
Methoden zur Bewertung gradueller Unterschiede des Ausbreitungspotentials von Pflanzenarten

Modellierung des Windausbreitungspotentials
und
regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Oliver Tackenberg
aus Bottrop

Marburg/Lahn 2001

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Ausbreitungsbiologische Grundbegriffe	3
1.2	Ausbreitungstypen	4
1.3	Windausbreitung	6
2	Entwicklung eines Modells der Windausbreitung	8
2.1	Einleitung	8
2.2	Beschreibung des Windausbreitungsmodells „PAPPUS“	10
2.2.1	Berücksichtigte Parameter	10
2.2.1.1	Artspezifische Merkmale	10
2.2.1.2	Landschaftsbezogene Faktoren	12
2.2.1.3	Meteorologische Faktoren	13
2.2.1.4	Turbulenzen	15
2.2.2	Ablauf der Modellierung	20
2.2.3	Modell-Kalibrierung	23
2.3	Validierung von „PAPPUS“ und Vergleich mit anderen Windausbreitungsmodellen	23
2.3.1	Methoden	23
2.3.2	Ergebnisse	26
2.4	Diskussion	29
2.4.1	Der Einfluss vertikaler Turbulenzen auf die Windausbreitung	29
2.4.2	Der Einfluss der Topographie auf die Windausbreitung	31
2.4.3	Anwendbarkeit und Grenzen von „PAPPUS“	35
3	Quantifizierung des Windausbreitungspotentials	36
3.1	Einleitung und konzeptionelle Vorüberlegungen	36
3.1.1	Anforderungen an ein ausbreitungsbiologisches Klassifikationssystem aus „ökologischer“ Sicht	38
3.1.2	Quantifizierung des Ausbreitungspotentials anhand von Ausbreitungsdistanzspektren	38
3.2	Methoden	40
3.2.1	Modellierung von Ausbreitungsdistanzspektren	40
3.2.2	Berechnung des Windausbreitungspotentials	41
3.2.3	Berechnung eines artspezifischen Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials	42
3.2.4	Klassifikation der Diasporenmorphologie und des Ausbreitungstyp	43
3.3	Ergebnisse	44
3.3.1	Einfluss der Referenzdistanz auf das Windausbreitungspotential	44
3.3.2	Windausbreitungspotential bei verschiedenen Wetterlagen	46
3.3.3	Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials	48
3.3.4	Zusammenhänge zwischen Windausbreitungspotential und Diasporenmorphologie	50

3.4	Diskussion	52
3.4.1	Ausbreitungshöhe oder Fallgeschwindigkeit – Welches Merkmal bestimmt das Windausbreitungspotential?	52
3.4.1.1	Einfluss unterschiedlicher Referenzdistanzen	52
3.4.1.2	Einfluss unterschiedlicher Wetterlagen	53
3.4.2	Sind aus dem Ausbreitungstyp bzw. aus morphologischen Merkmalen der Diasporen Rückschlüsse auf das Windausbreitungspotential möglich?	54
3.4.3	Methodendiskussion	55
4	Räumlich-explicite Modellierung der Diasporenausbreitung durch Wind	58
4.1	Einleitung	58
4.2	Methoden	59
4.2.1	Untersuchungsgebiet	59
4.2.2	Verbreitung der Pflanzenarten und Diasporenproduktion	59
4.2.3	Witterung	60
4.3	Ergebnisse	61
4.4	Diskussion	65
5	Regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials	67
5.1	Einleitung	67
5.2	Methoden	68
5.2.1	Epizoochorie	68
5.2.2	Endozoochorie (inklusive Dysochorie)	70
5.2.3	Hemerochorie	71
5.2.4	Anemochorie	71
5.2.5	Fernausbreitungspotential	72
5.2.6	Analyse des Zusammenhanges zwischen Fernausbreitungspotential und Bestandesentwicklung ausgewählter Pflanzenarten auf nationaler Ebene	72
5.2.7	Analyse des Zusammenhanges zwischen Fernausbreitungspotential und Häufigkeit ausgewählter Arten in der Porphyrkuppenlandschaft	73
5.2.7.1	Untersuchungsgebiet	73
5.2.7.2	Auswahl der Arten	74
5.2.7.3	Abschätzung der Diasporenproduktion	75
5.2.7.4	Berechnung des Fernausbreitungspotentials unter Berücksichtigung der Diasporenproduktion	76
5.3	Ergebnisse	76
5.3.1	Zusammenhang zwischen Bestandesentwicklung von Pflanzenarten des Grünlands auf nationaler Ebene und ihrem Fernausbreitungspotential	76
5.3.2	Zusammenhang zwischen Fernausbreitungspotential und Häufigkeit von Arten in der Porphyrkuppenlandschaft	77
5.4	Diskussion	79
5.4.1	Fernausbreitung und Häufigkeit bzw. Bestandesentwicklung	79
5.4.2	Methodendiskussion	81
6	Zusammenfassung	83
7	Summary	86
8	Literaturverzeichnis	89

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Einfluss der Topographie auf die Vertikalkomponente des Windes	14
Abbildung 2: Typische Beispiele für den zeitlichen Verlauf der vertikalen Windgeschwindigkeit bei einer Wetterlage mit überwiegend mechanischen Turbulenzen (oben) und einer Wetterlage mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden (unten)	16
Abbildung 3: Zusammenhang zwischen horizontaler und vertikaler Windgeschwindigkeit	17
Abbildung 4: Beispiel für den Verlauf eines mit „PAPPUS“ simulierten Fluges	20
Abbildung 5: Flussdiagramm des Ablaufs der Modellierung	22
Abbildung 6: Vergleich zwischen beobachtetem und von den Modellen vorhergesagten Ausbreitungsdistanzspektren bei einer Wetterlage mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden	28
Abbildung 7: Vergleich zwischen beobachtetem und von den Modellen vorhergesagten Ausbreitungsdistanzspektren bei einer Wetterlage mit vorwiegend mechanischen Turbulenzen in hügeligem Gelände	28
Abbildung 8: Ausbreitungsdistanzen bei logarithmischem Windprofil ohne Berücksichtigung von Turbulenzen und Höhenunterschieden	30
Abbildung 9: Einfluss der Topographie auf Ausbreitungsdistanzspektren von zwei Pflanzenarten bei „labiler Atmosphäre“	34
Abbildung 10: Exemplarisches Ausbreitungsdistanzspektrum und mögliche Messgrößen für das Ausbreitungspotential von Pflanzenarten	39
Abbildung 11: Anteile von Diasporen, die in ebener Landschaft bei „labiler Atmosphäre“ Referenzdistanzen zwischen 25 m und 800 m erreichen	45
Abbildung 12: Anteile von Diasporen, die in ebener Landschaft bei unterschiedlichen Wetterlagen eine Referenzdistanz von 100 m erreichen	47
Abbildung 13: Anteile von Diasporen, die in ebener Landschaft bei unterschiedlichen Wetterlagen eine Referenzdistanz von 800 m erreichen	48
Abbildung 14: Zeigerwert des Windausbreitungspotentials für eine Referenzdistanz von 100 m ($WArP_{100}$)	49
Abbildung 15: Zeigerwert des Windausbreitungspotentials für eine Referenzdistanz von 800 m ($WArP_{800}$)	50
Abbildung 16: Unterschiede des Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials ($WArP_{100}$) von Arten unterschiedlicher Diasporenmorphologie	51
Abbildung 17: Spektren der Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials ($WArP_{100}$) für Pflanzenarten mit unterschiedlicher Diasporenmorphologie	52
Abbildung 18: Simulierte Diasporenausbreitung von <i>Anthericum liliago</i>	61

Abbildung 19: Simulierte Diasporenausbreitung von <i>Festuca pallens</i>	62
Abbildung 20: Simulierte Diasporenausbreitung von <i>Biscutella laevigata</i>	62
Abbildung 21: Simulierte Diasporenausbreitung von <i>Hieracium pilosella</i>	63
Abbildung 22: Zusammenhang zwischen Windausbreitungspotential (WArP ₁₀₀) und Anteil bzw. Anzahl der Diasporen, die in der Simulation eine andere Porphyrkuppe erreichten	65
Abbildung 23: Ableitung des Ausbreitungspotentials für Epizoochorie	69
Abbildung 24: Ableitung des Ausbreitungspotentials für Endozoochorie (inklusive Dysochorie)	70
Abbildung 25: Ableitung des Ausbreitungspotentials für Hemerochorie	71
Abbildung 26: Karte der Landnutzung und Abgrenzung der Porphyrkuppen	73
Abbildung 27: Häufigkeit der drei Fernausbreitungspotential-Klassen bei 142 Pflanzenarten des Grünlands	76
Abbildung 28: Unterschiede der Häufigkeit der drei Fernausbreitungspotential-Klassen von Arten mit rückläufiger Bestandesentwicklung und Arten mit gleichbleibender bzw. zunehmender Bestandesentwicklung im Vergleich zum Durchschnitt aller Arten	77
Abbildung 29: Zusammenhang zwischen Häufigkeit von 15 Arten in der Porphyrkuppenlandschaft und ihrem Fernausbreitungspotential	79

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1:	Differenzierung der Ausbreitungstypen nach dem Ausbreitungsvektor.....	5
Tabelle 2:	Unterschiedliche Arten der Windausbreitung.....	7
Tabelle 3:	In „PAPPUS“ berücksichtigte Parameter	10
Tabelle 4:	Übersicht der zur Validierung von „PAPPUS“ durchgeführten Flugversuche.....	24
Tabelle 5:	Vergleich zwischen beobachteten und von „PAPPUS“ und zwei Vergleichsmodellen vorhergesagten Ausbreitungsdistanzspektren.....	27
Tabelle 6:	Standardwerte der Simulationen in Abbildung 9.....	33
Tabelle 7:	Fallgeschwindigkeiten der Diasporen (V_{term}) und Anfangshöhe der Ausbreitung (H_{rel}), die in den Simulationen verwendet wurden.....	40
Tabelle 8:	Wetterlagen und Landschaften, welche in den Simulationen berücksichtigt werden	41
Tabelle 9:	Zuordnungsschema, mit dem der Zeigerwert des Windausbreitungspotentials aus dem Anteil der Diasporen, welche die Referenzdistanz erreichen, abgeleitet wird	43
Tabelle 10:	Diasporen-Typen, die sich nach ihrer Spezialisierung in Hinblick auf Windausbreitung unterscheiden.....	43
Tabelle 11:	Mittlere Fallgeschwindigkeiten (V_{term}) von Diasporen aus 16 <i>Taraxacum officinale</i> agg. - Populationen.....	56
Tabelle 12:	Ergebnisse einer räumlich-expliziten Simulation der Windausbreitung in der Porphyrkuppenlandschaft	64
Tabelle 13:	Ableitung eines dreistufigen Windausbreitungspotentials aus dem 10-stufigen Windausbreitungspotential $WArP_{100}$ (vgl. Kapitel 3).....	71
Tabelle 14:	Charakterisierung von 15 ausgewählten Arten.....	75
Tabelle 15:	Klassifizierung der Diasporenproduktion.....	76
Tabelle 16:	Häufigkeit des Vorkommens und Diasporenproduktion von 15 Arten im Untersuchungsgebiet und ihre Fernausbreitungspotentiale	78

Far better an approximate answer to the right question, which is often vague, than an exact answer to the wrong question, which can always be made precise.

(JOHN W. TUKEY)

1 Einleitung

Ausbreitung wurde schon früh als einer der zentralen Prozesse pflanzlichen Lebens erkannt. Arten, die ihre Nachkommen nicht an andere geeignete Standorte ausbreiten, werden langfristig aussterben, entweder, weil sie durch Konkurrenten von ihrem Wuchsort verdrängt werden oder weil sich die Standortbedingungen allmählich oder durch Katastrophen verändern (HILDEBRANDT 1873; KERNER VON MAURILAUN 1898). Besonders in fragmentierten Landschaften, die häufig das Resultat der aktuellen Landnutzung sind (POSCHLOD & al. 1996; POSCHLOD & BONN 1998), kann Ausbreitung an noch nicht besiedelte Standorte oder zwischen Populationen zum Schlüssel für das langfristige Überleben einer Pflanzenart werden (OPDAM 1990; PRIMACK & MIAO 1992; MENGES 2000).

Obwohl es schwierig ist, sich eine ökologische oder evolutionsbiologische Fragestellung zu überlegen, die nicht von der Ausbreitungsfähigkeit der Pflanzen beeinflusst wird (DIECKMANN & al. 1999) und sich Generationen von Naturwissenschaftlern mit ausbreitungsbiologischen Fragestellungen beschäftigten (BONN & POSCHLOD 1998), ist unser Wissen über die Ausbreitungsbiologie und das Ausbreitungspotential von Pflanzenarten noch immer lückenhaft und unbefriedigend. Viele bereits vor Jahrzehnten aufgeworfene Fragen sind weiterhin unbeantwortet. So schloss SIMEON (1928) seine Arbeit über „Samenbildung und Samenverbreitung“ mit den Sätzen: „Unzweifelhaft gibt es in der Oekologie der Samenbildung und Samenverbreitung noch viele Fragen, die einer Beantwortung harren. Dies bezieht sich vor allem auf die Wirksamkeit der Verbreitungsmittel. Man sieht wohl heute verschiedene Einrichtungen der Früchte und Samen als solche an. Aber sind sie es in Wirklichkeit? Sorgen sie tatsächlich für eine Ausbreitung der betreffenden Pflanzen an neue Standorte? Darüber Klarheit zu schaffen, scheint mir die Aufgabe der Verbreitungsökologie der Zukunft“. Seitdem weisen zwar zahlreiche Autoren auf Unterschiede im Ausbreitungspotential zwischen verschiedenen Pflanzenarten hin (z. B. BULLOCK & PRIMACK 1977; ÖZER 1979; MATLACK 1987; SIMAO NETO & al. 1987; ANDERSEN 1991; GREENE & JOHNSON 1993; FISCHER & al. 1996), trotzdem wird in den existierenden Klassifikationssystemen die Ausbreitungsfähigkeit von Pflanzenarten nur über eine binäre Zuordnung beschrieben, in der eine Art entweder durch einen bestimmten Ausbreitungsvektor ausgebreitet wird oder nicht (RIDLEY 1930; HEINTZE 1932-35; DANSEREAU & LEMS 1957; MÜLLER-SCHNEIDER 1977, 1986; HOWE & SMALLWOOD 1982; LUFTENSTEINER 1982; VAN DER PIJL 1982; GRIME & al. 1988; FRANK & KLOTZ 1990; HODGSON & GRIME 1990; KLEYER 1995; URBANSKA 1992; FREY & HENSEN 1995; BONN & POSCHLOD 1998).

Graduelle Unterschiede im Ausbreitungspotential der Pflanzenarten werden in den genannten Klassifikationssystemen nicht berücksichtigt, obwohl in den letzten Jahren aus den verschiedensten biologischen Teildisziplinen verstärkt auf die große Bedeutung von Unterschieden in der Ausbreitungsfähigkeit von Pflanzenarten hingewiesen wurde (Übersichten zu Fragestellungen der **Populationsbiologie** und **Naturschutzforschung**: EHRLÉN & VAN GROENENDAEL 1998; POSCHLOD & BONN 1998; BAKKER & BERENDSE 1999; POSCHLOD & al. 1999a; CAIN & al. 2000; MENGES 2000; NATHAN & MULLER-LANDAU 2000; **Populati-**

onsgenetik: HARRISON & HASTINGS 1996; YOUNG & al. 1996; **Biogeographie & Vegetationsgeschichte:** BENNET 1998; BRUNET & VON OHEIMB 1998; CLARK 1998; CLARK & al. 1999; HIGGINS & RICHARDSON 1999).

Hauptziel dieser Arbeit ist es, Methoden aufzuzeigen, wie die genannten graduellen Unterschiede im Ausbreitungspotential von Pflanzenarten quantifiziert werden können. Dies geschieht am Beispiel der Windausbreitung, die in vielen Landschaften der am häufigsten anzutreffende Ausbreitungstyp ist (HODGSON & GRIME 1990; WILLSON 1993; BAKKER & al. 1996). Unterschiede im Windausbreitungspotential von Pflanzenarten können selbst in aufwendigen Feldstudien (z. B. BULLOCK & CLARKE 2000) kaum quantifiziert werden, weil das Fangergebnis von Diasporenfallen stark von dem verwendeten Typ der Diasporenfalle abhängig ist (vgl. JOHNSON & WEST 1987; JACKEL & POSCHLOD 1994; KOLLMANN & GOETZE 1998) und in Feldstudien nur in Ausnahmefällen zwischen Fernausbreitung und Nahausbreitung unterschieden werden kann (vgl. aber STÖCKLIN & BÄUMLER 1996). Der entscheidende Nachteil der direkten Messung des Diasporeneintrages in ein Untersuchungsgebiet bei einer bestimmten Witterung liegt aber darin, dass die gewonnenen Ergebnisse aufgrund der zahlreichen unbekannt Parameter, die das Ergebnis beeinflussen, nicht auf andere Arten, Landschaften oder Wetterlagen übertragen werden können (vgl. OKUBO & LEVIN 1989). Deshalb wird im Rahmen dieser Arbeit die Windausbreitung mit einem dazu neu entwickelten mechanistischen Windausbreitungsmodell simuliert. Aus den Ergebnissen dieser Simulationen werden anschließend die graduellen Unterschiede im Windausbreitungspotential der Pflanzenarten abgeleitet.

Um graduelle Unterschiede im Ausbreitungspotentiale für solche Ausbreitungsvektoren abzuleiten, für die keine mechanistischen Ausbreitungsmodelle existieren, werden außerdem einfache, regelbasierte Methoden vorgeschlagen. Dabei wird das Fernausbreitungspotential der Pflanzenarten zum einen aus morphologischen Merkmalen der Pflanzen und ihrer Diasporen und zum anderen aus in einer ausbreitungsbiologischen Datenbank enthaltenen Angaben und Einschätzungen anderer Autoren abgeleitet. In zwei Fallbeispielen wird anschließend untersucht, ob die Häufigkeit bzw. Bestandesentwicklung von Pflanzenarten des Grünlandes mit ihrem Ausbreitungspotential korreliert ist.

Diese Arbeit ist in vier Abschnitte gegliedert, die auch separat gelesen werden können: Im ersten Abschnitt (Kapitel 2) wird das entwickelte mechanistische Windausbreitungsmodell vorgestellt und im darauf folgenden Abschnitt (Kapitel 3) die Methode zur Quantifizierung von graduellen Unterschieden im Windausbreitungspotential. Im dritten Abschnitt (Kapitel 4) wird exemplarisch eine räumlich-explicite Modellierung der Diasporenausbreitung durch Wind am Beispiel der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale demonstriert. Der letzte Abschnitt dieser Arbeit (Kapitel 5) enthält die regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials unter Berücksichtigung dreier weiterer Ausbreitungstypen (Epi- und Endozoochorie, Hemerochorie).

Weil viele Begriffe und Definitionen in der ausbreitungsbiologischen Literatur uneinheitlich gehandhabt werden, wird im Folgenden zunächst ihre Verwendung innerhalb dieser Arbeit kurz erläutert (vgl. auch BONN & POSCHLOD 1998).

1.1 Ausbreitungsbiologische Grundbegriffe

Die **Ausbreitung** sessiler Pflanzen (Nomenklatur soweit nicht anders vermerkt nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998) an andere Standorte erfolgt durch Ausbreitungseinheiten, die als **Diasporen** bezeichnet werden. Ausbreitung ist somit ein Prozess, der zum Zustand der räumlichen Verteilung der Pflanzen und ihrer Diasporen, der **Verbreitung**, führt (URBANSKA 1992). **Ausbreitungseinheiten** können als Folge generativer Vermehrung entstehen (Sporen, Samen oder Früchte), es kann sich aber auch um vegetativ entstandene Strukturen wie Bulbillen, Ausläufer, Rhizome oder abgetrennte Teile einer Pflanze handeln (MÜLLER-SCHNEIDER 1977; VAN DER PIJL 1982).

Die Abgrenzung von **Fernausbreitung** (Telechorie) zu **Nahausbreitung** (Engychorie) kann unterschiedlich erfolgen (vgl. auch FREY & HENSEN 1995; CAIN & al. 2000). LUF-TENSTEINER (1982) spricht ab Entfernungen von 100 m von Fernausbreitung, HEINTZE (1932-35) erst ab 10 km. Nach der Definition von TURCHIN (1998 in CAIN & al. 2000) werden die 1 % am weitesten ausgebreiteten Diasporen einer Art als fernausgebreitet bezeichnet. HANSSON & al. (1992) schlagen vor, Fernausbreitung als Ausbreitung in eine andere Population oder an einen noch nicht besiedelten Standort zu bezeichnen (vgl. auch FREY & HENSEN 1995). Folgt man der letzten Definition, die für viele populationsbiologische und ökologische Fragestellungen die sinnvollste sein wird, kann der Anteil fernausgebreiteter Diasporen nur berechnet werden, wenn die räumliche Verbreitung der Populationen bzw. der potentiellen Habitate bekannt ist. Da sich die Verbreitung aber von Art zu Art unterscheidet und zudem nur für eine bestimmte Landschaft gilt, lässt sich diese Definition in der Praxis nur schlecht handhaben. Deshalb wird hier dem Vorschlag von LUFTENSTEINER (1982) und CAIN & al. (2000) gefolgt und ab 100 m Ausbreitungsdistanz von Fernausbreitung gesprochen.

Mit dem **Ausbreitungspotential** wird im Folgenden das Angepasstsein einer Pflanzenart an einen bestimmten Ausbreitungstyp bezeichnet. Der Anteil der Diasporen, der durch den betrachteten Ausbreitungstyp eine definierte Referenzdistanz erreicht, stellt das Maß hierfür dar. Im Rahmen dieser Arbeit wird das **Windausbreitungspotential** aus Simulationsrechnungen eines mechanistischen Windausbreitungsmodells berechnet, das Ausbreitungspotential für andere Ausbreitungsvektoren wird hingegen nach regelbasierten Methoden abgeleitet. Das Ausbreitungspotential wird als artspezifisches Merkmal betrachtet, das unabhängig von einer bestimmten Landschaft und ihrer Ausstattung mit Ausbreitungsvektoren, der „**dispersal infrastructure**“ (vgl. POSCHLOD 1996; POSCHLOD & al. 1996), ist.

1.2 Ausbreitungstypen

Der **Ausbreitungstyp** (oder die Art der Ausbreitung) bezieht sich auf den für den Ausbreitungsprozess verantwortlichen **Ausbreitungsvektor** (oder das Medium, in dem sich die Diaspore ausbreitet) (RIDLEY 1930; MÜLLER-SCHNEIDER 1977; VAN DER PIJL 1982; BONN & POSCHLOD 1998). Wird eine Pflanzenart durch verschiedene Vektoren ausgebreitet, was eher als Regelfall, denn als Ausnahme anzusehen ist, spricht man von **Polychorie** (BONN & POSCHLOD 1998).

Tabelle 1 zeigt das dieser Arbeit zugrunde liegende, auf dem Ausbreitungsvektor basierende Klassifikationssystem der Ausbreitungstypen. Im Gegensatz zu den **ausbreitungsbiologischen Klassifikationssystemen** anderer Autoren wie LUFTENSTEINER (1982), FRANK & KLOTZ (1990) und KLEYER (1995), wird in diesem System **Barochorie** nicht als eigenständiger Ausbreitungstyp aufgefasst, sondern der Anemochorie zugeordnet: Barochor ausgebreitete Diasporen fallen der Schwerkraft folgend in senkrechter Linie auf den Erdboden und die räumliche Ausbreitung während des Fluges erfolgt nur unter Einfluss des Windes. Der Übergang zwischen barochorer und anemochorer Ausbreitung ist somit fließend.

Ein Ausbreitungstyp, dessen Einordnung in vektorbasierte Klassifikationssysteme unterschiedlich gehandhabt wird, ist die **Semachorie** oder **Boleochorie**. Darunter wird das Ausschleudern von Diasporen nach Bewegung des Fruchtstandes durch externe Kräfte verstanden („Kapselstreuer“, „Windstreuer“). Als externe Kraft, die den Fruchtstand aus seiner Gleichgewichtslage bringt, nennen einige Autoren ausschließlich Windstöße und bezeichnen diesen Ausbreitungstyp folglich als Spezialfall der Anemochorie (z. B. MÜLLER-SCHNEIDER 1977, 1986; VAN DER PIJL 1982; GRIME & al. 1988; FRANK & KLOTZ 1990; EMIG & LEINS 1994, 1996). Andere Autoren fassen Semachorie hingegen weiter und sehen jede Bewegung des Fruchtstandes, z. B. durch vorbei laufende Tiere, als mögliche auslösende, externe Kraft an. Folglich klassifizieren sie Semachorie als eigenen Ausbreitungstyp auf (z. B. DANSEREAU & LEMS 1957; LUFTENSTEINER 1982; KLEYER 1995). Im hier verwendeten ausbreitungsbiologischen Klassifikationssystem (Tabelle 1) wird die Semachorie als Spezialfall der Anemochorie behandelt, da die Ausbreitung durch die Luft erfolgt und durch Wind beeinflusst wird (vgl. auch Kapitel 1.3).

Die **zoochore Ausbreitung** lässt sich in **Epizoochorie** (Ausbreitung im Fell oder an den Hufen), **Endozoochorie** (Ausbreitung nach Fraß und Verdauung) und **Dysochorie** (Transport von Diasporen zu Nahrungszwecken ohne Verdauung) untergliedern. Während die **Ausbreitung durch Wirbellose** in den meisten Lebensräumen Mitteleuropas nicht zu einer Fernausbreitung führt, können **Wirbeltiere** Diasporen über mehrere Kilometer ausbreiten (VAN DER PIJL 1982; SORENSEN 1986; FISCHER & al. 1996).

Mit **Hydrochorie** werden alle Formen der Ausbreitung bezeichnet, durch Wasser erfolgen. Während sowohl **Nautochorie** als auch **Bythisochorie** zu Fernausbreitung von Diasporen führen können, ist dies bei **Ombrochorie** nicht der Fall (vgl. BONN & POSCHLOD 1998).

Unter **Hemerochorie** wird die Verbreitung von Pflanzenarten durch den Menschen verstanden, die in allen unterschiedenen Fällen zu Fernausbreitung führen kann (vgl. BONN & POSCHLOD 1998; POSCHLOD & BONN 1998).

Bei der **Autochorie** führen Bewegungen der Pflanzen bzw. ihrer Diasporen zur Ausbreitung in die direkte Umgebung der Mutterpflanze.

Tabelle 1: Differenzierung der Ausbreitungstypen nach dem Ausbreitungsvektor

verändert nach VAN DER PIJL (1982) und BONN & al. (2000)

Ausbreitungstyp	Ausbreitungsvektor
<p><u>Autochorie</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Herpochorie • Blastochorie • Ballochorie <p><u>Anemochorie</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Meteorochorie (inkl. Barochorie) • Semachorie • Chamaechorie <p><u>Hydrochorie</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Nautochorie • Bythisochorie • Ombrochorie <p><u>Zoochorie</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • durch Vertebraten • durch Invertebraten <p><u>Hemerochorie</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Ethelochorie • Speirochorie • Agochorie 	<p><u>Bewegungen der Pflanze oder Diaspore</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • hygroskopische Haare oder Grannen • Selbstablegung der Diasporen oder Ausläufer • Ausschleudermechanismen <p><u>Wind</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Diaspore mit dem Wind treibend bzw. selbstständig gleitend • Diaspore nach Einwirkung äußerer Kräfte (Wind) auf die Mutterpflanze fortgeschleudert • Diaspore durch Wind angetrieben, über den Boden hüpfend <p><u>Wasser</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Oberflächenströmungen (vor allem schwimmfähige Diasporen) • Strömungen am Gewässergrund (auch nicht schwimmfähige Diasporen) • Regentropfen, die ballistische Mechanismen der Pflanze auslösen <p><u>Tiere</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Wirbeltiere (Epi-, Endo-, Dysochorie) • Wirbellose (Epi-, Endo-, Dysochorie) <p><u>Menschen & menschliche Tätigkeiten</u></p> <ul style="list-style-type: none"> • Handel von Pflanzen • verunreinigtes Saatgut • Sonstiges

1.3 Windausbreitung

Wie bereits aus Tabelle 1 hervorgeht, können verschiedene Arten der Windausbreitung unterschieden werden. Der größte Unterschied besteht zwischen meteorochorer Ausbreitung einerseits (Ausbreitung durch fliegende Diasporen; MÜLLER-SCHNEIDER 1977) und semachoren Arten (Windstreuer) bzw. chamaechoren Arten (Bodenroller) andererseits (Tabelle 2).

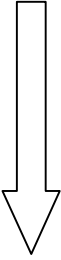
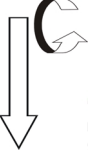







Während viele der meteorochoren Arten bei geeigneter Wetterlage Entfernungen von mehreren hundert Metern oder sogar Kilometern zurücklegen können (z. B. ERNST 1998 in COLLINGHAM & HUNTLEY 2000; BAKKER 1960 in FISCHER 1987; MORSE & SCHMITT 1985; SACCHI 1987; STÖCKLIN & BÄUMLER 1996; SENDTKO 1999), liegen die erreichbaren Ausbreitungsdistanzen der Wind- oder Kapselstreuer bei wenigen Metern (KADEREIT & LEINS 1988; BLATTNER & KADEREIT 1991; EMIG & LEINS 1994, 1996). Die maximal möglichen Ausbreitungsdistanzen der Bodenroller werden durch Dichte und Struktur der Vegetationsdecke bestimmt. Nur über einer geschlossenen Schneedecke, in sandigen Steppen, Wüsten, Dünen oder in Strandbereichen ohne geschlossene Vegetation können größere Entfernungen erreicht werden (z. B. MATLACK 1989; FORT & RICHARDS 1998). Selbst in nur mäßig dichter Vegetation wird die Bewegung der Diasporen schnell gestoppt (FELDMANN & LEWIS 1990), so dass größere Ausbreitungsdistanzen durch Chamaechorie in den meisten mitteleuropäischen Lebensräumen kaum wahrscheinlich sind. Wenn in den folgenden Kapiteln von „anemochoren“ oder „windausgebreiteten“ Arten im Zusammenhang mit Fernausbreitung die Rede ist, bezieht sich dies auf die meteorochoren Arten.

Die meisten Autoren verwenden morphologische Kriterien der Diasporen, um den Ausbreitungstyp „Anemochorie“ (genauer: Meteorochorie) feiner zu untergliedern (z. B. MÜLLER-SCHNEIDER 1977; VAN DER PIJL 1982; BONN & POSCHLOD 1998). Eine andere, vor allem auf tropische Bäume zielende Klassifizierung zieht das Flugverhalten der Diasporen als Untergliederungskriterium heran (z. B. GREEN 1980; AUGSPURGER 1986). Da die beiden Gliederungsprinzipien unterschiedliche Kriterien verwenden, kann aus dem „morphologischen Windausbreitungstyp“ nicht automatisch auf den „aerodynamischen Ausbreitungstyp“ geschlossen werden und umgekehrt. In vielen Fällen wird jedoch die in Tabelle 2 implizierte Zuordnung zutreffen. So fallen die meisten behaarten Diasporen ohne Windeinfluss in gerader Linie herunter, während Arten mit spezialisiertem Flugverhalten fast immer flügelartige Strukturen aufweisen.

Tabelle 2: Unterschiedliche Arten der Windausbreitung

verändert und ergänzt nach VAN DER PIJL (1982) und AUGSPURGER (1986).

Weitere Erläuterungen im Text.

Einteilung nach morphologischer Spezialisierung	Einteilung nach Flugverhalten		
Diasporen ohne Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie – „unspecialised diaspores“ • viele <i>Apiaceae</i> , <i>Fabaceae</i> , <i>Liliaceae</i> etc.	herabfallend „floaters“ 		
kleine Diasporen – „dust diaspores“ • viele <i>Droseraceae</i> , <i>Orchidaceae</i> etc.			
aufgeblasene Diasporen – „balloons“ • z. B. <i>Anthyllis vulneraria</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Trifolium fragiferum</i> etc.			
behaarte Diasporen – „plumed diaspores“ • viele <i>Asteraceae</i> , <i>Salicaceae</i> etc.			
geflügelte Diasporen – „winged diaspores“ • viele <i>Aceraceae</i> , <i>Betulaceae</i> , <i>Bignoniaceae</i> , <i>Caesalpiniaceae</i> etc.	sich drehend-fallend „autogyros“ 	„echte“ Flieger – Meteorochore	
	Helikopterflieger „helicopters“ 		
	taumelnd-fallend „undulators“ 		
	Gleitflieger „gliders“ 		
	taumelnd-gleitend „tumblers“ 		
	sich drehend-kreisend „rolling autogyros“ 		
	keine Abgrenzung nach der morphologischen Spezialisierung der Diasporen möglich		Windstreuer „wind ballists“ 
Bodenroller „rollers“ 			

2 Entwicklung eines Modells der Windausbreitung

Ein Hauptziel dieser Arbeit ist die Quantifizierung gradueller Unterschiede im Windausbreitungspotential von Pflanzenarten (in Kapitel 3). Diese Unterschiede werden aus Ausbreitungsdistanzspektren abgeleitet, die mit dem in diesem Abschnitt vorgestellten mechanistischen Windausbreitungsmodell PAPPUS berechnet werden.

Nebst einigen einleitenden Bemerkungen werden in Kapitel 2.1 die existierenden Ansätze zur Modellierung der Windausbreitung von Pflanzendiasporen aufgezeigt, bevor in Kapitel 2.2 das Flugpfadmodell PAPPUS vorgestellt wird. Dabei wird zunächst die Bedeutung der im Modell berücksichtigten Parameter aufgezeigt, welche artspezifische Merkmale (Kapitel 2.2.1.1), landschaftsbezogene Faktoren (Kapitel 2.2.1.2) und meteorologische Faktoren (Kapitel 2.2.1.3) umfassen. In Kapitel 2.2.2 wird das Modellierungsprinzip und der Ablauf der Modellierung beschrieben. Die Kalibrierung zweier Modellparameter wird in Kapitel 2.2.3 erläutert.

Um PAPPUS exemplarisch zu validieren, werden die Ergebnisse der Simulationsrechnungen von PAPPUS mit Felddaten aus Flugversuchen und weiterhin mit zwei herkömmlichen Windausbreitungsmodellen verglichen. Die Methoden der Validierung werden in Kapitel 2.3.1 und die Ergebnisse in Kapitel 2.3.2 dargestellt.

Die Diskussion des entwickelten Windausbreitungsmodells und ausgewählter Aspekte der Windausbreitung erfolgt in Kapitel 2.4. Dabei wird insbesondere auf die Bedeutung der Turbulenz (Kapitel 2.4.1) und der Topographie (Kapitel 2.4.2) eingegangen, weil diese Parameter in den herkömmlichen Ausbreitungsmodellen nicht berücksichtigt werden. Abschließend werden in Kapitel 2.4.3 die Grenzen der Anwendbarkeit von PAPPUS diskutiert.

2.1 Einleitung

In „empirischen“ Ausbreitungsmodellen werden Ausbreitungswahrscheinlichkeiten und -distanzen über mathematische Funktionen beschrieben (z. B. GERITZ & al. 1984; PEART 1985; PORTNOY & WILLSON 1993; WILLSON 1993). Solche Modelle sind nicht ohne weiteres auf andere Landschaften, Wetterlagen oder Pflanzenarten übertragbar, weil sie die der Ausbreitung zugrunde liegenden Prozesse nicht berücksichtigen (vgl. OKUBO & LEVIN 1989). Somit müssen diese Modelle für jede Landschaft, Wetterlage oder Pflanzenart, auf die sie angewendet werden sollen, anhand von gemessenen Ausbreitungsspektren neu ge-

neriert werden, was sie als Prognoseinstrument nicht besonders geeignet erscheinen lässt (vgl. auch OKUBO & LEVIN 1989; BULLOCK & CLARKE 2000).

Im Gegensatz dazu sind mechanistische Ausbreitungsmodelle auf andere Pflanzenarten, Wetterlagen oder Landschaften übertragbar. Sie können verwendet werden, um Ausbreitungsdistanzspektren vorherzusagen, weil sie die Gesetzmäßigkeiten und Prozesse, die der Ausbreitung zugrunde liegen, im Modell abbilden (OKUBO & LEVIN 1989). Es können zwei Ansätze mechanistischer Windausbreitungsmodelle unterschieden werden: Diffusionsmodelle („plume-models“) und Flugpfadmodelle („flight-trajectory-models“) (vgl. auch ANDERSEN 1991).

In den Diffusionsmodellen (SCHMIDT 1918; GREENE & JOHNSON 1989a, b; OKUBO & LEVIN 1989; ANDERSEN 1991; MURREN & ELLISON 1998; BULLOCK & CLARKE 2000) wird die Wahrscheinlichkeit des Diasporeneintrages in einer bestimmten Entfernung von der Diasporenquelle durch Lösen von Differentialgleichungssystemen berechnet. Zum Schließen der Gleichungssysteme müssen jedoch zahlreiche vereinfachende „ad hoc“-Annahmen getroffen werden, die unter Freilandbedingungen nur selten zutreffen (LEY & THOMSON 1983; WILSON & SAWFORD 1996). Dies führt dazu, dass in Diffusionsmodellen thermisch erzeugte Turbulenzen, die Einflüsse der Topographie oder die Ausbreitung von Diasporen mit Fallgeschwindigkeiten, die sich deutlich von Null unterscheiden, nicht adäquat berücksichtigt werden. Dementsprechend sind Diffusionsmodelle nicht geeignet, um Windausbreitung von Diasporen unter Freilandbedingungen zu modellieren (vgl. auch WALKLATE 1987; ANDERSEN 1991; WILSON & SAWFORD 1996).

Die meisten neueren Windausbreitungsmodelle sind als Flugpfadmodelle konzipiert, in denen der Flugpfad einzelner Diasporen durch einen „random-walk“-Prozess abgebildet wird (MCCARTNEY 1990; ANDERSEN 1991; GREENE & JOHNSON 1995; JONGEJANS & SCHIPPERS 1999). Der Hauptvorteil dieser Simulationsmodelle liegt darin, dass sie „ad hoc“-Annahmen vermeiden und somit sowohl in einfachen wie auch in komplexen Situationen anwendbar sind (LEY & THOMSON 1983). Ihr Hauptnachteil ist ihr hoher Rechenaufwand.

Die bisher auf die Ausbreitung von Diasporen angewendeten Flugpfadmodelle wurden originär für die Modellierung der Ausbreitung von Aerosolen oder Luftschadstoffen entwickelt. Die Ausbreitung dieser Stoffe, die eine Fallgeschwindigkeit nahe Null haben, unterscheidet sich jedoch in verschiedener Hinsicht von der Ausbreitung von Diasporen, die eine deutlich von Null abweichende Fallgeschwindigkeit haben (meist $> 0,1\text{m/s}$). So spielen die Topographie der Landschaft, vertikale Turbulenzen und thermische Aufwinde für die Fernausbreitung der Diasporen eine größere Rolle als für Aerosole. Außer durch vertikale Turbulenzen und thermische Aufwinde können Diasporen nur dann in eine größere Höhe über dem Erdboden gelangen (und damit über größere Distanzen ausgebreitet werden), wenn die Mutterpflanze auf einem erhöhten Standort wächst und die Diasporen durch einen „Windstoß“ in die umgebende, niedriger gelegene Ebene getragen werden.

Die bisher auf die Ausbreitung von Diasporen angewendeten Ausbreitungsmodelle berücksichtigen aber weder thermische Turbulenzen und Aufwinde, noch die Topographie der Landschaft. Deshalb unterschätzen sie den Anteil fernausgebreiteter Diasporen in der Regel deutlich, wie auch GREENE & JOHNSON (1995) und BULLOCK & CLARKE (2000) in aufwendigen Feldexperimenten zeigen konnten. Deswegen wurde im Rahmen dieser Arbeit ein Flugpfadmodell neu konzipiert, das sowohl thermische Aufwinde als auch die Topographie der Landschaft berücksichtigt und somit eine bessere Übereinstimmung mit beobachteten Ausbreitungsspektren erzielt, als die herkömmlichen Modelle.

2.2 Beschreibung des Windausbreitungsmodells „PAPPUS“

2.2.1 Berücksichtigte Parameter

Das entwickelte Windausbreitungsmodell PAPPUS berücksichtigt die in Tabelle 3 genannten Parameter, um den Flugweg einer einzelnen Diaspore zu berechnen. In den folgenden Kapiteln wird die Bedeutung der Parameter und ihre Berücksichtigung im Modell kurz erläutert. Weitere Erläuterungen zur programmiertechnischen Umsetzung und Verknüpfung der einzelnen Parameter können dem Benutzerhandbuch des Computerprogramms entnommen werden (TACKENBERG 2000). Der Ablauf der Modellierung wird in Kapitel 2.2.2 zusammengefasst.

Tabelle 3: In „PAPPUS“ berücksichtigte Parameter

<p><u>1. Artspezifische Merkmale</u></p> <ul style="list-style-type: none">(a) Fallgeschwindigkeit der Diaspore(b) Anfangshöhe der Ausbreitung
<p><u>2. Landschaftsbezogene Faktoren</u></p> <ul style="list-style-type: none">(a) Höhe und räumliche Verteilung der Diasporenproduktion(b) Höhe über NN(c) Rauigkeitslänge der Vegetationsdecke
<p><u>3. Meteorologische Faktoren</u></p> <ul style="list-style-type: none">(a) Von der Topographie hervorgerufene vertikale Windkomponente(b) Logarithmisches Windprofil(c) Windrichtung und -geschwindigkeit
<p><u>4. Turbulenzen</u></p>

2.2.1.1 Artspezifische Merkmale

Alle im Rahmen dieser Arbeit verwendeten artspezifischen Merkmale stammen aus „DI-ASPORUS“, einer Datenbank zur Ausbreitungsbiologie von Pflanzenarten, die von der

Arbeitsgruppe Naturschutz II der Philipps-Universität Marburg konzipiert wurde (BONN & al. 2000). In DIASPORUS sind aus Literaturangaben und eigenen Messungen Merkmale von Pflanzen zusammengestellt, die für ihre Ausbreitung relevant sind. Außerdem enthält DIASPORUS mehr als 4.000 Literaturangaben über die Ausbreitungstypen von mehr als 1.000 Pflanzenarten, die von anderen Autoren nachgewiesen oder angenommenen wurden.

(a) Fallgeschwindigkeit der Diasporen

Zahlreiche experimentelle Arbeiten und Modelle beschäftigen sich mit dem Einfluss von morphologischen Merkmalen der Diasporen auf ihr Flugverhalten (z. B. BURROWS 1973, 1975a, b, 1986; NORBERG 1973; GREEN 1980; AUGSPURGER 1986; MATLACK 1987, 1992; AZUMA & YASUDA 1989; MCGINLEY & BRIGHAM 1989; ANDERSEN 1992, 1993; GREENE & JOHNSON 1992a, 1993; MIDGLEY 1998). Diese Studien haben übereinstimmend gezeigt, dass die Fallgeschwindigkeit der Diasporen die zentrale strömungsdynamische Größe ist, welche das Flugverhalten der Diasporen und damit ihr Windausbreitungspotential bestimmt. Die Fallgeschwindigkeit wird durch Diasporenmerkmale wie Größe, Gewicht oder Morphologie determiniert, die damit indirekt in das Modell einfließen.

Die terminale Fallgeschwindigkeit einer Diaspore wird nach einer sehr kurzen Beschleunigungsphase erreicht, die normalerweise deutlich kürzer als 0,5 s ist (vgl. Formel in BURROWS 1975a, b). Deshalb wird in PAPPUS, wie in allen anderen Windausbreitungsmodellen, angenommen, dass die Fallgeschwindigkeit einer Diaspore während eines längeren Fluges konstant ist. Die Bewegung der Diaspore während eines diskreten Zeitintervalls kann somit aus der Vektoraddition der Fallgeschwindigkeit und des momentanen Windvektors berechnet werden (vgl. auch CSANADY 1963; BURROWS 1975a; LEY & THOMSON 1983). Der Windvektor setzt sich aus horizontaler Windrichtung und -geschwindigkeit sowie der vertikalen Windkomponente zusammen.

Angaben zur Fallgeschwindigkeit der Diasporen finden sich bisher nur verstreut in der Literatur (vgl. aber MÜLLER-SCHNEIDER 1986). Deshalb wurden im Rahmen dieser Arbeit neben einer Literaturrecherche „eigene Messungen“ der Fallgeschwindigkeit nach der Methode von SCHULZ & al. (1991) durchgeführt. Dabei wurde die mittlere Fallgeschwindigkeit von in der Regel 30 (mindestens jedoch 10) Diasporen durch halbautomatische Messungen der Falldauer aus 1,5 m Höhe bestimmt. Bei der Berechnung der terminalen Fallgeschwindigkeit aus der Falldauer wurde die Beschleunigungsphase zu Anfang des Fluges nach den in BURROWS (1973, 1975 a, b) genannten Formeln berücksichtigt und die Fallgeschwindigkeit entsprechend korrigiert. Eine weitere Möglichkeit die terminale Fallgeschwindigkeit zu bestimmen, besteht darin, die Zeitmessung erst nach einigen Metern Fallstrecke zu beginnen (vgl. ASKEW & al. 1997).

