	37.33	17.69	9.58	3.08	345.49	14.07	244.83	NA	NA
Scaco015	54.56	44.84	13.35	3.1	568.08	11.18	307.06	NA	NA
Scaco016	46.59	33.23	11.19	3.01	873.04	12.28	272.12	1.4	45.02
Scaco018	48	27.82	13.1	3.04	577.05	12.9	253.88	1.5	43.45
Scaco019	33.67	18.92	9.07	2.74	301.38	13.1	278.41	NA	NA
Solvi007	62.3	60.07	18.42	5.08	491.60	13.21	317.3	NA	NA
Solvi010	58.52	56.51	21.29	5.91	1335.51	16.74	294.26	NA	NA
Solvi012	55.33	53.45	17.97	4.63	299.48	15.78	286.29	NA	NA
Solvi015	43.71	40.38	13.15	4.61	516.07	13.11	316.43	NA	NA
Solvi016	39.94	37.97	10.88	3.66	399.15	13.06	324.22	NA	NA
Stare005	55.54	46.88	15.57	2.44	450.97	13.22	305.12	NA	NA
Stare007	55.8	44.28	9.75	2.6	323.31	14.66	323.22	NA	NA
Stare010	51.57	44.63	12.44	2.19	429.34	16.36	331.78	NA	NA
Stare015	52.61	45.73	13.04	2.4	402.70	11.74	346.59	NA	NA
Stare016	45.06	40.74	10.88	2.38	358.83	11.87	379.99	NA	NA

Anhang 11: Übersicht über die Variationskoeffizienten der Merkmale Ausstreuöhe (RH), Pflanzhöhe (PH), Pflanzenbreite (PW), Blütinggröße (FS), Blattgröße (LS), SLA, LDMC, Blattkohlenstoffgehalt (LCC) und Blattstickstoffgehalt (LNC)

Population	VarK (RH)	VarK (PH)	VarK (PW)	VarK (FS)	VarK (LS)	VarK (SLA)	VarK (LDMC)	VarK (LCC)	VarK (LNC)
Anesy003	0.13	0.10	0.24	0.18	0.45	0.09	0.11	0.01	0.09
Anesy005	0.17	0.20	0.17	0.13	0.29	0.05	0.04	0.00	0.04
Anesy007	0.25	0.21	0.23	0.25	0.38	0.09	0.04	0.02	0.10
Anesy009	0.22	0.35	0.24	0.09	0.55	0.07	0.06	NA	NA
Anesy019	0.26	0.25	0.27	0.16	0.36	0.12	0.06	NA	NA
Antra001	0.16	0.30	0.41	0.09	0.46	0.20	0.06	NA	NA
Antra004	0.27	0.12	0.32	0.13	0.19	0.27	0.05	NA	NA
Antra010	0.18	0.17	0.26	0.28	0.46	0.19	0.08	0.02	0.16
Antra015	0.19	0.12	0.30	0.10	0.31	0.14	0.08	0.09	0.07
Antra016	0.25	0.24	0.38	0.10	0.45	0.21	0.07	0.02	0.10
Astam002	0.20	0.21	0.37	0.12	0.35	0.16	0.07	NA	NA
Astam004	0.21	0.22	0.51	0.19	0.15	0.12	0.08	NA	NA
Astam015	0.27	0.28	0.30	0.17	0.33	0.09	0.07	NA	NA
Astam016	0.20	0.19	0.24	0.12	0.25	0.07	0.12	NA	NA
Astam017	0.15	0.16	0.17	0.18	0.33	0.14	0.08	NA	NA
Bupfa001	0.40	0.41	0.32	0.29	0.52	0.11	0.09	0.02	0.23
Bupfa015	0.27	0.27	0.20	0.16	0.34	0.13	0.04	NA	NA
Bupfa016	0.25	0.25	0.40	0.20	0.41	0.09	0.05	NA	NA
Bupfa018	0.19	0.20	0.32	0.20	0.37	0.11	0.08	0.01	0.10
Bupfa019	0.40	0.40	0.39	0.23	0.64	0.12	0.05	0.03	0.19
Cenja001	0.50	0.52	0.53	0.26	0.51	0.13	0.08	NA	NA
Cenja004	0.31	0.32	0.30	0.11	0.44	0.12	0.11	NA	NA
Cenja016	0.32	0.33	0.33	0.09	0.32	0.06	0.08	NA	NA
Cenja017	0.36	0.37	0.45	0.12	0.42	0.06	0.06	NA	NA
Cenja018	0.34	0.35	0.38	0.17	0.41	0.11	0.07	NA	NA
Censc005	0.24	0.18	0.19	0.24	0.48	0.10	0.08	0.02	0.14
Censc007	0.34	0.36	0.31	0.28	0.46	0.08	0.06	0.01	0.08
Censc016	0.24	0.30	0.32	0.17	0.37	0.11	0.07	0.01	0.09
Censc017	0.26	0.29	0.34	0.33	0.81	0.12	0.09	0.02	0.14
Censc018	0.08	0.08	0.42	0.23	0.30	0.10	0.06	NA	NA
Fravi003	0.26	0.47	0.27	0.13	0.42	0.07	0.08	0.01	0.08
Fravi006	0.21	0.28	0.24	0.11	0.32	0.12	0.12	0.00	0.20
Fravi010	0.18	0.17	0.14	0.15	0.14	0.19	0.07	NA	NA
Fravi012	0.44	0.39	0.30	0.10	0.48	0.07	0.06	NA	NA
Fravi016	0.25	0.17	0.18	0.10	0.31	0.06	0.05	NA	NA
Hipco001	0.25	0.31	0.44	0.06	0.38	0.11	0.06	NA	NA
Hipco003	0.19	0.31	0.41	0.04	0.16	0.20	0.07	NA	NA
Hipco004	0.23	0.26	0.45	0.07	0.38	0.06	0.04	NA	NA
Hipco012	0.48	0.52	0.51	0.07	0.31	0.12	0.11	NA	NA

Fortsetzung von Anhang 11

Population	VarK (RH)	VarK (PH)	VarK (PW)	VarK (FS)	VarK (LS)	VarK (SLA)	VarK (LDMC)	VarK (LCC)	VarK (LNC)
Hipco016	0.16	0.20	0.22	0.04	0.16	0.12	0.07	NA	NA
Knaar004	0.22	0.28	0.32	0.18	0.24	0.09	0.05	0.03	0.10
Knaar014	0.12	0.33	0.35	0.10	0.39	0.15	0.16	0.01	0.19
Knaar015	0.21	0.28	0.29	0.09	0.38	0.13	0.09	0.01	0.17
Knaar016	0.22	0.27	0.26	0.14	0.32	0.10	0.09	0.02	0.17
Knaar017	0.23	0.27	0.33	0.15	0.37	0.17	0.15	0.03	0.10
Lotco005	0.29	0.33	0.53	0.16	0.50	0.12	0.10	NA	NA
Lotco012	0.16	0.19	0.32	0.13	0.24	0.14	0.09	NA	NA
Lotco014	0.29	0.30	0.29	0.15	0.40	0.12	0.08	NA	NA
Lotco015	0.26	0.38	0.47	0.19	0.33	0.13	0.10	NA	NA
Lotco016	0.26	0.35	0.65	0.21	0.21	0.12	0.11	NA	NA
Onore002	0.21	0.22	0.42	0.13	0.19	0.09	0.06	NA	NA
Onore003	0.27	0.28	0.59	0.21	0.23	0.09	0.09	NA	NA
Onore015	0.16	0.16	0.20	0.09	0.60	0.14	0.09	NA	NA
Onore016	0.32	0.24	0.53	0.08	0.30	0.11	0.10	NA	NA
Onore017	0.20	0.18	0.40	0.21	0.36	0.13	0.05	NA	NA
Orivu001	0.36	0.37	0.30	0.39	0.69	0.08	0.05	0.02	0.28
Orivu007	0.23	0.24	0.39	0.33	0.30	0.13	0.04	NA	NA
Orivu015	0.29	0.31	0.26	0.30	0.25	0.07	0.05	NA	NA
Orivu018	0.22	0.24	0.24	0.40	0.34	0.11	0.07	NA	NA
Orivu019	0.21	0.21	0.15	0.45	0.26	0.13	0.09	0.02	0.13
Pimsa004	0.25	0.33	0.40	0.25	0.33	0.16	0.10	NA	NA
Pimsa007	0.22	0.52	0.31	0.10	0.59	0.33	0.12	NA	NA
Pimsa009	0.23	0.33	0.38	0.23	0.30	0.13	0.06	NA	NA
Pimsa016	0.18	0.31	0.32	0.16	0.52	0.24	0.12	NA	NA
Pimsa019	0.19	0.18	0.45	0.20	0.37	0.19	0.11	NA	NA
Polam003	0.21	0.27	0.13	0.11	0.21	0.16	0.07	NA	NA
Polam004	0.21	0.22	0.38	0.39	0.39	0.08	0.15	NA	NA
Polam008	0.21	0.34	0.21	0.09	0.36	0.34	0.12	NA	NA
Polam009	0.31	0.32	0.37	0.21	0.28	0.29	0.08	NA	NA
Polam012	0.36	0.53	0.42	0.24	0.47	0.16	0.12	NA	NA
Polco002	0.19	0.21	0.40	0.24	0.22	0.16	0.10	NA	NA
Polco004	0.24	0.25	0.31	0.18	0.32	0.21	0.09	NA	NA
Polco009	0.24	0.25	0.27	0.25	0.21	0.18	0.12	NA	NA
Polco010	0.18	0.16	0.41	0.37	0.33	0.13	0.17	NA	NA
Polco016	0.15	0.18	0.56	0.15	0.25	0.20	0.10	NA	NA
Potta004	0.29	0.52	0.36	0.13	0.23	0.09	0.08	NA	NA
Potta008	0.34	0.31	0.33	0.13	0.43	0.07	0.07	NA	NA
Potta009	0.37	0.53	0.23	0.08	0.21	0.08	0.08	NA	NA
Potta016	0.18	0.38	0.19	0.09	0.42	0.10	0.07	NA	NA
Potta019	0.18	0.33	0.24	0.12	0.27	0.08	0.06	NA	NA
Ranbu005	0.22	0.43	0.43	0.19	0.31	0.15	0.05	NA	NA
Ranbu006	0.33	0.43	0.33	0.16	0.32	0.16	0.08	NA	NA