Die in Literaturquellen gefundenen sowie die eigenhändig gemessenen Fallgeschwindigkeiten von insgesamt 502 Pflanzenarten sind im Anhang dieser Arbeit in Tabelle A-1 zusammengestellt.

(b) Anfangshöhe der Ausbreitung

Die Höhe des Fruchtstandes einer Art bestimmt die Anfangshöhe der Flugbahn über dem Erdboden und damit die Länge der zur Verfügung stehenden Fallstrecke. Für die meisten Arten kann die Höhe des Fruchtstandes mit der Gesamthöhe der Pflanze, wie z. B. im „Rothmaler“ (JÄGER & al. 1991) angegeben, gleichgesetzt werden. Die im Rahmen dieser Arbeit verwendeten Höhen sind in Tabelle A-2 (im Anhang) zusammengestellt. In PAPPUS wird die Anfangshöhe der Ausbreitung während eines Fluges zufällig aus dem für die jeweilige Art genannten Intervall ausgewählt. Dabei werden alle Höhen innerhalb des Intervalls mit der gleichen Wahrscheinlichkeit ausgewählt.

2.2.1.2 Landschaftsbezogene Faktoren

Landschaftliche Parameter, welche die Windausbreitung beeinflussen, sind in PAPPUS in einem Landschaftsmodell zusammengefasst, das auf einer Rasterkarte mit einer Zellgröße von 10 m x 10 m basiert. Jede Rasterzelle ist durch die drei Parameter „Höhe der Diasporenproduktion“, „Höhe der Landschaft über NN“ und „Rauhigkeitslänge der Vegetationsdecke“ charakterisiert. Außerdem wird die räumliche Position jeder Rasterzelle durch die Gauß-Krüger-Koordinaten ihrer süd-westlichen Ecke beschrieben.

Die im Landschaftsmodell gespeicherten Werte der beiden zuletzt genannten Parameter (Höhe über NN, Rauhigkeitslänge) gelten für den Mittelpunkt der jeweiligen Rasterzelle. Um sprunghafte Übergänge dieser Parameter an den Grenzen der Rasterzellen zu vermeiden, wird in PAPPUS ein lineares Interpolationsverfahren benutzt. Der Wert des Parameters an der jeweiligen Position der Diaspore wird dabei als Durchschnitt des Messwertes an der vorigen Position der Diaspore und dem in der Datenbank gespeicherten Wert des nächsten Rasterfeldes in Windrichtung berechnet. An der Startposition der Diaspore wird der Messwert des Zentrums der entsprechenden Rasterzelle verwendet.

(a) Höhe und räumliche Verteilung der Diasporenproduktion

Für jede Pflanzenart, deren Ausbreitung in PAPPUS simuliert werden soll, muss die (angenommene) Höhe der Diasporenproduktion in jeder Zelle des Landschaftsmodells bekannt sein, um die räumliche Position der Diasporenquelle und die Anzahl der in der Simulation berechneten Flüge festzulegen.

(b) Höhe über NN

Um den Einfluss von Höhenunterschieden auf die Windausbreitung zu berücksichtigen, wird für jede Rasterzelle des Landschaftsmodells die Höhe über NN (oder in Bezug auf einen anderen Fixpunkt) im Landschaftsmodell beschrieben.

(c) Rauigkeitslänge der Vegetationsdecke

Die Rauigkeitslänge der Vegetationsdecke beeinflusst das vertikale Windprofil (vgl. Kapitel 2.2.1.3b). Je dichter und höher die Vegetation ist, desto langsamer nimmt die Windgeschwindigkeit mit zunehmender Höhe über dem Erdboden zu (z. B. MONTEITH 1978; ETLING 1996). Die Rauigkeitslänge der Vegetationsdecke kann abgeschätzt werden, wenn Landnutzung oder Biotoptyp bekannt sind (MONTEITH 1978; RAPAUCH 1994; ETLING 1996; JASINSKI & CRAGO 1999). In PAPPUS muss die Rauigkeitslänge für jede Zelle des Landschaftsmodells angegeben werden.

2.2.1.3 Meteorologische Faktoren

(a) Von der Topographie hervorgerufene vertikale Windkomponente

Höhenunterschiede können nicht nur die zur Verfügung stehende Fallstrecke der Diasporen beeinflussen, sondern darüber hinaus auch eine vertikale Komponente des Windes erzeugen: In abfallendem Gelände wird der Wind bei vielen Wetterlagen mit dem Gelände abfallen (vgl. Abbildung 1). In ansteigendem Gelände wird der Wind hingegen eine im Mittel nach oben gerichtete Vertikalkomponente aufweisen. Die Berechnung der Stärke der vertikalen Windkomponente ist komplex, da sie von der Hangneigung und -richtung, der Windrichtung und dem Stabilitätszustand der Atmosphäre abhängig ist (z. B. ROSS & al. 1988; SHA 1998; TOMBROU & al. 1998). Zum Zeitpunkt der Entwicklung von PAPPUS waren mikrometeorologische Windfeldmodelle, welche die Vertikalkomponente in der erforderlichen räumlichen Auflösung von 10 m x 10 m berechnen, nicht verfügbar. Deshalb wurde in PAPPUS ein stark vereinfachter Ansatz gewählt, in dem ein manuell anzugebender Topographie-Faktor die Größe der Vertikalkomponente des Windes gemäß Gleichung 1 regelt.

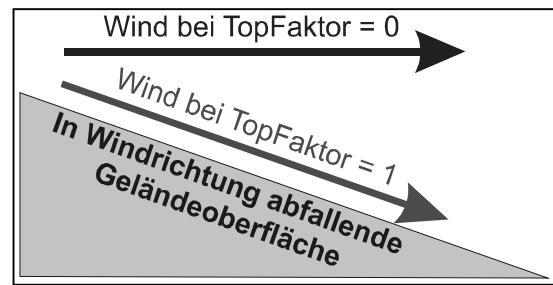
Gleichung 1: Berechnung der von der Topographie hervorgerufenen vertikalen Windgeschwindigkeit

$$Z_{(\text{Top})} = \Delta H_{\text{Top}} \times U \times \text{TopFaktor}$$

mit

- $Z_{(\text{Top})}$:** vertikale Windgeschwindigkeit [m/s], die durch die Topographie hervorgerufen wird
- ΔH_{Top} :** Höhenunterschied des Geländes [m] auf einen Meter horizontaler Entfernung (> 0 bei in Windrichtung ansteigendem Gelände, < 0 bei abfallendem Gelände)
- U:** horizontale Windgeschwindigkeit [m/s]
- TopFaktor:** Topographie-Faktor, der regelt, wie stark die Höhenunterschiede im Gelände sich auf die mittlere vertikale Windgeschwindigkeit auswirken
- TopFaktor = 0: es tritt keine vertikale Windkomponente auf (Abbildung 1)
- TopFaktor = 1: der Wind folgt exakt der Geländeoberfläche (Abbildung 1)

Abbildung 1: Einfluss der Topographie auf die Vertikalkomponente des Windes



(b) Logarithmisches Windprofil

Die mittlere horizontale Windgeschwindigkeit verändert sich in Abhängigkeit von der Höhe über dem Erdboden. Die durch Reibungskräfte hervorgerufene Abnahme der Windgeschwindigkeit mit abnehmender Höhe wird in PAPPUS durch ein logarithmisches Windprofil beschrieben (Gleichung 2a; vgl. auch SHARPE & FIELDS 1982; MCCARTNEY 1990). Die Stärke der Abnahme der Windgeschwindigkeit wird durch die Rauigkeitslänge der Vegetationsdecke bestimmt (Kapitel 2.2.1.2c). In PAPPUS wird die Windgeschwindigkeit $U_{(a)}$ in der jeweiligen Höhe der Diaspore mit Gleichung 2b aus der am Anemometer gemessenen Windgeschwindigkeit $U_{(b)}$ berechnet. Mit Gleichung 2c werden Ausbreitungsdistanzen bei logarithmischem Windprofil berechnet, wenn keine Turbulenzen während des Fluges auftreten und die Effekte der Topographie nicht berücksichtigt werden.

Gleichung 2: Logarithmisches Windprofil

(a): Logarithmisches Windprofil, (b): Berechnung der Windgeschwindigkeit in Höhe der Diaspore
(c): Berechnung der Ausbreitungsdistanz nach BERENYI (1967); MONTEITH (1978); MCCARTNEY (1990)

alle Gleichungen nur gültig für

$a, b, z, H > 1,14 * Z_0$; ansonsten: $U_{(a,z)} = 0$ bzw. $X = 0$

mit

$U(z, a, b)$: Windgeschwindigkeit [m/s] in der Höhe z, a, b

z, a, b : Höhe [m] über dem Erdboden (**a**: Höhe der Diaspore, **b**: Höhe des Anemometers)

U^* : Schubspannungs-Geschwindigkeit [m/s]

k : Karman-Konstante

Z_0 : Rauigkeitslänge [m]

D : Null-Verschiebung [m] ($D = 7 * Z_0$)

X : Ausbreitungsdistanz [m] bei logarithmischem Windprofil ohne Berücksichtigung von Turbulenzen und Höhenunterschieden in der Landschaft

V_{term} : Fallgeschwindigkeit der Diasporen [m/s]

H_{rel} : Anfangshöhe der Ausbreitung [m]

$$(a) \quad U(z) = \frac{U^*}{k} \times \ln\left(\frac{z-D}{Z_0}\right)$$

$$(b) \quad U_{(a)} = U_{(b)} \times \frac{\ln\left(\frac{a-D}{Z_0}\right)}{\ln\left(\frac{b-D}{Z_0}\right)}$$

$$(c) \quad X = \frac{H_{rel}-D}{V_{term}} \times U^* \times k \times \left(\ln\left(\frac{H_{rel}-D}{Z_0}\right) - 1\right)$$

(c) Windrichtung und –geschwindigkeit

In PAPPUS wird der Flug einer Diaspore in kurze Zeitintervalle gegliedert, die typischerweise 0,1 s dauern. Unter der Annahme, dass der Windvektor sich während des betrachteten Zeitintervalls nicht verändert, kann die Bewegung der Diaspore durch Vektoraddition des Windvektors und der Fallgeschwindigkeit der Diaspore berechnet werden. Dabei wird vorausgesetzt, dass sich die Diasporen verzögerungsfrei mit dem Wind fortbewegen, was aufgrund des günstigen Verhältnisses von hohen Widerstandsbeiwerten bei geringen Diasporenmassen eine realistische Annahme ist (vgl. CSANADY 1963; BURROWS 1975a; LEY & THOMSON 1983).

Die größte Schwierigkeit der Flugpfadmodelle besteht darin, den zeitlichen Verlauf des Windvektors während eines Fluges, also die Turbulenzen, möglichst exakt vorherzusagen, da nur dann eine gute Übereinstimmung zwischen Modellergebnissen und Realität erzielt werden kann. Der in PAPPUS verwendete Ansatz zur Modellierung des zeitlichen Verlaufs des Windvektors unterscheidet sich von den Ansätzen in den bisher publizierten Modellen. Deshalb wird im folgenden Kapitel ausführlich auf Turbulenzen und ihre Modellierung in PAPPUS eingegangen. Dabei wird der Schwerpunkt auf vertikale Turbulenzen (Auf- und Abwinde) gelegt, weil diese, im Vergleich zu horizontalen Turbulenzen, einen ungleich höheren Einfluss auf Ausbreitungsdistanzen und -wahrscheinlichkeiten haben (WILSON & SAWFORD 1996).

2.2.1.4 Turbulenzen

(a) Turbulenzen und Wetter

Um die Auswirkungen von atmosphärischer Turbulenz, insbesondere von vertikalen Turbulenzen, auf die Ausbreitung von Pflanzendiasporen zu verstehen und in Modellen abbilden zu können, müssen zwei Arten der Turbulenzentstehung unterschieden werden. Je nach Wetterlage tragen sie in unterschiedlichem Maße zur atmosphärischen Turbulenz in der bodennahen Grenzschicht (Prandtl-Schicht; < 100 m) bei (die folgenden Abschnitte orientieren sich an ETLING 1996; MAZZONI 1996; HÄCKEL 1999).

Mechanische Turbulenz entsteht durch Windscherung und Reibungskräfte und tritt bei allen Wetterlagen auf. Die Intensität dieser Turbulenz nimmt mit zunehmender Windgeschwindigkeit zu (vgl. WALKLATE 1987; ETLING 1996; WILSON & SAWFORD 1996). Bei mechanisch erzeugter Turbulenz wechselt die vertikale Windgeschwindigkeit sehr schnell und unvorhersehbar zwischen Auf- und Abwinden (Abbildung 2 oben). Die mittlere vertikale Windgeschwindigkeit ist aber fast immer negativ, das heißt es kommt zu einer nach unten, zum Erdboden hin gerichteten Strömung. Die Stärke dieser Abwärtsströmung nimmt bei Wetterlagen mit vorwiegend mechanischer Turbulenz mit zunehmender horizontaler Windgeschwindigkeit linear zu (Abbildung 3).

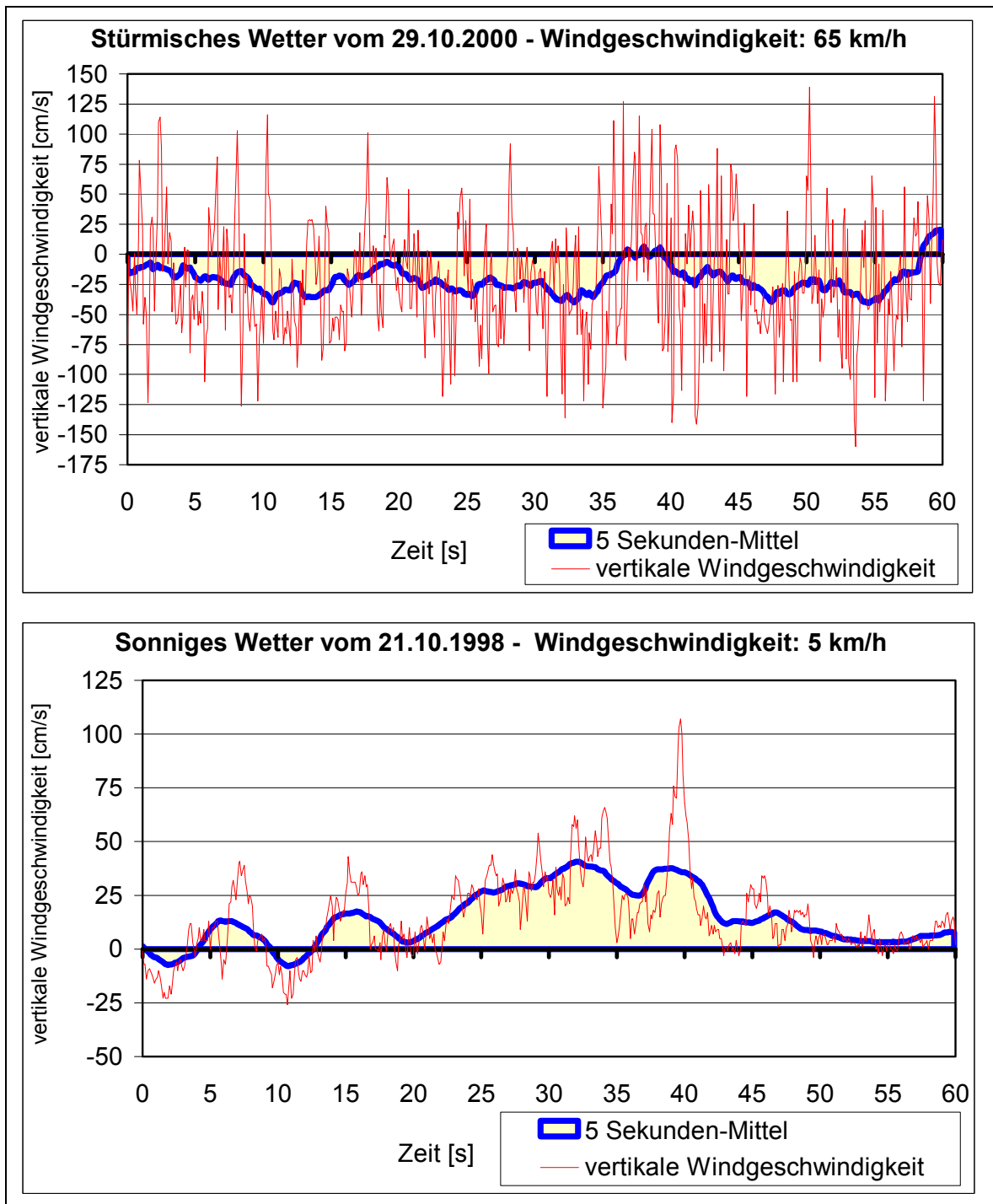


Abbildung 2: Typische Beispiele für den zeitlichen Verlauf der vertikalen Windgeschwindigkeit bei einer Wetterlage mit überwiegend mechanischen Turbulenzen (oben) und einer Wetterlage mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden (unten)

Dargestellt ist der zeitliche Verlauf der vertikalen Windgeschwindigkeit. Die Messungen erfolgten mit einem Ultraschallanemometer mit einer Messfrequenz von 10 Hz.

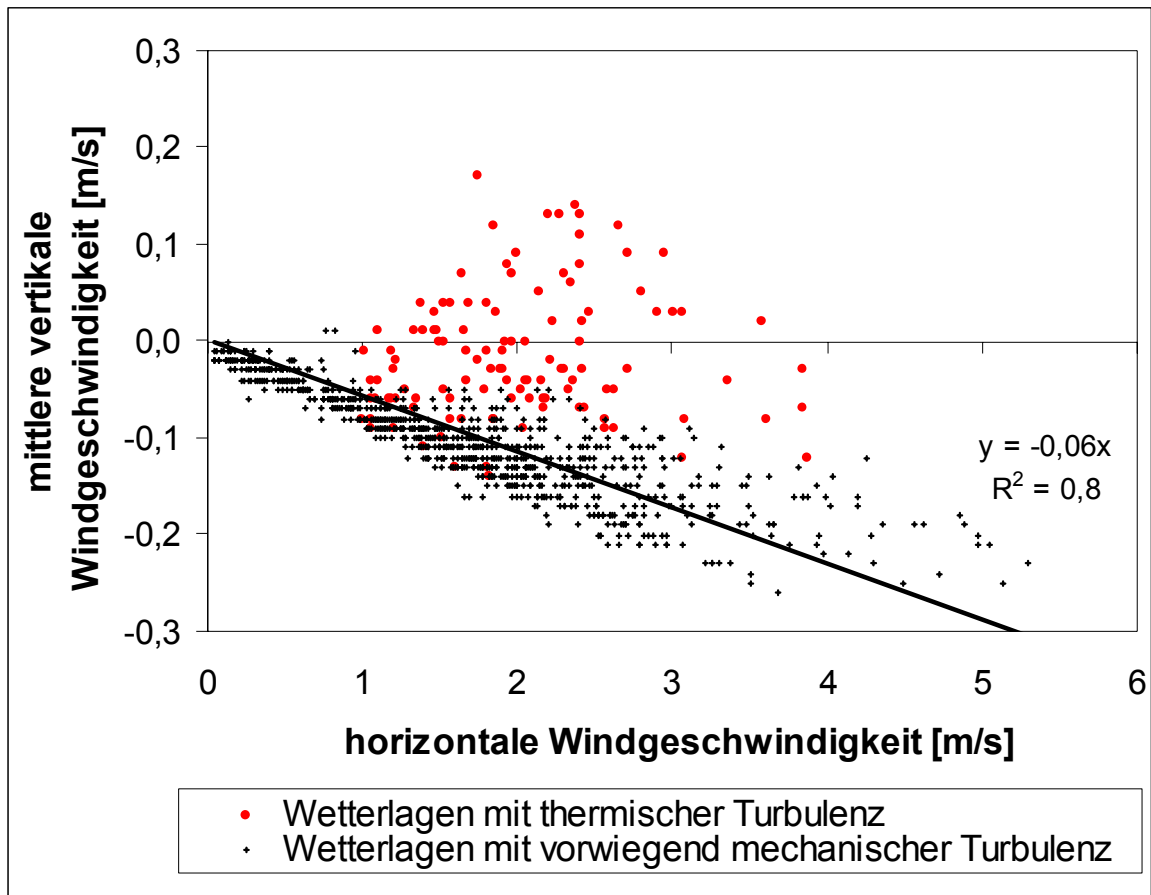


Abbildung 3: Zusammenhang zwischen horizontaler und vertikaler Windgeschwindigkeit

Negative vertikale Windgeschwindigkeiten: Abwinde; Datengrundlage: 1.000 Stundenmittel der horizontalen und vertikalen Windgeschwindigkeit, die vom 21.10.2000 bis zum 5.12.2000 an der Wetterstation Bad Lippspringe in ebenem, kurzrasigem Gelände in 0,6 m Höhe über dem Erdboden gemessen wurden. Lineare Regression und Korrelationsanalyse beziehen sich nur auf die Wetterlagen mit vorwiegend mechanischer Turbulenz. Die Korrelation ist signifikant (Korrelationskoeffizient nach Pearson; $\alpha < 0,01$).

Thermische Turbulenz entsteht durch Erwärmung der Erdoberfläche bei Sonneneinstrahlung. Insbesondere bei geringen horizontalen Windgeschwindigkeiten kann sich die Luft an geschützten Standorten um mehrere Grad Celsius gegenüber der umgebenden Luft erwärmen. Der Ausgleich dieser Temperaturunterschiede und die dabei aufsteigende Warmluft führt zu thermischen Turbulenzen. Bei labiler Schichtung der Atmosphäre kann die Warmluft als **thermischer Aufwind** (Konvektion) aufsteigen und dabei Höhen von mehreren 1.000 m über dem Erdboden erreichen (vgl. HACKEL 1999). Thermische Turbulenz kann bei allen Wetterlagen entstehen, wenn der Erdboden durch Sonneneinstrahlung erwärmt wird. Besonders günstig sind jedoch Wetterlagen mit nur geringen horizontalen Windgeschwindigkeiten, weil sich dann besonders hohe Temperaturunterschiede aufbauen

können, deren Ausgleich starke Turbulenzen hervorruft. Thermische Aufwinde setzen eine labile Schichtung der Atmosphäre voraus.

Bei thermischer Turbulenz sind die Schwankungen der vertikalen Windgeschwindigkeit im Vergleich zur mechanisch erzeugten Turbulenz weniger extrem und chaotisch (Abbildung 2 unten). Im Mittel kommt es oft zu einer aufwärtsgerichteten Strömung. Im gezeigten Beispiel sind die Aufwinde so stark und langanhaltend, dass Diasporen bis zu einer Fallgeschwindigkeit von etwa 25 cm/s in größere Höhen getragen werden können.

Die bisher publizierten Modelle simulieren Turbulenzen, also den Verlauf des Windvektors, ohne thermische Turbulenzen und Aufwinde zu berücksichtigen (WALKLATE 1987; DU et al. 1994; WILSON & SAWFORD 1996). Darin ist einer der Hauptgründe für ihre relativ geringe Vorhersagegenauigkeit bei größeren Ausbreitungsdistanzen zu sehen (GREENE & JOHNSON 1995; BULLOCK & CLARKE 2000; vgl. auch Kapitel 2.4.1).

Deshalb wird hier eine Methode der Turbulenzmodellierung vorgestellt, mit der thermische Turbulenzen und Aufwinde besonders präzise simuliert werden können. Dabei wird auf die komplizierte und doch ungenaue Berechnung des Verlaufs des Windvektors, als „random-walk“-Prozess verzichtet und diese durch Messungen des zeitlichen Verlaufs des Windvektors substituiert.

(b) Messungen der Turbulenz

Der zeitliche Verlauf des Windvektors wurde für jede Wetterlage, für die PAPPUS Ausbreitungsdistanzen berechnen soll, mit einem Ultraschallanemometer (USA 1, Fa. METEK) mit einer Messfrequenz von 10 Hz gemessen. Diese hohe Messfrequenz ist notwendig, um auch den für Ausbreitungsprozesse relevanten hochfrequenten Anteil der Turbulenzen zu erfassen (vgl. MAZZONI 1996). Die gemessenen Daten, also die Richtung und Stärke des Windvektors für 0,1 s-Intervalle, wurden im Gelände auf einem Computer gespeichert. Von diesen Rohdaten wurde später die von der Topographie hervorgerufene mittlere Vertikalkomponente abgezogen (vgl. Kapitel 2.2.1.3a). Dazu musste die Neigung des Geländes in Hauptwindrichtung bestimmt und die dieser Neigung entsprechende Vertikalkomponente des Windes von der gemessenen vertikalen Windgeschwindigkeit abgezogen werden. Die so berechneten vertikalen Windgeschwindigkeiten wurden in einer in PAPPUS integrierten Datenbank gespeichert.

Die horizontale Windgeschwindigkeit und -richtung wurden ohne weitere Korrektur direkt aus den Rohdaten in die Datenbanken übernommen.

(c) „Frozen Turbulence“ und „Crossing Trajectories“

Misst man den zeitlichen Verlauf der Windgeschwindigkeit, also Turbulenzen, an einem feststehenden Ort, so werden die Messungen durch die am Anemometer vorbeiziehenden

Turbulenzwirbel beeinflusst, weil diese gemäß der „frozen turbulence“-Hypothese mit der mittleren Strömung transportiert werden (PANOFSKY & DUTTON 1984 in MAZZONI 1996). Im Gegensatz dazu verbleibt eine mit dem Wind transportierte Diaspore anfangs innerhalb eines Turbulenzwirbels, fällt aber aufgrund ihrer Fallgeschwindigkeit nach einer gewissen Zeit nach unten aus dem Wirbel heraus („crossing trajectories“: CSANADY 1963; WALKLATE 1987). Die Turbulenz, welche die Diaspore erfährt, unterscheidet sich demnach von der am Anemometer gemessenen Turbulenz durch eine höhere zeitliche Autokorrelation der Windgeschwindigkeit.

In PAPPUS wird dieser Effekt der „frozen turbulence“ für die vertikale Windgeschwindigkeit durch eine zusätzliche Autokorrelations-Komponente gemäß Gleichung 3a berücksichtigt. Die in PAPPUS an der Position der Diaspore angenommene vertikale Windgeschwindigkeit berechnet sich nach Gleichung 3b aus der Summe der in der Datenbank gespeicherten Windgeschwindigkeit, der zusätzlichen Autokorrelations-Komponente und der durch die Topographie erzeugten vertikalen Komponente. Für die horizontale Windgeschwindigkeit wird auf die entsprechenden rechenintensiven Korrekturen verzichtet, weil horizontale Turbulenzen einen weit geringeren Einfluss auf Ausbreitungsdistanzen haben (WILSON & SAWFORD 1996).

Gleichung 3: Berechnung der vertikalen Windgeschwindigkeit an der Position der Diaspore

Gleichung (a) gültig für $t > T_{Kor}$; sonst: $Z_Autokor(t) = 0$.

$$(a) \quad Z_Autokor(t) = \frac{\sum_{t-T_{Kor}}^t Z_Diaspore(t)}{T_{Kor} / \Delta t}$$

$$(b) \quad Z_Diaspore(t) = Z_Datenbank(t) + Z_Autokor(t) + Z_Top(t)$$

mit

- Z_Autokor_(t)**: Autokorrelations-Komponente der vertikalen Windgeschwindigkeit [m/s] zum Zeitpunkt t [s]
t: Zeit [s], die seit dem Start der Diaspore vergangen ist
Δt: Länge des diskreten Zeitintervalls [s]
T_{Kor}: Autokorrelationszeit [s]
Z_Diaspore_(t): am Standort der Diaspore angenommene vertikale Windgeschwindigkeit [m/s] zum Zeitpunkt t [s]
Z_Datenbank_(t): in der Datenbank gespeicherte Windgeschwindigkeit [m/s] zum Zeitpunkt t [s]
Z_Top_(t): von der Topographie hervorgerufene vertikale Windgeschwindigkeit [m/s] zum Zeitpunkt t [s] (Gleichung 1)

(d) Fernausbreitung durch thermische Aufwinde

Die räumliche Ausdehnung und Stärke thermischer Aufwinde nimmt, eine labil geschichtete Atmosphäre vorausgesetzt, mit zunehmender Höhe über dem Erdboden zu (z. B. CARROL & LIU 1995). Oberhalb der Prandtl-Schicht (20-100 m) können sie eine Stärke von mehr als 3 m/s über einen Zeitraum von mehreren Minuten erreichen, während sie in Bodennähe deutlich schwächer sind. Erreicht eine Diaspore erst einmal eine gewisse Höhe über dem Erdboden, steigt aufgrund der dort stärkeren Aufwinde die Wahrscheinlichkeit an, dass sie in noch größere Höhen getragen wird. In PAPPUS wird dieser sich selbst verstärkende Prozess durch die Annahme berücksichtigt, dass alle Diasporen, die eine Höhe von mehr als 30 m über dem Erdboden und über dem Startort (Höhe des Startortes über NN + Anfangshöhe der Ausbreitung) erreicht haben, das Potential besitzen, über mehrere Kilometer ausgebreitet zu werden.

2.2.2 Ablauf der Modellierung

In PAPPUS wird der Flug einer Diaspore in kurze Zeitintervalle gegliedert, die typischerweise 0,1 s dauern. Abbildung 4 zeigt exemplarisch den Verlauf eines von PAPPUS berechneten Flugpfades einer Diaspore. Dargestellt ist sowohl die Höhe der Diaspore über dem Erdboden (linke Abbildung) als auch ihre horizontale Position (rechte Abbildung) am Ende jedes 0,1 s dauernden Zeitintervalls.

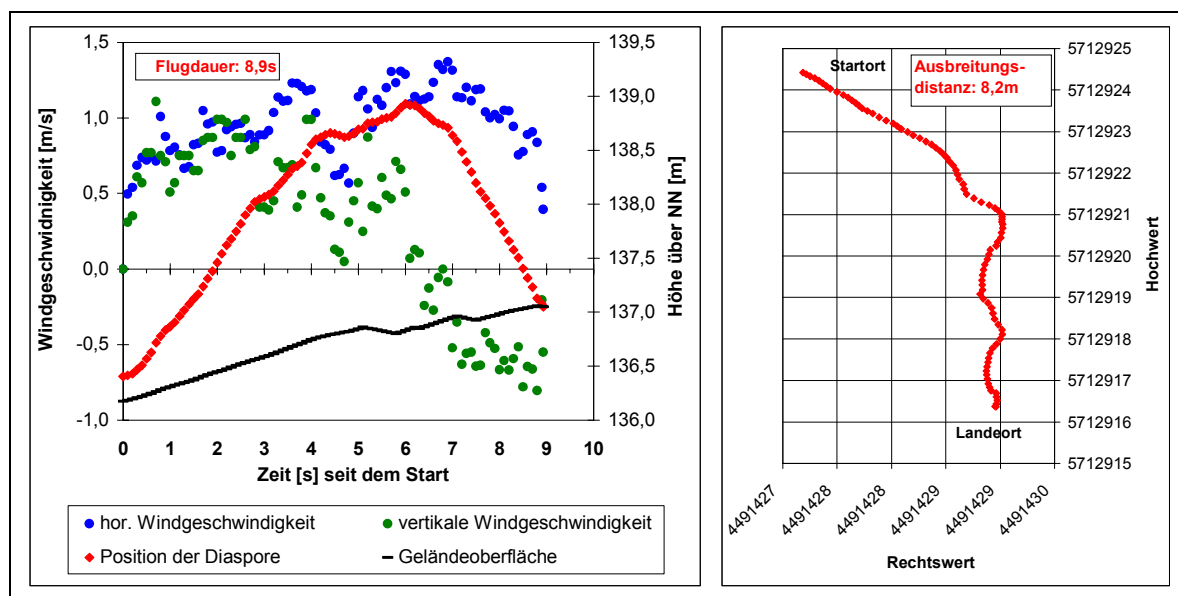


Abbildung 4: Beispiel für den Verlauf eines mit „PAPPUS“ simulierten Fluges

links: vertikaler Verlauf des Fluges, **rechts:** horizontaler Verlauf des Fluges;

Art: *Hieracium pilosella* ($V_{\text{term.}}$: 0,25 m/s; $H_{\text{rel.}}$: 0,15 m); **Landschaftsmodell:** Porphyrukuppenlandschaft, **Startort:** Porphyrykuppe 19; **Wetterlage:** labile Atmosphäre.

Der Ablauf der Modellierung des Flugpfades einer Diaspore kann wie folgt dargestellt werden (die Nummerierung der einzelnen Schritte entspricht der Nummerierung in Abbildung 5):

- ❶ Die vom Benutzer vorgegebenen Einstellungen (Pflanzenart, Landschaft, Topographie-Faktor, Wetterlage, Länge des Zeitintervalls etc.) werden geladen.
- ❷ Die artbezogenen Daten (Fallgeschwindigkeit der Diasporen, Anfangshöhe der Ausbreitung) und die Gauß-Krüger-Koordinaten der Diasporenquelle werden aus den entsprechenden Datenbanken geladen und daraus die zum Startzeitpunkt der Diaspore angenommenen Werte berechnet.
- ❸ Der Windvektor des aktuellen Zeitintervalls wird aus der meteorologischen Datenbank geladen. Daraus berechnet das Windfeld- und Turbulenzmodul gemäß Gleichung 3b den an der Position der Diaspore angenommenen Windvektor. Dabei werden die von der Topographie hervorgerufene vertikale Windkomponente (Gleichung 1), das logarithmische Windprofil (Gleichung 2) und die zusätzliche Autokorrelationskomponente der vertikalen Windgeschwindigkeit (Gleichung 3a) berücksichtigt.

Der Startzeitpunkt der Diaspore wird beim ersten Durchlauf zufällig ausgewählt. Der in der Datenbank zu diesem Zeitpunkt gespeicherte Windvektor wird in der Simulation als Windvektor am Startort der Diaspore während des ersten Zeitintervalls verwendet. Während des folgenden Zeitintervalls wird dann der nächste in der Datenbank gespeicherte Windvektor verwendet, so dass der simulierte Verlauf des Windvektors am Startort der Diaspore dem in der Realität gemessenen entspricht.

- ❹ Die Bewegung der Diaspore während des aktuellen Zeitintervalls von 0,1 s Dauer wird vom Flugpfadmodul durch Vektoraddition der Fallgeschwindigkeit der Diaspore und des aktuellen an der Position der Diaspore angenommenen Windvektors berechnet.
- ❺ Das Landschaftsmodul berechnet anhand der im Landschaftsmodell gespeicherten Werte die Höhe und Rauigkeitslänge an der jeweiligen Position der Diaspore. Das Landschaftsmodul prüft außerdem, ob die Diaspore gelandet ist oder nicht.
- ❻ Die Schritte 3-5 werden solange wiederholt, bis die Diaspore gelandet ist oder sie eine Höhe von mehr als 30 m über dem Erdboden und über dem Startort erreicht hat. Für alle Diasporen, die durch (thermische) Turbulenzen in derartige Höhen getragen wurden, wird angenommen, dass sie über mehrere Kilometer ausgebreitet werden können.
- ❼ Wenn die Diaspore gelandet ist, werden die Gauß-Krüger-Koordinaten des Landepunktes und wahlweise weitere den Flug charakterisierende Parameter in einer Datenbank gespeichert (vgl. Tackenberg 2000).

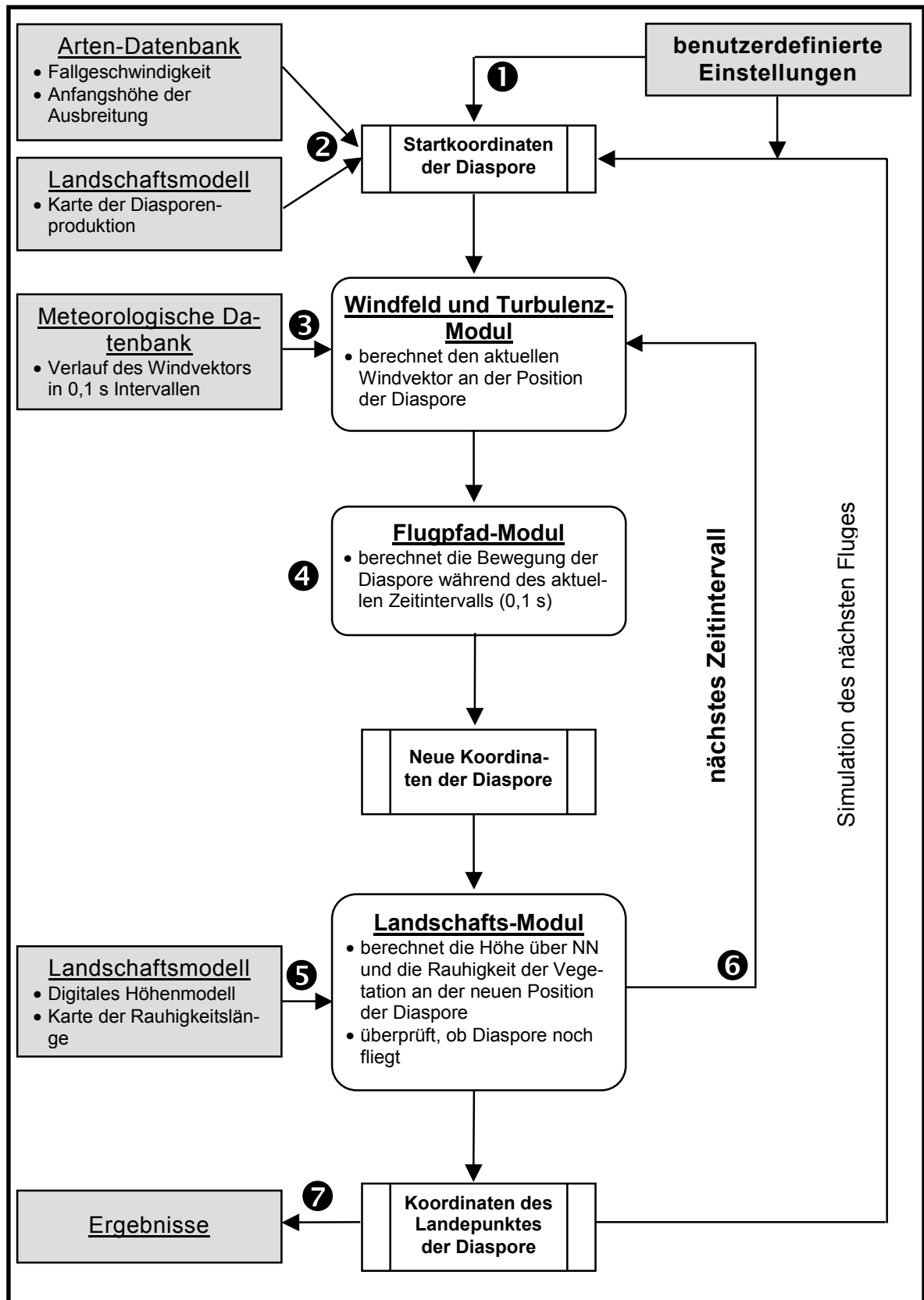


Abbildung 5: Flussdiagramm des Ablaufs der Modellierung

Um Aussagen über Ausbreitungswahrscheinlichkeiten, Distanzspektren oder Ausbreitungsmuster zu ermöglichen, muss nicht nur ein, sondern es müssen zahlreiche Flüge betrachtet werden. Unterschiedliche Flugpfade während der simulierten Flüge entstehen durch den unterschiedlichen Verlauf des Windvektors (Turbulenz), die im Modell durch die zufällige Auswahl des Startzeitpunktes für jeden simulierten Flug bestimmt werden.

Außerdem ist es in PAPPUS möglich, sowohl für die Fallgeschwindigkeit der Diasporen, als auch für die Anfangshöhe der Ausbreitung Intervalle anzugeben, aus denen die Werte eines Fluges zufällig ausgewählt werden. Die Variabilität dieser Parameter führt dann zu einer zusätzlichen Variabilität der Flugpfade.

2.2.3 Modell-Kalibrierung

Zwei der Modell-Parameter, der Topographie-Faktor (Gleichung 1) und die Autokorrelationszeit (Gleichung 3a), basieren nicht auf Messungen, sondern müssen vorgegeben werden. Um diese Parameter zu kalibrieren, wurden Flugversuche durchgeführt (vgl. Kapitel 2.3). Bei einem der Flugversuche (Nr. 10) wurden die beiden genannten Parameter so eingestellt, dass die Modellsimulation optimal mit den beobachteten Werten übereinstimmte. Für den Topographie-Faktor ergab sich dabei ein Wert von 0,8, für die Autokorrelationszeit ein Wert von 5 Sekunden.

Bei den anderen Flugversuchen führten leicht abweichende Einstellungen der beiden Parameter zu einer besseren Übereinstimmung mit den beobachteten Werten. Trotzdem wurden die Berechnungen für alle Flugversuche und Wetterlagen mit den genannten Werten durchgeführt (Topographie-Faktor = 0,8; Autokorrelationszeit = 5 s), um zu vermeiden, dass PAPPUS für jede neue Wetterlage oder Landschaft neu kalibriert werden muss.

PAPPUS reagiert unempfindlich auf Veränderungen der Autokorrelationszeit, solange diese über 2 Sekunden liegt. Die Sensitivität des Modells gegenüber Veränderungen des Topographie-Faktors wird in Kapitel 2.4.2 diskutiert.

2.3 Validierung von „PAPPUS“ und Vergleich mit anderen Windausbreitungsmodellen

2.3.1 Methoden

Um ein Windausbreitungsmodell zu validieren, ist ein Vergleich mit empirisch erhobenen Felddaten notwendig. Dazu wurden 13 Flugversuche im Freiland durchgeführt, die sich hinsichtlich der verwendeten Diasporen, der Anfangshöhe der Ausbreitung, der Wetterlage und der Topographie der Landschaft unterscheiden (Tabelle 4).

Während dieser Flugversuche wurden jeweils 50-120 einzelne Diasporen per Hand fliegen gelassen und dann solange im Gelände verfolgt, bis sie gelandet waren. Richtung und Entfernung des Landepunktes zum Startort wurden mit Maßband und Geologenkompass vermessen. Allerdings konnte nicht bei allen Diasporen die gesamte Flugbahn verfolgt und der genaue Landeort ermittelt werden, weil sie z. B. durch Aufwinde in höhere Luftschichten getragen und dabei aus den Augen verloren wurden. In solchen Fällen wurden die Koordinaten und die Höhe über dem Erdboden des Punktes geschätzt, an dem die Diasporen zuletzt beobachtet werden konnten. Der Landepunkt dieser Diasporen wurde unter Annahme eines von dort an turbulenzfreien Fluges mit der mittleren horizontalen Windgeschwindigkeit und der Fallgeschwindigkeit der Diasporen berechnet.

Tabelle 4: Übersicht der zur Validierung von „PAPPUS“ durchgeführten Flugversuche

Cirsium arvense: Es wurde nur der Pappus ohne Achäne verwendet.

Die Landschaftsmodelle der Umgebung der Startorte sind im Anhang (Abbildung A-1 bis Abbildung A-4) abgebildet.

Flugversuche 12 und 13: Es wird eine Anfangshöhe von jeweils 1,0 m angenommen, obwohl sie im Feldprotokoll mit 1,5 m angegeben sind. Dabei handelt es sich jedoch höchstwahrscheinlich um einen Schreibfehler.

Flugversuch-Nr.	Datum; Uhrzeit	Landschaftsmodell	Topographie	Bewölkung, Windrichtung, Windgeschwindigkeit	thermische Turbulenzen	"Diaspore"	Anfangshöhe [m]	Anzahl Flüge	Anteil "verlorener" Diasporen
1	08.09.1998; 08:05	Argenstein	eben	8/8, 160-220°, 2 m/s	-	<i>Senecio nemorensis</i> agg.	1,5	100	1%
2	08.09.1998; 11:41	Argenstein	eben	7/8, 150-190°, 3 m/s	-	Ballon	1,5	120	-
3	09.09.1998; 14:24	Gimritz; Kuppe 53	hügelig	3/8, 200-240°, 6 m/s	-	Ballon	1,0	50	-
4	09.09.1998; 16:50	Gimritz; Kuppe 53	hügelig	4/8, 180-230°, 6 m/s	-	Ballon	1,0	56	-
5	11.09.1998; 08:42	Gimritz; Kuppe 53	hügelig	7/8, 195-230°, 4 m/s	-	<i>Cirsium arvense</i>	0,5	96	10%
6	16.10.1998; 11:18	Tannenberg	leicht ansteigend	7/8, 200-230°, 1 m/s	+/-	<i>Senecio nemorensis</i> agg.	1,5	107	4%
7	19.10.1998; 11:14	Tannenberg	leicht ansteigend	3/8, 220°, 1,5 m/s	+/-	<i>Cirsium arvense</i>	0,5	104	11%
8	19.10.1998; 14:36	Tannenberg	ansteigend	3/8, 180-240°, 1,5 m/s	+/-	<i>Senecio nemorensis</i> agg.	1,5	105	1%
9	21.10.1998; 10:23	Einhausen	abfallend	2/8, 180°, 1,5 m/s	+	<i>Cirsium arvense</i>	1,0	75	31%
10	22.10.1998; 10:34	Einhausen	abfallend	3-6/8, 180°, 1 m/s	+	<i>Cirsium arvense</i>	1,0	106	11%
11	22.10.1998; 14:25	Einhausen	abfallend	6-8/8, 180°, 1 m/s	+	<i>Cirsium arvense</i>	0,3	67	1%
12	06.10.1998; 09:54	Beltershausen	abfallend	7/8, 40-70°, 4 m/s	+/-	<i>Cirsium arvense</i>	1,0	117	10%
13	06.10.1998; 14:26	Beltershausen	abfallend	6/8, 40-70°, 4 m/s	+/-	<i>Cirsium arvense</i>	1,0	104	15%

Die meisten Experimente wurden mit *Cirsium arvense*-Pappi (ohne Achänen) durchgeführt, weil diese zum einen aufgrund ihrer Größe gut sichtbar und im Gelände zu verfolgen sind, zum anderen mit $V_{\text{term}} = 0,15$ m/s eine sehr geringe Fallgeschwindigkeit aufweisen und sich deshalb besonders gut zur Validierung von Windausbreitungsmodellen eignen. Da sich vertikale Turbulenzen am stärksten auf Diasporen mit geringer Fallgeschwindigkeit auswirken, sagen Windausbreitungsmodelle die Ausbreitungsdistanzen der *Cirsium arvense*-Pappi ($V_{\text{term}} = 0,15$ m/s) am ungenauesten vorher. Gelingt es, ein Modell mit einer solchen „worst case-Art“ zu validieren, kann davon ausgegangen werden, dass das Modell die Ausbreitungsdistanzen anderer Arten mit mindestens derselben Genauigkeit vorhersagt.