Fortsetzung von Anhang 11

Population	VarK (RH)	VarK (PH)	VarK (PW)	VarK (FS)	VarK (LS)	VarK (SLA)	VarK (LDMC)	VarK (LCC)	VarK (LNC)
Ranbu015	0.34	0.41	0.27	0.12	0.31	0.08	0.05	NA	NA
Ranbu016	0.14	0.17	0.19	0.14	0.18	0.13	0.07	NA	NA
Ranbu018	0.22	0.22	0.37	0.17	0.30	0.09	0.09	NA	NA
Salpr002	0.20	0.31	0.29	0.09	0.30	0.10	0.05	NA	NA
Salpr005	0.44	0.70	0.26	0.59	0.45	0.26	0.14	0.02	0.12
Salpr007	0.18	0.25	0.31	0.37	0.24	0.10	0.06	0.02	0.09
Salpr015	0.10	0.26	0.17	0.12	0.20	0.13	0.08	NA	NA
Salpr018	0.37	0.39	0.35	0.26	0.54	0.18	0.12	NA	NA
Scaco001	0.33	0.67	0.31	0.18	0.48	0.11	0.09	NA	NA
Scaco015	0.26	0.36	0.54	0.13	0.48	0.14	0.08	NA	NA
Scaco016	0.38	0.40	0.17	0.11	0.46	0.10	0.07	0.02	0.26
Scaco018	0.31	0.54	0.53	0.13	0.42	0.12	0.06	0.01	0.11
Scaco019	0.15	0.28	0.24	0.14	0.25	0.13	0.11	NA	NA
Solvi007	0.37	0.38	0.18	0.37	0.57	0.18	0.10	NA	NA
Solvi010	0.62	0.63	0.17	0.49	0.64	0.20	0.12	NA	NA
Solvi012	0.24	0.24	0.34	0.48	0.36	0.15	0.11	NA	NA
Solvi015	0.27	0.28	0.41	0.40	0.39	0.07	0.09	NA	NA
Solvi016	0.23	0.24	0.25	0.32	0.43	0.06	0.08	NA	NA
Stare005	0.21	0.22	0.27	0.07	0.32	0.10	0.07	NA	NA
Stare007	0.16	0.18	0.19	0.11	0.23	0.14	0.08	NA	NA
Stare010	0.22	0.21	0.25	0.18	0.27	0.12	0.04	NA	NA
Stare015	0.29	0.30	0.25	0.18	0.33	0.11	0.07	NA	NA
Stare016	0.26	0.26	0.28	0.18	0.44	0.16	0.07	NA	NA

Im elektronischen Anhang der beigelegten CD sind außerdem enthalten:

- Rohdaten aller Merkmalsmessungen auf Individuenebene
- Rohdaten auf den Messungen auf Populationsebene
- Rohdaten der fotoextrahierten Farb- und Formmerkmale
- Rohdaten der Standortmessungen mit Informationen zu Untersuchungsflächen
- berechnete Variationskoeffizienten auf Populations- und Artebene
- Rohdaten der Vegetationsaufnahmen aller Standorte mit Berechnung der gewichteten Ellenberg-Zeigerwerte