Außerdem wurden in den Flugversuchen Diasporen von *Senecio nemorensis* agg. ($V_{\text{term}} = 0,5$ m/s) und Luftballons ($V_{\text{term}} = 0,9$ m/s; Durchmesser ca. 10 cm) benutzt. Letztere wurden verwendet, weil es nicht möglich war, Pflanzen-Diasporen bei Windstärken von mehr als 5 m/s zu verfolgen. In PAPPUS wird, wie in allen anderen Windausbreitungsmodellen, angenommen, dass die Fallgeschwindigkeit als einzige die Diaspore charakterisierende Größe ausreicht, um das Flugverhalten zu charakterisieren. Kann das Modell auch für die morphologisch und aerodynamisch extrem von den natürlichen Diasporen abweichenden Luftballons die Ausbreitungsspektren vorhersagen, ist dies als Hinweis aufzufassen, dass die oben genannte Hypothese zutrifft.

Während der Flugversuche wurde in der Nähe des Startortes der Verlauf des Windvektors mit einer Messfrequenz von 10 Hz mit Hilfe eines Ultraschallanemometers (USA 1; Fa. METEK) erfasst. Außerdem wurden Höhenunterschiede in der Umgebung des Startortes mit einem Hypsometer (8M-5; Fa. Suunto) vermessen und daraus digitale Höhenmodelle mit einer räumlichen Auflösung von 10 m x 10 m erstellt (Kriging-Interpolation mit Programm Surfer; Fa. Goldensoft). Weiterhin wurde in der Umgebung des Startortes die Rauheitslänge der Vegetation abgeschätzt und daraus die entsprechende Rasterkarte erstellt.

PAPPUS konnte dann entsprechend der während der Flugversuche herrschenden meteorologischen und landschaftsbezogenen Parameter, der Anfangshöhe der Ausbreitung und der Fallgeschwindigkeit der verwendeten „Diaspore“ eingestellt werden. Für jeden der 13 Flugversuche wurden anschließend 1.000 Flüge berechnet.

Der Vergleich der Vorhersagen von PAPPUS mit den Felddaten erfolgte anhand von Ausbreitungsdistanzspektren. Diese geben den Anteil der Diasporen wieder, der in einem bestimmten Entfernungsintervall vom Startort gelandet ist. Der Vergleich zwischen beobachteten und von PAPPUS berechneten Ausbreitungsdistanzspektren wurde mit einer Auflösung von 10 m durchgeführt, da das Hauptziel der Modellierung die Vorhersage von Fernausbreitung ($\gg 10$ m) ist. Aufgrund der oben beschriebenen Probleme, weit fliegende Diasporen im Feld zu verfolgen und ihren Landeort genau zu bestimmen, wurden die Distanzen von 100 - 150 m zu einem Intervall zusammengefasst. Das letzte Intervall umfasst alle Diasporen, die weiter als 150 m ausgebreitet wurden (vgl. Tabelle 5).

Weiterhin wurde die Vorhersagegenauigkeit von PAPPUS mit der von zwei anderen Windausbreitungsmodellen verglichen: Als Beispiel für ein Diffusionsmodell wurde das

von GREENE & JOHNSON (1989a) vorgestellte Modell verwendet und das von ANDERSEN (1991) entwickelte SDE-Modell diente als Beispiel für ein Flugpfadmodell. Da beide Modelle erst kürzlich getestet und dabei auch erneut detailliert erläutert worden sind (JONGEJANS & SCHIPPERS 1999; BULLOCK & CLARKE 2000), wird hier auf die erneute Beschreibung der beiden Modelle verzichtet und statt dessen auf die in Kapitel 2.1 diskutierten Charakteristika der jeweiligen Modelltypen verwiesen. Die in das Diffusions-Modell von GREENE & JOHNSON einfließende Variabilität der horizontalen Windgeschwindigkeiten wurde aus den Turbulenzmessungen während der Flugversuche berechnet. Das Flugpfadmodell von ANDERSEN wurde unter Annahme des in PAPPUS verwendeten logarithmischen Windprofils modifiziert und entsprechend den Empfehlungen von JONGEJANS & SCHIPPERS (1999) mit einem diskreten Zeitschritt von 0,001 s getaktet.

Die Güte der Anpassung der von PAPPUS berechneten Verteilung an die in den Flugversuchen beobachteten Ausbreitungsdistanzspektren wurde mit Hilfe des Kolmogoroff-Smirnoff-Anpassungstests überprüft. Genauso wurde mit den beiden Vergleichsmodellen verfahren. Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha < 0,1$ werden die berechneten Ausbreitungsdistanzspektren als signifikant unterschiedlich vom beobachteten Spektrum bezeichnet. Der Kolmogoroff-Smirnoff-Anpassungstest wurde nach den in SACHS (1997) angegebenen Formeln mit dem Programm Excel 2000 berechnet. Weil dieser Test relativ unsensitiv gegenüber Verteilungsirregularitäten ist (SACHS 1997), wurden zusätzlich die Abweichungen der Modellergebnisse von den beobachteten Ausbreitungsspektren für Entfernungen von mehr als 100 m aufsummiert. Dieser Wert wird als Maß für die Güte der Modelle bei der Vorhersage des Anteils fernausgebreiteter Diasporen interpretiert.

2.3.2 Ergebnisse

Die von PAPPUS berechneten Distanzspektren stimmen in den meisten Fällen gut mit den beobachteten Spektren überein (Tabelle 5). Nur in drei der 13 durchgeführten Flugversuche konnten signifikante Unterschiede nachgewiesen werden. Die vom Flugpfadmodell (ANDERSEN 1991) vorhergesagten Distanzspektren wichen hingegen in vier Fällen und die vom Diffusionsmodell von GREENE & JOHNSON (1989a) in sieben Fällen signifikant von den beobachteten Spektren ab.

Den Anteil fernausgebreiteter Diasporen (Ausbreitungsdistanz > 100 m) sagt PAPPUS in allen betrachteten Fällen (außer Flugversuch 11) am besten vorher. Bei Flugversuchen, in denen ein nennenswerter Anteil der Diasporen fernausgebreitet wurde (Flugversuche 5, 7, 9, 10, 12, 13), ist PAPPUS als einziges Modell in der Lage, die Größenordnung des Anteils fernausgebreiteter Diasporen vorherzusagen.

Zwei der in Tabelle 5 enthaltenen Ausbreitungsdistanzspektren werden im Folgenden auch graphisch dargestellt. Während das Distanzspektrum in Abbildung 6 als beispielhaft für die Windausbreitung bei Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden angesehen

werden kann, zeigt Abbildung 7 ein Beispiel für Ausbreitungsdistanzspektren bei Wetterlagen mit vorwiegend mechanischen Turbulenzen in hügeligem Gelände.

Tabelle 5: Vergleich zwischen beobachteten und von „PAPPUS“ und zwei Vergleichsmodellen vorhergesagten Ausbreitungsdistanzspektren

Zum Vergleich sind Distanzspektren dargestellt, die nach einem Diffusionsmodell (GREENE & JOHNSON 1989a) und einem Flugfadmodell (ANDERSEN 1991) berechnet wurden. Beschreibung der Flugversuche in Tabelle 4.

Die **Unterschiede > 100 m** sind die Summe der Unterschiede zwischen Modellergebnissen und beobachteten Werten für Distanzen > 100 m ausgedrückt in %-Punkten (%-P.). Werte > 0: das jeweilige Modell überschätzt den Anteil fernausgebreiteter Diasporen, Werte < 0: das jeweilige Modell unterschätzt den Anteil fernausgebreiteter Diasporen.

*: signifikante Unterschiede zwischen Modellergebnissen und beobachtetem Ausbreitungsdistanzspektrum (Kolmogoroff-Smirnoff-Anpassungstest; $\alpha < 0,1$)

Nr	Modell	Ausbreitungsdistanz													Unterschiede (>100m)	sign. Unterschiede		
		0-10m	10-20m	20-30m	30-40m	40-50m	50-60m	60-70m	70-80m	80-90m	90-100m	100-150m	>150m					
1	beobachtet	95,0%	5,0%															
	PAPPUS	95,0%	1,0%	1,0%	1,0%			2,0%										
	Diffusionsmodell	86,0%	11,5%	1,9%	0,4%	0,1%	0,04%	0,02%	0,01%	0,003%	0,001%	0,001%	0,0001%	0,0001%				
	Flugfadmodell	93,7%	5,9%	0,1%	0,1%									0,2%				0,2%-P.
2	beobachtet	98,3%	1,7%															
	PAPPUS	100,0%																
	Diffusionsmodell	82,3%	12,7%	3,1%	1,0%	0,4%	0,2%	0,1%	0,1%	0,03%	0,02%	0,03%	0,01%	0,1%				
	Flugfadmodell	99,9%												0,1%				0,1%-P.
3	beobachtet	84,0%	12,0%	4,0%														
	PAPPUS	98,4%	1,5%	0,1%														
	Diffusionsmodell	83,0%	14,8%	1,9%	0,3%	0,1%	0,02%	0,005%	0,001%	0,001%	0,0002%	0,0001%	0,000004%	0,1%				
	Flugfadmodell	89,8%	9,1%	0,5%	0,2%	0,3%							0,1%					0,1%-P.
4	beobachtet	98,2%	1,8%															
	PAPPUS	97,2%	2,5%	0,2%	0,0%													
	Diffusionsmodell	88,9%	10,1%	0,9%	0,1%	0,02%	0,003%	0,001%	0,0002%	0,0001%	0,00002%	0,00001%	0,000001%	0,1%				
	Flugfadmodell	89,5%	9,3%	1,1%	0,1%													0,1%-P.
5	beobachtet	74,0%	9,4%	2,1%	2,1%	2,1%								1,0%	9,4%			
	PAPPUS	84,1%	8,5%	1,2%	0,3%	0,1%	0,1%	0,0%	0,1%	0,1%	0,03%	0,2%	5,3%	0,03%	0,2%			
	Diffusionsmodell	18,6%	57,8%	17,5%	4,4%	1,1%	0,3%	0,1%	0,03%	0,01%	0,004%	0,003%	0,0001%	0,0001%	0,0001%			
	Flugfadmodell	68,9%	17,7%	5,7%	2,5%	1,3%	1,4%	0,1%	0,6%	0,3%	0,1%	0,4%	1,0%	0,4%	1,0%			
6	beobachtet	92,5%	3,7%	2,8%										0,9%				
	PAPPUS	98,3%	0,4%	0,3%	0,3%	0,3%		0,1%	0,1%					0,2%				
	Diffusionsmodell	90,9%	7,5%	1,2%	0,3%	0,1%	0,03%	0,01%	0,01%	0,003%	0,001%	0,001%	0,0002%	0,001%	0,0002%			
	Flugfadmodell	99,9%	0,1%															
7	beobachtet	76,9%	8,7%	1,9%		1,0%	2,9%	2,9%	2,9%	1,9%				1,0%				
	PAPPUS	90,9%	5,2%	1,0%	0,4%	0,4%	0,1%	0,2%	0,2%	0,3%	0,4%	0,7%	0,2%	0,2%	5,3%			
	Diffusionsmodell	89,5%	8,7%	1,3%	0,3%	0,1%	0,03%	0,01%	0,004%	0,002%	0,001%	0,003%	0,0001%	0,001%	0,0001%			
	Flugfadmodell	100,0%																
8	beobachtet	86,7%	7,6%	1,9%	1,9%		1,0%	1,0%										
	PAPPUS	99,1%	0,3%		0,1%	0,1%			0,2%	0,1%								
	Diffusionsmodell	77,8%	17,6%	3,4%	0,8%	0,2%	0,1%	0,03%	0,01%	0,01%	0,003%	0,003%	0,03%	0,03%				
	Flugfadmodell	96,3%	3,4%	0,1%										0,2%				0,2%-P.
9	beobachtet	42,7%	16,0%	8,0%	1,3%	2,7%	1,3%	1,3%						4,0%	18,7%			
	PAPPUS	48,3%	7,6%	6,0%	5,2%	3,1%	2,3%	2,0%	2,7%	1,5%	2,0%	3,3%	16,0%	0,5%	0,2%			
	Diffusionsmodell	56,3%	22,9%	9,6%	4,6%	2,5%	1,4%	0,9%	0,6%	0,4%	0,3%	0,5%	0,2%	0,1%	0,1%			
	Flugfadmodell	34,7%	47,0%	12,3%	2,8%	1,5%	0,4%	0,4%	0,4%	0,2%	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%			
10	beobachtet	68,9%	13,2%	1,9%		1,9%	1,9%	0,9%						4,7%	3,8%			
	PAPPUS	51,2%	15,8%	5,1%	3,4%	2,6%	1,9%	2,2%	0,5%	1,0%	2,7%	2,6%	11,0%	2,6%	11,0%			
	Diffusionsmodell	71,5%	18,4%	5,7%	2,2%	1,0%	0,5%	0,3%	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%	0,02%			
	Flugfadmodell	78,2%	18,5%	2,6%	0,4%	0,3%												
11	beobachtet	98,5%																
	PAPPUS	90,6%	0,9%	1,1%	0,7%	0,7%	1,1%	0,5%	0,3%	0,2%	0,6%	0,9%	2,4%	0,9%	2,4%			
	Diffusionsmodell	97,6%	2,1%	0,2%	0,03%	0,01%	0,002%	0,001%	0,0003%	0,0001%	0,00005%	0,00005%	0,00003%	0,1%	0,1%			
	Flugfadmodell	99,8%	0,1%															
12	beobachtet	56,4%	22,2%	6,8%	3,4%	0,9%								1,7%	8,5%			
	PAPPUS	57,7%	13,5%	5,2%	3,2%	1,9%	0,8%	0,7%	1,1%	0,7%	1,0%	1,4%	12,8%	1,4%	12,8%			
	Diffusionsmodell	4,5%	29,4%	25,4%	16,2%	9,6%	5,7%	3,4%	2,1%	1,3%	0,8%	1,4%	0,3%	1,4%	0,3%			
	Flugfadmodell	65,2%	20,5%	5,6%	2,0%	1,7%	0,6%	0,7%	0,1%	0,3%	1,2%	0,8%	1,3%	0,8%	1,3%			
13	beobachtet	46,2%	23,1%	10,6%	3,8%	1,0%								1,9%	13,5%			
	PAPPUS	51,0%	18,6%	8,0%	4,0%	3,1%	1,3%	1,2%	1,4%	0,9%	1,2%	1,5%	7,8%	1,5%	7,8%			
	Diffusionsmodell	0,5%	13,9%	21,3%	19,0%	14,1%	9,9%	6,7%	4,5%	3,1%	2,1%	4,0%	1,0%	4,0%	1,0%			
	Flugfadmodell	65,3%	20,7%	7,1%	2,0%	1,2%	0,7%	0,4%	0,7%	0,3%	0,3%	0,4%	0,9%	0,4%	0,9%			

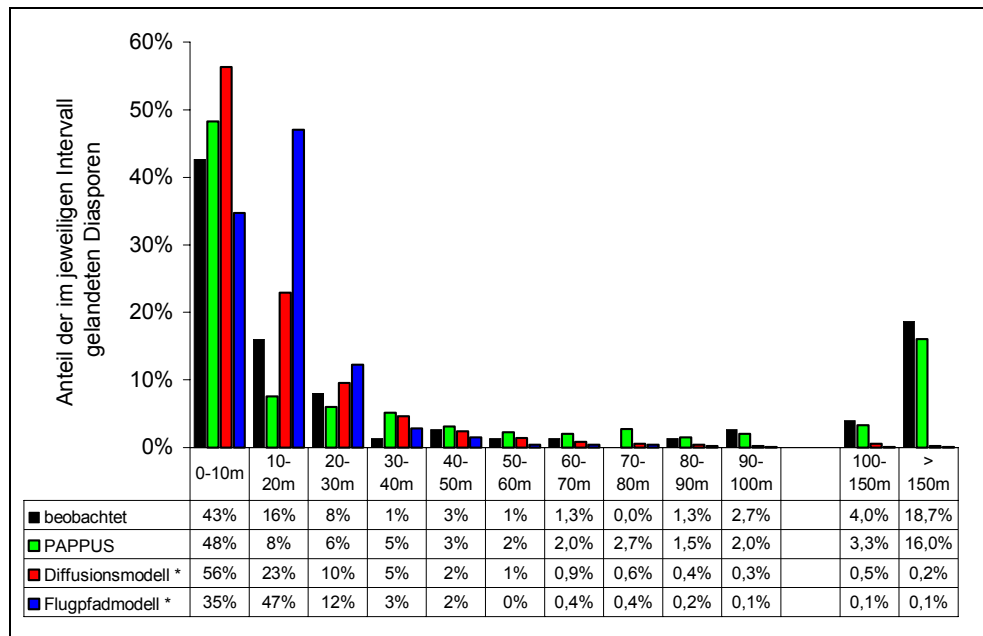


Abbildung 6: Vergleich zwischen beobachtetem und von den Modellen vorhergesagten Ausbreitungsdistanzspektrern bei einer Wetterlage mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden

*: signifikante Unterschiede zwischen Modellergebnissen und beobachtetem Ausbreitungsdistanzspektrum (Kolmogoroff-Smirnoff-Anpassungstest; $\alpha < 0,1$). Dargestellt ist Flugversuch 9 (vgl. Tabelle 4).

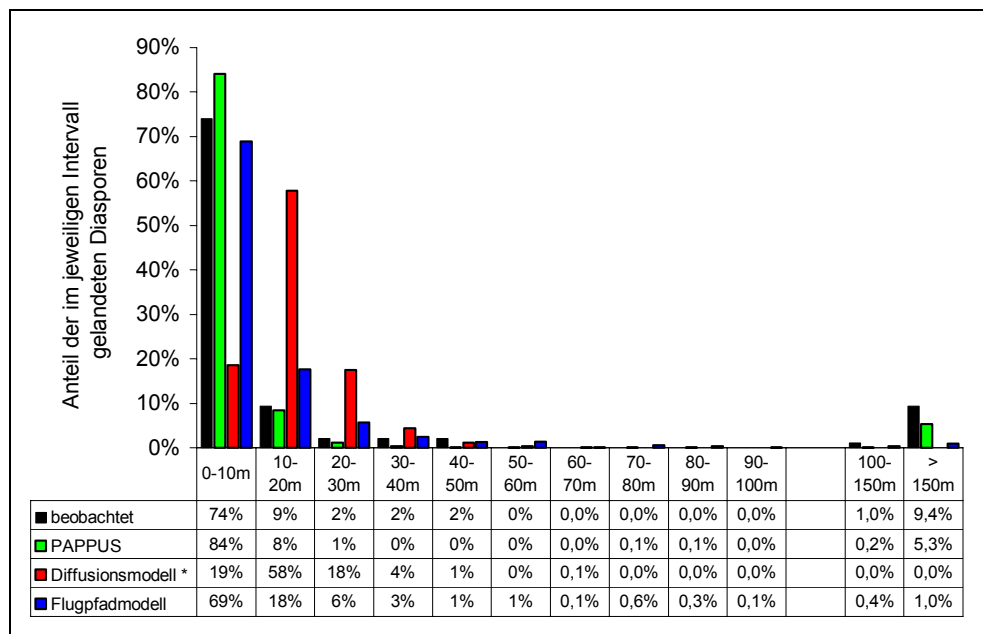


Abbildung 7: Vergleich zwischen beobachtetem und von den Modellen vorhergesagten Ausbreitungsdistanzspektrern bei einer Wetterlage mit vorwiegend mechanischen Turbulenzen in hügeligem Gelände

*: signifikante Unterschiede zwischen Modellergebnissen und beobachtetem Ausbreitungsdistanzspektrum (Kolmogoroff-Smirnoff-Anpassungstest; $\alpha < 0,1$). Dargestellt ist Flugversuch 5 (vgl. Tabelle 4).

2.4 Diskussion

Die Ausbreitungsdistanzspektren bzw. Anteile fernausgebreiteter Diasporen unterschieden sich in den einzelnen Flugversuchen sehr deutlich voneinander (Tabelle 5). Dies bedeutet, dass einmalige Beobachtungen oder Messungen von Ausbreitungsdistanzspektren kaum auf andere Pflanzenarten, auf andere Wetterlagen oder auf Landschaften anderer Topographie übertragen werden können.

Der Vergleich der drei Modelle mit den beobachteten Ausbreitungsdistanzspektren zeigt, dass PAPPUS den Anteil fernausgebreiteter Diasporen (Distanzen > 100 m) in allen Fällen (außer Flugversuch 11) am besten vorhersagt (Tabelle 5). Wenn in den Feldversuchen Diasporen über Distanzen von 100 m ausgebreitet wurden, war PAPPUS als einziges der drei berücksichtigten Windausbreitungsmodelle in der Lage, die Größenordnung des Anteils fernausgebreiteter Diasporen vorherzusagen, während die beiden anderen Modelle den Anteil fernausgebreiteter Diasporen deutlich unterschätzen. Dabei ist es gerade der Anteil fernausgebreiteter Diasporen, der einen großen Einfluss auf ökologische Prozesse wie Metapopulationsdynamik (z. B. PERRY & GONZALEZ-ANDUJAR 1993; LAVOREL & al. 1995; DOEBELI & RUXTON 1998; BRACHET & al. 1999) oder Wanderungsgeschwindigkeit von Arten (z. B. HIGGINS & RICHARDSON 1999; CAIN & al. 2000) hat.

Die Gründe für die geringe Vorhersagegenauigkeit der beiden Vergleichsmodelle liegen vor allem in der fehlenden Berücksichtigung der Topographie und der nur ungenauen Simulation der Turbulenzen. Dabei spielt vor allem der Einfluss vertikaler Turbulenzen eine große Rolle, während horizontale Turbulenzen einen ungleich geringeren Einfluss auf die Ausbreitungsdistanzspektren haben (WILSON & SAWFORD 1996).

2.4.1 Der Einfluss vertikaler Turbulenzen auf die Windausbreitung

Windausbreitungsmodelle, die vertikale Turbulenzen nicht berücksichtigen oder auf Windtunnel-Experimenten basieren (z. B. SHELDON & BURROWS 1973; JOHNSON & al. 1981; SHARPE & FIELDS 1982; VERKAAR & al. 1983; VAN DORP & al. 1996, HENSEN & MÜLLER 1997; STRYKSTRA & al. 1998b), unterschätzen häufig den Anteil fernausgebreiteter Diasporen, wenn sie auf Freilandbedingungen angewendet werden. Exemplarisch kann dies an Gleichung 2c, nach der Ausbreitungsdistanzen bei logarithmischem Windprofil ohne Berücksichtigung von Turbulenzen berechnet werden, aufgezeigt werden: Hiernach ergibt sich für *Cirsium arvense*-Pappi ($H_{rel} = 1,5$ m; $V_{term} = 0,15$ m/s) bei einer Windgeschwindigkeit von 1,5 m/s ($U_{(1,5\text{ m})} = 1,5$ m/s) eine Ausbreitungsdistanz von nur 6,5 m. Im Flugversuch 9, der diesen Bedingungen entspricht, wurden jedoch Ausbreitungsdistanzen von über 200 m beobachtet; die mittlere Ausbreitungsdistanz lag bei 74 m und der Median bei 15 m (vgl. Abbildung 6). Dies verdeutlicht, dass in Windtunnel-Experimenten gemessene Distanzen wegen der fehlenden (thermischen) Turbulenzen nicht auf Freilandbedingungen übertragen werden können.

Nach Gleichung 2c erreichen Diasporen selbst bei einer Windgeschwindigkeit von 100 km/h, einer Höhe des Fruchtstandes von 1 m und einer Fallgeschwindigkeit von nur 0,2 m/s, Ausbreitungsdistanzen von weniger als 100 m (Abbildung 8), was die tatsächlich möglichen Ausbreitungsdistanzen durch Wind deutlich unterschätzt. Die Flugdauer und damit auch die Ausbreitungsdistanz ist in diesen Modellen, die vertikale Turbulenzen nicht berücksichtigen, durch das Verhältnis Fallgeschwindigkeit der Diasporen zu Höhe des Fruchtstandes begrenzt (vgl. auch ANDERSEN 1991, BULLOCK & CLARKE 2000).

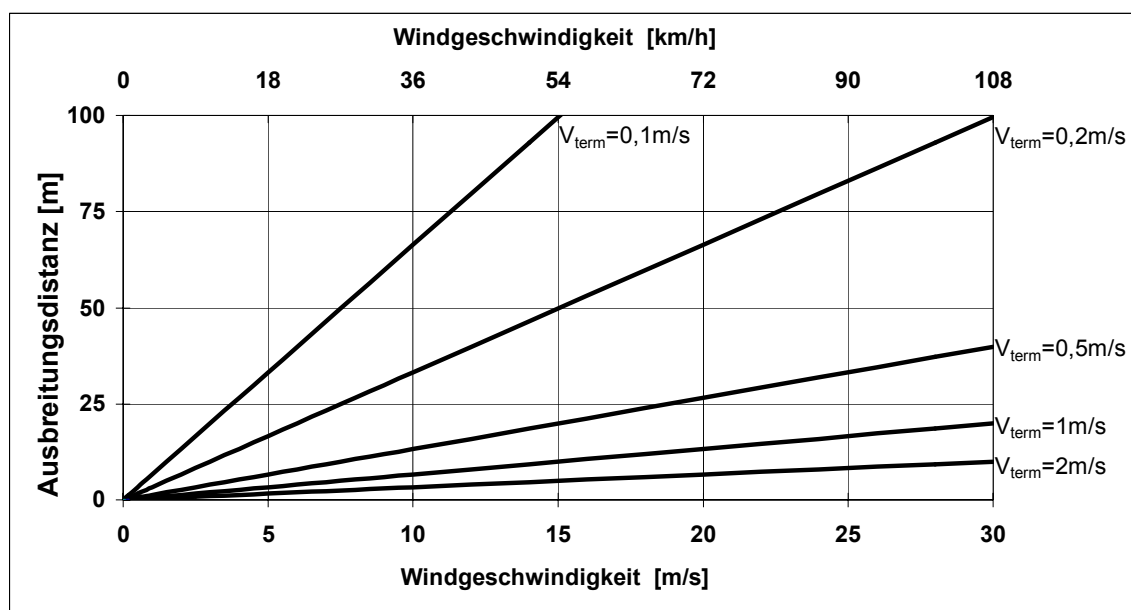


Abbildung 8: Ausbreitungsdistanzen bei logarithmischem Windprofil ohne Berücksichtigung von Turbulenzen und Höhenunterschieden

Berechnung der Distanzen nach Gleichung 2c mit Anfangshöhe der Ausbreitung $H_{\text{rel}} = 1$ m und Rauigkeitslänge der Vegetationsdecke $Z_0 = 0,05$ m. Die Windgeschwindigkeit bezieht sich auf eine Höhe von 2,5 m über dem Erdboden (V_{term} : Fallgeschwindigkeit der Diasporen).

Die Windausbreitungsmodelle von GREENE & JOHNSON (1989a) und ANDERSEN (1991) gehen wie alle bisher publizierten Windausbreitungsmodelle, die auf die Ausbreitung von Pflanzendiasporen angewendet wurden, davon aus, dass die mittlere Vertikalkomponente des Windes Null ist (vgl. auch GREENE & JOHNSON 1995; JONGEJANS & SCHIPPERS 1999; BULLOCK & CLARKE 2000). Bei Wetterlagen mit überwiegend mechanischen Turbulenzen kommt es aber fast immer zu einer im Mittel nach unten gerichteten Luftströmung (Abbildung 2 oben; Abbildung 3). Diese führt dazu, dass die meisten Diasporen bei diesen Wetterlagen schon nach kurzer Zeit auf dem Boden landen und selbst bei hohen Windgeschwindigkeiten nur über relativ geringe Distanzen ausgebreitet werden. Die herkömmlichen Windausbreitungsmodelle (z. B. die beiden Vergleichmodelle von GREENE & JOHNSON 1989a und ANDERSEN 1991) überschätzen deshalb die Ausbreitungsdistanzen bei Wet-

terlagen ohne thermische Turbulenzen deutlich. Dies ist in Flugversuch 5 bei Distanzen zwischen von 10 m und 60 m der Fall (Abbildung 7). Der hohe Anteil von Diasporen, die in diesem Flugversuch weiter als 100 m ausgebreitet wurden, wird durch die Topographie hervorgerufen und in Kapitel 2.4.2 diskutiert.

Bei Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden kommt es hingegen häufig zu einer im Mittel nach oben gerichteten Luftströmung (Abbildung 2 unten; Abbildung 3), die Diasporen mit geringer Fallgeschwindigkeit in Höhen von mehreren 100 m tragen können (vgl. SOLBRECK & ANDERSEN 1987) und die damit zu einem hohen Anteil fernausgebreiteter Diasporen führt (z. B. Abbildung 6). Die herkömmlichen Windausbreitungsmodelle (z. B. GREENE & JOHNSON 1989a; ANDERSEN 1991) unterschätzen den Anteil fernausgebreiteter Diasporen bei Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden, weil sie die thermischen Turbulenzen und Aufwinde nicht berücksichtigen und von einer mittleren vertikalen Windgeschwindigkeit von Null ausgehen.

Hingegen simuliert PAPPUS die Vertikalkomponente des Windes entsprechend dem bei der jeweiligen Wetterlage gemessenen Verlauf und sagt die beobachteten Ausbreitungsdistanzspektren sowohl bei Wetterlagen ohne thermische Turbulenzen als auch bei Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden deutlich besser vorher, als die beiden Vergleichsmodelle. Die gilt insbesondere für den Anteil fernausgebreiteter Diasporen (Tabelle 5).

In PAPPUS wird allerdings nicht berücksichtigt, dass Gelände-Unebenheiten oder Hindernisse besonders bei hohen Windgeschwindigkeiten zu verstärkter Turbulenz führen, welche die Wirkung des im Mittel nach unten gerichteten Luftstromes teilweise wieder aufheben kann. Auch können Diasporen bei starken Winden wieder vom Boden angehoben werden und eine erneute Flugphase durchlaufen. Den generellen Trend, dass hohe Windgeschwindigkeiten aufgrund der damit assoziierten nach unten gerichteten Vertikalkomponente nur selten zu großen Ausbreitungsdistanzen führen, wird davon aber nicht beeinflusst.

Bei Wetterlagen mit geringen Windstärken (< 4 m/s) und ohne thermische Turbulenzen können auch die herkömmlichen Modelle, Ausbreitungsdistanzen mit hoher Genauigkeit vorhersagen (z. B. Flugversuche 1, 2, 3 in Tabelle 5). Allerdings werden bei diesen Wetterlagen die meisten Pflanzenarten nicht durch Wind fernausgebreitet.

2.4.2 Der Einfluss der Topographie auf die Windausbreitung

Keines der bisher auf die Windausbreitung von Diasporen angewendeten Modelle berücksichtigt den Effekt von Höhenunterschieden in der Landschaft auf die Windausbreitung von Pflanzenarten, obwohl diese erheblich Einfluss haben können: So ist z. B. das beim Flugversuch 5 (Abbildung 7) beobachtete Ausbreitungsdistanzspektrum nur unter Berücksichtigung der Topographie erklärbar: Bei diesem Flugversuch landeten mehr als 80 % der

Diasporen innerhalb der ersten 20 m und kaum Diasporen zwischen 20 m und 100 m. 10 % der Diasporen erreichten aber Distanzen von mehr als 100 m, obwohl während des Flugversuches aufgrund einer dichten Wolkendecke aus 6-7/8 Stratocumulus keine thermischen Aufwinde auftraten. Der Startort der Diasporen dieses Flugversuches befand sich am Südrand einer etwa 5-8 m hohen Porphyrkuppe. Von diesem Punkt aus erstreckt sich in Hauptwindrichtung (200°) das nahezu ebene Plateau der Porphyrkuppe über 20-30 m, das am Nordrand steil um 5 m abfällt (vgl. Abbildung A-4). Die meisten Diasporen (80 %) landeten auf dem ebenen Plateau innerhalb der 20 m. Sobald eine Diaspore aber den Hang der Porphyrkuppe erreichte, gewann sie gegenüber der Erdoberfläche rasch an Höhe, so dass sie nicht am Hang, sondern erst in größerer Entfernung im ca. 5 m niedriger gelegenen Acker landete. Die beiden Vergleichsmodelle sagen in diesem Beispiel den hohen Anteil (10 %) fernausgebreiteter Diasporen vor allem deshalb nicht vorher, weil sie die Effekte der Topographie nicht berücksichtigen. Hingegen sagt PAPPUS den 10 %igen Anteil fernausgebreiteter Diasporen vorher (vgl. Abbildung 7; Tabelle 5).

Um den Einfluss der Topographie auf die Windausbreitung genauer abschätzen zu können, müssen zwei gegensätzlich wirkende Prozesse berücksichtigt werden: Der direkte Einfluss der Topographie, der als Erhöhung bzw. Minderung der zur Verfügung stehenden Fallstrecke aufgefasst werden kann und der Einfluss der Topographie auf die vertikale Windkomponente (vgl. Kapitel 2.2.1.3a). Die Bedeutung dieser beiden Parameter kann hier nicht untersucht werden, indem Ausbreitungsdistanzspektren der durchgeführten Flugversuche verglichen werden, weil bei diesem Vorgehen der Einfluss der Topographie nicht von dem der Wetterlage nicht zu trennen ist. Deshalb wurden mit PAPPUS Simulationsrechnungen durchgeführt, in denen die drei Parameter „Hangneigung“, „absolute Höhenunterschiede in der Landschaft“ und „Topographie-Faktor“ systematisch verändert wurden, während die Wetterlage beibehalten wurde (vgl. Tabelle 6). Die Simulationen wurden für zwei Pflanzenarten (*Pulsatilla vulgaris* und *Hieracium pilosella*) durchgeführt, die stellvertretend für Arten mit (mäßig) hohem und mit niedrigem Windausbreitungspotential stehen (vgl. Kapitel 3).

Die Ausbreitungsdistanzspektren von *Pulsatilla vulgaris*, einer Art mit niedrigem Windausbreitungspotential ($WArP_{100} = 2$; vgl. Kapitel 3), werden in den Simulationen nicht von der Topographie beeinflusst, wenn die Analyse mit einer räumlichen Auflösung von 10 m durchgeführt wird (Abbildung 9a-c). Die Fallgeschwindigkeit der Diasporen ist mit 1,6 m/s so hoch, dass sie in den Simulationen selbst bei den günstigsten Bedingungen (steil geneigter Hang, große Höhenunterschiede, geringer Topographie-Faktor) nicht über Distanzen von mehr als 10 m ausgebreitet werden.

Die Ausbreitungsdistanzspektren von *Hieracium pilosella*, einer Art mit (mäßig) hohem Windausbreitungspotential ($WArP_{100} = 6$; vgl. Kapitel 3), werden hingegen stark von der Topographie beeinflusst. Veränderungen der Hangneigung (Abbildung 9a) oder der absoluten Höhenunterschiede in einer Landschaft (Abbildung 9b) wirken sich vor allem auf die

oberen Quartile und die 99 % Perzentile aus. Die Hangneigung beeinflusst außerdem auch die medianen Ausbreitungsdistanzen. Die maximal erreichten Distanzen (bzw. die dargestellten 99 % Perzentile) werden bei der betrachteten Wetterlage mit thermischen Aufwinden kaum durch die Topographie beeinflusst und liegen in allen betrachteten Simulationen über 250 m.

Tabelle 6: Standardwerte der Simulationen in Abbildung 9

Artmerkmale	
<i>Pulsatilla vulgaris</i> Mill.	V _{term} : 1,6 m/s H _{rel} : 0,4 m
<i>Hieracium pilosella</i> L.	V _{term} : 0,25 m/s H _{rel} : 0,15 m
Meteorologische Faktoren	
labile Atmosphäre	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere horizontale Windgeschwindigkeit: 1,5 m/s in 1,5 m Höhe (wie in Flugversuch 9) • thermische Turbulenzen und Aufwinde (wie in Flugversuch 9)
extrem labile Atmosphäre	<ul style="list-style-type: none"> • da keine Turbulenzmessungen für eine solche Wetterlage vorlagen, wurde der Verlauf des Windvektors aus der Turbulenz-Messung vom 22.10.1998 abgeleitet (Multiplikation der vertikalen Windgeschwindigkeit mit fünf; der horizontalen mit drei)
Landschaftsbezogene Faktoren (diese Parameter werden in den Simulationen systematisch verändert)	
Hangneigung	abfallend mit 6°
Maximaler Höhenunterschied	20 m
Topographie-Faktor	0,8
Anzahl simulierter Flüge	1.000

Abbildung 9c zeigt den Einfluss des Topographie-Faktors, welcher die Stärke der vertikalen Windkomponente nach Gleichung 3 steuert, auf die Ausbreitungsdistanzen. Änderungen des Topographie-Faktors wirken sich in hügeligem Gelände stark auf das Ergebnis der Simulationen aus. Je größer der Topographie-Faktor ist, desto enger folgt der Wind dem Gelände (vgl. Abbildung 1) und desto geringer sind in dem betrachteten, abfallenden Gelände die Ausbreitungsdistanzen. Herkömmliche Ausbreitungsmodelle, welche den Einfluss der Topographie nicht berücksichtigen, entsprechen den in Abbildung 9a-c links dargestellten Simulationen (in der Abbildung beschriftet als: „Ebene“, „Höhe = 0 m“ bzw. „TopFaktor = 1,0“). Bei Arten mit hohem Windausbreitungspotential und niedriger Anfangshöhe der Ausbreitung, wie z. B. *Hieracium*, unterschätzen sie in hügeligem Gelände den Anteil fernausgebreiteter Diasporen.

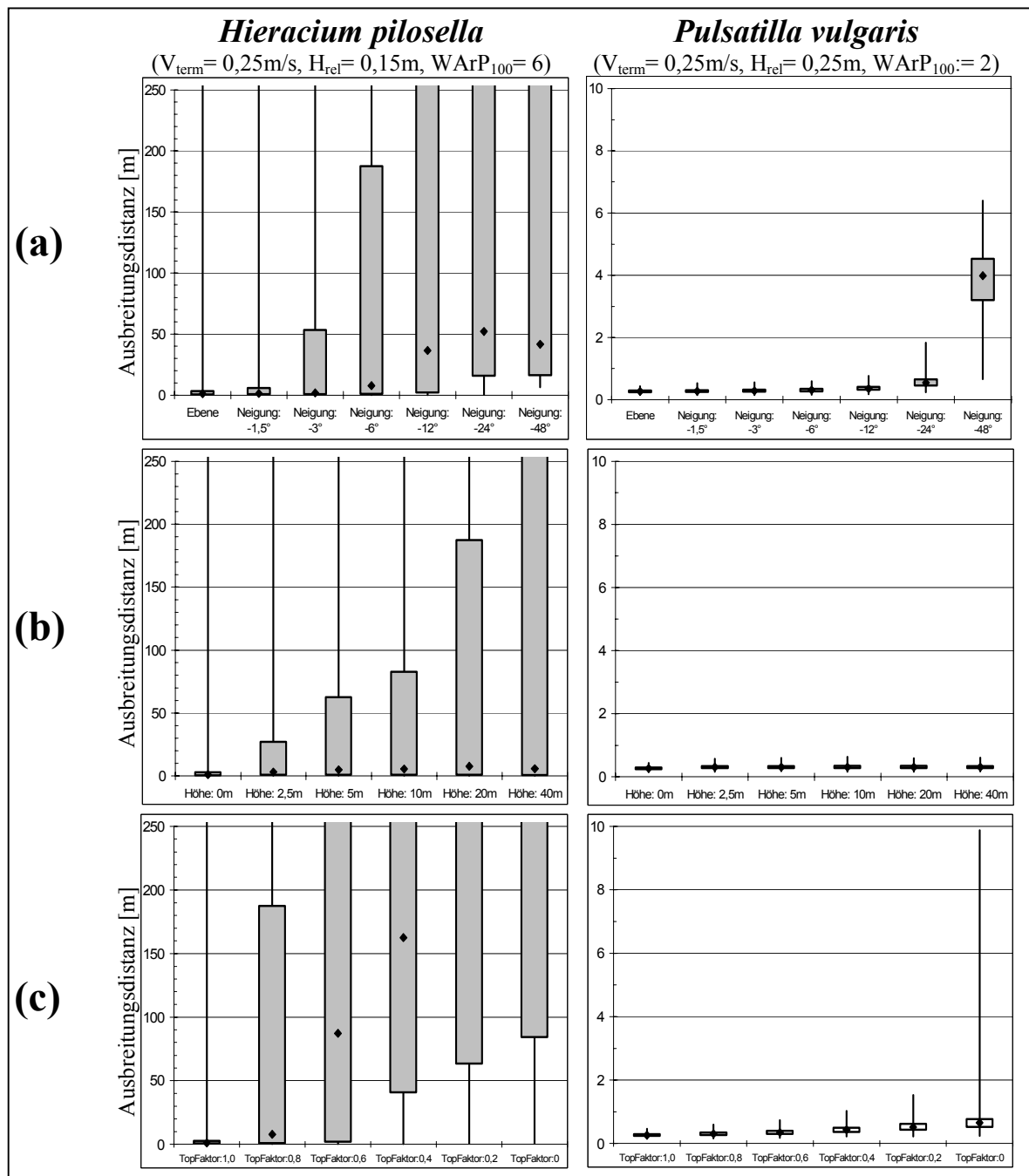


Abbildung 9: Einfluss der Topographie auf Ausbreitungsdistanzspektren von zwei Pflanzenarten bei „labiler Atmosphäre“

(a): Einfluss der Hangneigung; (b): Einfluss der absoluten Höhenunterschiede; (c): Einfluss der durch die Topographie hervorgerufenen Vertikalkomponente des Windes, deren Stärke in PAPPUS durch den Topographie-Faktor (TopFaktor) gesteuert wird (vgl. Kapitel 2.2.1.3a). Modifizierte Box-Whisker-Plots mit 1 % und 99 % Perzentilen anstelle von Minimum und Maximum. Die Berechnungen basieren auf je 1.000 simulierten Flügen.

2.4.3 Anwendbarkeit und Grenzen von „PAPPUS“

PAPPUS ist in der Lage, die durch Windausbreitung hervorgerufenen Ausbreitungsdistanzspektren bis zu Entfernungen von mehr als 150 m unter Freilandbedingungen vorherzusagen. Eine Validierung des Modells für größere Entfernungen war aufgrund von Problemen, weit fliegende Diasporen im Gelände zu verfolgen, nicht möglich. Die Validierung wurde exemplarisch bei verschiedenen Wetterlagen und in Landschaften unterschiedlicher Topographie durchgeführt.

Vertikale Turbulenzen wirken sich besonders stark auf Diasporen mit einer geringen Fallgeschwindigkeit aus, so dass ein Windausbreitungsmodell für solche Arten die ungenauesten Prognosen erstellt. Da PAPPUS Ausbreitungsdistanzspektren und den Anteil fernausgebreiteter Diasporen für eine „worst case-Art“ (*Cirsium arvense*-Pappi) gut prognostiziert, werden die Genauigkeit der Vorhersagen für andere Arten zumindest genauso gut, oft aber deutlich besser sein. Allerdings müssen einige Einschränkungen bei der Interpretation der Modellergebnisse beachtet werden:

PAPPUS kann nicht ohne Einschränkungen auf Diasporen angewendet werden, die ein spezialisiertes Flugverhalten aufweisen, wie z. B. Gleitflieger oder Helikopterflieger (vgl. Tabelle 2). Zum einen ist die Fähigkeit dieser Arten, sich auch ohne horizontale Winde von der Mutterpflanze entfernen zu können, in PAPPUS nicht berücksichtigt. Zum anderen kann die Fallgeschwindigkeit dieser Diasporen durch Turbulenz erhöht werden (vgl. MCCUTCHEN 1977; JOHNSON 1988), was zu einer (leichten) Überschätzung der Ausbreitungsdistanzen durch PAPPUS führt.

In PAPPUS wird von einer räumlich homogen verteilten Intensität der Turbulenzen ausgegangen. Insbesondere bei hohen Windgeschwindigkeiten können Hindernisse wie Baumreihen oder Hecken die Turbulenzen aber verstärken und die Ausbreitungsdistanzspektren verändern.

Die reale Stärke der von der Topographie hervorgerufenen vertikalen Windkomponente ist nicht konstant, sondern witterungsabhängig. Die Einbeziehung eines mikroskaligen Windfeldmodells zur realistischeren Berechnung der tatsächlichen Stärke der Vertikalkomponente in hügeligem Gelände wird deshalb zu besseren Ergebnissen führen, als die gegenwärtig in PAPPUS verwendete Abschätzung über den Topographie-Faktor.

3 Quantifizierung des Windausbreitungspotentials

In diesem Abschnitt wird eine Methode vorgeschlagen, mit der graduelle Unterschiede im Windausbreitungspotential von Pflanzenarten quantifiziert werden können. Die Berechnung basierend auf Ausbreitungsdistanzspektren, die mit Hilfe des Windausbreitungsmodells PAPPUS berechnet werden.

Nach einigen konzeptionellen Vorüberlegungen in Kapitel 3.1, die auch auf andere Ausbreitungsvektoren übertragen werden können, wird die entwickelte Methodik in Kapitel 3.2 beschrieben, ausgewählte Ergebnisse in Kapitel 3.3 dargestellt und in Kapitel 3.4 diskutiert.

Außerdem wird die Tauglichkeit morphologischer Kriterien der Diasporen für die Abschätzung des Windausbreitungspotentials von Pflanzenarten analysiert (Kapitel 3.3.4) und diskutiert (Kapitel 3.4.2).

3.1 Einleitung und konzeptionelle Vorüberlegungen

Die existierenden ausbreitungsbiologischen Klassifikationssysteme (z. B. Tabelle 1, Tabelle 2) wurden originär nicht entwickelt, um ökologische oder populationsbiologische Fragestellungen zu beantworten, sondern um die Vielfalt der vorgefundenen morphologischen Anpassungen zu beschreiben und aus der Diasporenmorphologie den Ausbreitungstyp abzuleiten. Die Klassifikationssysteme benutzten dabei eine einfache binäre Zuordnungslogik, in der eine Art entweder von einem bestimmten Vektor ausgebreitet wird oder nicht. Graduelle Unterschiede im Ausbreitungspotential der Pflanzenarten werden von ihnen hingegen nicht berücksichtigt (vgl. auch Kapitel 1).

Dass diese morphologisch orientierten Klassifikationssysteme zu irreführenden Schlussfolgerungen verleiten können, zeigen z. B. die Untersuchungen von FISCHER & al. (1996) oder STENDER & al. (1997): Durch Untersuchung des Fells von Weidetieren konnten zahlreiche Arten ohne morphologische Anpassungen an Epizoochorie (Haftorgane wie Stacheln, Haken, Grannen, Zähne oder eine klebrige Oberfläche) im Fell nachgewiesen werden, die nach den auf morphologischen Kriterien beruhenden Klassifikationssystemen als „nicht epizoochor“ gelten. Verfrachtungsexperimente mit markierten Diasporen von FISCHER & al. (1996) haben außerdem gezeigt, dass sich das Anheftungs-Potential und damit die zurückgelegten Ausbreitungsdistanzen zwischen Pflanzenarten mit Haftorganen und Arten ohne Haftorgane zwar unterscheiden, diese Unterschiede aber nur graduell und damit nicht so groß sind, dass die Zweiteilung in epizoochore Arten und nicht-epizoochore Arten gerechtfertigt erscheint.

Zu ähnlichen Fehlinterpretationen kann es auch bei anemochoren Arten kommen: Zwar haben Arten, deren Diasporen behaart sind oder die einen Pappus besitzen, ein relativ ho-

hes Windausbreitungspotential, wenn sie mit Arten ohne morphologische Anpassungen an Windausbreitung verglichen werden (vgl. VAN DORP & al. 1996). Es gibt jedoch auch erhebliche Unterschiede im Windausbreitungspotential von Arten, deren Diasporen einen Pappus besitzen (ANDERSEN 1992). So kommen z. B. STRYKSTRA & al. (1998b) zu dem Schluss, dass *Arnica montana* trotz vorhandenem Pappus nur über Entfernungen von wenigen Metern ausgebreitet wird und ein dementsprechend niedriges Windausbreitungspotential besitzt. Hingegen konnten z. B. PLUMMER & KEEVER (1963), STÖCKLIN & BÄUMLER (1996) und BAKKER (1960 in FISCHER 1987) zeigen, dass Arten mit Diasporen des selben Bautyps über Distanzen von mehr als 100 m ausgebreitet werden. Andererseits können auch Diasporen von Arten ohne offensichtliche morphologische Anpassungen an Windausbreitung über Entfernungen von mehr als 80 m transportiert werden (BULLOCK & CLARKE 2000).

Die Interpretation der morphologischen Anpassungen der Arten in Hinblick auf ihr Ausbreitungspotential wird dadurch erschwert, dass das Ausbreitungspotential für einen bestimmten Ausbreitungsvektor nicht nur durch ein einziges Merkmal der Arten bestimmt wird. So konnten FISCHER & al. (1996) zeigen, dass die Anzahl der im Fell von Schafen gefundenen Diasporen von der Diasporenmorphologie, der Höhe des Fruchtstandes, der Anzahl der produzierten Diasporen und vom Zeitpunkt des Fruchtens abhängig ist. Auch das Windausbreitungspotential wird durch mehrere Merkmale (Höhe des Fruchtstandes, Fallgeschwindigkeit der Diasporen, Anzahl produzierter Diasporen) bestimmt (vgl. ANDERSEN 1991; BONN & al. 2000).

Neben den artspezifischen Merkmalen beeinflusst die Ausstattung einer Landschaft mit Ausbreitungsvektoren, die „dispersal infrastructure“, die Ausbreitungsfähigkeit von Arten: Viele Arten des Feuchtgrünlandes oder von Auenstandorten zeigen Anpassungen an Hydrochorie und Zoochorie. Werden durch wasserbauliche Maßnahmen Überschwemmungen verhindert und wird zudem das traditionelle Beweidungsregime aufgegeben, werden die Pflanzenarten nur noch mit einer viel geringeren Wahrscheinlichkeit hydrochor bzw. zoochor ausgebreitet. Die meisten Arten verlieren ihre Möglichkeit zur Fernausbreitung. Hingegen können Arten die gut an die Windausbreitung angepasst sind, weiterhin mit hoher Wahrscheinlichkeit über größere Distanzen ausgebreitet werden (BONN & al. 2000).

Allerdings werden die meisten Arten nicht exklusiv durch einen Ausbreitungsvektor ausgebreitet, sondern polychor. Zum Beispiel wird bei *Pulsatilla vulgaris* der behaarte, postfloral verlängerte Griffel meist als Anpassung an Windausbreitung interpretiert (ZIMMERMANN 1952 in AICHELE & SCHWEGLER 1957; LUFTENSTEINER 1982; MÜLLER-SCHNEIDER 1986). Die Experimente von SHMIDA & ELLNER (1983), FISCHER & al. (1996), KIVINIEMI (1996) und KIVINIEMI & TELENUS (1998) legen aber nahe, dass *Pulsatilla* durch den als Haftorgan wirkenden Griffel auch ein relativ hohes Potential für Epizoochorie aufweist. Methoden, die es erlauben, die Bedeutung von verschiedenen Ausbreitungsvektoren für eine Pflanzenart zu vergleichen, existieren bisher nicht.

3.1.1 Anforderungen an ein ausbreitungsbiologisches Klassifikationssystem aus „ökologischer“ Sicht

Zusammenfassend können somit folgende Anforderungen an ein ausbreitungsbiologisches Klassifikationssystem, das auf ökologische Fragestellungen anwendbar sein soll, gestellt werden:

1. Das Klassifikationssystem muss die graduellen Unterschiede im Ausbreitungspotential der Arten widerspiegeln.
2. Das Ausbreitungspotential muss für jeden Ausbreitungsvektor getrennt betrachtet werden.
3. Um die Anwendbarkeit und Handhabung zu erleichtern, sollte das Ausbreitungspotential ein artspezifisches Merkmal sein und nicht von Standortbedingungen wie Diasporenproduktion der Populationen, Habitatqualität, Isolation der Habitate voneinander oder der Ausstattung einer bestimmten Landschaft mit Ausbreitungsvektoren abhängig sein.
Allerdings sollte es im Rahmen der weiteren Anwendung möglich sein, die genannten Parameter zusätzlich zu berücksichtigen, um z. B. ausbreitungsbiologische Unterschiede verschiedener Landschaften oder Landnutzungssysteme untersuchen zu können.
4. Das Klassifikationssystem sollte sowohl den Vergleich verschiedener Pflanzenarten hinsichtlich eines Ausbreitungsvektors, als auch den Vergleich der relativen Bedeutung verschiedener Ausbreitungsvektoren für eine bestimmte Pflanzenart ermöglichen.

3.1.2 Quantifizierung des Ausbreitungspotentials anhand von Ausbreitungsdistanzspektren

Für jeden Ausbreitungstyp müssen unterschiedliche morphologische Merkmale bzw. Merkmalskombinationen betrachtet werden, um Aussagen zum Ausbreitungspotential einer Pflanzenart für den betrachteten Ausbreitungstyp treffen zu können (Übersichtstabelle in BONN & al. 2000). So sind die Merkmale Fallgeschwindigkeit der Diasporen und Höhe des Fruchtstandes zwar für das Windausbreitungspotential einer Pflanzenart relevant (vgl. ANDERSEN 1991), aus ihnen sind aber kaum Rückschlüsse auf das Ausbreitungspotential für Endozoochorie möglich. Der oben geforderte Vergleich der Bedeutung verschiedener Ausbreitungsvektoren kann deshalb nicht anhand morphologischer Merkmale erfolgen, es muss eine andere, allen Ausbreitungstypen gemeinsame Messgröße verwendet werden.

Eine Möglichkeit dazu bieten Ausbreitungsdistanzspektren, die -zumindest prinzipiell- für jeden Ausbreitungstyp gemessen oder modelliert werden können. Abbildung 10 zeigt ein solches Spektrum, aus dem hervorgeht, wie viele Diasporen in einer beliebigen Entfernung

gelandet sind. Aus dem kumulativen Spektrum kann der Anteil der Diasporen abgelesen werden, welcher weiter als die jeweilige Referenzdistanz ausgebreitet wird. Außerdem können Werte wie die mittlere, mediane oder modale Ausbreitungsdistanz, die maximal erreichte Distanz oder auch das 99 % Perzentil (= Distanz innerhalb der 99 % aller Diasporen gelandet sind) zur Charakterisierung der Ausbreitungsdistanzspektren verwendet werden.

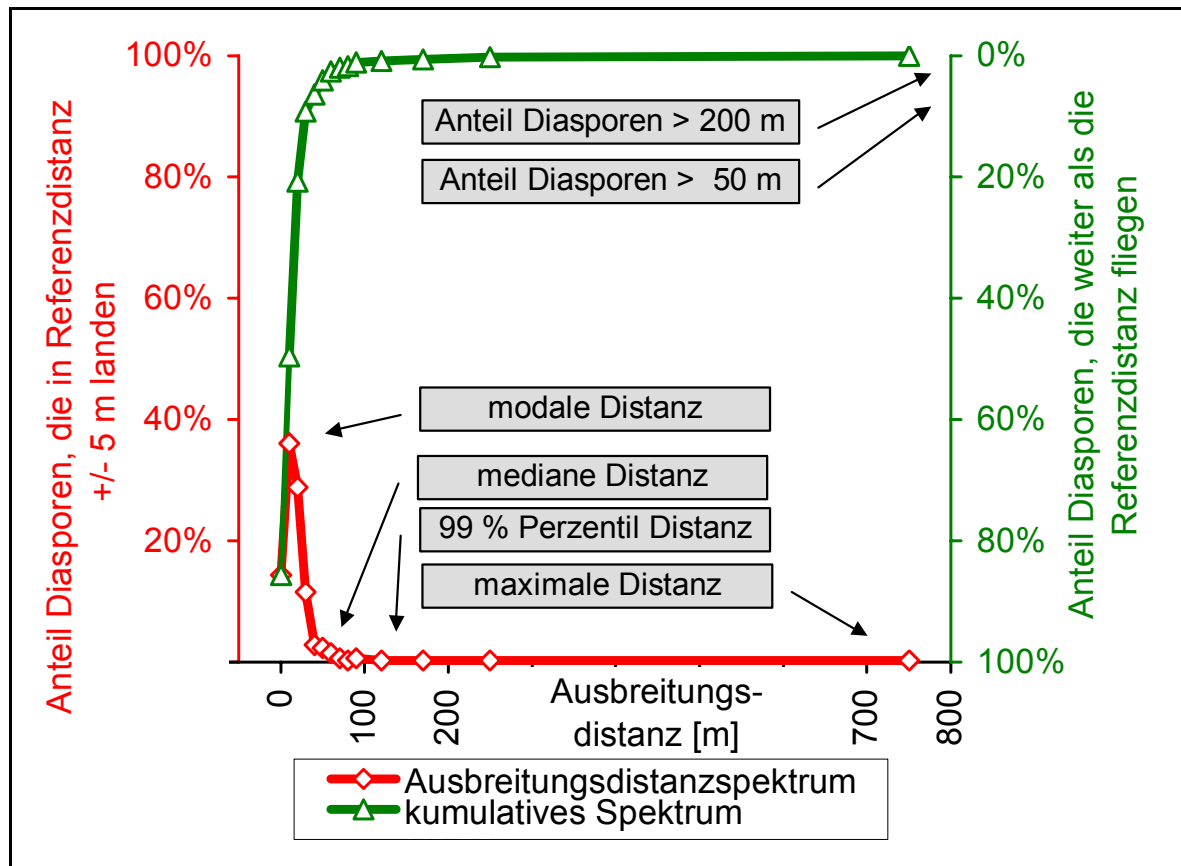


Abbildung 10: Exemplarisches Ausbreitungsdistanzspektrum und mögliche Messgrößen für das Ausbreitungspotential von Pflanzenarten

Grundsätzlich können alle der genannten Messgrößen herangezogen werden, um das Ausbreitungspotential von Arten zu charakterisieren. Für viele Anwendungen erscheint es jedoch vorteilhaft, den Anteil der Diasporen, die eine vorab definierte Referenzdistanz erreichen, als Maß für das Ausbreitungspotential zu verwenden, weil die Referenzdistanz dann der jeweiligen Fragestellung angepasst werden kann. Bei Anwendungen im Rahmen der Metapopulationstheorie sollte die Referenzdistanz z. B. die typische Entfernung zwischen zwei Habitaten darstellen. Soll hingegen die postglaziale Wanderungsgeschwindigkeit von Pflanzenarten in Beziehung zu ihrem Ausbreitungspotential gesetzt werden, müssen Referenzdistanzen im Bereich von mehreren 100 m bis zu einigen Kilometern betrachtet werden (vgl. BENNET 1998; CLARK 1998; HIGGINS & RICHARDSON 1999).

Die Messung des Ausbreitungspotentials als Anteil der Diasporen, der eine bestimmte Referenzdistanz erreicht, ist weiterhin von Vorteil, da diese Größe weniger stark von der Anzahl der Wiederholungen abhängig ist, als es z. B. die maximale Ausbreitungsdistanz oder das 99 % Perzentil sind.

3.2 Methoden

3.2.1 Modellierung von Ausbreitungsdistanzspektren

Da Distanzspektren nur unter extrem großem Arbeitsaufwand empirisch zu erheben sind (JACKEL & POSCHLOD 1994; BULLOCK & CLARKE 2000), werden sie mit Hilfe des in Kapitel 2 vorgestellten Simulationsmodells der Windausbreitung berechnet. In PAPPUS werden die Pflanzenarten über die Merkmale Fallgeschwindigkeit der Diasporen (V_{term}) und Höhe des Fruchtstandes (H_{rel}) charakterisiert. Um Unterschiede im Ausbreitungspotential verschiedener Pflanzenarten quantifizieren zu können, wurden diese beiden Merkmale in Simulationsrechnungen systematisch verändert und die Auswirkungen auf die Ausbreitungsdistanzspektren analysiert. Tabelle 7 zeigt die in den Simulationen verwendeten Werte der beiden Artmerkmale.

Tabelle 7: Fallgeschwindigkeiten der Diasporen (V_{term}) und Anfangshöhe der Ausbreitung (H_{rel}), die in den Simulationen verwendet wurden

Die Fallgeschwindigkeit während eines Fluges wurde in den Simulationen zufällig um +/- 33 % gegenüber dem in der Tabelle genannten Mittelwert variiert, um eine innerartliche Variabilität der Fallgeschwindigkeiten der Diasporen zu berücksichtigen.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
V_{term} [m/s]	0,1	0,15	0,2	0,3	0,4	0,6	0,8	1,2	1,6	2,4	3,2
H_{rel} [m]	0,1	0,2	0,4	0,6	0,8	1,0	1,6	3,2	6,4	12,8	25,6

In den Simulationsrechnungen wurden für jede der 121 möglichen Kombinationen aus 11 V_{term} - und 11 H_{rel} -Werten Ausbreitungsdistanzspektren berechnet, die auf jeweils 2.000 simulierten Flügen beruhen. Jede der 121 Kombinationen steht stellvertretend für alle Pflanzenarten mit den entsprechenden Merkmalsausprägungen.

Um Unterschiede des Windausbreitungspotentials bei unterschiedlichen Wetterlagen und in unterschiedlichen Landschaften quantifizieren zu können, wurden die Simulationsrechnungen für eine ebene und eine hügelige Landschaft, sowie für unterschiedliche Wetterlagen durchgeführt (Tabelle 8).

Tabelle 8: Wetterlagen und Landschaften, welche in den Simulationen berücksichtigt werden

Wetterlagen	
labile Atmosphäre	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere Windgeschwindigkeit von 1,5 m/s • thermische Turbulenzen und Aufwinde • entsprechend der Turbulenz-Messung vom 22.10.1998 (vgl. Abbildung 2 unten)
extrem labile Atmosphäre	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere Windgeschwindigkeit von 4,5 m/s • sehr starke thermische Turbulenzen und Aufwinde • da keine Turbulenzmessungen für eine solche Wetterlage vorlagen, wurde der Verlauf des Windvektors aus der Turbulenz-Messung vom 22.10.1998 abgeleitet (Multiplikation der vertikalen Windgeschwindigkeit mit fünf; der horizontalen mit drei)
windiges Wetter	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere Windgeschwindigkeit von 6,5 m/s • vorwiegend mechanisch erzeugte Turbulenzen, keine thermischen Aufwinde • entsprechend der Turbulenz-Messung vom 09.09.1998
stürmisches Wetter	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere Windgeschwindigkeit von 7,5 m/s • mechanisch erzeugte Turbulenzen, keine thermische Turbulenz, keine Aufwinde • entsprechend der Turbulenz-Messung vom 29.10.2000 (vgl. Abbildung 2 oben)
extrem stürmisches Wetter	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere Windgeschwindigkeit von 15 m/s; Böen bis 120 km/h • mechanisch erzeugte Turbulenzen, keine thermische Turbulenz, keine Aufwinde • da keine Turbulenzmessungen für eine solche Wetterlage vorlagen, wurde der Verlauf des Windvektors aus der Turbulenz-Messung vom 29.10.2000 abgeleitet (Multiplikation der vertikalen u. horizontalen Windgeschwindigkeit mit zwei)
ungünstige Bedingungen	<ul style="list-style-type: none"> • mittlere Windgeschwindigkeit von 2 m/s • wenig, ausschließlich mechanisch erzeugte Turbulenzen • entsprechend der Turbulenz-Messung vom 8.10.1998
typisches Jahr	<ul style="list-style-type: none"> • 50 % der Diasporen werden bei „labiler Atmosphäre“, 10 % bei „extrem labiler Atmosphäre“, 35 % bei „windigem Wetter“ und 5 % bei „stürmischem Wetter“ ausgebreitet
Landschaften	
eben	<ul style="list-style-type: none"> • ebene, mit Grünland bedeckte Landschaft ohne Höhenunterschiede
hügelig	<ul style="list-style-type: none"> • Diasporenquelle auf 20 m hohem, mit Grünland bewachsenem Hügel gelegen, dessen Hänge mit 40° abfallen
typische Landschaft	<ul style="list-style-type: none"> • 50 % der Diasporen werden in der „ebenen“ und 50 % in der „hügeligen“ Landschaft ausgebreitet

3.2.2 Berechnung des Windausbreitungspotentials

Für jedes der simulierten Ausbreitungsdistanzspektren wurde der Anteil der Diasporen ermittelt, der weiter als eine vorab definierte Referenzdistanz ausgebreitet wurde. Dieser Anteil wird als Maß für das Windausbreitungspotential für die entsprechende Referenzdistanz betrachtet.

Die Berechnungen wurden für sieben verschiedene Referenzdistanzen durchgeführt (25, 50, 100, 200, 400, 800 und 1600 m), um den Einfluss der Referenzdistanz auf das Ausbreitungspotential untersuchen zu können.

3.2.3 Berechnung eines artspezifischen Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials

Das Ergebnis der in Kapitel 3.2.2 beschriebenen Berechnungen ist der Anteil der Diasporen einer Pflanzenart, der eine bestimmte Referenzdistanz erreicht. Dieser Wert ist von der jeweiligen Wetterlage und der betrachteten Landschaft abhängig, so dass die Berechnungen bei jeder Änderung der Ausgangsbedingungen neu durchgeführt werden müssen. Dies ist nicht nur zeit- und rechenaufwendig, sondern schränkt die Anwendbarkeit auf solche Situationen ein, für die Turbulenzmessungen und Landschaftsmodelle der Umgebung der Startorte vorliegen. Um jedoch ökologische Fragestellungen wie:

- Welche Merkmale müssen Pflanzenarten aufweisen, damit sie gut durch Wind ausgebreitet werden?
- Werden behaarte oder geflügelte Diasporen besser durch Wind ausgebreitet?
- Hat *Hieracium pilosella* oder *Taraxacum officinale* eine höhere Wahrscheinlichkeit durch Wind fernausgebreitet zu werden?
- Welche relative Bedeutung haben Anemochorie und Zoochorie für die Ausbreitung von *Pulsatilla vulgaris*?

beantworten zu können, ist es nicht unbedingt erforderlich, den genauen Anteil der Diasporen zu kennen, die eine bestimmte Entfernung erreichen. Es reicht vielmehr aus, die relativen Ausbreitungspotentiale verschiedener Arten (bzw. Ausbreitungstypen) zu beschreiben und auf einer ordinalen Skala miteinander zu vergleichen. Dazu wird im Folgenden ein artspezifischer Zeigerwert des Windausbreitungspotentials berechnet, der ohne weitere Datenerhebungen oder Berechnungen anwendbar ist.

Der Zeigerwert soll das Windausbreitungspotential einer Pflanzenart während eines „typischen“ Jahres in einer „typischen“ Landschaft charakterisieren. In den Simulationen ist ein „typisches“ Jahr aus den vier Wetterlagen „labile Atmosphäre“, „extrem labile Atmosphäre“, „windiges Wetter“ und „extrem stürmisches Wetter“ zusammengesetzt, die unterschiedlich häufig auftreten. Deshalb werden auch unterschiedlich viele Diasporen während der einzelnen Wetterlagen ausgebreitet (vgl. Tabelle 8). Die in der Tabelle genannten Ausbreitungswahrscheinlichkeiten basieren auf vorläufigen, groben Schätzungen und können geändert werden, wenn genauere Daten verfügbar sind. Für die Windausbreitung „ungünstige Bedingungen“ (Tabelle 8) werden nicht berücksichtigt, da hier kaum zusätzliche Unterschiede im Fernausbreitungspotential (Distanzen > 100 m) zwischen den Arten auftreten.

Eine „typische Landschaft“ setzt sich in den Simulationen aus zwei Elementen zusammen, der für die Windausbreitung ungünstigen „flachen Landschaft“ und der günstigeren „hügeligen Landschaft“ (vgl. Tabelle 8). Die Topographie vieler Landschaften wird zwischen diesen beiden „extremen“ Landschaften liegen. Für beide wurden jeweils 2.000 Flüge bei der dem „typischen Jahr“ entsprechenden Wetterlage simuliert und daraus der Anteil der

Diasporen berechnet, der eine der sieben oben genannten Ausbreitungsdistanzen erreicht. Dieser Anteil wird über das in Tabelle 9 genannte Zuordnungsschema in einen ordinalen Wert transformiert und dieser als Zeigerwert des Windausbreitungspotentials bezeichnet.

Tabelle 9: Zuordnungsschema, mit dem der Zeigerwert des Windausbreitungspotentials aus dem Anteil der Diasporen, welche die Referenzdistanz erreichen, abgeleitet wird

Anteil der Diasporen, welche die Referenzdistanz erreichen	Zeigerwert des Windausbreitungspotentials
< 0,002	0 (extrem niedrig)
0,002 - 0,004	1 (sehr niedrig)
0,004 - 0,008	2 (niedrig)
0,008 - 0,016	3 (mäßig niedrig)
0,016 - 0,032	4 (mittel - niedrig)
0,032 - 0,064	5 (mittel - hoch)
0,064 - 0,128	6 (mäßig hoch)
0,128 - 0,256	7 (hoch)
0,256 - 0,512	8 (sehr hoch)
> 0,512	9 (extrem hoch)

3.2.4 Klassifikation der Diasporenmorphologie und des Ausbreitungstyp

Für insgesamt 335 Pflanzenarten konnte das Windausbreitungspotential nach der oben beschriebenen Methode berechnet werden, da für diese Arten sowohl Angaben zur Fallgeschwindigkeit der Diasporen (Tabelle A-1 im Anhang), als auch zur Anfangshöhe der Ausbreitung (Tabelle A-2) vorlagen. Für diese 335 Arten wurde mit Hilfe einer ausbreitungsbiologischen Datenbank (BONN & al. 2000) geprüft, ob sie von anderen Autoren als „anemochor“ klassifiziert worden sind. Außerdem wurden Angaben zu morphologischen Merkmalen der Diasporen aus Literaturangaben und Abbildungen der Diasporen (BROUWER & STÄHLIN 1975; JÄGER & al. 1991) zusammengestellt. Dabei wurden die in Tabelle 10 genannten Merkmale unterschieden, die von den meisten Autoren als Spezialisierung in Hinblick auf Windausbreitung interpretiert werden (z. B. MÜLLER-SCHNEIDER 1977; VAN DER PIJL 1982; BONN & POSCHLOD 1998). Wies eine Diaspore mehr als eines der genannten Merkmale auf oder produzierte eine Art mehr als einen Diasporen-Typ, so wurde nur der in obiger Liste zuerst genannte Diasporen-Typ in den Analysen berücksichtigt (vgl. Tabelle A-2).

Tabelle 10: Diasporen-Typen, die sich nach ihrer Spezialisierung in Hinblick auf Windausbreitung unterscheiden

- behaarte Diasporen
- kleine Diasporen (Länge < 1 mm)
- geflügelte Diasporen
- aufgeblasene Diasporen (mit Hohlräumen)
- keine Spezialisierung

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Einfluss der Referenzdistanz auf das Windausbreitungspotential

In Abbildung 11 ist der Einfluss der Referenzdistanz auf das Windausbreitungspotential dargestellt. Bei gleichen Bedingungen (ebene Landschaft, labile Atmosphäre mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden; vgl. Tabelle 8) nimmt der Anteil der Diasporen, welcher die jeweilige Referenzdistanz erreicht, mit zunehmender Distanz ab. So erreichen z. B. etwa 15 % der Diasporen, die aus 0,8 m Höhe mit einer Fallgeschwindigkeit von 0,4 m/s ausgebreitet werden, eine Distanz von 25 m (Abbildung 11a). Bei 200 m nimmt dieser Anteil auf etwa 10 % (Abbildung 11d) und bei 800 m auf etwa 7 % (Abbildung 11f) ab.

Das Windausbreitungspotential wird dabei sowohl von der Fallgeschwindigkeit, als auch von der Anfangshöhe der Ausbreitung beeinflusst, wie in Abbildung 11 zu sehen ist. Betrachtet man allerdings Diasporen mit Fallgeschwindigkeiten von weniger als 0,4 m/s und große Referenzdistanzen, fällt auf, dass die Ausbreitungshöhe nur noch einen geringen Einfluss auf das Windausbreitungspotential hat. Zum Beispiel ändert sich das Windausbreitungspotential für eine Referenzdistanz von 800 m bei Diasporen mit einer Fallgeschwindigkeit von 0,2 m/s kaum, unabhängig davon, ob sie von 0,1 m oder 0,8 m Anfangshöhe ausgebreitet werden (Abbildung 11f). Das Windausbreitungspotential nimmt bei der gleichen Entfernung jedoch stark ab, wenn die Fallgeschwindigkeit von beispielweise 0,1 m/s auf 0,8 m/s, also um denselben Faktor, ansteigt.

Bei der Wetterlage mit thermischen Aufwinden, die der Simulation zugrunde liegt, ist der „tail of the distribution“ langgestreckt, bzw. sind die Unterschiede im Anteil der Diasporen einer Art, die 200, 400 oder 800 m erreichen, nur gering. Sie betragen beispielsweise bei einer Höhe von 0,4 m und einer Fallgeschwindigkeit von 0,4 m/s in allen drei Fällen zwischen 6,4 und 12,8% (vgl. Abbildung 11d-f).

Anteil: <0,002	WArP 0
Anteil: 0,002-0,004	WArP 1
Anteil: 0,004-0,008	WArP 2
Anteil: 0,008-0,016	WArP 3
Anteil: 0,016-0,032	WArP 4
Anteil: 0,032-0,064	WArP 5
Anteil: 0,064-0,128	WArP 6
Anteil: 0,128-0,256	WArP 7
Anteil: 0,256-0,512	WArP 8
Anteil: >0,512	WArP 9

Legende zu Abbildung 11 bis
Abbildung 13

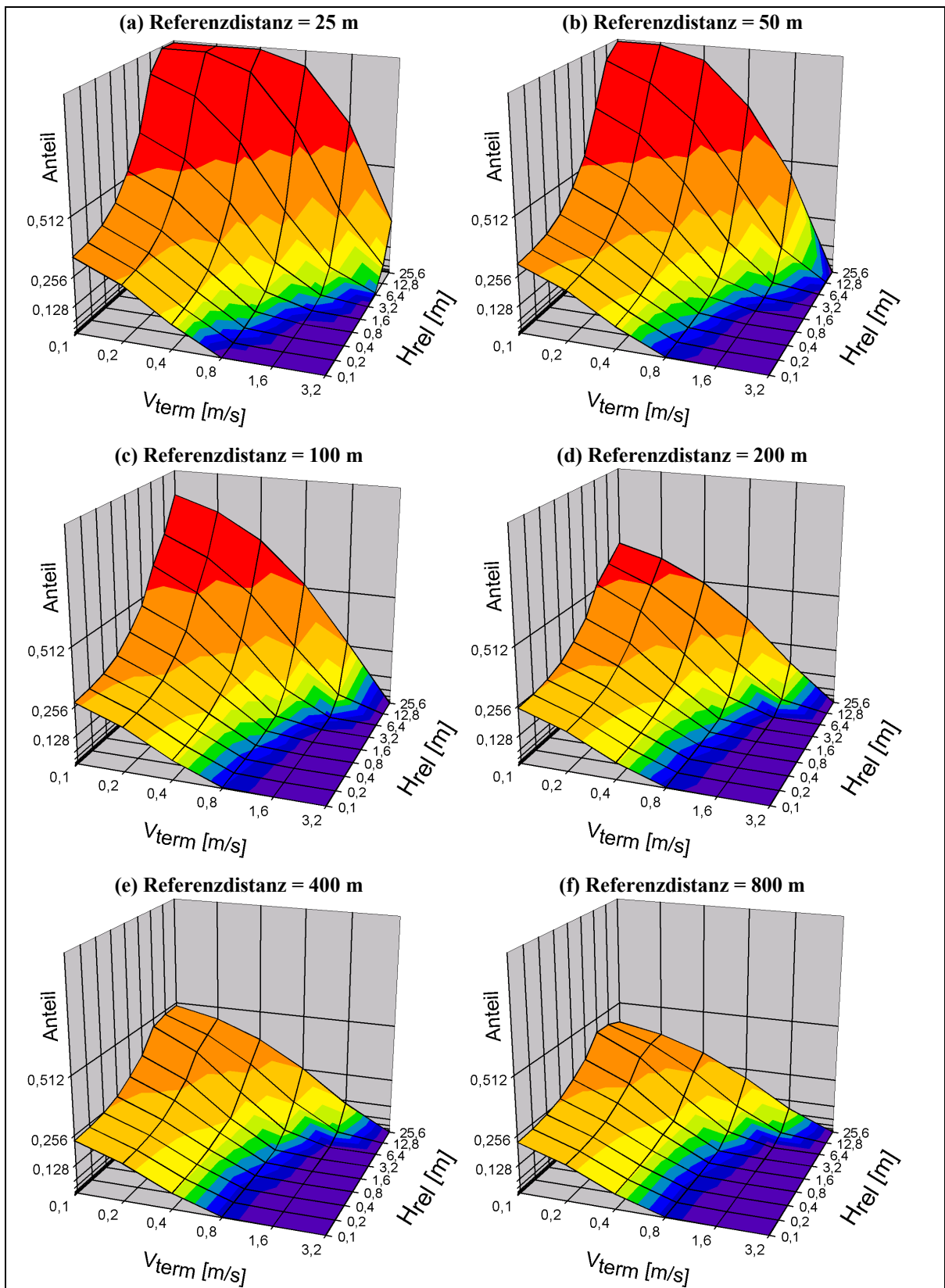


Abbildung 11: Anteile von Diasporen, die in ebener Landschaft bei „labiler Atmosphäre“ Referenzdistanzen zwischen 25 m und 800 m erreichen

Legende auf Seite 44

3.3.2 Windausbreitungspotential bei verschiedenen Wetterlagen

Die Wetterlage ist ein weiterer wichtiger Faktor, welcher die Ausbreitungsdistanzspektren und damit die Ausbreitungspotentiale beeinflusst. In Abbildung 12 wird dies exemplarisch für verschiedene Wetterlagen und eine Referenzdistanz von 100 m gezeigt. Der starke Einfluss der Wetterlagen auf das Windausbreitungspotential wird durch den unterschiedlichen Kurvenverlauf in den sechs Diagrammen auf den ersten Blick deutlich. So beträgt der Anteil der Diasporen, die bei einer Anfangshöhe von 0,4 m (= niedrigwüchsige Arten) und einer Fallgeschwindigkeit von 0,4 m/s eine Referenzdistanz von 100 m erreichen, bei der „labilen Atmosphäre“ über 6 % (Abbildung 12a). Hingegen legte in den Simulationen von „windigem“ bzw. „extrem stürmischem Wetter“ oder von „ungünstigen Bedingungen“ keine der 2.000 ausgebreiteten Diasporen diese Entfernung zurück (Abbildung 12c, d, e).

Die „labile Atmosphäre“ (Abbildung 12a) und das „windige Wetter“ (Abbildung 12c) können als typisch für die während der Ausbreitungsperiode vieler Arten anzutreffenden Wetterlagen angesehen werden. Bei der betrachteten Referenzdistanz von 100 m ist das Windausbreitungspotential von Arten, deren Fruchtstandhöhe weniger als 6,4-12,8 m beträgt, in der „labilen Atmosphäre“ deutlich höher, als bei „windigem Wetter“. Für Bäume ($H_{\text{rel}} > 6,4-12,8$ m) ist für die Fernausbreitung über Distanzen von mehr als 100 m das „windige Wetter“ hingegen etwas günstiger, als die „labile Atmosphäre“: Arten mit $H_{\text{rel}} = 12,8$ m und $V_{\text{term}} = 1,6$ m/s (z. B. *Tilia spec.*) erreichen die Referenzdistanz bei diesem Wetter mit einer Wahrscheinlichkeit von mehr als 12 %, während sie in der „labilen Atmosphäre“ dies nur mit einer Wahrscheinlichkeit ca. 5 % tun. In der „labilen Atmosphäre“ erreichen niedrigwüchsige Arten die Referenzdistanz von 100 m nur dann mit einer Wahrscheinlichkeit $> 0,2$ % (= Obergrenze von WARP 1, vgl. Tabelle 9), wenn die Fallgeschwindigkeit kleiner als etwa 0,8-1,6 m/s ist. Bei „windigem Wetter“ erreichen die niedrigwüchsigen Arten die Referenzdistanz von 100 m nur dann mit einer Wahrscheinlichkeit $> 0,2$ %, wenn die Fallgeschwindigkeit kleiner als etwa 0,2 m/s ist.

Im Gegensatz zu den beiden bisher besprochenen Wetterlagen treten eine „extrem labile Atmosphäre“ (Abbildung 12b) oder das „extrem stürmische Wetter“ (Abbildung 12d) nur sehr selten im Jahresverlauf auf. Der Anteil der Diasporen, der eine Distanz von 100 m erreicht, liegt in der „extrem labilen Atmosphäre“ bei allen Arten wesentlich höher als bei „extrem stürmischem Wetter“.

Die Ausbreitungspotentiale bei „extrem stürmischem Wetter“ (Abbildung 12d) liegen sogar unter denen, die für „windiges Wetter“ (Abbildung 12c), für die „labile Atmosphäre“ (Abbildung 12a) oder „ungünstige Bedingungen“ (Abbildung 12e) berechnet wurden. Diasporen niedrigwüchsiger Arten haben bei „ungünstigen Bedingungen“ nur dann eine Chance, eine Entfernung von mehr als 100 m zu erreichen, wenn sie eine Fallgeschwindigkeit von weniger als etwa 0,2-0,4 m/s aufweisen. Bei Ausbreitungshöhen über 6,4-12,8 m unterscheiden sich die Ausbreitungspotentiale der beiden zuletzt genannten Wetterlagen kaum (Abbildung 12d).

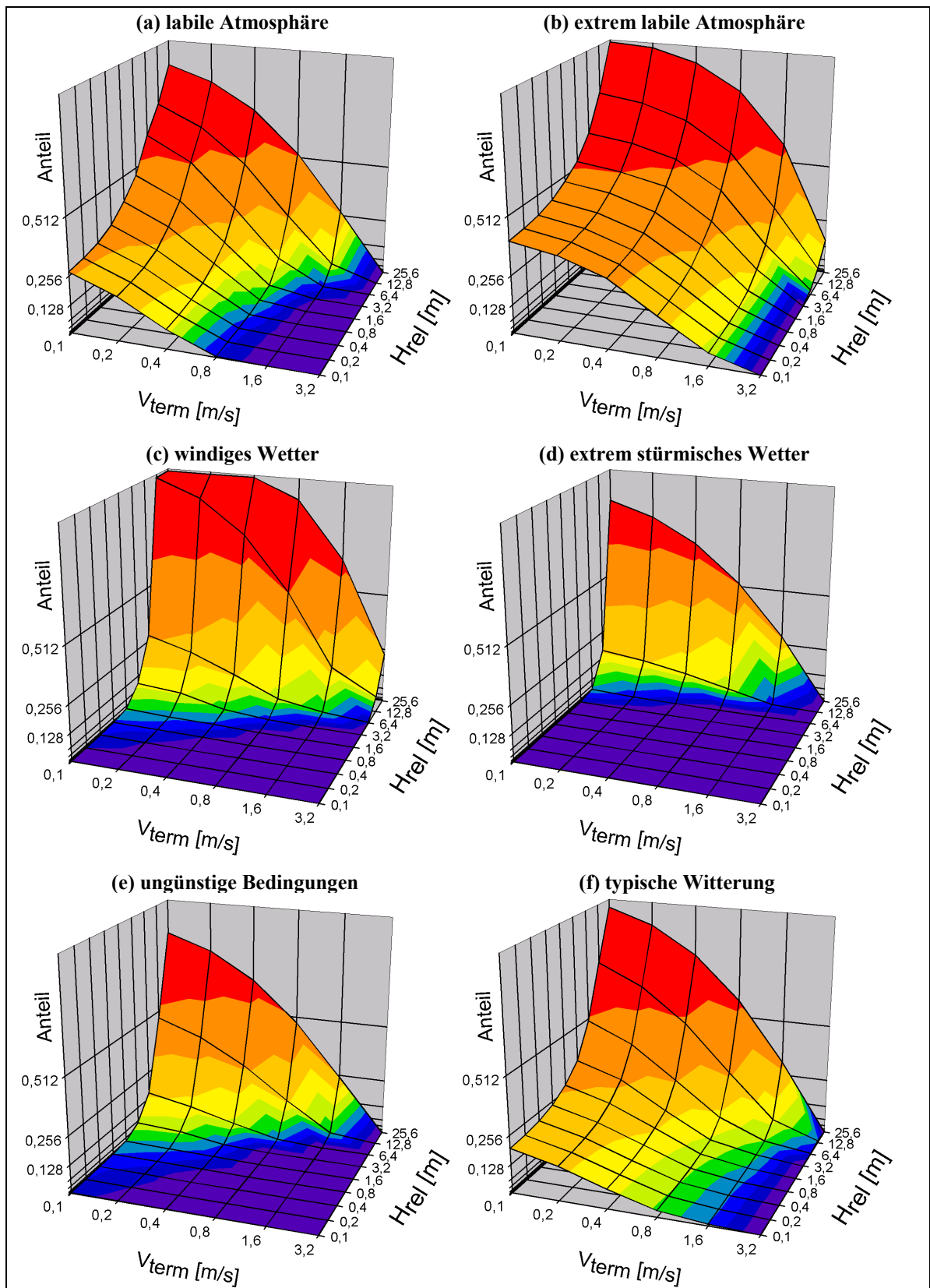


Abbildung 12: Anteile von Diasporen, die in ebener Landschaft bei unterschiedlichen Wetterlagen eine Referenzdistanz von 100 m erreichen

Legende auf Seite 44

Zum Vergleich zeigt Abbildung 12f außerdem den Anteil der Diasporen, welcher die Referenzdistanz von 100 m bei dem Witterungsverlauf erreichen, welcher der Berechnung des Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials zugrunde liegt („typisches Jahr“; vgl. Kapitel 3.3.3 und Tabelle 8).

Betrachtet man größere Referenzdistanzen, können sich die Unterschiede im Ausbreitungspotential bei verschiedenen Wetterlagen verstärken: Sowohl bei „labiler Atmosphäre“ als auch bei „extrem stürmischem Wetter“ erreichen etwa 25 % der Diasporen mit einer Fallgeschwindigkeit von 1,6 m/s, die von 25,6 m Anfangshöhe ausgebreitet werden, eine Referenzdistanz von 100 m (Abbildung 12a und d). Hingegen unterscheiden sich die entsprechenden Anteile deutlich, wenn eine Referenzdistanz von 800 m betrachtet wird (Abbildung 13): etwa 7 % („labile Atmosphäre“) bzw. 2 % („extrem stürmisches Wetter“). Auch diese Referenzdistanz wird von allen Pflanzenarten bei „labiler Atmosphäre“ deutlich häufiger erreicht als bei „extrem stürmischem Wetter“.

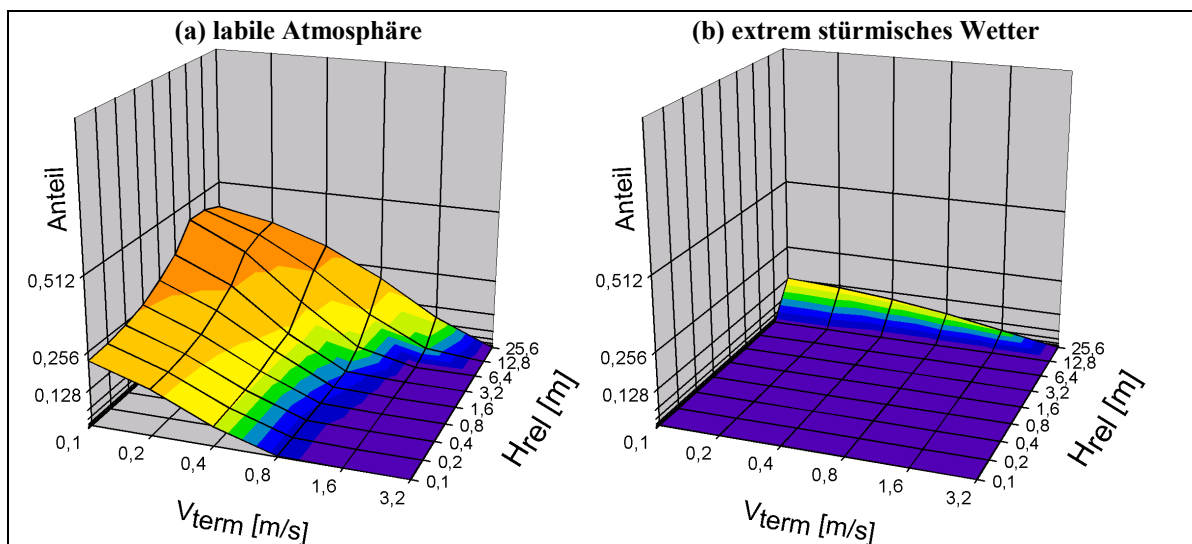


Abbildung 13: Anteile von Diasporen, die in ebener Landschaft bei unterschiedlichen Wetterlagen eine Referenzdistanz von 800 m erreichen

Legende auf Seite 44

3.3.3 Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials

Im vorigen Kapitel wurde die Wahrscheinlichkeit, mit der Diasporen eine Referenzdistanz erreichen, für bestimmte durch Wetter und Landschaft genau definierte Situationen berechnet.

Um das Windausbreitungspotential von Pflanzenarten während eines „typischen“ Jahres in einer „typischen“ Landschaft zu quantifizieren, wurden Ausbreitungsdistanzspektren für mehrere Wetterlagen und Landschaften modelliert und aus diesen Werten ein gewichteter

Mittelwert berechnet, der in den ordinal skalierten Zeigerwert des Windausbreitungspotentials transformiert wurde (vgl. Kapitel 3.2.3). In Abbildung 14 sind die so berechneten Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials für eine Referenzdistanz von 100 m ($WArP_{100}$), in Abbildung 15 für eine Distanz von 800 m ($WArP_{800}$) dargestellt. Bei beiden Referenzdistanzen nimmt das Windausbreitungspotential (genauer: der Zeigerwert des Windausbreitungspotentials) von hochwüchsigen Arten mit geringer Fallgeschwindigkeit hin zu niedrigwüchsigen Arten mit hoher Fallgeschwindigkeit ab.

In den Abbildungen sind außerdem 335 Pflanzenarten entsprechend der mittleren Anfangshöhe der Ausbreitung (Höhe des Fruchtstandes) und der mittleren Fallgeschwindigkeit ihrer Diasporen eingetragen. Arten, die in der Literatur als „anemochor“ klassifiziert wurden, sind entsprechend gekennzeichnet. Nur 17 von 335 Pflanzenarten wurden von in keiner der berücksichtigten Datenquellen (vgl. Tabelle A-2) als anemochor bezeichnet. Die als anemochor geltenden Arten weisen eine erhebliche Variabilität ihrer Windausbreitungspotentiale auf: 38 % der 318 von anderen Autoren als „anemochor“ klassifizierten Arten haben ein nur niedriges Windausbreitungspotential ($WArP_{100} \leq 2$) und 6 % sogar ein extrem niedriges Windausbreitungspotential auf ($WArP_{100} = 0$).

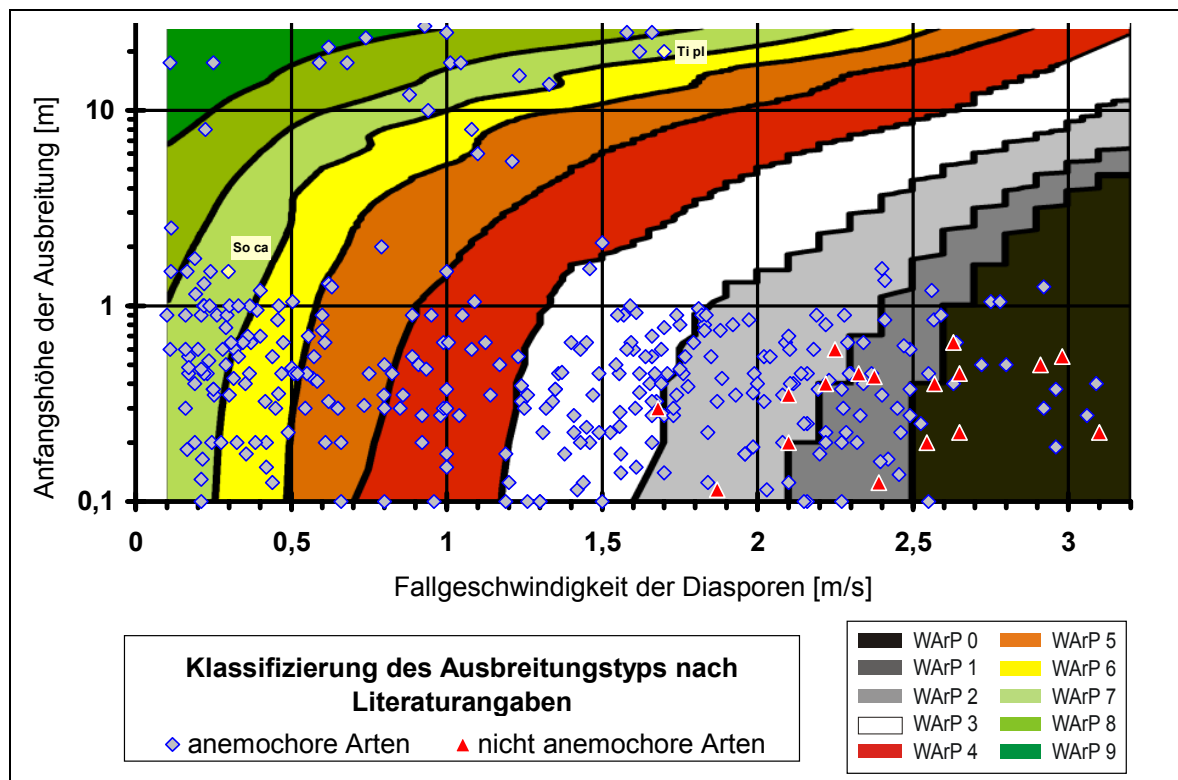


Abbildung 14: Zeigerwert des Windausbreitungspotentials für eine Referenzdistanz von 100 m ($WArP_{100}$)

335 Pflanzenarten sind entsprechend der mittleren Höhe ihres Fruchtstandes (Anfangshöhe der Ausbreitung) und der mittleren Fallgeschwindigkeit ihrer Diasporen im Diagramm eingetragen.

(So ca: *Solidago canadensis*; Ti pl: *Tilia platyphyllos*)

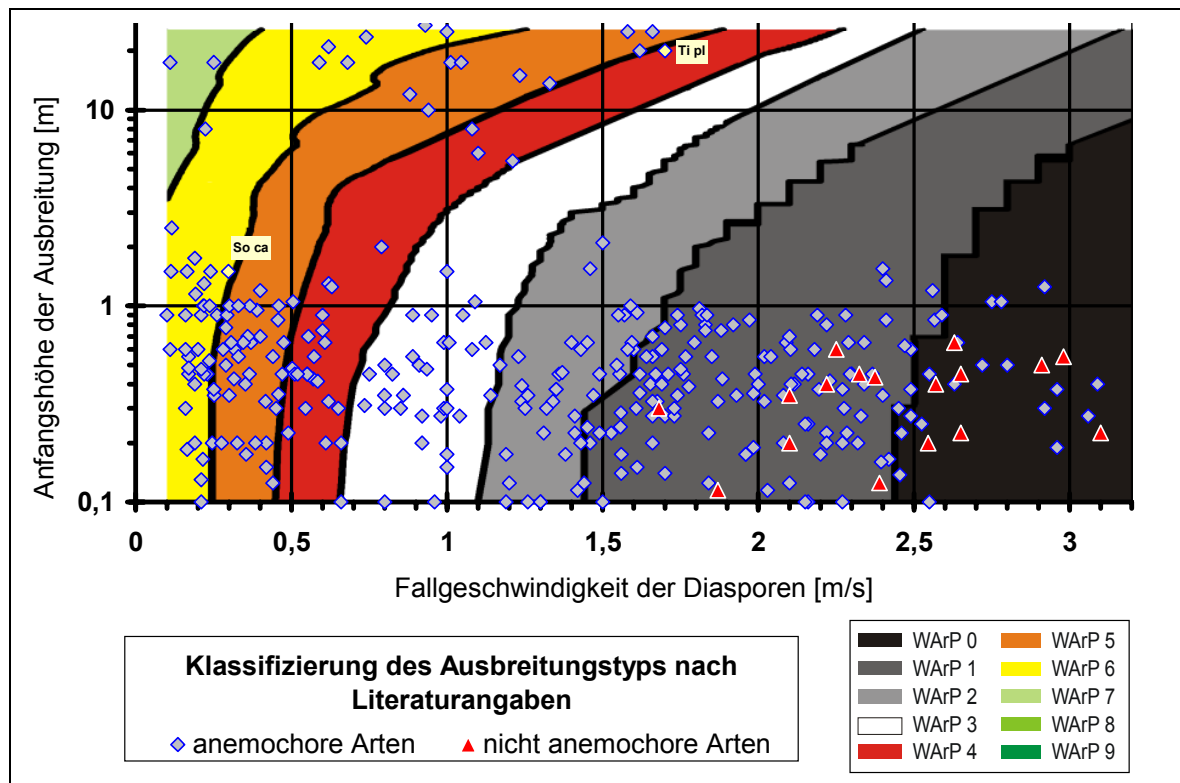


Abbildung 15: Zeigerwert des Windausbreitungspotentials für eine Referenzdistanz von 800 m (WARP₈₀₀)

335 Pflanzenarten sind entsprechend der mittleren Höhe ihres Fruchtstandes (Anfangshöhe der Ausbreitung) und der mittleren Fallgeschwindigkeit ihrer Diasporen im Diagramm eingetragen.

(So ca: *Solidago canadensis*; Ti pl: *Tilia platyphyllos*)

3.3.4 Zusammenhänge zwischen Windausbreitungspotential und Diasporenmorphologie

In Abbildung 16 sind die bereits im vorigen Kapitel analysierten 335 Pflanzenarten hinsichtlich der morphologischen Spezialisierung ihrer Diasporen in Hinblick auf die Windausbreitung klassifiziert (vgl. auch Tabelle A-2). Die Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials (WARP₁₀₀) der fünf durch ihre Diasporenmorphologie unterschiedenen Artengruppen überlappen sich deutlich, in jeder Zeigerwertklasse kommen mehrere Artengruppen vor und diese sind in der Regel auf mehrere Klassen des Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials verteilt. Zur genaueren Analyse zeigt Abbildung 17 die Häufigkeiten der zehn Klassen des WARP₁₀₀ hinsichtlich der unterschiedenen Diasporen-Typen.

Arten mit behaarten Diasporen weisen im Durchschnitt das höchste Windausbreitungspotential auf: 60 % haben ein (mäßig) hohes Windausbreitungspotential (WARP₁₀₀ ≥ 6). Jedoch zeigen auch mehr als 10 % dieser Arten ein nur (mäßig) niedriges Windausbrei-

tungspotential ($WArP_{100} \leq 3$). Arten mit geflügelten Diasporen zeigen eine hohe Variabilität hinsichtlich ihres Windausbreitungspotentials. Mehr als 30 % dieser Arten haben ein (mäßig) hohes Windausbreitungspotential ($WArP_{100} \geq 6$), aber auch fast 50 % ein nur (mäßig) niedriges Windausbreitungspotential ($WArP_{100} \leq 3$). Bei den Arten mit geflügelten Diasporen und hohem Windausbreitungspotential handelt es sich vor allem um Bäume ($H_{rel} > 6,4-12,8$ m), bei denen mit niedrigem Windausbreitungspotential hingegen meist um Arten mit Ausbreitungshöhen von weniger als 1 m (Abbildung 16). Arten mit kleinen Diasporen weisen ebenfalls eine beträchtliche Variabilität hinsichtlich ihrer Windausbreitungspotentiale auf: Mehr als 20 % dieser Arten haben ein (mäßig) hohes ($WArP_{100} \geq 6$) und mehr als 60 % ein (mäßig) niedriges Windausbreitungspotential ($WArP_{100} \leq 3$). Nur drei Arten haben aufgeblasene Diasporen, die alle durch ein niedriges Windausbreitungspotential ($WArP_{100} = 2$) charakterisiert sind. Die Arten ohne eine der genannten Spezialisierungen weisen im Vergleich zu den anderen Gruppen das niedrigste Windausbreitungspotential auf. Mehr als 90 % dieser Arten haben ein (mäßig) niedriges ($WArP_{100} \leq 3$), jedoch keine der Arten ein (mäßig) hohes Windausbreitungspotential ($WArP_{100} \geq 6$).

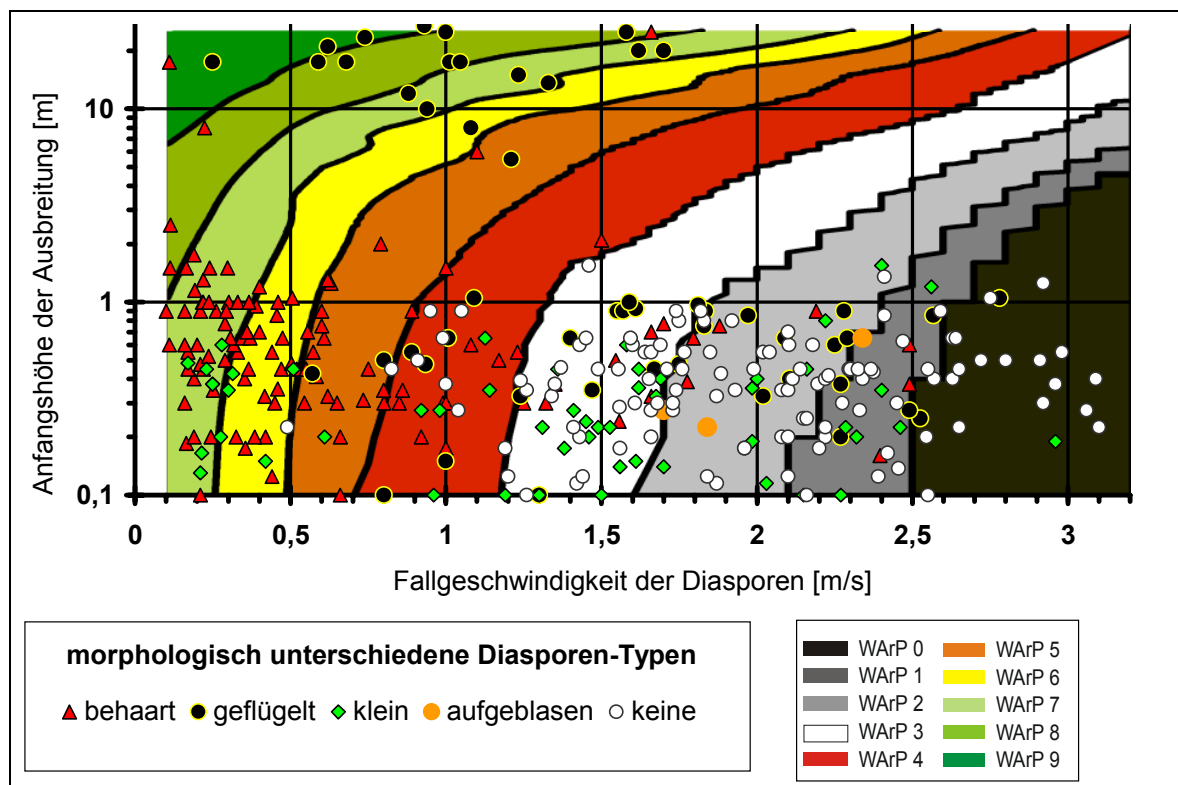


Abbildung 16: Unterschiede des Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials ($WArP_{100}$) von Arten unterschiedlicher Diasporenmorphologie

335 Pflanzenarten sind entsprechend der mittleren Höhe des Fruchtstandes und der mittleren Fallgeschwindigkeit der Diasporen eingetragen und entsprechend ihrer Diasporenmorphologie gekennzeichnet; vgl. Tabelle A-2.

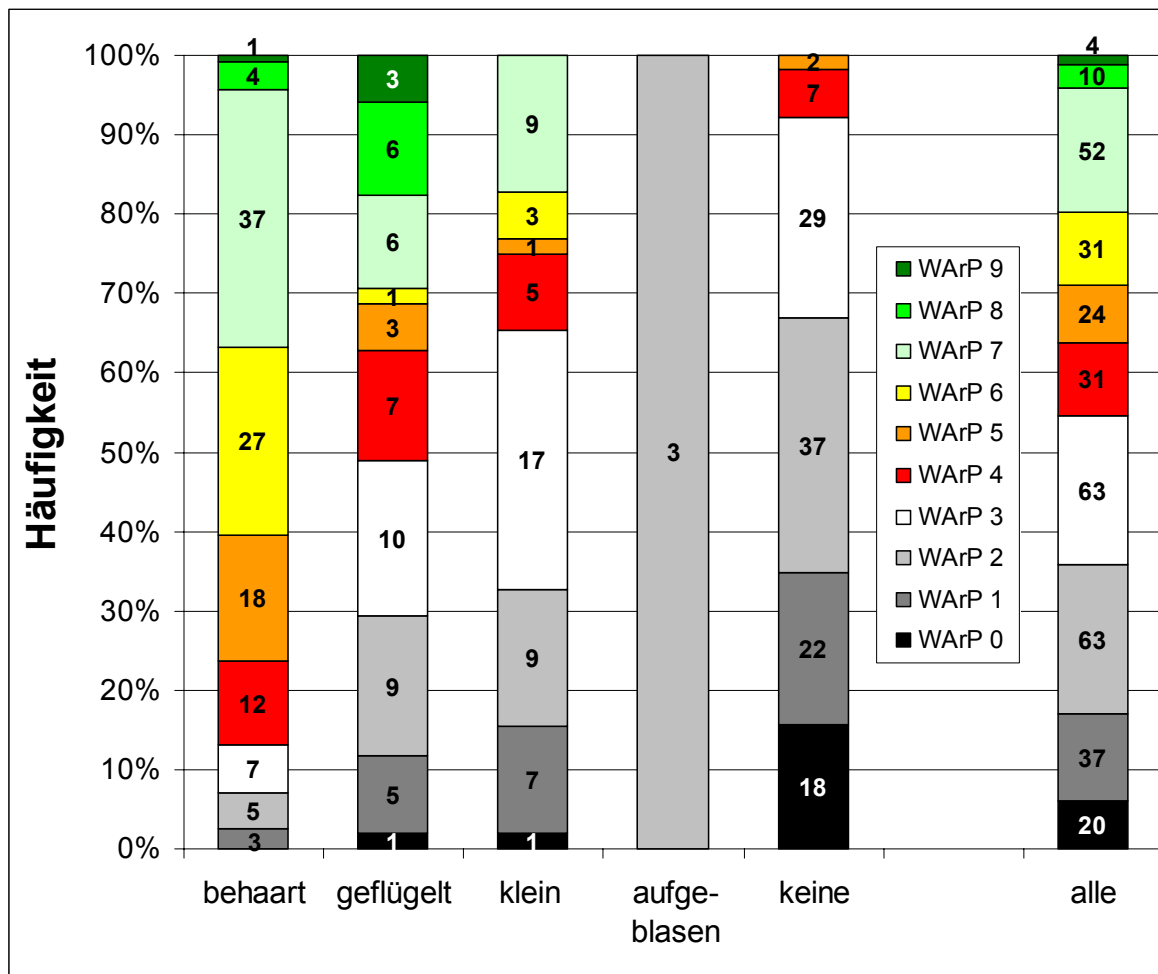


Abbildung 17: Spektren der Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials (WARP₁₀₀) für Pflanzenarten mit unterschiedlicher Diasporenmorphologie

Die Zahlen geben die Anzahl der Arten mit der jeweiligen Zeigerwertklasse (WARP 0 - WARP 9) für die unterschiedenen Diasporen-Typen wieder.

3.4 Diskussion

3.4.1 Ausbreitungshöhe oder Fallgeschwindigkeit – Welches Merkmal bestimmt das Windausbreitungspotential?

3.4.1.1 Einfluss unterschiedlicher Referenzdistanzen

Die relative Bedeutung der beiden artspezifischen Parameter Fallgeschwindigkeit der Diasporen und Höhe des Fruchtstandes ändert sich mit der betrachteten Referenzdistanz. Dies zeigt sich daran, dass nicht nur der Zeigerwert des Windausbreitungspotentials bei höheren Referenzdistanzen sinkt, sondern dass sich auch die Relationen zwischen Arten verschieben. Bei einer Referenzdistanz von 100 m liegt der Zeigerwert des Windausbreitungspotentials

tentials bei *Solidago canadensis* ($V_{\text{term}} = 0,3 \text{ m/s}$) und *Tilia platyphyllos* ($V_{\text{term}} = 1,7 \text{ m/s}$) bei $\text{WArP}_{100} = 7$ (Abbildung 14). Wird hingegen eine Referenzdistanz von 800 m betrachtet, sinkt WArP_{100} bei *Tilia* auf 4, bei *Solidago* aber nur auf 6 (Abbildung 15). Diese Verschiebung zwischen den Arten zeigt, dass bei größeren Referenzdistanzen die Bedeutung der Fallgeschwindigkeit steigt, was durch den Einfluss vertikaler Turbulenzen erklärbar ist. Diasporen erreichen in ebenem Gelände große Ausbreitungsdistanzen nur dann, wenn sie durch vertikale Aufwinde oder Turbulenzen zumindest temporär angehoben werden (vgl. auch Abbildung 8). Je geringer die Fallgeschwindigkeit der Diaspore ist, desto häufiger und länger kann ihr Flug durch vertikale Turbulenzen verlängert werden. Als Folge davon nimmt die Bedeutung der Höhe des Fruchtstandes auf das Ausbreitungspotential mit zunehmender Referenzdistanz ab, während die Bedeutung der Fallgeschwindigkeit der Diasporen zunimmt. Dies kann auch am steileren Verlauf der Grenzlinien zwischen den Zeigerwert-Klassen in Abbildung 15 im Vergleich zu Abbildung 14 abgelesen werden.

Kräuter und Sträucher ($H_{\text{rel}} < 3,2\text{-}6,4 \text{ m}$) können mit einer Verringerung der Fallgeschwindigkeit um z. B. 20 % ihr Windausbreitungspotential effektiver erhöhen, als mit einer 20 %igen Vergrößerung der Höhe des Fruchtstandes (Abbildung 14). Dabei bleibt allerdings unberücksichtigt, dass eine Erhöhung des Fruchtstandes dazu führen kann, dass die Diasporen oberhalb der geschlossenen Vegetationsdecke ausgebreitet werden, wo sie höhere Windgeschwindigkeiten vorfinden, als innerhalb. In den Simulationen kommt es aber erst ab einer Erhöhung des Fruchtstandes um einige Meter zu einer deutlichen Erhöhung von WArP_{100} . Somit kann für Bäume ($H_{\text{rel}} > 3,2\text{-}6,4 \text{ m}$) sowohl eine Vergrößerung der Ausbreitungshöhe, als auch eine Verringerung der Fallgeschwindigkeit als wirksame Strategie angesehen werden, um das Windausbreitungspotential (WArP_{100}) zu vergrößern.

Betrachtet man hingegen das Windausbreitungspotential für kleinere Referenzdistanzen, kann auch bei Kräutern und Sträuchern eine Vergrößerung der Höhe des Fruchtstandes zu einer merklichen Erhöhung des Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials führen (z. B. Abbildung 11a bei Fallgeschwindigkeiten zwischen 0,8 m/s und 1,6 m/s). Hier stellt auch für Nicht-Baumarten sowohl die Verringerung der Fallgeschwindigkeit, als auch eine Erhöhung des Fruchtstandes eine wirksame Strategie zur Erhöhung des Windausbreitungspotentials dar.

3.4.1.2 Einfluss unterschiedlicher Wetterlagen

Bei Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden (z. B. „labile Atmosphäre“) hat die Fallgeschwindigkeit der Diasporen größeren Einfluss auf das Windausbreitungspotential als bei Wetterlagen mit vorwiegend mechanisch erzeugten Turbulenzen (z. B. „windiges Wetter“). Das Windausbreitungspotential nimmt bei zunehmender Fallgeschwindigkeit bei „labiler Atmosphäre“ (Abbildung 12a) schneller ab, als bei „windigem Wetter“ (Abbildung 12c). Verantwortlich dafür ist wiederum die vertikale Turbulenz, die bei Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden stärker ausgeprägt ist, als bei Wet-

terlagen mit vorwiegend mechanisch erzeugten Turbulenzen (vgl. auch Kapitel 2.2.1.4 und 2.4.1).

Die Konsequenz daraus ist, dass niedrigwüchsige Arten mit langsam fallenden Diasporen ($< 0,8 - 1,6$ m/s) vor allem bei Wetterlagen mit thermisch erzeugten Turbulenzen und Aufwinden (z. B. „labile Atmosphäre“) große Ausbreitungsdistanzen erreichen können, während Wetterlagen mit vorwiegend mechanisch erzeugten Turbulenzen (z. B. „extrem stürmisches Wetter“) bei diesen Arten kaum zu einem großen Anteil fernausgebreiteter Diasporen führen (Abbildung 12). Im Gegensatz dazu können Diasporen von Arten mit $H_{rel} > 6,4-12,8$ m auch bei „windigem Wetter“ zu einem hohen Anteil Distanzen von über 100 m überbrücken, selbst wenn sie Fallgeschwindigkeiten von mehr als 1,6 m/s aufweisen (Abbildung 12).

Das Windausbreitungspotential ist bei einer Referenzdistanz von 100 m bei „extrem stürmischem Wetter“ (Abbildung 12d) für die meisten Arten geringer als bei „windigem Wetter“ (Abbildung 12c) und etwa genauso groß wie bei „ungünstigen Bedingungen“ mit nur geringen Windgeschwindigkeiten (Abbildung 12e). Dies steht im Gegensatz zur vorherrschenden Meinung, dass stürmisches Wetter mit hohen horizontalen Windgeschwindigkeiten und intensiven (mechanischen) Turbulenzen zu großen Ausbreitungsdistanzen führt (JOHNSON & al. 1981; MCEVOY & COX 1987; GREENE & JOHNSON 1989a, b; OKUBO & LEVIN 1989; ANDERSEN 1991; VAN DORP & al. 1996; MURREN & ELLISON 1998; JONGEJANS & SCHIPPERS 1999; BULLOCK & CLARKE 2000). Diese Diskrepanz lässt sich damit erklären, dass die herkömmlichen Windausbreitungsmodelle die bei stürmischem Wetter auftretende mittlere vertikale Abwärtsströmung nicht berücksichtigen, welche die Diasporen auf den Boden drückt und die Ausbreitungsdistanzen verkleinert (Abbildung 2; Abbildung 3).

3.4.2 Sind aus dem Ausbreitungstyp bzw. aus morphologischen Merkmalen der Diasporen Rückschlüsse auf das Windausbreitungspotential möglich?

In Abbildung 14 sind 335 Pflanzenarten nach Literaturangaben in „anemochore Arten“ und „nicht anemochore Arten“ differenziert (vgl. Tabelle A-2). Das Windausbreitungspotential der 318 Arten, die als anemochor klassifiziert wurden, ist extrem variabel. 38 % der als anemochor geltenden Arten weisen ein niedriges Windausbreitungspotential ($WArP_{100} \leq 2$) auf. Nur 17 Arten (= 5 %) wurden in keiner der Literaturquellen als anemochor klassifiziert. Diese Arten (z. B. *Campanula spec.*) müssten aber, folgt man der Klassifikation von MÜLLER-SCHNEIDER (1977, 1986), VAN DER PIJL (1982), GRIME & al. (1988) oder FRANK & KLOTZ (1990), eigentlich auch als anemochor bezeichnet werden, weil sie semachor ausgebreitet werden können. Die häufig geäußerte Hypothese „anemo-

chore Arten haben ein hohes Fernausbreitungspotential“ stimmt nur bedingt, weil praktisch alle Pflanzenarten von zumindest einem Autor als windausbreitet bezeichnet werden.

Auch bei der Ausbreitung durch Wasser (Hydrochorie) müssen unterschiedliche Fälle betrachtet werden: Während Nautochorie und auch Bythisochorie zu Fernausbreitung führen können (vgl. BILL & al. 1999), gilt dies nicht für Ombrochorie (vgl. Tabelle 1). Auch bei der Zoochorie ergeben sich gravierende Unterschiede im Fernausbreitungspotential, wenn verschiedene Tierarten miteinander verglichen werden. Während z. B. Ameisen - zumindest außerhalb der Tropen - kaum zur Fernausbreitung beitragen (vgl. SMITH & al. 1989; WOLFF & DEBUSCHE 1999), können Weidetiere Diasporen in hohen Quantitäten über mehrere Kilometer ausbreiten (FISCHER & al. 1996). Folglich erscheint es fraglich, ob eine sinnvolle Anwendung der vektorbasierten Ausbreitungsklassifikationen auf Basis der Ausbreitungstypen „Anemochorie“, „Hydrochorie“ und Zoochorie“ bei Fragestellungen, für die graduelle Unterschiede im Fernausbreitungspotential von Bedeutung sind, möglich ist.

Lässt man Semachorie und Chamaechorie außer Betracht, leiten die meisten Autoren ihre Einschätzung, ob eine Art „anemochor“ (eigentlich „meteorochor“; vgl. Tabelle 2) ist, aus der Diasporenmorphologie ab. Dabei werden die Arten, welche die in Tabelle 10 genannten Spezialisierungen aufweisen, als anemochor bezeichnet (MÜLLER-SCHNEIDER 1977; VAN DER PIJL 1982; BONN & POSCHLOD 1998). Etwa 35 % dieser Arten weisen ein nur (mäßig) niedriges Windausbreitungspotential ($WARP_{100} \leq 3$) auf Innerhalb jedes unterschiedenen morphologischen Typs besteht eine beträchtliche Variabilität des Windausbreitungspotentials. So haben die meisten Arten mit behaarten Diasporen zwar ein (mäßig) hohes Windausbreitungspotential ($WARP_{100} \geq 6$), aber mehr als 10 % dieser Arten haben auch ein nur (mäßig) niedriges Windausbreitungspotential ($WARP_{100} \leq 3$). Bei den weiteren morphologischen Typen ist die Variabilität deutlich höher. Allein aus den Angaben „geflügelte Diaspore“ oder „kleine Diaspore“ lassen sich deshalb kaum Rückschlüsse auf das Windausbreitungspotential der betreffenden Art ziehen (vgl. Abbildung 17). Dies liegt zum einen daran, dass aus dem morphologischen Bautyp einer Diaspore nicht direkt auf ihre Fallgeschwindigkeit geschlossen werden kann (vgl. BURROWS 1973; ANDERSEN 1993). Zum anderen wird bei einer rein morphologischen Betrachtung die Ausbreitungshöhe nicht berücksichtigt, obwohl sie Unterschiede im Windausbreitungspotential zwischen Kräutern bzw. Sträuchern ($H_{rel} < 3,2-6,4$ m) und Bäumen ($H_{rel} > 6,4-12,8$ m) mit geflügelten Diasporen erklärt (vgl. Abbildung 14). Das Windausbreitungspotential einer bestimmten Pflanzenart kann somit nur mit großer Unsicherheit aus der Diasporenmorphologie abgeleitet werden.

3.4.3 Methodendiskussion

Um den Zeigerwert des Windausbreitungspotentials nach der vorgeschlagenen Methode berechnen zu können, muss die mittlere Fallgeschwindigkeit der Diasporen der betrachte-

ten Art bekannt sein. Zusätzlich sollte aber auch die Variabilität der Fallgeschwindigkeit berücksichtigt werden, da sich Populationen einer Art in ihrer mittleren Fallgeschwindigkeit beträchtlich unterscheiden können, wie Tabelle 11 am Beispiel von *Taraxacum officinale* agg. verdeutlicht. Die Fallgeschwindigkeiten unterscheiden sich so stark, dass die Unterschiede nicht auf Messfehler aufgrund der uneinheitlichen Messmethoden, sondern auf tatsächliche Unterschiede der Fallgeschwindigkeiten der Populationen zurückzuführen sind (vgl. auch JONGEJANS & SCHIPPERS 1999). Bei *Taraxacum* sind die Unterschiede der Fallgeschwindigkeiten beispielsweise so groß, dass die am schlechtesten an die Windausbreitung angepasste Population (ANDERSEN 1993; vgl. Tabelle 11) mit $WArP_{100} = 5$ ein um zwei Klassen niedrigeres Windausbreitungspotential aufweist, als die von SCHMIDT (1918) untersuchte Population mit $V_{term} = 0,1$ m/s und $WArP_{100} = 7$. Entsprechend der mittleren Fallgeschwindigkeit aller Populationen von 0,4 m/s und einer mittleren Anfangshöhe der Ausbreitung von 0,2 m wird der Art ein $WArP_{100} = 6$ zugewiesen (vgl. Abbildung 14).

Tabelle 11: Mittlere Fallgeschwindigkeiten (V_{term}) von Diasporen aus 16 *Taraxacum officinale* agg. - Populationen

V_{term} [m/s]	QUELLE
0,10 (?)	SCHMIDT (1918); vermutlich nur grob geschätzt
0,30	MATLACK (1987)
0,31	ANDERSEN (1992)
0,32	SCHULZ & al. (1991)
0,33	MÜLLER SCHNEIDER (1977)
0,33	SCHULZ & al. (1991)
0,34	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
0,36	SHELDON & BURROWS (1973)
0,41	EIGENE MESSUNGEN
0,42	MATLACK (1987)
0,43	ASKEW & al. (1997)
0,43	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
0,45	GREENE & JOHNSON (1990)
0,46	LUFTENSTEINER (1982)
0,50	EIGENE MESSUNGEN
0,66	ANDERSEN (1993)
0,4	Mittelwert

Um die innerartliche Variabilität der Fallgeschwindigkeiten bzw. des Windausbreitungspotentials abzuschätzen, sind Messungen an einer Vielzahl von Populationen notwendig. Für die meisten Arten wurde die Fallgeschwindigkeit bisher nur von ein bis zwei Populationen gemessen (vgl. Tabelle A-1). Deshalb können die im Rahmen dieser Arbeit verwendeten Fallgeschwindigkeiten und die daraus abgeleiteten Windausbreitungspotentiale nur als erste Anhaltspunkte dienen.

Die Ableitung des Zeigerwertes des Windausbreitungspotentials aus der Wahrscheinlichkeit, mit der Diasporen die Referenzdistanz erreichen, wurde so gewählt, dass eine Verdoppelung der Wahrscheinlichkeit zu einem Anstieg des Zeigerwertes um eine Klasse führt (Tabelle 9). Ein Vorteil des gewählten Zuordnungsschemas ist, dass die berechneten Windausbreitungspotentiale relativ unempfindlich gegenüber Veränderungen der Eingabeparameter sind. Verändert sich z. B. aufgrund weiterer Messungen die Häufigkeit der berücksichtigten Wetterlagen während eines „typischen“ Jahres oder die mittlere Fallgeschwindigkeit der Diasporen einer Pflanzenart, wird sich dies in den meisten Fällen nur geringfügig auf das Windausbreitungspotential auswirken.

Bei der Berechnung des Windausbreitungspotentials wird angenommen, dass die Diasporenquellen einzeln in einer kurzrasigen Umgebung stehen und dass alle Pflanzenarten denselben Witterungs- und Windverhältnissen ausgesetzt sind. In der Realität werden aber Arten, die z. B. vorwiegend im Wald wachsen, anderen - für die Windausbreitung normalerweise schlechteren - Windverhältnissen ausgesetzt sein, als Arten der Magerrasen. In PAPPUS könnten diese Unterschiede berücksichtigt werden, wenn Langzeit-Turbulenzmessungen für unterschiedliche Vegetationstypen vorlägen.

Weiterhin wird bei der Berechnung des Windausbreitungspotentials nicht berücksichtigt, dass sich die Diasporen einiger Arten erst ab einer bestimmten Mindestwindgeschwindigkeit von der Mutterpflanze lösen. Dies kann unter Umständen zu einer Erhöhung der mittleren Ausbreitungsdistanzen führen (z. B. JOHNSON & al. 1981; SHARPE & FIELDS 1982; GREENE & JOHNSON 1992b); der Anteil fernausgebreiteter Diasporen wird davon aber weniger stark betroffen sein. Auch dieses Phänomen könnte in PAPPUS berücksichtigt werden, wenn Messungen zum Einfluss der Windgeschwindigkeit auf die Trennung der Diasporen von der Mutterpflanze vorlägen. Messungen von MAYER (2000) deuten allerdings darauf hin, dass bei Asteraceen die vertikale Windgeschwindigkeit von größerer Bedeutung für die Ablösung der Diasporen ist, als die horizontale Windgeschwindigkeit.

4 Räumlich-explizite Modellierung der Diasporenausbreitung durch Wind

In diesem Abschnitt wird exemplarisch eine räumlich-explizite Modellierung der Diasporenausbreitung mit dem Windausbreitungsmodell PAPPUS vorgestellt.

Nach einigen einleitenden Bemerkungen in Kapitel 4.1 werden in Kapitel 4.2 zunächst die Eingangsparameter der Modellierung beschrieben, wobei insbesondere die Berücksichtigung der Höhe und räumlichen Verteilung der Diasporenproduktion erläutert wird (Kapitel 4.2.2). Anschließend werden die Simulationsergebnisse vorgestellt (Kapitel 4.3) und in Kapitel 4.4 diskutiert.

4.1 Einleitung

Ausbreitungsmodelle von Pflanzendiasporen können im Rahmen der Metapopulationstheorie angewendet werden. In Metapopulationen hängt das langfristige Überleben von Arten wesentlich vom Verhältnis der Aussterbewahrscheinlichkeit einzelner Populationen zur Kolonisationsrate potentieller Habitate ab (LEVINS 1970). Ausbreitung zwischen Populationen oder an nicht besiedelte Standorte kann deshalb zum Schlüsselfaktor für die Entwicklung und das langfristige Überleben von Metapopulationen werden (LEVINS 1970; OPDAM 1990; PRIMACK & MIAO 1992; HUSBAND & BARRETT 1996; POSCHLOD 1996; MENGES 2000).

In den existierenden Metapopulationsmodellen für Pflanzenarten wird die Ausbreitungswahrscheinlichkeit von Arten mit Hilfe mathematischer Funktionen, oft durch eine abnehmende Exponentialfunktion oder als Gauß'scher Zufallsprozess, beschrieben (z. B. PERRY & GONZALEZ-ANDUJAR 1993; JELTSCH & al. 1997; VALVERDE & SILVERTOWN 1997; DOEBELI & RUXTON 1998; BRACHET & al. 1999, LATORE & al. 1999). Die in diesen Modellen verwendeten Ausbreitungsfunktionen sind in der Regel nicht durch Messungen der realen Diasporenausbreitung kalibriert worden und berücksichtigen unterschiedliche Ausbreitungstypen nicht. Deshalb sind sie zur Vorhersage von realen Ausbreitungswahrscheinlichkeiten nur bedingt geeignet, insbesondere was den Anteil fernausgebreiteter Diasporen betrifft (vgl. Kapitel 2).

Metapopulationsmodelle reagieren extrem empfindlich gegenüber Änderungen der verwendeten Ausbreitungsfunktion, besonders wenn diese den Anteil fernausgebreiteter Diasporen betreffen (PERRY & GONZALEZ-ANDUJAR 1993; LAVOREL & al. 1995; MALANSON 1996; MALANSON & ARMSTRONG 1996; DOEBELI & RUXTON 1998; BRACHET & al. 1999; vgl. auch CAIN & al. 2000)). Auch die Ergebnisse von Modellen, welche die (postglaziale) Wanderungsgeschwindigkeit von Arten simulieren, sind extrem empfindlich hinsichtlich

Änderungen der Ausbreitungsfunktion, insbesondere wenn diese den Anteil fernausgebreiteter Diasporen betreffen (z. B. CLARK 1998; HIGGINS & RICHARDSON 1999; CAIN & al. 2000).

Im Vergleich zu den bisher verwendeten Modellansätzen können mechanistische Ausbreitungsmodelle die Ausbreitung besser räumlich explizit vorhersagen (vgl. Kapitel 2.3) und Unterschiede im Ausbreitungspotential verschiedener Pflanzenarten, in unterschiedlichen Landschaften oder gesondert für einzelne Ausbreitungsvektoren, quantifizieren.

Im Folgenden kann zwar nicht die Einbindung von PAPPUS in ein Metapopulationsmodell gezeigt werden, es soll aber am Beispiel der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale exemplarisch aufgezeigt werden, wie Windausbreitungsmodelle angewendet werden können, um den Diasporenaustausch zwischen existierenden Populationen zu simulieren bzw. die Wahrscheinlichkeit zu berechnen, mit der Diasporen ein noch nicht besiedeltes Habitat erreichen. Dazu muss neben den artspezifischen Merkmalen „Fallgeschwindigkeit der Diasporen“ und „Anfangshöhe der Ausbreitung“ auch die Höhe und räumliche Verbreitung der Diasporenproduktion berücksichtigt werden.

4.2 Methoden

4.2.1 Untersuchungsgebiet

Die Modellierung der Windausbreitung für ein Teilgebiet der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale (Abbildung 18) erfolgt mit dem in Kapitel 2 beschriebenen Windausbreitungsmodell PAPPUS. Es handelt es sich um ein überwiegend ackerbaulich genutztes Lößgebiet, in dem inselartig Porphyrkuppen aufragen, die überwiegend mit Magerrasen (Trocken- und Halbtrockenrasen) bewachsen sind (MAHN & PARTZSCH 1996; PARTZSCH & KRUMBIEGEL 1996; vgl. auch Abbildung 26 auf Seite 73).

Basierend auf der Karte der Landnutzung wurde eine Rasterkarte der Rauigkeitslänge der Vegetation erstellt (vgl. Kapitel 2.2.1.2c). Das in PAPPUS gespeicherte Höhenmodell wurde der FIFB-Multimedia-Bibliothek (KUHN & al. 1998) entnommen. Bei allen genannten Karten und Geländemodellen handelt es sich um Rasterkarten mit einer Zellengröße von 10 m x 10 m, die in PAPPUS als Datenbank integriert sind.

4.2.2 Verbreitung der Pflanzenarten und Diasporenproduktion

Die Modellierung von Ausbreitungsmustern erfolgt exemplarisch an 15 Pflanzenarten, die im Untersuchungsgebiet fast ausschließlich auf den Trocken- und Halbtrockenrasen der Porphyrkuppen vorkommen. Für jede der 15 ausgewählten Arten wurde die Diasporenproduktion der Populationen im Untersuchungsgebiet abgeschätzt. Unter einer Population werden alle auf einer Porphyrkuppe vorkommenden Individuen einer Art verstanden.

Während einer Vegetationsperiode fanden in fünf Monaten Begehungen des gesamten Untersuchungsgebietes statt. Für jede Population der 15 ausgewählten Arten erfolgte dabei die Abschätzung der Anzahl der Sprossmodule. Bei *Hieracium* und *Festuca* war dies aufgrund der hohen Sprossdichten nicht direkt möglich, weshalb statt dessen die von der Art bewachsene Fläche abgeschätzt wurde. Um daraus die Anzahl der Sprossmodule berechnen zu können, wurde für diese Arten außerdem ihre Dichte in 10 zufälligen Wiederholungen a 0,09 m² auf unterschiedlichen Porphyrkuppen bestimmt. Für jede Art wurde außerdem die durchschnittliche Diasporenproduktion pro Sprossmodul (Ramet) anhand von mindestens 20 (meist 50) Sprossmodulen, die auf verschiedenen Porphyrkuppen wuchsen, ausgezählt. Dabei wurden nur morphologisch intakt erscheinende Diasporen gewertet. Aus diesen Daten wurde die Diasporenproduktion jeder einzelnen Population geschätzt.

Zum Aufzeigen von Zusammenhängen zwischen dem Windausbreitungspotential und dem Anteil (bzw. der Anzahl) der Diasporen, die eine andere Porphyrkuppe erreichte, wurde eine bivariate Korrelation nach Spearman berechnet (Programm: SPSS 10). Da der Abstand der in Windrichtung gelegenen Porphyrkuppen von der Diasporenquelle (Porphyrkuppe 19) zwischen 30 m und 230 m betrug (vgl. Abbildung 18), wurde in der Analyse das Windausbreitungspotential (WARP₁₀₀) für eine Referenzdistanz von 100 m verwendet.

PAPPUS berechnet die Flugbahn eines einzelnen Fluges ausgehend von einem fest definierten Punkt, einer Punktquelle (vgl. Kapitel 2.2). Bei der räumlich-expliciten Modellierung muss zusätzlich die flächenhafte Ausdehnung der Diasporenquellen, also der Pflanzenpopulationen, berücksichtigt werden. Dazu wird angenommen, dass die Populationen und damit auch die Diasporenproduktion gleichmäßig über die jeweiligen Porphyrkuppen verteilt sind, wobei vereinfachend von kreisförmigen Flächen ausgegangen wird. Aus dieser Fläche werden dann zufällig Koordinaten als Ausgangspunkt der simulierten Flüge ausgewählt, so dass in Simulationen mit vielen Wiederholungen die gesamte Fläche der Porphyrkuppe als Startort dient.

In den Modellrechnungen werden von jeder Art jeweils 10 % der auf der Porphyrkuppe 19 produzierten Diasporen ausgebreitet.

4.2.3 Witterung

Als Witterung wird in der Simulation angenommen, dass bei „labiler Atmosphäre“ 50 %, bei „extrem labiler Atmosphäre“ 10 %, bei „windigem Wetter“ 35 % und bei „stürmischem Wetter“ 5 % der Diasporen ausgebreitet werden (vgl. Tabelle 8); als Windrichtung wird in allen Simulationen 315° angenommen.

4.3 Ergebnisse

Die Ergebnisse der Simulation der Windausbreitung werden im Folgenden anhand von vier ausgewählten Arten mit unterschiedlichem Windausbreitungspotential (vgl. Kapitel 3) ausführlich vorgestellt.

Anthericum liliago ist eine Art, die mit ihren schweren und kompakten Diasporen extrem schlecht an die Windausbreitung angepasst ist ($WARP_{100} = 0$). Mehr als 99 % der ausgebreiteten Diasporen landeten auf der Porphyrkuppe 19 oder in ihrer unmittelbaren Umgebung (Abbildung 18). Trotz der für die Windausbreitung günstigen Witterungsbedingungen erreichten nur 0,05 % der Diasporen eine Ausbreitungsdistanz von mehr als 100 m (Tabelle 12). Keine der mehr als 5.000 in der Simulation ausgebreiteten Diasporen landete auf einer der anderen Porphyrkuppen.

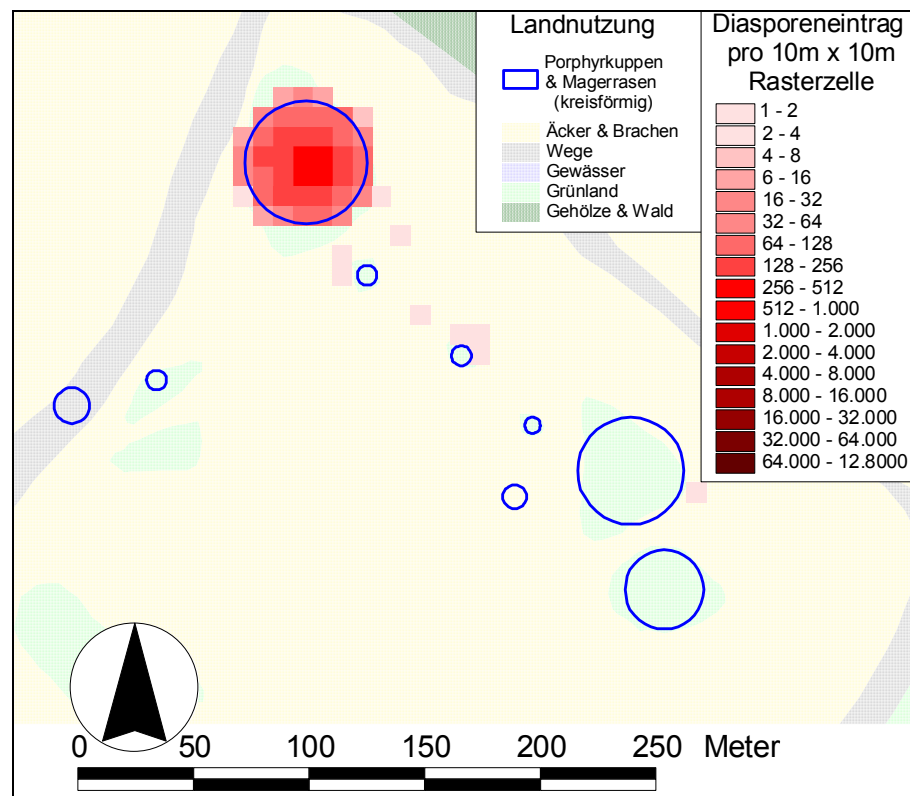


Abbildung 18: Simulierte Diasporenausbreitung von *Anthericum liliago*

Es wurden 5.462 Diasporen ausgebreitet (= 10 % der auf Kuppe 19 produzierten Diasporen). Weitere Erläuterungen in Kapitel 4.2.

Festuca pallens kann aufgrund des horstigen Wachstums große Spross-Populationen aufbauen und weist von allen betrachteten Arten der Porphyrkuppenlandschaft die größte mittlere Diasporenproduktion pro Population auf (vgl. Tabelle 16 auf Seite 78). *Festuca* hat ein (mäßig) niedriges Windausbreitungspotential ($WARP_{100} = 3$). Dementsprechend erreichten nur 0,5 % der ausgebreiteten Diasporen eine Entfernung von mehr als 100 m bzw. nur 0,03 % (= 139 Diasporen) eine andere Porphyrkuppe (Abbildung 19; Tabelle 12).

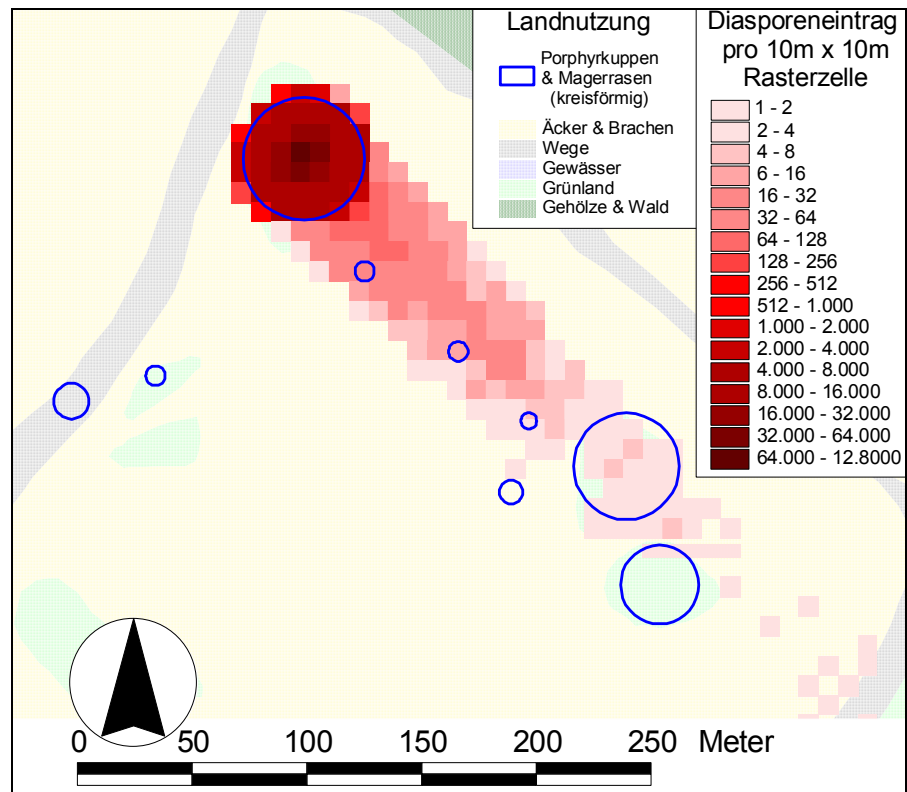


Abbildung 19: Simulierte Diasporenausbreitung von *Festuca pallens*

Es wurden 519.510 Diasporen ausgebreitet (= 10 % der auf Kuppe 19 produzierten Diasporen). Weitere Erläuterungen in Kapitel 4.2.

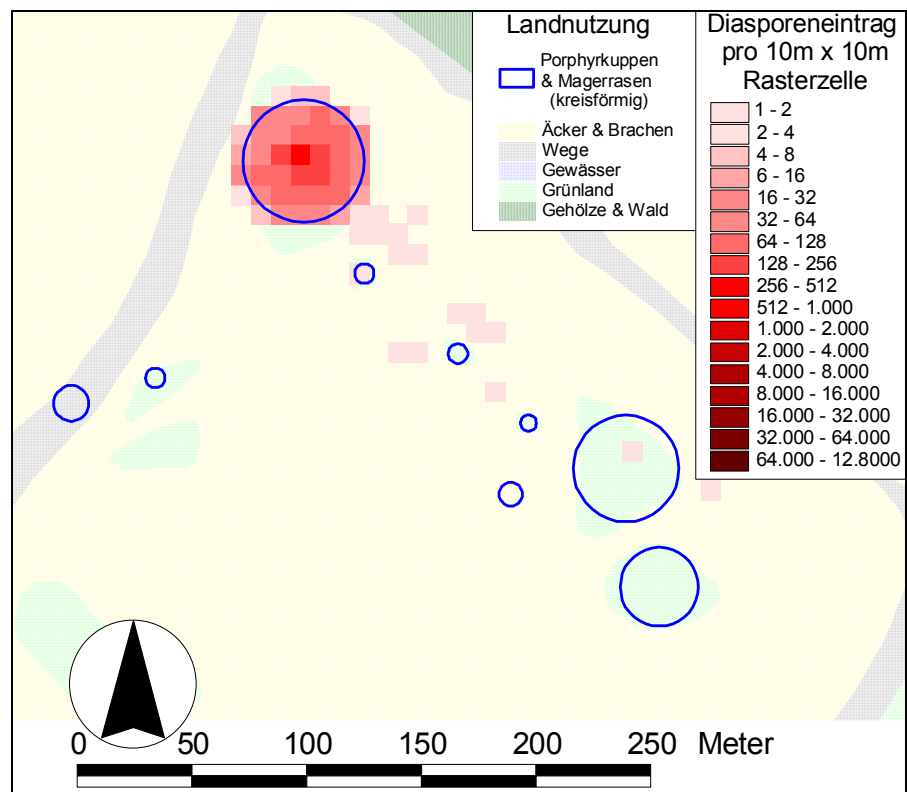


Abbildung 20: Simulierte Diasporenausbreitung von *Biscutella laevigata*

Es wurden 2.944 Diasporen ausgebreitet (= 10 % der auf Kuppe 19 produzierten Diasporen). Weitere Erläuterungen in Kapitel 4.2.

Biscutella laevigata hat ein mittleres bis niedriges Windausbreitungspotential ($WArP_{100} = 4$). In der Simulation erreichten 1,2 % der Diasporen eine Distanz von mehr als 100 m (Abbildung 20; Tabelle 12). Davon landeten aber nur zwei Diasporen (= 0,07 %) auf einer anderen Porphyrkuppe.

Hieracium pilosella ist unter den 15 ausgewählten Arten der Porphyrkuppenlandschaft die Art mit dem größten Windausbreitungspotential ($WArP_{100} = 6$). Unter den angenommenen Witterungsbedingungen erreichten mehr als 8 % der Diasporen Entfernungen von mehr als 100 m (Tabelle 12; Abbildung 21), dabei hatten mehr als 5 % das Potential, über mehrere Kilometer ausgebreitet zu werden. Mehr als 400 Diasporen (= 0,2 %) landeten auf einer anderen Porphyrkuppe, wobei alle in Windrichtung liegenden Kuppen in der Simulation von mehreren Diasporen erreicht wurden.

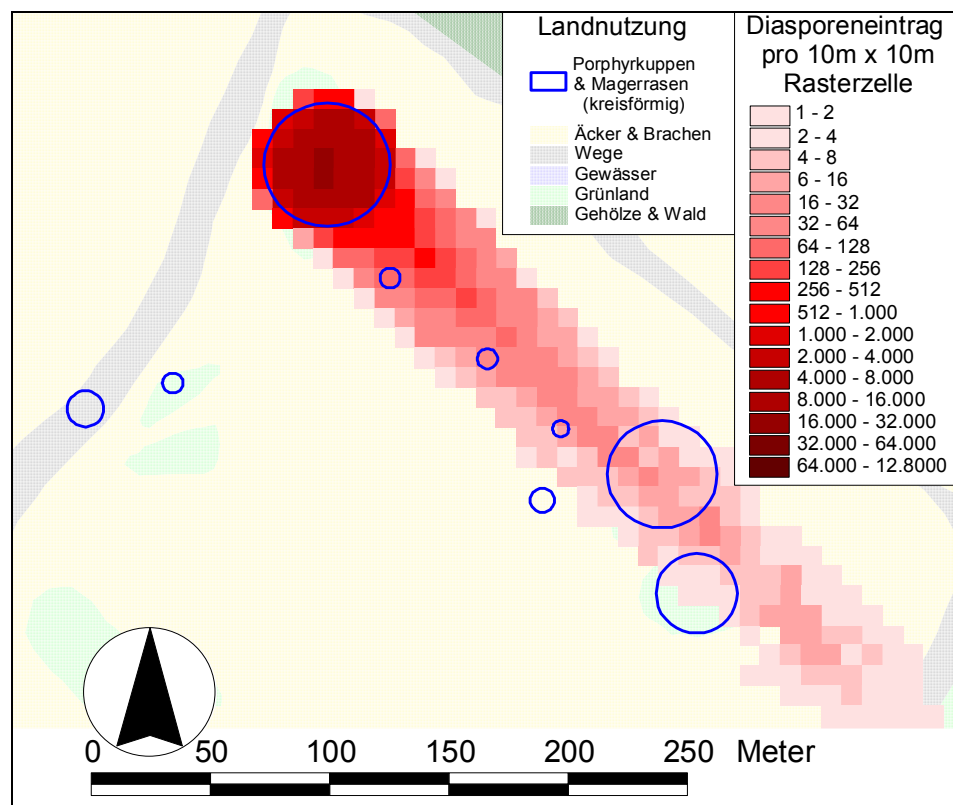


Abbildung 21: Simulierte Diasporenausbreitung von *Hieracium pilosella*

Es wurden 231.138 Diasporen ausgebreitet (= 10 % der auf Kuppe 19 produzierten Diasporen). Weitere Erläuterungen in Kapitel 4.2.

Die Windausbreitungspotentiale der übrigen Arten liegen zwischen denen von *Anthericum* ($WArP_{100} = 0$) und *Biscutella* ($WArP_{100} = 4$). Dementsprechend erreichten bei diesen Arten weniger als 0,03 % der ausgebreiteten Diasporen eine der anderen Porphyrkuppen (vgl. Tabelle 12). Die Diasporenproduktion auf der Porphyrkuppe 19 liegt bei den meisten Arten zwischen der von *Biscutella* (ca. 3.000) und der von *Festuca* (ca. 520.000). Nur die *Peucedanum oreoselinum*-Population weist mit ca. 833.000 Diasporen eine höhere Produktion auf.

Tabelle 12: Ergebnisse einer räumlich-expliciten Simulation der Windausbreitung in der Porphyrkuppenlandschaft

Von jeder Pflanzenart wurden 10 % der Diasporenproduktion ausgebreitet. Abschätzung der Diasporenproduktion von *Biscutella laevigata* nach DANNEMANN (2000) und DANNEMANN (pers. Mitteilung).

	Windausbreitungspotential WAP ₁₀₀	Anzahl (Anteil) ausgebreiteter Diasporen	davon in der Ausgangspopulation gelandet	davon auf anderen Porphyrkuppen gelandet	davon außerhalb von Porphyrkuppen gelandet	davon außerhalb der Grenzen des Landschaftsmodells gelandet	Anzahl (Anteil) von Ausbreitungsdistanzen >100m
<i>Anthericum liliago</i> L.	0	5.462 100%	4.963 90,9%	-	499 9,1%	-	3 0,05%
<i>Armeria maritima</i> ssp. <i>elongata</i> (Hoffm.) Bonnier	2	2.119 100%	1.905 89,9%	-	210 9,9%	4 0,2%	1 0,05%
<i>Biscutella laevigata</i> L.	4	2.944 100%	2.626 89,2%	2 0,07%	289 9,8%	28 1,0%	34 1,2%
<i>Centaurea stoebe</i> L. s.l.	1	58.389 100%	52.872 90,6%	7 0,01%	5.458 9,3%	52 0,09%	32 0,05%
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	2	31.431 100%	28.356 90,2%	5 0,02%	3.014 9,6%	56 0,2%	17 0,05%
<i>Festuca pallens</i> Host	3	519.510 100%	466.808 89,9%	139 0,03%	50.240 9,7%	2.323 0,4%	2.839 0,5%
<i>Hieracium pilosella</i> L.	6	231.138 100%	185.279 80,2%	457 0,2%	28.645 12,4%	16.757 7,2%	18.776 8,1%
<i>Jasione montana</i> L.	4	94.848 100%	84.048 88,6%	30 0,03%	9.329 9,8%	1.441 1,5%	52 0,05%
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench	2	832.698 100%	748.700 89,9%	225 0,03%	81.142 9,7%	2.631 0,3%	457 0,05%
<i>Pulsatilla vulgaris</i> s.l. Mill.	3	2.997 100%	2.719 90,7%	3 0,1%	264 8,8%	11 0,4%	2 0,05%
<i>Salvia pratensis</i> L.	1	246.300 100%	222.948 90,5%	26 0,01%	23.109 9,4%	217 0,09%	135 0,05%
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	2	10.767 100%	9.708 90,2%	1 0,01%	1.034 9,6%	24 0,2%	6 0,05%
<i>Silene otites</i> (L.) Wibel	1	31.265 100%	28.197 90,2%	5 0,02%	3.047 9,7%	16 0,05%	17 0,05%
<i>Thymus serpyllum</i> agg.	3	169.082 100%	152.181 90,0%	32 0,02%	16.239 9,6%	630 0,37%	93 0,05%
<i>Veronica spicata</i> agg.	3	145.354 100%	130.378 89,7%	45 0,03%	14.087 9,7%	844 0,6%	80 0,05%

4.4 Diskussion

Es besteht ein positiver linearer Zusammenhang zwischen dem Windausbreitungspotential ($WARP_{100}$) und dem Anteil bzw. der Anzahl der Diasporen, die eine andere Porphyrkuppe erreichten. Arten mit hohem Windausbreitungspotential wurden häufiger auf benachbarte Porphyrkuppen ausgebreitet, als Arten mit niedrigem Windausbreitungspotential (vgl. Abbildung 22). Die Korrelation zwischen der Anzahl der Diasporen, die eine andere Porphyrkuppe erreichten und $WARP_{100}$ ist nicht signifikant (Korrelationskoeffizient nach Spearman; $\alpha > 0,1$), während die Korrelation zwischen dem Anteil und $WARP_{100}$ signifikant ist (Korrelationskoeffizient nach Spearman; $\alpha < 0,01$). Dies ist damit zu erklären, dass sich das Windausbreitungspotential auf den Anteil der Diasporen, welche die Referenzdistanz erreichen, bezieht, während die Anzahl ausgebreiteter Diasporen bei der Berechnung des Windausbreitungspotentials unberücksichtigt bleibt.

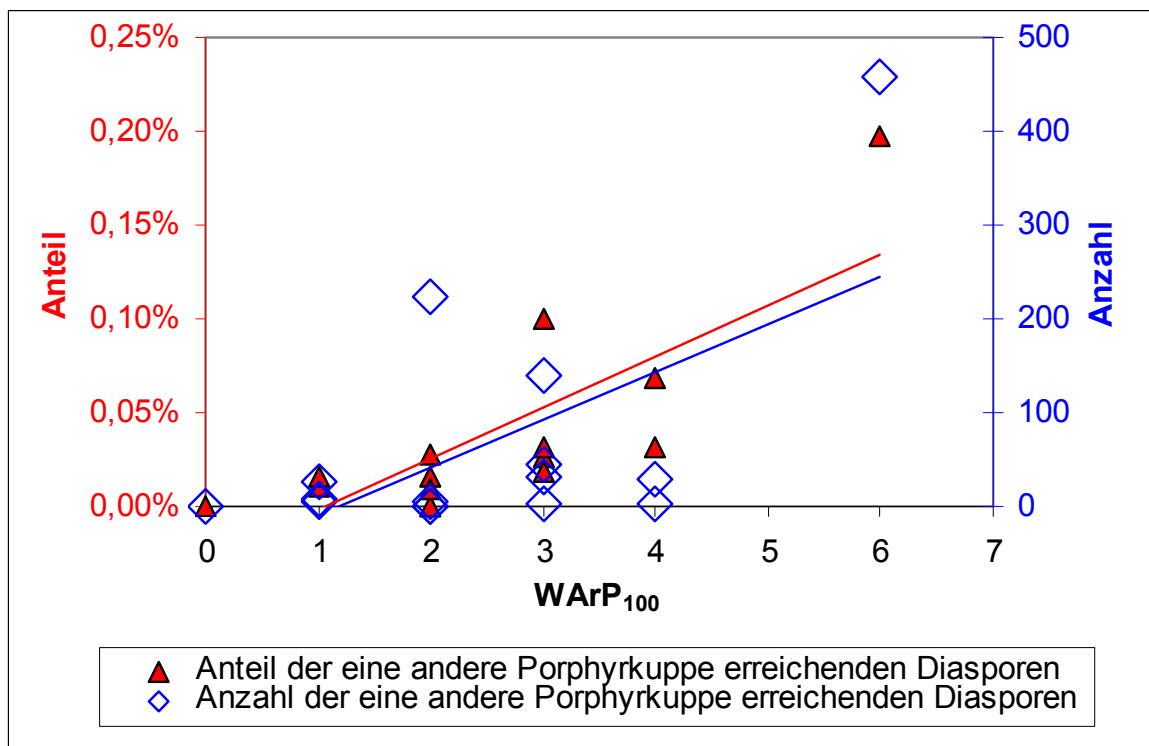


Abbildung 22: Zusammenhang zwischen Windausbreitungspotential ($WARP_{100}$) und Anteil bzw. Anzahl der Diasporen, die in der Simulation eine andere Porphyrkuppe erreichten

Dargestellt sind außerdem die jeweiligen Trendlinien. Die Korrelation zwischen Anzahl und $WARP_{100}$ ist nicht signifikant (Korrelationskoeffizient nach Spearman; $\alpha > 0,1$), während die Korrelation zwischen Anteil und $WARP_{100}$ signifikant ist (Korrelationskoeffizient nach Spearman; $\alpha < 0,01$). Weitere Erläuterungen im Text.

In (meta-)populationsbiologischen Fragestellungen interessiert die Häufigkeit von Ausbreitungsereignissen zwischen Populationen oder potentiellen Habitaten. Diese wird nicht nur vom Fernausbreitungspotential einzelner Diasporen, sondern auch von der Diasporenproduktion der Populationen bestimmt. Im simulierten Beispiel wird dies durch den Vergleich der Ausbreitungsmuster von *Biscutella* und *Festuca* deutlich. Trotz des höheren Windausbreitungspotentials hatte *Biscutella* ($WARP_{100} = 4$) eine geringere Chance, sich auf eine andere Kuppe auszubreiten, als *Festuca* ($WARP_{100} = 3$). Der Anteil der *Biscutella*-Diasporen, die eine andere Porphyrkuppe erreichten, liegt mit 0,07 % allerdings über dem von *Festuca* mit 0,03 %. Aufgrund der um mehr als 150 mal so hohen Diasporenproduktion der *Festuca*-Population gelangten in der Simulation jedoch mehr als 100 *Festuca*-Diasporen, aber nur zwei *Biscutella*-Diasporen, auf eine andere Porphyrkuppe und damit in ein potentielles Habitat (Tabelle 12). Die Ausbreitung von *Biscutella* ist folglich weniger durch ein geringes Windausbreitungspotential der Diasporen, sondern vor allem durch eine geringe Diasporenproduktion der Population limitiert.

Um Aussagen über die Häufigkeit von Ausbreitungsprozessen zwischen Populationen und potentiellen Habitaten treffen zu können, müssen allerdings außer der Windausbreitung auch alle weiteren, für die Ausbreitung zwischen Populationen relevanten Ausbreitungstypen berücksichtigt werden. Mit Hilfe von mechanistischen Ausbreitungsmodellen ist dies zur Zeit allerdings nicht möglich, da sie für andere Ausbreitungstypen als Windausbreitung nicht verfügbar sind. Um Aussagen über die Ausbreitungspotentiale durch diese Ausbreitungsvektoren treffen zu können, wird im folgenden Abschnitt eine einfache, regelbasierte Methode vorgestellt.

5 Regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials

Nach einigen einleitenden Bemerkungen in Kapitel 5.1 werden in diesem Abschnitt regelbasierte Methoden vorgeschlagen, mit welchen das Fernausbreitungspotential von Pflanzenarten unter Berücksichtigung von vier Ausbreitungsvektoren abgeschätzt wird (Kapitel 5.2). Anschließend werden 142 Pflanzenarten des Grünlands nach den vorgeschlagenen Regeln hinsichtlich ihres Fernausbreitungspotentials klassifiziert und dieses in Kapitel 5.3.1 mit der Bestandesentwicklung der Arten auf nationaler Ebene in Zusammenhang gebracht. In Kapitel 5.3.2 wird ein Zusammenhang zwischen Fernausbreitungspotential und Häufigkeit ausgewählter Arten in der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale aufgezeigt.

Die Diskussion der vorgestellten Klassifikationsmethode und der Ergebnisse der beiden Anwendungsbeispiele erfolgt in Kapitel 5.4.

5.1 Einleitung

In den meisten Studien, welche die Gefährdungssituation von Farn- und Blütenpflanzen analysieren, werden abiotische Risikofaktoren für das Aussterben von Arten verantwortlich gemacht: Standortzerstörung und -veränderungen, Nährstoffeintrag sowie Veränderungen der land- und forstwirtschaftlichen Nutzung gelten als Hauptursachen (KORNECK & al. 1998 und dort zitierte Literatur). Um zu verstehen und vorhersagen zu können, welche Pflanzenarten besonders empfindlich auf Umweltveränderungen reagieren, reicht es nicht aus, nur die Umweltveränderungen zu betrachten, es müssen zusätzlich die biologischen Eigenschaften der Pflanzenarten untersucht werden, welche die Empfindlichkeit der Arten gegenüber den Umweltveränderungen beeinflussen (SCHNITTLER & LUDWIG 1996; KORNECK & al. 1998; POSCHLOD & al. 2000 und dort zitierte Literatur). Vorschläge für Merkmale, die in Gefährdungs- oder Risikoanalysen (z. B. SCHMID & MATTHIES 1994) berücksichtigt werden sollten, geben GITAY & NOBLE (1997), WEIHER & al. (1999) und POSCHLOD & al. (2000).

Eines dieser zu berücksichtigenden Merkmale ist das Fernausbreitungspotential. Aufgrund der zunehmenden Fragmentierung der mitteleuropäischen Kulturlandschaft wird es als ein Schlüsselfaktor für das Überleben von Metapopulationen angesehen. Es sollte für (potentielle) Gefährdungsanalysen herangezogen werden (POSCHLOD 1996; POSCHLOD & BONN 1998; POSCHLOD & al. 1998a, b; STRYKSTRA & al. 1998a; BAKKER & BERENDSE 1999; BONN & al. 2000; CAIN & al. 2000).

Am Beispiel der Windausbreitung wurde in Kapitel 3 aufgezeigt, wie graduelle Unterschiede im Ausbreitungspotential mit Hilfe eines mechanistischen Ausbreitungsmodells

quantifiziert werden können. Für andere Ausbreitungstypen standen derartige Modelle und daraus abgeleitete, artspezifische Ausbreitungspotentiale nicht zur Verfügung. Deshalb wird im Folgenden eine vereinfachte Methode vorgeschlagen, mit der das Fernausbreitungspotential von Pflanzenarten regelbasiert klassifiziert werden kann. Berücksichtigung finden Anemochorie, und drei weitere, in Kulturlandschaften relevante Ausbreitungstypen mit hohem Potential für die Fernausbreitung (Epizoochorie, Endozoochorie und Hemerochorie). In zwei Anwendungsbeispielen wird anschließend die Bedeutung von Fernausbreitungspotentialen für die Bestandesentwicklung von Grünlandarten und die Häufigkeit von Populationen in fragmentierten Landschaften aufgezeigt.

5.2 Methoden

In den folgenden Anwendungsbeispielen werden ausschließlich Pflanzenarten der anthropozoogenen Heiden und Rasen betrachtet (vgl. ELLENBERG 1992). In diesen Lebensräumen werden Anemochorie (eigentlich: Meteorochorie), Endo- und Epizoochorie (v. a. durch Weidetiere) sowie Hemerochorie als die wichtigsten Ausbreitungstypen angesehen, die zu Fernausbreitung führen können (vgl. HOWE & SMALLWOOD 1982; HODGSON & GRIME 1990; POSCHLOD & BONN 1998; CAIN & al. 2000).

Das Ausbreitungspotential der Pflanzenarten wurde separat für jeden der vier genannten Ausbreitungstypen auf einer dreistufigen Skala bestimmt und aus diesen Werten das Fernausbreitungspotential als arithmetisches Mittel der vektorbezogenen Ausbreitungspotentiale berechnet. Die bei der regelbasierten Ableitung der Ausbreitungspotentiale verwendeten Merkmale der Pflanzenarten stammen aus der ausbreitungsbiologischen Datenbank DI-ASPORUS (BONN & al. 2000) und sind in Tabelle A-2 (im Anhang) zusammengefasst. Bei den Angaben handelt es sich einerseits um aus anderen Quellen übernommene Messwerte, wie z. B. die Anfangshöhe der Ausbreitung. Andererseits handelt es sich aber auch um bloße Einschätzungen anderer Autoren, wenn z. B. der Ausbreitungstyp von FRANK & KLOTZ (1990) verwendet wird.

5.2.1 Epizoochorie

Das Fernausbreitungspotential einer Art im Fell oder den Hufen (bzw. den Füßen) von (Weide-) Tieren wird im Wesentlichen von zwei Merkmalen der Pflanzenarten beeinflusst (vgl. auch BONN & al. 2000). Die Haftfähigkeit der Diasporen bestimmt, wie lange die Diasporen im Fell verbleiben und damit, wie weit die während dieser Zeit zurückgelegten Entfernungen sein können. Messungen zur Haftfähigkeit der Diasporen liegen nur für wenige Arten vor (z. B. FISCHER & al. 1996; KIVINIEMI 1996; KIVINIEMI & TELENIIUS 1998). Hingegen kann die Haftfähigkeit auf einer groben Skala für eine große Anzahl von Arten

aus ihrer Diasporenmorphologie abgeleitet werden. Neben Arten, deren Diasporen Haftorgane (z. B. Grannen, Haken, Federschweife) oder eine klebrige Oberfläche besitzen, wurden auch Arten, deren Diasporen andere Anhänge haben und Arten mit kleinen Diasporen gehäuft im Fell oder den Hufen von Tieren gefunden. Diesen Arten wurde entsprechend des Schemas in Abbildung 23 ein erhöhtes Ausbreitungspotential für Epizoochorie zugewiesen (vgl. BULLOCK & PRIMACK 1977; SHMIDA & ELLNER 1983; FISCHER & al. 1996; STENDER & al. 1997; VIBRANS 1999).

Weiterhin beeinflusst die Höhe des Fruchtstandes das Ausbreitungspotential. Die Wahrscheinlichkeit, mit der Diasporen in das Fell von Weidetieren gelangen, ist größer, wenn die Höhe des Fruchtstandes der Größe der Tiere entspricht (FISCHER & al. 1996). Diasporen von Arten, deren Fruchtstand niedriger als ca. 0,3 m oder höher als ca. 1,5 m ist, werden deshalb nur mit geringerer Wahrscheinlichkeit in das Fell von Weidetieren (Schafe und Rinder) gelangen, als Arten, deren Fruchtstand innerhalb dieses Intervalls liegt. Diese Unterscheidung wurde hier allerdings nicht für Arten mit Haftorganen oder klebriger Oberfläche vorgenommen, da diese im Vergleich zu Arten mit anderer Diasporenmorphologie immer das höchste epizoochore Ausbreitungspotential haben werden.

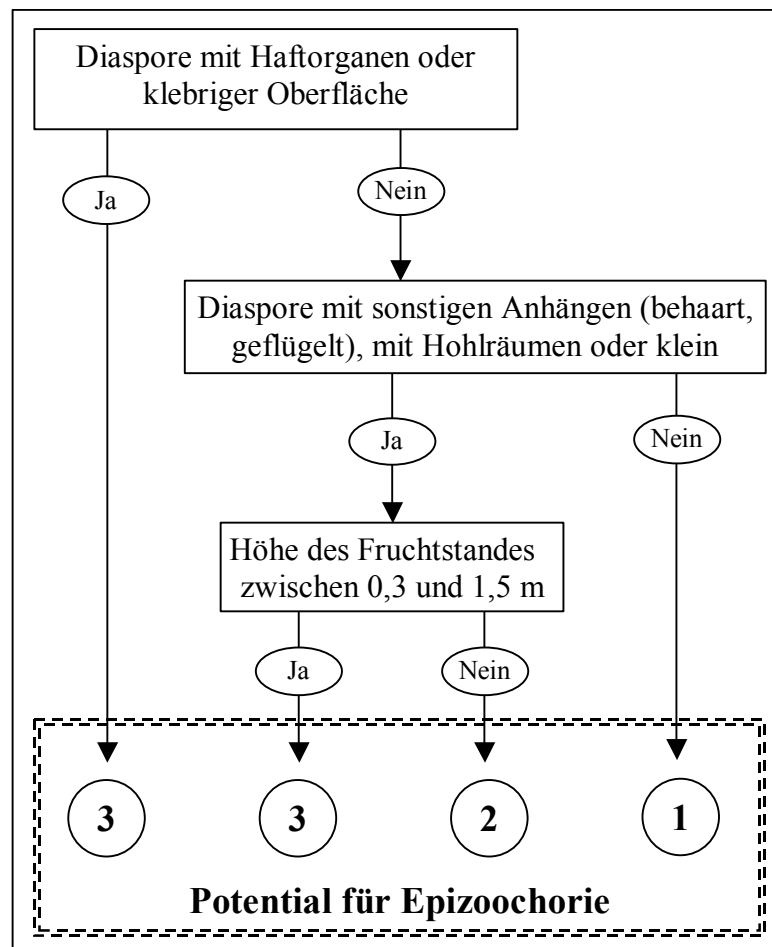


Abbildung 23: Ableitung des Ausbreitungspotentials für Epizoochorie

5.2.2 Endozoochorie (inklusive Dysochorie)

Das Ausbreitungspotential der Arten durch Endozoochorie wird wesentlich durch die Überlebensrate der Diasporen bei der Verdauung mitbestimmt. Die Überlebensrate kann allerdings nur in Ausnahmefällen aus morphologischen Merkmalen der Diasporen vorhergesagt werden (z. B. bei hartschaligen Fabaceen). Häufig widersprechen sich die Untersuchungsergebnisse verschiedener Autoren und lassen keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen morphologischen Merkmalen der Diasporen und ihrer Überlebensrate nach Verdauung erkennen (vgl. LENNARTZ 1955; ÖZER 1979; JANZEN 1982, 1984; SIMAO NETO & al. 1987; SIMAO NETO & JONES 1987; GARDENER & al. 1993a, b).

Des Weiteren wirkt sich das Fraßverhalten der (Weide-) Tiere auf das Ausbreitungspotential der Pflanzenarten durch Endozoochorie bzw. Dysochorie aus. Nur die Arten, deren Diasporen gefressen bzw. gesammelt werden, können endozoochor bzw. dysochor ausgebreitet werden. Über von Weidetieren bevorzugt gefressene Pflanzenarten liegen zwar einige Studien vor (vgl. EICHLER 2000), in ihnen wird allerdings zumeist keine Unterscheidung getroffen, ob Diasporen oder andere Teile der Pflanze gefressen wurden. Es existieren aber zahlreiche Beobachtungen und Feldstudien über im Kot von Weidetieren gefundene, keimfähige Samen, die in DIASPORUS zusammengefasst sind (BONN & al. 2000). DIASPORUS enthält 1306 Angaben zu 494 Pflanzenarten, für die endozoochore oder dysochochore Ausbreitung angenommen wird (für Vögel vgl. KOLLMANN 1994)

Um das endozoochore Ausbreitungspotential (inklusive dem Potential für Dysochorie) abzuschätzen, wurde aufgrund der oben geschilderten Schwierigkeiten ein Ansatz gewählt, in dem sowohl morphologische Merkmale der Arten, als auch Angaben anderer Autoren Berücksichtigung fanden (Abbildung 24). Bei diesem Ausbreitungspotential wurden nur die Stufen 1 (niedrig) und 3 (hoch) unterschieden.

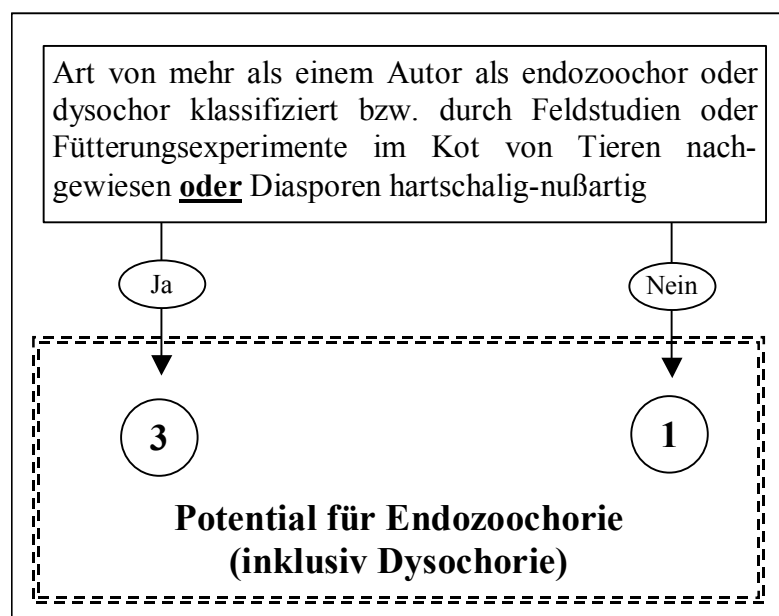


Abbildung 24: Ableitung des Ausbreitungspotentials für Endozoochorie (inklusive Dysochorie)

5.2.3 Hemerochorie

Hemerochorie, also die Ausbreitung durch menschliche Tätigkeiten, scheint besonders in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft entscheidend für die Artenzusammensetzung vieler Lebensräume und die Verteilung und Häufigkeit von Pflanzenarten zu sein (POSCHLOD & BONN 1998). Das Potential einer Pflanzenart, durch Hemerochorie ausgebreitet zu werden, kann nur in Ausnahmefällen aus morphologischen Merkmalen der Pflanzen oder ihrer Diasporen abgeleitet werden (BONN & POSCHLOD 1998; BONN & al. 2000). Deshalb wurde bei der Herleitung des Hemerochorie-Potentials ausschließlich auf die in DIASPORUS enthaltenen Angaben und Einschätzungen anderer Autoren zurückgegriffen. Bei der Erstellung der Datenbank sind zahlreiche, zum Teil historische, ausbreitungsbiologische und agrartechnische Literaturquellen gesichtet und auf Angaben zur hemerochoren Ausbreitung von Pflanzenarten überprüft worden. Aktuell sind in der Datenbank 740 Zitate enthalten, in denen für 367 Pflanzenarten die Ausbreitung durch menschliche Tätigkeiten nachgewiesen ist. Basierend auf diesen Daten wurde, entsprechend Abbildung 25, das Hemerochorie-Potential abgeleitet. Dabei wurden nur die Stufen 1 (niedrig) und 3 (hoch) unterschieden.

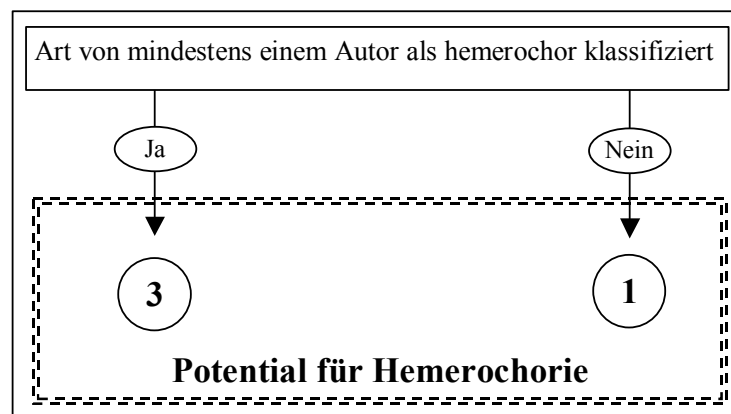


Abbildung 25: Ableitung des Ausbreitungspotentials für Hemerochorie

5.2.4 Anemochorie

Die Methode zur Quantifizierung der graduellen Unterschiede im Windausbreitungspotential wurde bereits in Kapitel 3 vorgestellt. Um die Zeigerwerte des Windausbreitungspotentials, die Werte von 0 - 9 annehmen können, auf die für die anderen Ausbreitungsvektoren gewählte, dreistufige Skala zu transformieren, wurde das in Tabelle 13 genannte Zuordnungsschema verwendet.

Tabelle 13: Ableitung eines dreistufigen Windausbreitungspotentials aus dem 10-stufigen Windausbreitungspotential $WARP_{100}$ (vgl. Kapitel 3).

$WARP_{100}$	dreistufiges Windausbreitungspotential
0-2	1
3-5	2
6-9	3

5.2.5 Fernausbreitungspotential

Das Fernausbreitungspotential wurde als arithmetisches Mittel der Ausbreitungspotentiale der jeweiligen Art für die vier oben genannten Ausbreitungsvektoren berechnet. Die Mittelwerte liegen im Intervall von 1 bis 3 und können zehn unterschiedliche Werte annehmen. Um die Vergleichbarkeit des Fernausbreitungspotentials mit den vektorbasierten Ausbreitungspotentialen zu gewährleisten, wurden dieser Mittelwert mit Gleichung 4 auf das Intervall von 0,5 bis 3,5 transformiert, so dass das auf ganze Zahlen gerundete Fernausbreitungspotential die Werte 1, 2 oder 3 annimmt.

Gleichung 4: Berechnung des Fernausbreitungspotentials

$$FArP = (\overline{ArP} - 1) \times \frac{3}{2} + 0,5$$

mit

FArP: Fernausbreitungspotential (im Intervall von 0,5 - 3,5)

\overline{ArP} : arithmetischer Mittelwert der vektorbasierten Ausbreitungspotentiale

5.2.6 Analyse des Zusammenhanges zwischen Fernausbreitungspotential und Bestandesentwicklung ausgewählter Pflanzenarten auf nationaler Ebene

Die Auswahl der Pflanzenarten für diese Analyse erfolgte nach ELLENBERG (1992), wobei Arten der soziologischen Klassengruppe 5 (anthropo-zoogene Heiden und Rasen, im Folgenden vereinfachend als „Grünland“ bezeichnet) ausgewählt wurden. Außerdem wurden 34 Arten, die ELLENBERG (1992) keiner Klassengruppe zuordnet, aufgenommen, wenn sie, wie z. B. *Anthoxanthum odoratum* oder *Bromus hordeaceus*, mit einem Großteil ihres Bestandes im Grünland auftreten.

Den „Zeigerwerten“ wurden auch Angaben zur Bestandesentwicklung auf nationaler Ebene entnommen. Dabei handelt es sich um die „Änderungstendenz“, unter der ELLENBERG (1992): „Veränderungen der [Messtischblatt-] Frequenz sowie der Zahl der Wuchsorte innerhalb der einzelnen Rasterfelder (teilweise nach dem Atlas von HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1989), sowie nach eigenen Beobachtungen und Korrekturen von HAEUPLER)“ versteht.

In die Analyse konnten 142 von insgesamt 615 Grünlandarten einbezogen werden, für welche alle zur Ableitung des Fernausbreitungspotentials erforderlichen Angaben vorhanden waren. Die verwendeten Merkmale der Arten und die zusätzlichen Angaben aus der ausbreitungsbiologischen Datenbank (BONN & al. 2000) können Tabelle A-2 (im Anhang) entnommen werden.

Zum Aufzeigen eines Zusammenhanges zwischen dem Fernausbreitungspotential und der Bestandesentwicklung der Arten auf nationaler Ebene wurde ein Chi-Quadrat-Test mit dem Programm SPSS 10 durchgeführt. Unterschiede der Häufigkeit der drei unterschiede-

nen Fernausbreitungspotentialklassen zwischen in ihrer Bestandesentwicklung rückläufigen Arten und Arten mit gleichbleibender bzw. zunehmender Bestandesentwicklung wurden mit Hilfe des von BÜHL & ZÖFEL (2000) vorgeschlagenen Verfahrens über die standardisierten Residuen auf Signifikanz getestet und Unterschiede bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha < 0,05$ als signifikant bezeichnet.

5.2.7 Analyse des Zusammenhanges zwischen Fernausbreitungspotential und Häufigkeit ausgewählter Arten in der Porphyrkuppenlandschaft

5.2.7.1 Untersuchungsgebiet

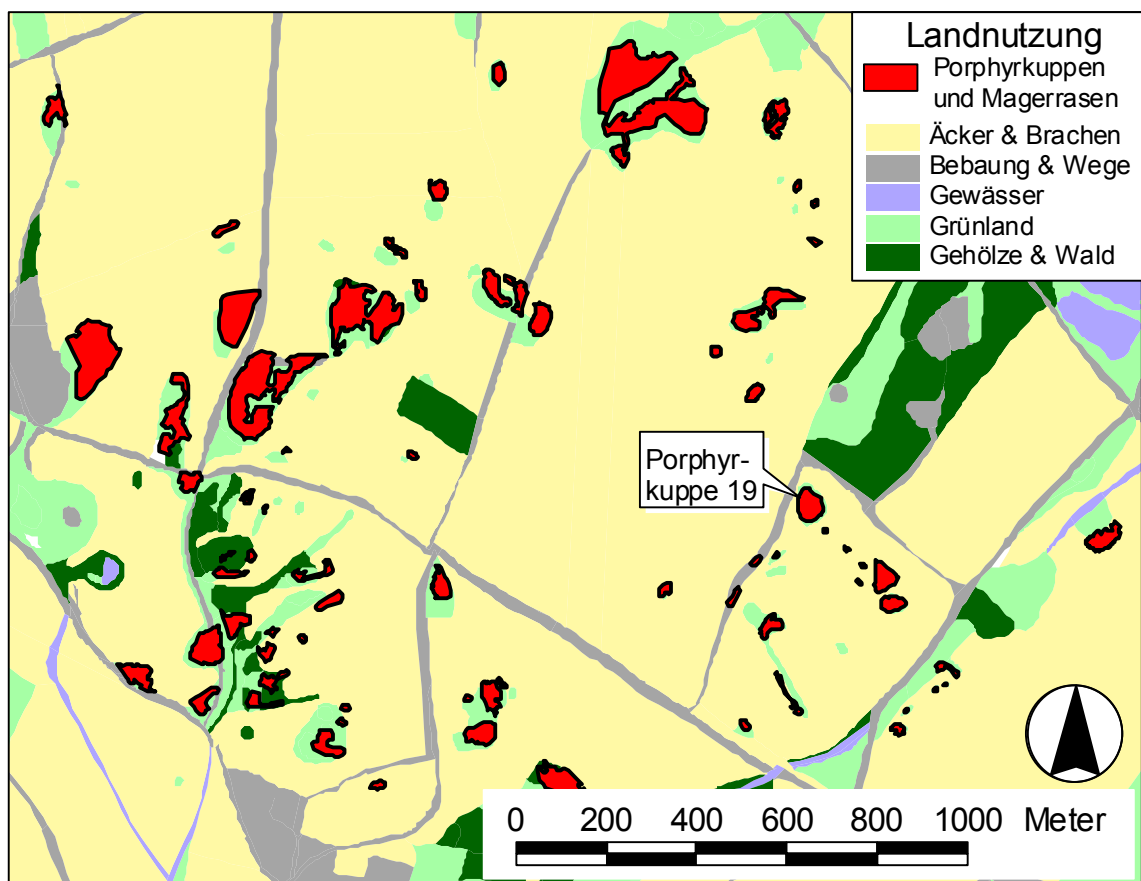


Abbildung 26: Karte der Landnutzung und Abgrenzung der Porphyrkuppen

Karte der Landnutzung aus KUHN & al. (1998). Abgrenzung der Porphyrkuppen nach eigenen Kartierungen basierend auf der Vegetationskarte in KUHN & al. (1998).

Bei der Porphyrkuppenlandschaft nordwestlich von Halle/Saale handelt es sich um ein überwiegend ackerbaulich genutztes Lößgebiet, in dem inselartig Porphyrkuppen aufragen, die vorwiegend mit Trocken- und Halbtrockenrasen bewachsen sind (MAHN & PARTZSCH

1996; PARTZSCH & KRUMBIEGEL 1996). Innerhalb dieser Landschaft wurde ein 2500 m x 1900 m großes, zwischen Brachwitz und Gimritz gelegenes Teilgebiet ausgewählt. Im Untersuchungsgebiet konnte an 73 Standorten mindestens eine der 15 ausgewählten Pflanzenarten xerothermer Standorte nachgewiesen werden (Abbildung 26). Diese Standorte werden im Folgenden als „Porphyrkuppen“ bezeichnet, auch wenn es sich nicht immer um Kuppen im geomorphologischen Sinn handelt. Sehr selten und in kleinen Populationen kommen Arten wie *Hieracium pilosella* oder *Centaurea stoebe* auch an Wegböschungen vor. Außerdem ragen drei bis vier Porphyrkuppen in das Untersuchungsgebiet hinein. Da sie aber größtenteils außerhalb der Grenzen des Untersuchungsgebietes liegen, bleiben sie in der Analyse unberücksichtigt.

5.2.7.2 Auswahl der Arten

Für die Analyse wurden 15 Arten ausgewählt (Tabelle 14), die in der Porphyrkuppenlandschaft fast ausschließlich auf den in Abbildung 26 eingezeichneten Porphyrkuppen vorkommen. Die enge Bindung der ausgewählten Arten an die xerothermen Vegetationstypen der Porphyrkuppen wurde durch mehrfache Begehung des gesamten Untersuchungsgebietes während einer Vegetationsperiode überprüft. Des Weiteren wurde sie anhand der in der FIFB-Multimedia-Bibliothek enthaltenen Stetigkeitstabellen überprüft (KUHNS & al. 1998; vgl. auch FRANK 1993; PARTZSCH & KRUMBIEGEL 1996; JACKEL 1998).

Die Arten wurden weiterhin so ausgewählt, dass sich ihre Lebensstrategien, außer in Bezug auf die Ausbreitungsfähigkeit, möglichst wenig unterscheiden. Es handelt sich um mehrjährige Hemikryptophyten (und 2 Chamaephyten), die keine langfristig dauerhafte Diasporenbank aufbauen (Tabelle 14). Deshalb können sich diese Arten, wenn sie an einem Standort für mehr als einige Jahre ausgestorben sind, nicht aus der Diasporenbank regenerieren, sondern sind auf die Einwanderung von anderen Populationen angewiesen. Die meisten Arten wurden von FRANK & KLOTZ (1990) als CS oder CSR-Strategen klassifiziert. Die für die Berechnung der Fernausbreitungspotentiale relevanten Merkmale sind in Tabelle A-2 aufgelistet.

Eine größere Zahl von Arten konnte in der Analyse nicht berücksichtigt werden, weil das Abschätzen der Diasporenproduktion (s.u.) nicht für mehr Arten möglich war.

Zum Aufzeigen eines Zusammenhanges zwischen dem Fernausbreitungspotential und der Häufigkeit ausgewählter Arten in der Porphyrkuppenlandschaft wurde eine bivariate Korrelation basierend auf dem Korrelationskoeffizienten nach Spearman berechnet (Programm: SPSS 10).

Tabelle 14: Charakterisierung von 15 ausgewählten Arten

Angaben zu **Lebensform**: ELLENBERG (1992); FRANK & KLOTZ (1990); **Diasporenbanktyp**: THOMPSON & al. (1997); JACKEL (1998); R. M. BEKKER (pers. Mitteilung); **Strategie nach Grime**: FRANK & KLOTZ (1990); **Lebensstrategie nach Frey & Hensen**: BÖTTNER & al. 1997; HENSEN 1997, 1998; HENSEN & KENTRUP 1998; W. FREY (pers. Mitteilung)

Art	Lebensform	am häufigsten genannter Diasporenbanktyp	Strategietyp nach Grime	Lebensstrategie nach Frey & Hensen
<i>Anthericum liliago</i> L.	Hemikryptophyt	kurzfristig ausdauernd	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Armeria maritima</i> ssp. <i>elongata</i> (Hoffm.) Bonnier	Hemikryptophyt	temporär	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Biscutella laevigata</i> L.	Hemikryptophyt	temporär	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Centaurea stoebe</i> L. s.l.	Hemikryptophyt	temporär	CSR	Wenigjährig (Pendler)
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	Chamaephyt	temporär	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Festuca pallens</i> Host	Hemikryptophyt	temporär	S	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Hemikryptophyt	kurzfristig ausdauernd	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Jasione montana</i> L.	Hemikryptophyt	kurzfristig ausdauernd	CSR	Wenigjährig (Pendler)
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench	Hemikryptophyt	temporär	CS	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Pulsatilla vulgaris</i> s.l. Mill.	Hemikryptophyt	kurzfristig ausdauernd	CSR	Ausdauernd (mit Fernausbreitung)
<i>Salvia pratensis</i> L.	Hemikryptophyt	temporär	CSR	Ausdauernd (mit Fernausbreitung)
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	Hemikryptophyt	temporär	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Silene otites</i> (L.) Wibel	Hemikryptophyt	kurzfristig ausdauernd	S	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Thymus serpyllum</i> L.	holziger Chamaephyt	temporär	CS	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)
<i>Veronica spicata</i> L.	Hemikryptophyt; Chamaephyt	kurzfristig ausdauernd	CSR	Ausdauernd (mit Nahausbreitung)

5.2.7.3 Abschätzung der Diasporenproduktion

Die Fernausbreitungspotentiale beziehen sich auf die Ausbreitungspotentiale einzelner Diasporen und berücksichtigen die Diasporenproduktion bzw. die Anzahl ausgebreiteter Diasporen nicht. Um die Ausbreitungsfähigkeit von Populationen im Rahmen von Gefährdungs- bzw. Risikoanalysen beurteilen zu können, sollte aber die durchschnittliche pro Population produzierte Diasporenanzahl einbezogen werden (vgl. Kapitel 4). Für die 15 ausgewählten Arten wurde deshalb die Diasporenproduktion jeder einzelnen Population im Untersuchungsgebiet abgeschätzt. Unter einer Population werden dabei alle auf einer Porphyrkuppe vorkommenden Individuen einer Art verstanden. Die Methode zur Abschätzung der Diasporenproduktion wurde bereits in Kapitel 4.2.2 erläutert.

5.2.7.4 Berechnung des Fernausbreitungspotentials unter Berücksichtigung der Diasporenproduktion

Die Diasporenproduktion der Populationen wurde nach dem in Tabelle 15 genannten Zuordnungsschema in drei Stufen klassifiziert. Anschließend wurde für jeden Ausbreitungsvektor der Mittelwert aus der Diasporenproduktions-Klasse und der jeweiligen Ausbreitungspotential-Klasse gebildet. Mit diesen Mittelwerten anstelle der Ausbreitungspotential-Klassen wurde das in Kapitel 5.2.5 beschriebene Verfahren zur Berechnung des Fernausbreitungspotentials unter Berücksichtigung der Diasporenproduktion durchgeführt (Gleichung 4).

Tabelle 15: Klassifizierung der Diasporenproduktion

durchschnittliche Diasporenproduktion einer Population	Klasse der Diasporenproduktion
< 20.000	1
20.000 - 150.000	2
> 150.000	3

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Zusammenhang zwischen Bestandesentwicklung von Pflanzenarten des Grünlands auf nationaler Ebene und ihrem Fernausbreitungspotential

Den 142 Pflanzenarten des Grünlandes wurde nach der oben beschriebenen Methode ein Fernausbreitungspotential zugewiesen. Abbildung 27 zeigt die Häufigkeit, mit der die drei unterschiedenen Fernausbreitungspotential-Klassen bei den 142 in der Analyse berücksichtigten Arten auftraten. Bei 31 % der Arten wurde das Fernausbreitungspotential als hoch eingeschätzt, bei 47 % als mittel und bei 22 % als niedrig.

Die Verteilung der Fernausbreitungspotentialklassen unterscheidet sich signifikant zwischen Arten, die nach ELLENBERG (1992) eine rückläufige und Arten, die eine gleichbleibende bzw. zunehmende Bestandesentwicklung aufweisen (Chi-Quadrat-Anpassungstest; $\alpha < 0,01$). Hohe Fernaus-

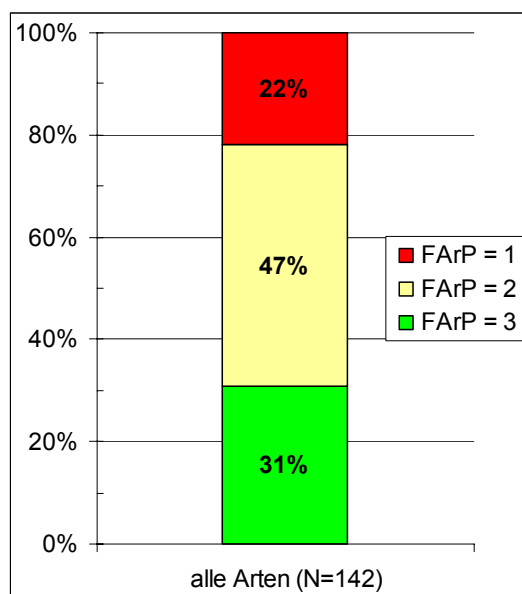


Abbildung 27: Häufigkeit der drei Fernausbreitungspotential-Klassen bei 142 Pflanzenarten des Grünlands

FARp = Fernausbreitungspotential
(1 = niedrig; 2 = mittel; 3 = hoch)

breitungspotentiale (FARP = 3) sind bei Arten, deren Bestandesentwicklung rückläufig ist, gegenüber der bei allen 142 Arten angetroffenen Häufigkeit um ca. 40 % unterrepräsentiert (Abbildung 28). Bei Arten, deren Bestandesentwicklung gleichbleibend oder zunehmend ist, sind sie hingegen um ca. 60 % überrepräsentiert. Bei Arten mit geringem Fernausbreitungspotential (FARP = 1) verhält es sich genau entgegengesetzt. Die genannten Unterschiede sind signifikant (Chi-Quadrat-Test über standardisierte Residuen; $\alpha < 0,05$). Hingegen kommen Arten mit mittlerem Fernausbreitungspotential (FARP = 2) in beiden Artengruppen entsprechend dem Durchschnitt aller Arten etwa gleich häufig vor und es bestehen keine signifikanten Unterschiede (Chi-Quadrat-Test über standardisierte Residuen; $\alpha > 0,05$).

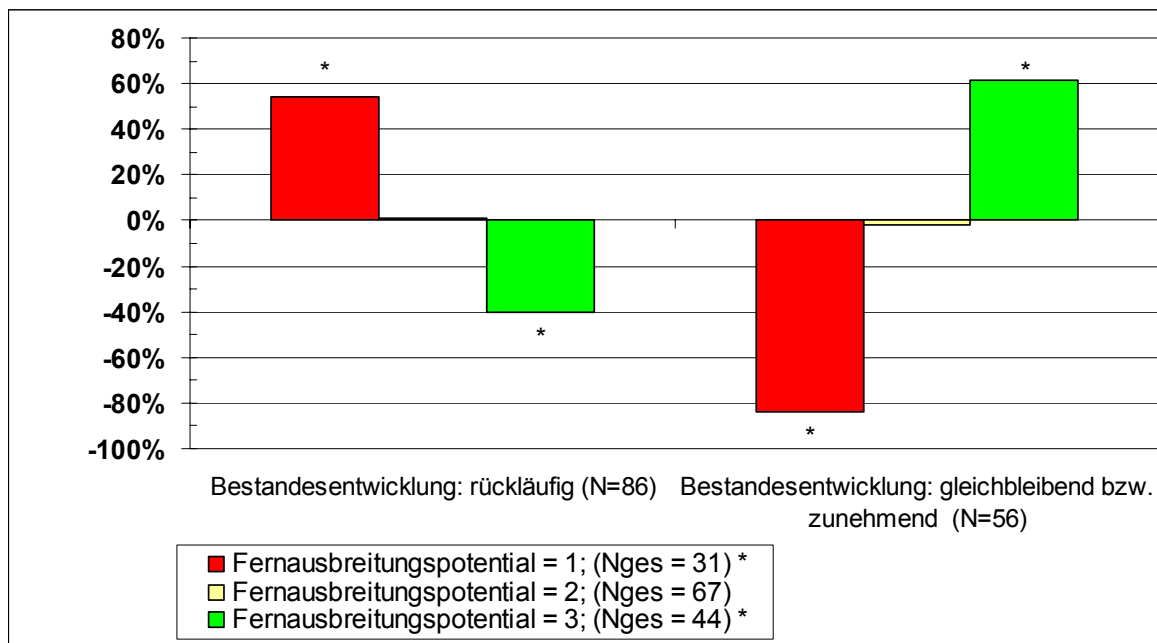


Abbildung 28: Unterschiede der Häufigkeit der drei Fernausbreitungspotential-Klassen von Arten mit rückläufiger Bestandesentwicklung und Arten mit gleichbleibender bzw. zunehmender Bestandesentwicklung im Vergleich zum Durchschnitt aller Arten

*: signifikante Unterschiede (Chi-Quadrat-Test über standardisierte Residuen; $\alpha < 0,05$). Weitere Erläuterungen im Text.

5.3.2 Zusammenhang zwischen Fernausbreitungspotential und Häufigkeit von Arten in der Porphyrkuppenlandschaft

Tabelle 16 zeigt die Anzahl der Populationen der 15 ausgewählten Arten im Untersuchungsgebiet. Die seltenste Art ist *Biscutella laevigata* mit drei Populationen, am häufigsten kommen *Festuca pallens* und *Hieracium pilosella* mit 65 bzw. 66 Populationen vor, die

damit auf ca. 90 % aller Kuppen (N = 73) anzutreffen sind. Die beiden letztgenannten Arten zählen gleichzeitig zu den Arten mit den höchsten durchschnittlichen Diasporenproduktionen pro Population (> 1.000.000), während *Biscutella* mit weniger als 20.000 produzierten Diasporen zu den Arten mit geringer Diasporenproduktion gehört. In Tabelle 16 ist außerdem für jede der 15 ausgewählten Pflanzenarten das Fernausbreitungspotential mit und ohne Berücksichtigung der Diasporenproduktion dargestellt.

Tabelle 16: Häufigkeit des Vorkommens und Diasporenproduktion von 15 Arten im Untersuchungsgebiet und ihre Fernausbreitungspotentiale

Die Werte der Fernausbreitungspotentiale liegen gemäß Gleichung 4 zwischen 0,5 und 3,5.

Art	Art-Kürzel	Anzahl der Populationen	geschätzte Gesamtdiasporenproduktion im Untersuchungsgebiet	durchschnittliche Diasporenproduktion einer Population	Fernausbreitungspotential ohne Berücksichtigung der Diasporenproduktion	Fernausbreitungspotential unter Berücksichtigung der Diasporenproduktion
<i>Anthericum liliago</i> L.	An li	21	1.263.290	60.157	0,5	1,2
<i>Armeria maritima</i> ssp. <i>elongata</i> (Hoffm.) Bonnier	Ar el	21	364.577	17.361	1,2	0,9
<i>Biscutella laevigata</i> L.	Bi la	3	48.015	16.005	1,2	0,9
<i>Centaurea stoebe</i> L. s.l.	Ce st	62	20.473.594	330.219	2,7	3,1
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	Di ca	58	9.736.763	167.875	1,2	2,4
<i>Festuca pallens</i> Host	Fe pa	65	243.347.327	3.743.805	3,1	3,3
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Hi pi	66	67.786.325	1.027.066	2,4	2,9
<i>Jasione montana</i> L.	Ja mo	29	9.278.080	319.934	0,9	2,2
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench	Pe or	7	15.680.700	2.240.100	1,2	2,4
<i>Pulsatilla vulgaris</i> s.l. Mill.	Pu vu	18	174.312	9.684	2,4	1,4
<i>Salvia pratensis</i> L.	Sa pr	30	26.459.435	881.981	2,7	3,1
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	Sc oc	38	3.890.771	102.389	2,0	2,0
<i>Silene otites</i> (L.) Wibel	Si ot	37	3.678.471	99.418	0,9	1,4
<i>Thymus serpyllum</i> L.	Th se	43	70.812.993	1.646.814	1,6	2,6
<i>Veronica spicata</i> L.	Ve sp	15	8.319.763	554.651	0,9	2,2

Abbildung 29 zeigt den Zusammenhang zwischen den Fernausbreitungspotentialen und der Anzahl der Populationen im Untersuchungsgebiet. Arten mit hohem Fernausbreitungspotential kommen in der Porphyrkuppenlandschaft signifikant häufiger vor, als Arten mit geringem Fernausbreitungspotential, unabhängig davon, ob das Fernausbreitungspotential mit oder ohne Berücksichtigung der Diasporenproduktion berechnet wurde (Korrelationskoeffizient nach Spearman; $\alpha < 0,05$ bzw. $\alpha < 0,01$).

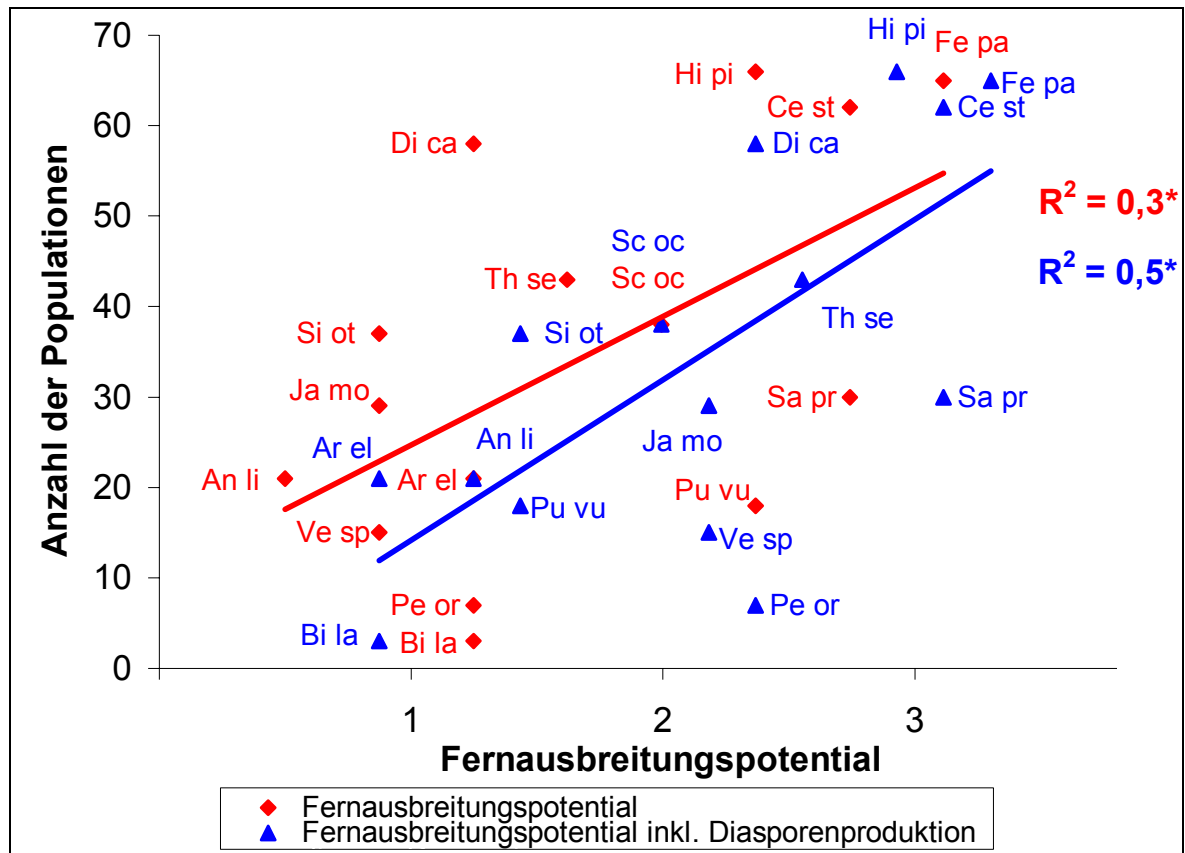


Abbildung 29: Zusammenhang zwischen Häufigkeit von 15 Arten in der Porphyrokuppenlandschaft und ihrem Fernausbreitungspotential

Dargestellt sind Fernausbreitungspotentiale mit und ohne Berücksichtigung der Diasporenproduktion und die jeweiligen Trendlinien. Die Korrelation zwischen Anzahl der Populationen und Fernausbreitungspotential ohne und mit Berücksichtigung der Diasporenproduktion sind signifikant (Korrelationskoeffizient nach Spearman; $\alpha < 0,05$ bzw. $\alpha < 0,01$). Die Werte der Fernausbreitungspotentiale liegen gemäß Gleichung 4 zwischen 0,5 und 3,5. Abkürzungen der Artnamen in Tabelle 16.

5.4 Diskussion

5.4.1 Fernausbreitung und Häufigkeit bzw. Bestandesentwicklung

Den bereits in der Einleitung zu diesem Abschnitt genannten Forderungen nach Berücksichtigung des Ausbreitungspotentials in Gefährdungs- oder Risikoanalysen stehen bisher nur wenige Studien gegenüber, in denen versucht wurde, einen Zusammenhang zwischen Fernausbreitungspotential und Häufigkeit der Arten auf nationaler Ebene oder der Größe ihres Verbreitungsgebietes nachzuweisen (OAKWOOD & al. 1993; QUINN & al. 1994; THOMPSON & HODGSON 1996; THOMPSON & al. 1999). In diesen Studien konnte bestenfalls ein schwacher, oft aber kein Zusammenhang zwischen der Ausbreitungsfähigkeit der Arten und den genannten arealgeographischen Parametern gezeigt werden (THOMPSON &

al. 1999). Die letztgenannten Autoren kommen deshalb zu dem Schluss, dass die Anzahl der von einer Art besiedelten Habitate, also die Breite der ökologischen Nische, der am besten mit der Größe des Verbreitungsgebietes bzw. der Häufigkeit der Arten korrelierte Parameter ist. Dies deutet darauf hin, dass die Verteilung der relevanten Standortfaktoren in der Landschaft die Häufigkeit der Arten im nationalen Maßstab stärker beeinflusst, als die Ausbreitungsfähigkeit der Arten. Andererseits argumentieren THOMPSON & HODGSON (1996) folgendermaßen: „the present distribution of scarce vascular plants are largely the product of recent habitat loss and that correlations with dispersal characteristics are therefore unlikely to be found“. Gerade aus diesem Grund ist aber anzunehmen, dass Arten, die ein hohes Fernausbreitungspotential aufweisen, von der mit dem Habitatverlust einhergehenden zunehmenden Fragmentierung der Landschaft weniger stark betroffen sind, als Arten mit geringem Fernausbreitungspotential (vgl. auch POSCHLOD & al. 1998; POSCHLOD & BONN 1998). Ein entsprechender Zusammenhang zwischen der Bestandesentwicklung der Pflanzenarten auf nationaler Ebene und ihrem Fernausbreitungspotential konnte im analysierten Beispiel (Abbildung 28) für Pflanzenarten des Grünlandes nachgewiesen werden. Arten mit nur geringem Fernausbreitungspotential zeigten in Deutschland in den letzten Jahrzehnten überdurchschnittlich häufig eine rückläufige Bestandesentwicklung verglichen mit Arten mit hohem Fernausbreitungspotential. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommen auch POSCHLOD & al. (1998, 1999b), die zeigen konnten, dass Kalkmagerasen-Arten, die in der Roten Liste Baden-Württembergs (in KORNECK & al. 1996) als gefährdet geführt werden, überdurchschnittlich häufig ein geringes Ausbreitungspotential für Zoochorie besitzen.

Während auf nationaler Ebene ein Zusammenhang zwischen der Bestandesentwicklung und dem Fernausbreitungspotential besteht, ist auf der Ebene von Metapopulationen ein positiver Zusammenhang zwischen der Häufigkeit der Arten und ihrem Fernausbreitungspotential zu erwarten (vgl. LEVINS 1970; LEVIN & al. 1984; OPDAM 1990; CAIN & al. 2000). Ein solcher Zusammenhang, der für Pflanzenarten erst in wenigen Studien nachgewiesen werden konnte (z. B. DZWONKO & LOSTER 1992), gilt auch für die Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale (Abbildung 29). Arten mit hohem Fernausbreitungspotential haben dort mehr Porphyrkuppen besiedelt, als Arten mit geringem Fernausbreitungspotential. Dies deutet auf eine Metapopulationsstruktur der meisten in der Analyse berücksichtigten Pflanzenarten hin, auch wenn lokale Einwanderungs- bzw. Aussterbeereignisse von Populationen nicht dokumentiert wurden.

Für Arten wie z. B. *Armeria maritima ssp. elongata*, deren Fernausbreitungspotential vor allem durch Epi- oder Endozoochorie gewährleistet ist (Diasporen mit Haftorganen, geringes Windausbreitungspotential, Ausbreitung durch Hemerochorie nicht nachgewiesen; vgl. Tabelle A-2), bedeutet die in den letzten Jahrzehnten in der Porphyrkuppenlandschaft zu beobachtende Aufgabe der traditionellen Wanderschäferei (vgl. JACKEL & POSCHLOD 1996; vgl. auch POSCHLOD & BONN 1998) den Verlust des mit Abstand wichtigsten Ausbreitungsvektors. Basierend auf der Metapopulationstheorie ist deshalb zu vermuten, dass

solche Arten im Untersuchungsgebiet bei sonst gleichbleibenden Umweltfaktoren langfristig seltener werden.

5.4.2 Methodendiskussion

Die beiden Anwendungsbeispiele verdeutlichen, dass die vorgeschlagene Methode zur regelbasierten Ableitung von Fernausbreitungspotentialen zu interpretierbaren und mit theoretischen Erkenntnissen in Übereinstimmung stehenden Resultaten führt. Trotzdem müssen einige Einschränkungen der verwendeten Methode berücksichtigt werden.

So wurde z. B. Hydrochorie bei der Berechnung des Fernausbreitungspotentials nicht mit einbezogen, weil diese an nicht überfluteten Standorten kaum zu einer Fernausbreitung führen wird. Bei Anwendungen im Feuchtgrünland und Auenbereich darf Hydrochorie hingegen nicht vernachlässigt werden (z. B. WASER & al. 1982; NILSSON & al. 1991; JOHANSSON & al. 1996; DANVIND & NILSSON 1997; BILL & al. 1999).

Die vier berücksichtigten Ausbreitungsvektoren fließen mit der gleichen Gewichtung in die Berechnung des Fernausbreitungspotentials ein. Dieser Ansatz wurde gewählt, da gegenwärtig nicht Abschätzbar ist, wie groß die Wahrscheinlichkeit ist, mit der eine Diaspore einer polychoren Pflanzenart von einem bestimmten Vektor ausgebreitet wird. Diese Wahrscheinlichkeit ist von der betrachteten Landschaft und ihrer „dispersal infrastructure“ abhängig. In Landschaften, in denen z. B. die Wanderschäferiei aufgegeben wurde, sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass eine Pflanzenart im Fell von Weidetieren fernausgebreitet wird, während gleichzeitig die Wahrscheinlichkeit ansteigt, dass eine Diaspore windausgebreitet wird (vgl. auch BONN & al. 2000).

Bei der Ableitung der Ausbreitungspotentiale für Endozoochorie und Hemerochorie wurde nicht nur auf morphologische Merkmale der Arten und ihrer Diasporen zurückgegriffen, sondern auch das in DIASPORUS gespeicherte „Expertenwissen“ verwendet (vgl. Abbildung 24 und Abbildung 25). Dieses Expertenwissen steht allerdings weder für alle Arten noch für die vier betrachteten Ausbreitungstypen mit der derselben Qualität zur Verfügung. In vielen Fällen ist zudem unklar, anhand welcher Kriterien ein Autor eine Art als endozoochor oder hemerochor klassifizierte. Auf die Problematik des binären Zuordnungsschemas für Ausbreitungstypen wurde bereits in Kapitel 1 hingewiesen.

Die zwei- bzw. dreistufige Skala für die vektorbasierten Ausbreitungspotentiale ist vermutlich zu grob, um die tatsächliche Variabilität der Ausbreitungswahrscheinlichkeiten widerzuspiegeln. Eine genauere Einschätzung der Ausbreitungspotentiale erscheint mit den vorgeschlagenen regelbasierten Methode - außer für Anemochorie - allerdings auch nicht möglich.

Die Berechnung des arithmetischen Mittels der ordinalskalierten Ausbreitungspotentiale der einzelnen Ausbreitungstypen ist mathematisch nicht unproblematisch. Bei der Berech-

nung der mittleren Ellenberg-Zeigerwerte wird dies aber beispielsweise auch durchgeführt und von vielen Kritikern der Methode toleriert und für die Praxis sogar empfohlen (KOWARIK & SEIDLING 1989; ELLENBERG 1992). Die hier beschriebene Methode zur Ableitung der Fernausbreitungspotentiale stützt sich deshalb auf die Argumentation ELLENBERGS (1992) „Bei der rechnerisch richtigen Behandlung biologischer Erscheinungen muß man stets Zugeständnisse machen und sich oft mit groben Orientierungen begnügen, wie sie durch Zeigerwerte [hier: Ausbreitungspotentiale] und ihre Mittelwerte [hier: Fernausbreitungspotential] möglich sind“. Dementsprechend sollte das Fernausbreitungspotential, auch wenn es anhand nachvollziehbarer Regeln abgeleitet wurde, nur als Orientierung dienen. Um Fehlinterpretationen zu vermeiden, sollten die in Tabelle A-2 aufgelisteten Angaben und die daraus abgeleiteten Ausbreitungspotentiale nicht zu einer Charakterisierung der Einzelarten verwendet werden, sondern ausschließlich im Rahmen der Charakterisierung der Ausbreitungsverhältnisse von Zönosen.

Eine exaktere Möglichkeit Ausbreitungspotentiale von bestimmten Pflanzenarten abzuleiten, besteht darin, die relevanten morphologischen und populationsbiologischen Merkmale der Pflanzenarten nach standardisierten Methoden zu erheben und diese Merkmale so zu wählen, dass sie, wie am Beispiel der Windausbreitung demonstriert, als Eingangsparameter mechanistischer Ausbreitungsmodelle verwendet werden können. Solange die entsprechenden Ausbreitungsmodelle aber nicht verfügbar sind, können anhand der vorgeschlagenen Regeln zumindest erste Vorstellungen zum Ausbreitungspotential von Pflanzenarten entwickelt werden.

6 Zusammenfassung

Die existierenden ausbreitungsbiologischen Klassifikationssysteme wurden originär nicht entwickelt, um ökologische oder populationsbiologische Fragestellungen zu beantworten, sondern um die Vielfalt der vorgefundenen Diasporentypen zu beschreiben und daraus den Ausbreitungstyp abzuleiten. Sie benutzten dabei eine einfache binäre Zuordnungslogik, in der eine Art entweder einem bestimmten Ausbreitungstyp zugeordnet wird oder nicht. Allerdings erscheint die von diesen Klassifikationssystemen erzwungene Zweiteilung z. B. in anemochore Arten und nicht-anemochore Arten künstlich, weil das Windausbreitungspotential von Arten mit extrem hohem hin zu Arten mit extrem niedrigem Windausbreitungspotential reicht. Anhand von Beispielen wurde verdeutlicht, dass diese vektorbasierten Klassifikationssysteme bei Fragestellungen, für die graduelle Unterschiede im Ausbreitungspotential der Arten von Bedeutung sind, nur selten zu sinnvollen Ergebnissen führen können.

Um die graduellen Unterschiede im Windausbreitungspotential zu quantifizieren, wurden Simulationsrechnungen mit Hilfe des eigens dazu entwickelten Windausbreitungsmodells namens PAPPUS durchgeführt. Herkömmliche Windausbreitungsmodelle berücksichtigen die Effekte von thermischen Turbulenzen und Aufwinden sowie die Auswirkungen unterschiedlicher Topographie auf die Ausbreitungsdistanzen nicht, obwohl diese die Fernausbreitung von Diasporen durch Wind wesentlich beeinflussen. Bei der Modellentwicklung wurde deshalb besonderes Augenmerk auf die Modellierung dieser beiden Aspekte gelegt. Die Pflanzenarten werden in PAPPUS anhand der Fallgeschwindigkeit der Diasporen und der Anfangshöhe der Ausbreitung charakterisiert, aus denen sich das artspezifische Windausbreitungspotential von Pflanzenarten ableiten lässt.

Die von PAPPUS simulierte Ausbreitungsdistanzspektren wurden mit solchen verglichen, die in Flugversuchen unter Freilandbedingungen bei verschiedenen Wetterlagen und in Landschaften unterschiedlicher Topographie beobachtet wurden. Dabei konnte bis zu Entfernungen von etwa 150 m (Fernausbreitung) eine gute Übereinstimmung zwischen den von PAPPUS vorhergesagten und den beobachteten Ausbreitungsdistanzspektren nachgewiesen werden. Eine Validierung des Modells für größere Entfernungen war aufgrund von Problemen, weit fliegende Diasporen im Gelände zu verfolgen, nicht möglich.

Außerdem wurden die beobachteten Ausbreitungsdistanzspektren mit den Prognosen eines Diffusionsmodells und eines Flugpfadmodells verglichen, die als typische bisher auf die Windausbreitung von Pflanzendiasporen angewandte Modelle gelten können. PAPPUS war als einziges Modell in der Lage, den beobachteten Anteil fernausgebreiteter Diasporen (Ausbreitungsdistanzen > 100 m) vorherzusagen, während die anderen Modelle diesen Anteil deutlich unterschätzten. Dies gilt insbesondere für sonnige Wetterlagen mit thermischen Turbulenzen und Aufwinden, die günstig für die Fernausbreitung von niedrigwüchsigen Arten sind, selbst wenn die Windgeschwindigkeit nur gering ist. Die herkömmlichen

Windausbreitungsmodelle überschätzen hingegen die beobachteten Ausbreitungsdistanzen bei stürmischem Wetter und vorwiegend mechanisch erzeugten Turbulenzen, weil sie die mit diesem Wetter assoziierten permanenten Abwinde, im Gegensatz zu PAPPUS, nicht berücksichtigen. Aufgrund dieser Abwinde ist stürmisches Wetter für die Windausbreitung von Diasporen weniger günstig als bisher angenommen.

Windausbreitungsmodelle, welche die Topographie nicht berücksichtigen, unterschätzen in hügeligem Gelände die Ausbreitungsdistanzen häufig, wie Simulationsrechnungen von PAPPUS zeigten. Eine abschließende Beurteilung des Einflusses der Topographie auf die Windausbreitung von Pflanzenarten wird allerdings dadurch erschwert, dass die von der Topographie beeinflusste Vertikalkomponente des Windes derzeit nur grob abgeschätzt werden kann.

Aufgrund des starken Einflusses von Wetter und Topographie auf Ausbreitungsdistanzen und Anteile fernausgebreiteter Diasporen, können einmalige Beobachtungen oder Messungen von Ausbreitungsdistanzen kaum auf andere Pflanzenarten, Wetterlagen oder auf Landschaften anderer Topographie übertragen werden. Dies gilt in verstärktem Maß für Windtunnel-Experimente. Die dort gemessenen Distanzen können wegen der fehlenden (thermischen) Turbulenzen nicht auf Freilandbedingungen übertragen werden.

Um graduelle Unterschiede im Windausbreitungspotential von Pflanzenarten quantifizieren zu können, wurden mit PAPPUS Ausbreitungsdistanzspektren für verschiedene Wetterlagen und Landschaften modelliert. Aus diesen wurde der Anteil der Diasporen, der eine vorab definierte Referenzdistanz erreicht, als Maß für das Windausbreitungspotential der betrachteten Pflanzenart berechnet. Mit Hilfe der vorgeschlagenen Methode kann für alle Pflanzenarten ohne weitere Berechnungen ein „Zeigerwert des Windausbreitungspotentials“ abgeleitet werden, wenn die Fallgeschwindigkeit der Diasporen und die Anfangshöhe der Ausbreitung bekannt sind. Im Anhang dieser Arbeit sind die Fallgeschwindigkeiten der Diasporen von 502 Pflanzenarten aufgelistet.

Der Vergleich des Windausbreitungspotentials von 335 Pflanzenarten mit ihrer Diasporenmorphologie zeigte eine beträchtliche Variabilität des Windausbreitungspotentials innerhalb eines morphologischen Typs. Beispielsweise haben die meisten Arten mit behaarten Diasporen zwar -wie erwartet- ein hohes Windausbreitungspotential, aber immerhin 10 % dieser Arten besitzen nur ein niedriges Windausbreitungspotential. Bei anderen morphologischen Typen ist die Variabilität wesentlich höher, so dass aus der Angabe „kleine Diaspore“ oder „geflügelte Diaspore“ kaum Rückschlüsse auf das Windausbreitungspotential der betreffenden Art möglich sind.

Die Bedeutung der beiden Pflanzenmerkmale „Fallgeschwindigkeit der Diasporen“ und „Höhe des Fruchtstandes“ für das Windausbreitungspotential unterscheidet sich je nach betrachteter Referenzdistanz. Je größer die Referenzdistanz und je kleiner im Verhältnis dazu die Höhe des Fruchtstandes ist, desto wichtiger wird eine geringe Fallgeschwindigkeit für ein hohes Windausbreitungspotential.

Um räumliche Aspekte der Diasporenausbreitung zu modellieren, reicht es nicht aus, nur die Artmerkmale „Fallgeschwindigkeit der Diasporen“ und „Anfangshöhe der Ausbreitung“ zu betrachten, ergänzend muss auch die Lage und räumliche Anordnung der Diasporenquellen und die Anzahl der durch Wind ausgebreiteten Diasporen (in Abhängigkeit von der Diasporenproduktion) berücksichtigt werden.

Unterschiede in der Diasporenproduktion zwischen Pflanzenarten können so groß sein, dass sie die Unterschiede im Windausbreitungspotential der Arten aufheben bzw. sogar in ihr Gegenteil verkehren können. Bei einer Simulation der Windausbreitung in der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale wurde gezeigt, dass eine Art (*Festuca pallens*) mit mäßig-niedrigem Windausbreitungspotential und hoher Diasporenproduktion 100 m bis 200 m entfernte Porphyrkuppen häufiger erreichte, als eine Art (*Biscutella laevigata*) mit um eine Klasse höherem Windausbreitungspotential, aber wesentlich niedrigerer Diasporenproduktion.

Um die Ausbreitungsfähigkeit einer Pflanzenart für ökologische oder evolutionsbiologische Anwendungen zu beurteilen, reicht es allerdings nicht aus, nur einen Ausbreitungsvektor zu betrachten, weil Pflanzenarten in der Regel durch mehrere Ausbreitungsvektoren ausgebreitet werden. Deshalb wurden für drei weitere Ausbreitungstypen, die ein hohes Potential für Fernausbreitung besitzen (Epizoochorie, Endozoochorie und Hemerochorie), Ausbreitungspotentiale nach regelbasierten Methoden abgeleitet. Aus diesen Werten und dem Windausbreitungspotential wurde das Fernausbreitungspotential der Arten berechnet. Obwohl diese Ableitungen nur grob und mit Unsicherheiten behaftet sind, liefern sie doch interpretierbare und mit den theoretischen Erkenntnissen übereinstimmende Resultate.

So konnte in einer Analyse von 142 Pflanzenarten des Grünlands gezeigt werden, dass Arten, deren Bestandesentwicklung deutschlandweit rückläufig ist, überdurchschnittlich häufig nur geringe Fernausbreitungspotentiale besitzen. Hingegen haben Arten, die eine gleichbleibende oder zunehmende Bestandesentwicklung aufweisen, überdurchschnittlich häufig hohe Fernausbreitungspotentiale.

In der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/Saale wurde ein Zusammenhang zwischen der Häufigkeit von 15 ausgewählten Arten (gemessen als Anzahl der Populationen auf isolierten Porphyrkuppen) und dem Fernausbreitungspotential der jeweiligen Art aufgezeigt. Arten mit hohem Fernausbreitungspotential kommen dort häufiger vor, als Arten mit geringem Fernausbreitungspotential.

Die beiden Anwendungsbeispiele haben gezeigt, dass graduelle Unterschiede im Ausbreitungspotential nicht nur aus theoretischen Erwägungen heraus für das Überleben von Pflanzenpopulationen von großer Bedeutung sind, sondern dass dies mit Hilfe der vorgestellten Methoden auch anhand von Freilanddaten nachgewiesen werden kann.

7 Summary

The primary aim of the conventional classification systems of dispersal types was not to address ecological or population-biological questions, but to classify and describe the diversity of morphological adaptations of diaspores and to then deduce the dispersal type from diaspore morphology. They use a simple binary assignment scheme, with each plant species classified as either being of a certain dispersal type or not. The dichotomy of e. g. „wind dispersed“ vs. „not wind dispersed“ species imposed by these classification systems appears to be rather artificial, since the wind dispersal potential ranges continually from species with extremely high to species with extremely low wind dispersal potentials. It was shown exemplary, that it seems to be questionable, if the vector based classifications systems can be used, to address questions concerning gradual differences in the dispersal potential.

To quantify these gradual differences in the wind dispersal potential, simulations with the newly developed wind dispersal model PAPPUS were run. Existing wind dispersal models consider neither the effects of thermally induced turbulence and convection currents nor the effects of different topography on dispersal distances, although these parameters have been shown to substantially influence long distance dispersal by wind. Therefore, when developing PAPPUS particular attention was paid to carefully modelling these parameters. The plant species are characterized in PAPPUS by releasing height and falling velocity of the diaspores. The wind dispersal potential of a certain plant species can be derived from these two traits.

The dispersal distance spectra predicted by PAPPUS were compared to those obtained from releasing experiments in the field, which were carried out in different weather conditions and in terrains of different topography. For up to approximately 150 m (long distance dispersal) the spectra predicted by PAPPUS were in accordance with those obtained from the field experiments. However, it was not possible to validate the model for greater distances, due to difficulty in pursuing diaspores that far.

The observed dispersal distance spectra were then compared to the predictions of a plume and flight trajectory model, respectively, both models conventionally applied to wind dispersal of plant diaspores. PAPPUS was the only model capable of predicting the proportion of diaspores dispersed over long distances, whereas the other models underestimated that proportion to a considerable extent. This is particularly true for sunny weather conditions with thermal turbulence and convection currents, since these conditions may result in a high proportion of long distance dispersal for small species, even if the horizontal wind speed is only low.

In contrast, conventional wind dispersal models overestimate dispersal distances in stormy weather with turbulence mostly friction-induced turbulence, as they - other than PAPPUS - do not allow for the permanent vertical down draught associated with this weather. Because of the vertical down draught, stormy weather is not as advantageous for wind dispersal as assumed so far.

Simulations with PAPPUS show, that wind dispersal models, which do not consider topography will often underestimate the potential dispersal distances in hilly terrain. The fact that, as yet, only a rather rough estimate of the topography-driven vertical wind component can be given, further complicates a concluding assessment of the effect of topography for wind dispersal of plant species

However, the substantial effects of both, weather conditions and topography, on dispersal distances and proportions of diaspores dispersed over long distances do not permit one-off readings of dispersal distances to be generalized. This is particular true for wind-tunnel experiments. The distances measured in the tunnel cannot be transferred to field conditions, due to the absence of (thermally induced) turbulence.

To assess the gradual differences in the wind dispersal potential of plant species PAPPUS dispersal distance spectra were simulated with PAPPUS and from the obtained results, the proportion of diaspores exceeding a predefined reference distance was calculated as the measure of wind dispersal potential. The proposed method allows to directly assess an ‘indicator value of the wind dispersal potential’ of any plant species with known falling velocity of its diaspores and releasing height. The appendix of this paper lists the falling velocities of diaspores of 502 species.

Comparing the wind dispersal potential of 335 plant species to the morphology of their diaspores reveals a considerable variation of the wind dispersal potential of different plant species belonging to the same morphological type. E. g. the majority of species with plumed diaspores certainly do show a high wind dispersal potential (as expected), but more than 10 % only a low one. Within other morphological types, the variability is considerably higher. Therefore, specifying a diaspore as „winged” or „small” hardly permit a conclusions regarding the wind dispersal potential of the respective species.

The importance of the plant traits “diaspore falling velocity” and “releasing height” changes depending on the reference distance considered: the greater the reference distance and the lesser the releasing height in relation, the more relevant a low falling velocity becomes for achieving high wind dispersal potential.

In order to simulate spatial aspects of diaspore dispersal the two species specific traits “falling velocity” and “releasing height” do not suffice, but need to be complemented by the location and the spatial extant of the diaspore source and the number of diaspores dispersed by wind (in dependence on the diaspore production).

Differences in the quantity of diaspore production of plant species may be so substantial, that they counteract or even override the differences in the wind dispersal potential of the

species. In a simulation of wind dispersal in the porphyry hill landscape near Halle/Saale (Germany), a species with low wind dispersal potential but high diaspore production (*Festuca pallens*) reached other habitats in 100 m to 200 m distance from the diaspore source more often than a species possessing a one class higher wind dispersal potential but a considerably lower diaspore production (*Biscutella laevigata*).

To assess the dispersal potential of a plant species for ecological or evolutionary purposes does usually require considering more than just a single dispersal vector, since plant species are usually dispersed by several dispersal vectors. Therefore, a rule based classification of the dispersal potential is proposed for three additional dispersal vectors, which show a high potential for long distance dispersal (Epizoochory, Endozoochory, and Hemerochory). From these three values in combination with the wind dispersal potential, the potential for long distance dispersal is computed. Although the estimate of the long distance dispersal potential has to be considered rather rough and is attended by some uncertainties, the results allow a reasonable interpretation and are in accordance with theoretical findings.

In an analysis of 142 grassland species, it could be proven, that species with a nationwide decline in Germany have in a disproportional high number of cases low long distance dispersal potentials, whereas species which maintain or expand their population have in a disproportional large number of cases high long distance dispersal potentials.

In the porphyry hill landscape mentioned above, the frequency of 15 selected plant species (measured as the number of populations on isolated porphyry outcrops) was correlated with their with their long distance dispersal potential. Species with high long distance dispersal potentials were more abundant than species with low dispersal potentials.

The two examples of use demonstrate, that gradual differences in the dispersal potential are important not only for theoretical considerations, but could also be demonstrated in the field with the introduced methods.

8 Literaturverzeichnis

- Aichele, D., Schwegler, H.-W.** (1957): Die Taxonomie der Gattung *Pulsatilla*. - Feddes Repertorium 60: 1-230.
- Andersen, M.** (1991): Mechanistic models for the seed shadows of wind-dispersed plants. - American Naturalist 137: 476-497.
- Andersen, M. C.** (1992): An analysis of variability in seed settling velocities of several wind-dispersed Asteraceae. - American Journal of Botany 79: 1087-1091.
- Andersen, M. C.** (1993): Diaspore morphology and seed dispersal in several wind dispersed Asteraceae. - American Journal of Botany 80: 487-492.
- Askew, A. P., Corker, D., Hodkinson, D. J., Thompson, K.** (1997): A new apparatus to measure the rate of fall of seeds. - Functional Ecology 11: 121-125.
- Augsburger, C. K.** (1986): Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. - American Journal of Botany 73: 353-363.
- Azuma, A., Yasuda, K.** (1989): Fligh Performance of Rotary Seeds. - Journal of Theoretical Biology 138: 23-53.
- Bakker, J. P., Berendse, F.** (1999): Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. - Trends in Ecology & Evolution 14: 63-68.
- Bakker, J. P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M., Thompson, K.** (1996): Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. - Acta Botanica Neerlandica 45: 461-490.
- Bennet, K. D.** (1998): The power of movement in plants. - Trends in Ecology & Evolution 13: 339-340.
- Bereny, D.** (1967): Mikroklimatologie - Mikroklima der Bodennahen Atmosphäre. - Stuttgart. Fischer: 328 S.
- Bill, H.-C., Poschlod, P., Reich, M., Plachter, H.** (1999): Experiments and observations on seed dispersal by running water in an Alpine floodplane. - Bulletin of the Geobotanical Institute ETH 65: 13-28.
- Blattner, F., Kadereit, J. W.** (1991): Patterns of Seed Dispersal in two Species of *Papaver* L. under Nearnatural Conditions. - Flora 185: 55-64.
- Bonn, S., Poschlod, P.** (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. - Wiesbaden. Quelle & Meyer: 404 S.
- Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O.** (2000): Diasporus - a database for diaspore dispersal - concept and applications in case studies for risk assessment. - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 9: 85-97.
- Böttner, I., Frey, W., Hensen, I.** (1997): *Carex humilis*-Gesellschaft im unteren Unstruttal (mitteldeutsches Trockengebiet) - Lebensstrategien in einer xerothermen Vegetationseinheit. - Feddes Repertorium 108: 583-602.
- Brachet, S., Olivieri, I., Godelle, B., Klein, E., Frascaria-Lacoste, N., Gouyon, P.-H.** (1999): Dispersal and Metapopulation Viability in a Heterogeneous Landscape. - Journal of Theoretical Biology 198: 479-495.
- Brouwer, W., Stählin, A.** (1975): Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. - Frankfurt. DLG-Verlag: 655 S.
- Brunet, J., von Oheimb, G.** (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. - Journal of Ecology 86: 429-438.

- Bühl, A., Zöfel, P.** (2000): SPSS version 10. Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. - München. Addison-Wesley: 734 S.
- Bullock, J. M., Clarke, R. T.** (2000): Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. - *Oecologia* 124: 506-521.
- Bullock, S. H., Primack, R. B.** (1977): Comparative experimental study of seed dispersal on animals. - *Ecology* 58: 681-686.
- Burrows, F. M.** (1973): Calculation of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. - *New Phytologist* 72: 647-664.
- Burrows, F. M.** (1975a): Wind-borne seed and fruit movement. - *New Phytologist* 75: 405-418.
- Burrows, F. M.** (1975b): Calculation of the primary trajectories of dust seeds, spores and pollen in unsteady winds. - *New Phytologist* 75: 389-403.
- Burrows, F. M.** (1986): The Aerial Motion of Seeds, Fruits, Spores and Pollen. - Murray, D. R. (ed.): Seed Dispersal. - Sidney. Academic Press: 1-47.
- Cain, M. L., Milligan, B. G., Strand, A. E.** (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. - *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- Carrol, J. J., Liu, M.** (1995): An Eulerian Method of Dispersion in the Convective Boundary Layer Using Explicit Periodic Advections. - *Journal of Applied Meteorology* 34: 2449-2461.
- Clark, J. S.** (1998): Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and palaeorecord. - *American Naturalist* 152: 204-224.
- Clark, J. S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J.** (1999): Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. - *Ecology* 80: 1475-1494.
- Collingham, Y. C., Huntley, B.** (2000): Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates. - *Ecological Applications* 10: 131-144.
- Csanady, G. T.** (1963): Turbulent Diffusion of Heavy Particles in the Atmosphere. - *Journal of the Atmospheric Sciences* 20: 201-208.
- Dannemann, A.** (2000): Der Einfluß von Fragmentierung und Populationsgröße auf die genetische Variation und Fitness von seltenen Pflanzenarten am Beispiel von *Biscutella laevigata* (Brassicaceae). - *Dissertationes Botanicae* 330: 151 S.
- Danserau, P., Lems, K.** (1957): The grading of dispersal types in plants communities and their ecological significance. - *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal* 71: 1-52.
- Danvind, M., Nilsson, C.** (1997): Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. - *Journal of Vegetation Science* 8: 271-276.
- Dieckmann, U., O'Hara, B., Weisser, W.** (1999): The evolutionary ecology of dispersal. - *Trends in Ecology & Evolution* 14: 88-90.
- Dingler, H.** (1889): Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. Ein Beitrag zur Physiologie der passiven Bewegung im Pflanzenreich. - München. Ackermann: 342 S.
- Doebeli, M., Ruxton, G. D.** (1998): Stabilization through spatial pattern formation in metapopulations with long-range dispersal. - *Proceedings of the Royal Society London; Series B* 265: 1325-1332.
- Du, S., Wilson, J. D., Yee, E.** (1994): Probability Density Functions for Velocity in the Convective Boundary Layer, and Implied Trajectory Models. - *Atmospheric Environment* 28: 1211-1217.
- Dzwonko, Z., Loster, S.** (1992): Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. - *Journal of Biogeography* 19: 195-204.

- Eichler, S.** (2000): Tiergebundene Landnutzung und Landschaftspflege in Bergbaufolgelandschaften: Literaturübersicht und Bewertung am Beispiel des Südraumes Leipzig. UFZ-Bericht 19/2000: 100 S.
- Ehrlen, J., van Groenendael, J. M.** (1998): The trade-off between dispersability and longevity - an important aspect of plant species diversity. - *Applied Vegetation Science* 1: 29-36.
- Ellenberg, H.** (1992): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne *Rubus*). - Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D. (Hrsg.): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18. - Göttingen. Goltze: 9-166.
- Emig, W., Leins, P.** (1994): Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Campanula* L. - I. Vergleichende Windkanalexperimente zur Samenportionierung bei *C. trachelium* L., *C. sibirica* L. und *C. glomerata* L. - *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 116: 243-257.
- Emig, W., Leins, P.** (1996): Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Campanula* L. - II. Die Bedeutung der Kapselmorphologie und der Samenausgestaltung für das Ausbreitungsverhalten. - *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 118: 505-528.
- Encke, F., Buchheim, G., Seybold, S.** (1984): ZANDER - Handwörterbuch der Pflanzennamen. - Stuttgart. Ulmer: 769 S.
- Ernst, W. H. O.** (1998): Invasion, dispersal and ecology of South African neophyte *Senecio inaequidens* in The Netherlands: from wool alien to railway and road alien. - *Acta Botanica Neerlandica* 47: 131-151.
- Etling, D.** (1996): Theoretische Meteorologie. Eine Einführung. - Braunschweig. Vieweg: 318 S.
- Feldmann, S. R., Lewis, J. P.** (1990): Output and dispersal of propagules of *Carduus acanthoides* L. - *Weed Research* 30: 161-169.
- Fischer, A.** (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbank und Samenniederschlag für die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften. - *Dissertationes Botanicae* 110: 234 S.
- Fischer, S. F., Poschlod, P., Beinlich, B.** (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. - *Journal of Applied Ecology* 33: 1206-1222.
- Fort, K. P., Richards, J. H.** (1998): Does seed dispersal limit initiation of primary succession in desert playas. - *American Journal of Botany* 85: 1722-1731.
- Frank, D.** (1993): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes "Porphyrhügellandschaft" nördlich von Halle - Entwurf einer Monographie. - Manuskript.
- Frank, D., Klotz, S.** (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. - *Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg* 32: 167 S.
- Frey, W., Hensen, I.** (1995): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. - *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 117: 187-209.
- Gardener, C. J., McIvor, J. G., Jansen, A.** (1993a): Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. - *Journal of Applied Ecology* 30: 63-74.
- Gardener, C. J., McIvor, J. G., Jansen, A.** (1993b): Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. - *Journal of Applied Ecology* 30: 63-74.

- Geritz, S. A. H., de Jong, T. J., Klinkhamer, P. G. L.** (1984): The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. - *Oecologia* 62: 219-221.
- Gitay, H., Noble, I. R.** (1997): What are functional types and how should we seek them? - Smith, T. M., Shugart, H. H., Woodward, F. I. (eds.): *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change.* - Cambridge. Cambridge University Press: 3-19.
- Green, D. S.** (1980): The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. - *American Journal of Botany* 67: 1218-1224.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1989a): A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. - *Ecology* 70: 339-347.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1989b): Particulate Diffusion Models and the Dispersal of Seeds by the Wind. - *Trends in Ecology & Evolution* 7: 191-192.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1990): The aerodynamics of plumed seeds. - *Functional Ecology* 4: 117-125.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1992a): Can the variation in samara mass and terminal velocity on an individual plant affect the distribution of dispersal distances? - *American Naturalist* 139: 825-838.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1992b): Fruit abscission in *Acer saccharinum* with reference to seed dispersal. - *Canadian Journal of Botany* 70: 2277-2283.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1993): Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. - *Oikos* 67: 69-74.
- Greene, D. F., Johnson, E. A.** (1995): Long-distance wind dispersal of tree seeds. - *Canadian Journal of Botany* 73: 1036-1045.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G., Hunt, R.** (1988): *Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British species.* - London. Unwin Hyman: 742 pp.
- Häckel, H.** (1999). *Meteorologie.* - Stuttgart. Ulmer: 448 S.
- Haeupler, H., Schönfelder, P.** (Hrsg.) (1989): *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland.* - Stuttgart. Ulmer: 768 S.
- Hansson, L., Söderström, L., Solbreck, C.** (1992): The Ecology of Dispersal in Relation to Conservation. - Hansson, L. (ed.): *Ecological principles of Nature Conservation.* - London. Elsevier: 162-200.
- Harrison, S., Hastings, A.** (1996): Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. - *Trends in Ecology & Evolution* 11: 180-183.
- Heintze, A.** (1932-35): *Handbuch der Verbreitungsökologie der Pflanzen.* - Stockholm. Selbstverlag: 266 S.
- Hensen, I.** (1997): Life strategy systems of xerothermic grasslands - mechanisms of reproduction and colonization within *Stipetum capillatae* s.l. and *Adonido-Brachypodietum pinnati*. - *Feddes Repertorium* 108: 425-452.
- Hensen, I.** (1998): Life strategies in salt marsh communities of the East Frisian North Sea Coast (North-western Germany). - *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 43: 237-256.
- Hensen, I., Kentrup, M.** (1998): *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* (Traubengamander-Wimpernperlgrasflur) - *Lebenstrategien in einer xerothermen Fels-Pioniergesellschaft.* - *Tuexenia* 18: 217-236.
- Hensen, I., Müller, C.** (1997): Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. - *Plant Ecology* 133: 169-180.

- Higgins, S. I., Richardson, D. M.** (1999): Predicting Plant Migration Rates in a Changing World: The Role of Long-Distance Dispersal. - *American Naturalist* 153: 464-475.
- Hildebrand, F.** (1873): Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. - Leipzig. Engelmann: 162 S.
- Hodgson, J. G., Grime, J. P.** (1990): The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. - Bunce, R. G. H., Howard, D. C. (eds.): *Species dispersal in agricultural habitats*. - London. Belhaven: 65-81.
- Howe, H. F., Smallwood, J.** (1982): Ecology of seed dispersal. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Husband, B. C., Barrett, S. C. H.** (1996): A metapopulation perspective in plant population biology. - *Journal of Ecology* 84: 461-469.
- Jackel, A.-K.** (1998): Strategien der Pflanzenarten einer fragmentierten Trockenrasengesellschaft. Vegetationskundliche und populationsbiologische Untersuchungen im *Thymo-Festucetum cinereae*. - *Dissertationes Botanicae* 309: 253 S.
- Jackel, A.-K., Poschlod, P.** (1994): Diaspore production and the influence of the size of diaspore traps on the quantitative result of seasonal diaspore rain in two calcareous grassland sites. - *Berichte des Institutes für Landschafts- und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim* 3: 123-132.
- Jackel, A.-K., Poschlod, P.** (1996): Why are some plant species of fragmented continental dry grasslands frequent and some rare? The role of germination and establishment. - Settele, J., Margules, C. R., Poschlod, P., Henle, K. (eds.): *Species survival in fragmented landscapes*. - Dordrecht. Kluwer Academic Publishers: 194-203.
- Jäger, E. J., Schubert, R., Werner, K.** (1991): *Exkursionsflora. Atlas der Gefäßpflanzen*. - Berlin. Volk und Wissen: 752 S.
- Janzen, D. H.** (1982): Differential seed survival and passage rate in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. - *Oikos* 38: 150-156.
- Janzen, D. H.** (1984): Dispersal of small seeds by big herbivores: Foliage is the fruit. - *American Naturalist* 123: 338-353.
- Jasinski, M. F., Crago, R. D.** (1999): Estimation of vegetation aerodynamic roughness of natural regions using frontal area density determined from satellite data. - *Agricultural and Forest Meteorology* 94: 65-77.
- Jeltsch, F., Müller, M. S., Grimm, V., Wissel, C., Brandl, R.** (1997): Pattern formation triggered by rare events: lessons from the spread of rabies. - *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 264: 495-503.
- Johansson, M. E., Nilsson, C., Nilsson, E.** (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal? - *Journal of Vegetation Science* 7: 599-608.
- Johnson, C. K., West, N. E.** (1987): Laboratory comparisons of five seed-trap designs for dry, windy environments. - *Canadian Journal of Botany* 66: 346-348.
- Johnson, W. C.** (1988): Estimating dispersibility of *Acer*, *Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. - *Landscape Ecology* 1: 175-187.
- Johnson, W. C., Sharpe, D. M., DeAngelis, D. L., Fields, D. E., Olson, R. J.** (1981): Modeling Seed Dispersal and Forest Island Dynamics. - Burgess, R. L., Sharpe, D. M. (eds.): *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*. - New York. Springer: 215-239.
- Jongejans, E., Schippers, P.** (1999): Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. - *Oikos* 87: 362-372.

- Kadereit, J. W., Leins, P.** (1988): A Wind Tunnel Experiment on Seed Dispersal in *Papaver* L. sects. *Argemonidium* Spach and *Rhoeadium* Spach (Papaveraceae). - Flora 181: 189-203.
- Kerner von Maurilaun, A.** (1898): Pflanzenleben. - Leipzig. Bibliographisches Institut: 778 S.
- Kiviniemi, K.** (1996): A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. - Acta Botanica Neerlandica 45: 73-83.
- Kiviniemi, K., Telenius, A.** (1998): Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. - Ecography 21: 108-116.
- Kleyer, M.** (1995): Biological traits of vascular plants. A database. - Universität Stuttgart: Arbeitsberichte des Instituts für Landschaftsplanung und Ökologie N.F. 2: 23 S.
- Kollmann, J.** (1994): Ausbreitungsbiologie endozochorer Gehölzarten. - Veröffentlichungen PAÖ 9: 212 S.
- Kollmann, J., Goetze, D.** (1998): Notes on seed traps in terrestrial plant communities. - Flora 193: 31-40.
- Korneck, D., Schnittler, M., Vollmer, I.** (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 28: 21-188.
- Korneck, D., Schnittler, M., Klingenstein, F., Ludwig, G., Takla, M., Bohn, U., May, R.** (1998): Warum verarmt unsere Flora? Auswertung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 29: 299-444.
- Kowarik, I., Seidling, W.** (1989): Zeigerwertberechnungen nach Ellenberg - Zu Problemen und Einschränkungen einer sinnvollen Methode. - Landschaft & Stadt 21: 132-143.
- Kuhn, W., Biedermann, R., Kleyer, M.** (1998): Die FIFB-Multimedia-Bibliothek auf CD-ROM. - Das Überleben von Tier- und Pflanzenpopulationen in der Kulturlandschaft. Die Bedeutung von Habitatqualität, Flächengröße und Isolation.
- Lamont, B.** (1985): Dispersal of winged fruits of *Nuytsia floribunda* (Loranthaceae). - Australian Journal of Ecology 10: 187-193.
- Latore, J., Gould, P., Mortimer, A. M.** (1999): Effects of habitat heterogeneity and dispersal strategies on population persistence in annual plants. - Ecological Modelling 123: 127-139.
- Lavorel, S., Gardner, R. H., O'Neill, R. V.** (1995): Dispersal of annual plants in hierarchically structured landscapes. - Landscape Ecology 10: 277-289.
- Lennartz, H.** (1955): Über die Beeinflussung der Keimfähigkeit der Samen von Grünlandpflanzen beim Durchgang durch den Verdauungstraktus des Rindes. - Universität Bonn. Dissertation: 82 S.
- Levin, S. A., Cohen, D., Hastings, A.** (1984): Dispersal Strategies in Patchy Environments. - Theoretical Population Biology 26: 165-191.
- Levins, R.** (1970): Extinction. - Gerstenhaber, M. (ed.): Some mathematical problems in Biology. Providence. American Mathematical Society: 77-107.
- Ley, A. J., Thomson, D. J.** (1983): A random walk model of dispersion in the diabatic surface layer. - Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society 109: 847-880.
- Luftensteiner, H. W.** (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiologie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. - Bibliotheka Botanica 135: 68 S.

- Mahn, E. G., Partzsch, M.** (1996): The vegetation cover of the porphyry outcrops. - Settele, J., Margules, C. R., Poschlod, P., Henle, K. (eds.): Species survival in fragmented landscapes Dordrecht. - Kluwer Academic Publishers: 169-172.
- Malanson, G. P.** (1996): Effects of dispersal and mortality on diversity in a forest stand model. - Ecological Modelling 87: 103-110.
- Malanson, G. P., Armstrong, M. P.** (1996): Dispersal probability and forest diversity in a fragmented landscape. - Ecological Modelling 87: 91-102.
- Matlack, G. R.** (1987): Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. - American Journal of Botany 74: 1150-1160.
- Matlack, G. R.** (1989): Secondary dispersal of seeds across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree-species. - Journal of Ecology 77: 853-869.
- Matlack, G. R.** (1992): Influence of Fruit Size and Weight on Wind Dispersal in *Betula lenta*, a Gap-colonizing Tree Species. - American Midland Naturalist 128: 30-39.
- Mayer, F.** (2000): Long distance dispersal of weed diaspores in agricultural landscapes - The Scheyern approach. - FAM-Bericht 47. - Aachen. Shaker: 206 S.
- Mazzoni, R.** (1996): Turbulenzstruktur im gestörten Nachlauf einer künstlichen Oberflächenmodifikation. Ein Feldexperiment. - Zürcher Geographische Schriften 60: 136 S.
- McCartney, H. A.** (1990): Dispersal mechanisms through the air. - Bunce, R. G. H., Howard, D. C. (eds.): Species dispersal in agricultural habitats. - London. Belhaven: 133-158.
- McCutchen, C. W.** (1977): The Spinning Rotation of Ash and Tulip Tree Samaras. - Science 197: 691-692.
- McEvoy, P. B., Cox, C. S.** (1987): Wind dispersal distances in dimorphic achenes of Ragwort, *Senecio jacobea*. - Ecology 68: 2006-2015.
- McGinley, M. A., Brigham, E. J.** (1989): Fruit morphology and terminal velocity in *Tragopogon dubius* (L.). - Functional Ecology 3: 489-496.
- Menges, E. S.** (2000): Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. - Trends in Ecology & Evolution 15: 51-56.
- Midgley, J. J.** (1998): Dispersibility, cost and allometry of tumblers (*Combretum*, Combretaceae) and parachutes (*Leucadendron*, Proteaceae) of different size. - Plant Systematics and Evolution 211: 141-147.
- Monteith, J. L.** (1978): Grundzüge der Umweltphysik. - Darmstadt. Steinkopf: 178 S.
- Morse, D. H., Schmitt, J.** (1985): Propagule size, dispersal ability, and seedling performance in *Asclepias syriaca*. - Oecologia 67: 372-379.
- Müller-Schneider, P.** (1977): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. - Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel 61: 226 S.
- Müller-Schneider, P.** (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. - Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel 85: 261 S.
- Murren, C. J., Ellison, A. M.** (1998): Seed dispersal characteristics of *Brassavola nodosa* (Orchidaceae). - American Journal of Botany 85: 675-680.
- Myerscough, P. J., Whitehead, F. M.** (1966): Comparative biology of *Tussilago farfara* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Epilobium montanum* L. and *Epilobium adenocaulon* Hausskn. I. General biology and germination. - New Phytologist 65: 192-210.

- Nathan, R., Muller-Landau, H. C.** (2000): Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. - *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Nilsson, C., Gradfjell, M., Grelsson, G.** (1991): Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. - *Canadian Journal of Botany* 69: 2631-2633.
- Norberg, R. Å.** (1973): Autorotation, self-stability and structure of single-winged fruits and seeds (samaras) with comparative remarks on animal flight. - *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 48: 561-596.
- Oakwood, M., Jurado, E., Leishman, M., Westoby, M.** (1993): Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. - *Journal of Biogeography* 20: 563-572.
- Okubo, A., Levin, S. A.** (1989): A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. - *Ecology* 70: 329-338.
- Opdam, P.** (1990): Dispersal in fragmented populations: the key to survival. - Bunce, R. G. H., Howard, D. C. (eds.): *Species dispersal in agricultural habitats*. - London. Belhaven: 3-17.
- Özer, Z.** (1979): Über die Beeinflussung der Keimfähigkeit der Samen mancher Grünlandpflanzen beim Durchgang durch den Verdauungstrakt des Schafes und nach Mistgärung. - *Weed Research* 19: 247-254.
- Partzsch, M., Krumbiegel, A.** (1996): *Vegetation & Samenpflanzen*. - Wallaschek, M., Bliss, P., Schöpke, H., Witsack, W. (Hrsg.): *Beiträge zur Erfassung der Biodiversität im unteren Saaletal. Phytozönosen, Pflanzenarten und Tierarten von Landschaftselementen der Halleschen Kuppenlandschaft. Arbeiten aus dem Naturpark "Unteres Saaletal"* 3: 11-20 & 55-189.
- Peart, D. R.** (1985): The quantitative representation of seed and pollen dispersal. - *Ecology* 66: 1081-1083.
- Perry, J. N., Gonzalez-Andujar, J.-L.** (1993): Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. - *Journal of Ecology* 81: 453-464.
- Plummer, G. L., Keever, C.** (1963): Autumnal Daylight Weather and Camphor-Weed Dispersal in the Georgia Piedmont Region. - *Botanical Gazette* 124: 283-289.
- Portnoy, S., Willson, M. F.** (1993): Seed dispersal curves: behavior of the tail of the distribution. - *Evolutionary Ecology* 7: 25-44.
- Poschlod, P.** (1996): Das Metapopulationskonzept - eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. - *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 5: 161-185.
- Poschlod, P., Bakker, J., Bonn, S., Fischer, S.** (1996): Dispersal of plants in fragmented landscapes. Changes of dispersal processes in the actual and historical man-made landscape. - Settele, J., Margules, C. R., Poschlod, P., Henle, K. (eds.): *Species survival in fragmented landscapes*. - Dordrecht. Kluwer Academic Publishers: 123-127.
- Poschlod, P., Bonn, S.** (1998): Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? - *Acta Botanica Neerlandica* 47: 27-44.
- Poschlod, P., Kiefer, S., Tränkle, U., Fischer, S., Bonn, S.** (1998): Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. - *Applied Vegetation Science* 1: 75-90.
- Poschlod, P., Dannemann, A., Jackel, A.-K., Bonn, S.** (1999a): Fragmentierung und Isolation von Pflanzenpopulationen - Einführung und Konzepte. - Amler, K., Bahl, H., Henle, K., Kaule, G., Poschlod, P., Settele, J. (Hrsg.): *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren*. - Stuttgart. Ulmer: 67-78.

- Poschlod, P., Kiefer, S., Jackel, A.-K., Fischer, S.** (1999b): Populationsbiologische Untersuchungen an Pflanzen der Trockenrasen - ein zönosenzbezogener Ansatz der Analyse der Gefährdung durch Fragmentierung und Isolation. - Amler, K., Bahl, H., Henle, K., Kaule, G., Poschlod, P., Settele, J. (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. - Stuttgart. Ulmer: 78-92.
- Poschlod, P., Kleyer, M., Tackenberg, O.** (2000): Databases on life history traits as a tool for risk assessment in plant species. - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 9: 3-18.
- Primack, R. B., Miao, S. L.** (1992): Dispersal Can Limit Local Plant Distribution. - Conservation Biology 6: 513-519.
- Quinn, R. M., Lawton, J. H., Eversham, B. C., Wood, S. N.** (1994): The biogeography of scarce vascular plants in Britain with respect to habitat preference, dispersal ability and reproductive biology. - Biological Conservation 70: 149-157.
- Rapauch, M. R.** (1994): Simplified expressions for vegetation roughness length and zero-plane displacement as functions of canopy height and area index. - Boundary Layer Meteorology 71: 211-216.
- Ridley, H. N.** (1930): The dispersal of plants throughout the world. - Ashford. Reeve: 744 pp.
- Ross, D. G., Smith, I. N., Manins, P. C., Fox, D. G.** (1988): Diagnostic Wind Field Modeling for Complex Terrain: Model Development and Testing. - Journal of Applied Meteorology 27: 785-796.
- Sacchi, C. F.** (1987): Variability in dispersal ability of common milkweed, *Asclepias syriaca*, seeds. - Oikos 49: 191-198.
- Sachs, L.** (1997): Angewandte Statistik. - Anwendung statistischer Methoden. - Berlin. Springer: 877 S.
- Sautter, R.** (1994): Untersuchungen zur Diasporen- und Samenökologie in bedrohten Pflanzengesellschaften sandiger Böden. - Dissertationes Botanicae 226: 155 S.
- Schmid, B., Matthies, D.** (1994): Seltenheit und Gefährdung - Populationsbiologische Grundlagen des Artenschutzes. - Naturwissenschaften 81: 283-292.
- Schmidt, W.** (1918): Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. - Österreichische Botanische Zeitschrift 67: 313-328.
- Schnittler, M., Ludwig, G.** (1996): Zur Methodik der Erstellung Roter Listen. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 28: 709-739.
- Schulz, B., Döring, J., Gottsberger, G.** (1991): Apparatus for measuring the fall velocity of anemochorus diaspores with results from two plant communities. - Oecologia 86: 454-456.
- Sendtko, A.** (1999): Die Xerothermvegetation brachgefallener Rebflächen im Raum Tokaj (Nordost-Ungarn) - pflanzensoziologische und populationsbiologische Untersuchungen zur Sukzession. - Phytocoenologia 29: 345-448.
- Sha, W.** (1998): Computation of 3-D stratified turbulent flow around a mountain. - Environmental Modelling & Software 13: 309-315.
- Sharpe, D. M., Fields, D. E.** (1982): Integrating the effects of climate and seed fall velocities on seed dispersal by wind: a model and application. - Ecological Modelling 17: 297-310.
- Sheldon, J. C., Burrows, F. M.** (1973): The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected compositae in steady winds with convection. - New Phytologist 72: 665-675.
- Shmida, A., Ellner, S.** (1983): Seed dispersal on pastoral grazers in open Mediterranean chaparral, Israel. - Israel Journal of Botany 32: 147-159.

- Simao Neto, M., Jones, R. M.** (1987): Recovery of pasture seed ingested by ruminants. - 2. Digestion of seed in sacco and in vitro. - *Australian Journal of Experimental Agriculture* 27: 247-251.
- Simao Neto, M., Jones, R. M., Ratcliff, D.** (1987): Recovery of pasture seed ingested by ruminants. - 1. Seed of six tropical pasture species fed to cattle, sheep and goats. - *Australian Journal of Experimental Agriculture* 27: 239-246.
- Simeon, U.** (1928): Samenbildung und Samenverbreitung bei den in der Schweiz unterhalb der Waldgrenze wachsenden Pflanzen. - Luzern: Brunner-Schmid: 139 S.
- Smith, B. H., Forman, P. D., Boyd, A. E.** (1989): Spatial patterns of seed dispersal and predation of two myrmecochorous forest herbs. - *Ecology* 70: 1649-1656.
- Smith, L M., Kok, L. T.** (1984): Dispersal of Musk Thistle (*Carduus nutans*) Seeds. - *Weed Science* 32: 120-125.
- Solbreck, C., Anderson, D.** (1987): Vertical distribution of fireweed, *Epilobium angustifolium*, seeds in the air. - *Canadian Journal of Botany* 65: 2177-2178.
- Sorensen, A. E.** (1986): Seed dispersal by adhesion. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 443-463.
- Stender, S., Poschlod, P., Vauk-Hentzelt, E., Dervedde, T.** (1997): Die Ausbreitung von Pflanzen durch Galloway-Rinder. - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 27: 173-180.
- Stöcklin, J., Bäumler, E.** (1996): Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. - *Journal of Vegetation Science* 7: 45-56.
- Strykstra, R. J., Bekker, R. M., Bakker, J. P.** (1998a): Assessment of dispersule availability: its practical use in restoration management. - *Acta Botanica Neerlandica* 47: 57-70.
- Strykstra, R. J., Pegtel, D. M., Bergsma, A.** (1998b): Dispersal distance and achene quality of the rare anemochorous species *Arnica montana* L.: implications for conservation. - *Acta Botanica Neerlandica* 47: 45-56.
- Tackenberg, O.** (2000): PAPPUS User Manual - Draft Version: 87 pp.
- Thompson, K., Bakker, J. P., Bekker, R. M.** (1997): The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. - Cambridge. University Press: 276 pp.
- Thompson, K., Gaston, K. J., Band, S. R.** (1999): Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. - *Journal of Ecology* 87: 150-155.
- Thompson, K., Hodgson, J. G.** (1996): More on the biogeography of scarce vascular plants. - *Biological Conservation* 75: 299-302.
- Tombrou, M., Bossiolo, E., Lalas, D.** (1998): An application of a simple Monte Carlo dispersion model in complex terrain. - *Environmental Modelling & Software* 13: 45-58.
- Urbanska, K. M.** (1992): Populationsbiologie der Pflanzen: Grundlagen, Probleme, Perspektiven. - Stuttgart. Fischer: 374 S.
- Valverde, T., Silvertown, J.** (1997): A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understory herb. - *Journal of Ecology* 85: 193-210.
- van der Pijl, L.** (1982): Principles of Dispersal in Higher Plants. - New York. Springer: 214 pp.
- van Dorp, D., van den Hoek, W. P. M., Daleboudt, C.** (1996): Seed dispersal capacity of six perennial grassland species measured in a wind tunnel at varying wind speed and height. - *Canadian Journal of Botany* 74: 1956-1963.
- Verkaar, H. J., Schenkeveld, A. J., van de Klashorst, M. P.** (1983): The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. - *New Phytologist* 95: 335-344.

- Vibrans, H.** (1999): Epianthropochory in Mexican weed communities. - *American Journal of Botany* 86: 476-481.
- Walklate, P. J.** (1987): A random-walk model for dispersion of heavy particles in turbulent air flow. - *Boundary Layer Meteorology* 39: 175-190.
- Waser, N. M., Vickery, R. K. jr, Price, M. V.** (1982): Patterns of seed dispersal and population differentiation in *Mimulus guttatus*. - *Evolution* 36: 753-761.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O.** (1999): Challenging Theophrastus: A common Core list of Plant Traits for Functional Ecology. - *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620.
- Werner, P. A., Platt, W. J.** (1976): Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: Compositae). - *American Naturalist* 110: 959-971.
- Willson, M. F.** (1993): The Ecology of Seed Dispersal. - Fenner, M. (ed.): *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. - Wallingford. CAB International: 61-85.
- Wilson, J. D., Sawford, B. L.** (1996): Review of Lagrangian stochastic models for trajectories in the turbulent atmosphere. - *Boundary Layer Meteorology* 78: 191-210.
- Wisskirchen, R., Haeupler, H.** (1998): *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. - Stuttgart. Ulmer: 765 S.
- Wolff, A., Debussche, M.** (1999): Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. - *Oikos* 84: 443-452.
- Woodall, S. L.** (1982): Seed dispersal in *Melaleuca quinquenervia*. - *Florida Scientist* 45: 81-93.
- Young, A. G., Boyle, T., Brown, T.** (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. - *Trends in Ecology & Evolution* 11: 413-418.

Danke!

Diese Arbeit entstand überwiegend im Rahmen der Forschungsverbundvorhaben **FIFB**: „Bedeutung von Isolation, Flächengröße und Biotopqualität für das Überleben von Tier- und Pflanzenpopulationen am Beispiel von Trockenstandorten“ und **MOSAIK**: „Halboffene Weidelandschaft und Feldgraslandschaft als alternative Leitbilder für die Pflege von Trockenstandorten und ihre Konsequenzen für das Überleben von Flora und Fauna“, die vom Bundesministerium für Bildung und Forschung finanziert wurden.

Förderkennzeichen: 0339525A und 01 LN 0007

Mein herzlicher Dank gilt Herrn Prof. Dr. Peter Poschlod, der den Anstoß zur Bearbeitung des spannenden Themas gab und durch fortwährende konstruktive Kommentare und Anregungen maßgeblich zum Entstehen dieser Arbeit beitrug. Außerdem habe ich den von ihm immer geförderten -und geforderten- Austausch mit auswärtigen KollegInnen auf Tagungen und Workshops als sehr anregend empfunden.

Frau Stefanie Kahmen las nicht nur das Manuskript hervorragend Korrektur, sondern half auch schon zuvor durch wertvolle Kommentare und Tipps.

Für unzählige Hinweise und Denkanstöße während kritischer Diskussionen und ihre hilfreichen Anmerkungen zum Manuskript möchte ich mich bei Frau Susanne Bonn bedanken.

Den genannten Personen und der gesamten Arbeitsgruppe Naturschutz II (insbesondere Frau Tina Mengel) verdanke ich ein sehr angenehmes und konstruktives Arbeitsklima sowie unzählige kleine und große Hilfen.

Weiterhin möchte ich mich bedanken bei:

- Herrn Prof. Dr. W. Frey für konstruktive Kommentare zu einem Abschnitt des Manuskripts
- Herrn Thorsten Schad für die Konstruktion der Apparatur zum Messen der Fallgeschwindigkeit und für die vom ihm durchgeführten Messungen
- Frau Carolin Häfner und Frau Susanne Ende für ihre Unterstützung (und Geduld!) bei der Durchführung der Flugversuche bzw. bei den Messungen der Fallgeschwindigkeit und bei Frau Monika Fett und Herrn Frank Holetzke für ihre Hilfe bei der Literaturrecherche
- Herrn Rudi May vom Bundesamt für Naturschutz für die digitale Version der „Standardliste“
- Herrn Prof. Dr. Michael Kleyer und Dr. W. Kuhn für ihre Hilfen bei der Verwendung des Digitalen Geländemodells der FIFB-Multimediabibliothek
- Frau Anja Wasilewski für die sprachliche Überarbeitung der „summary“
- Herrn L. Steinhoff vom Deutschen Wetterdienst und den Mitarbeitern der Wetterstation Bad Lipp-springe für ihre Unterstützung bei der Durchführung von Turbulenzmessungen
- Frau Dr. A. Trefflich vom Institut für Bodenbiologie der Universität Halle für die zur Verfügung gestellten meteorologischen Messwerte aus der Porphyrkuppenlandschaft und ihre Unterstützung bei den dortigen Turbulenzmessungen
- dem Regierungspräsidium Halle/Saale, das durch eine Ausnahmegenehmigung Untersuchungen im Naturschutzgebiet „Porphyrlandschaft bei Brachwitz“ ermöglichte
- allen, die mich und meine Arbeit während der letzten drei Jahre auf die unterschiedlichste Art und Weise unterstützt und begleitet haben

... und bei Anne !

Anhang

Verzeichnis der Abbildungen im Anhang

Abbildung A-1: Höhenmodell des Startortes Beltershausen.....	A-1
Abbildung A-2: Höhenmodell des Startortes Tannenbergl.....	A-1
Abbildung A-3: Höhenmodell des Startortes Elnhausen.....	A-2
Abbildung A-4: Höhenmodell des Startortes Gimritz - Kuppe 53.....	A-2

Verzeichnis der Tabellen im Anhang

Tabelle A-1: Fallgeschwindigkeit der Diasporen von 502 Pflanzenarten	A-3
Tabelle A-2: Ausbreitungsbiologische Merkmale von Pflanzenarten	A-17

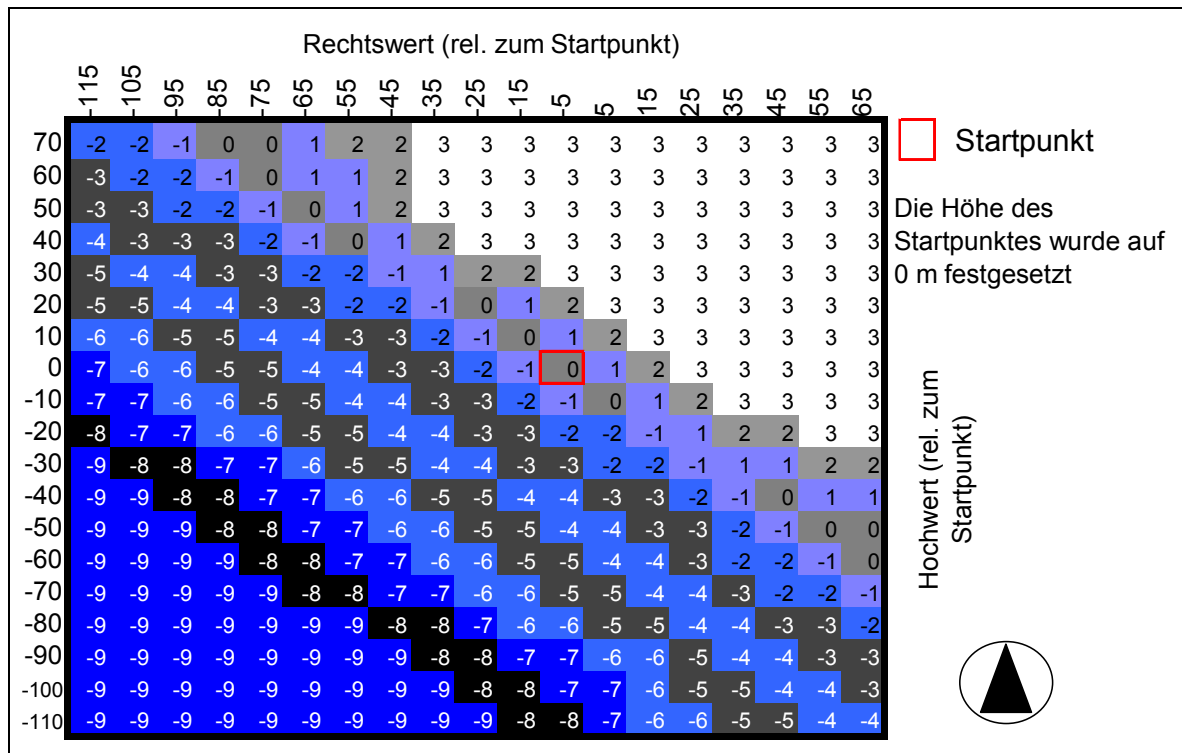


Abbildung A-1: Höhenmodell des Startortes Beltershausen

Die Rastergröße beträgt 10 m x 10 m. Die Vegetation ist auf der gesamten Fläche eine hochwüchsige, leicht verbrachte Wiese. Als Nullverschiebung werden 20 cm angenommen.

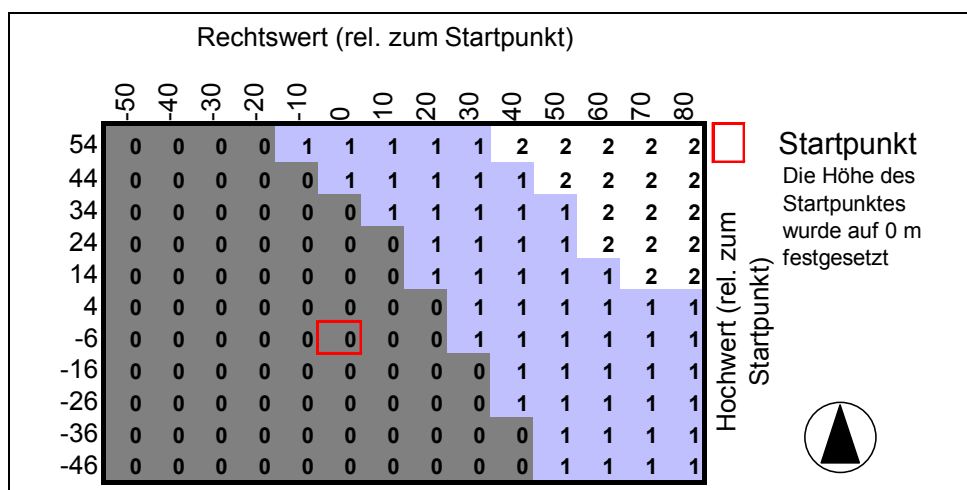


Abbildung A-2: Höhenmodell des Startortes Tannenberg

Die Rastergröße beträgt 10 m x 10 m. Die Vegetation ist auf der gesamten Fläche kurzrasiges Grünland. Als Nullverschiebung werden 3 cm angenommen.

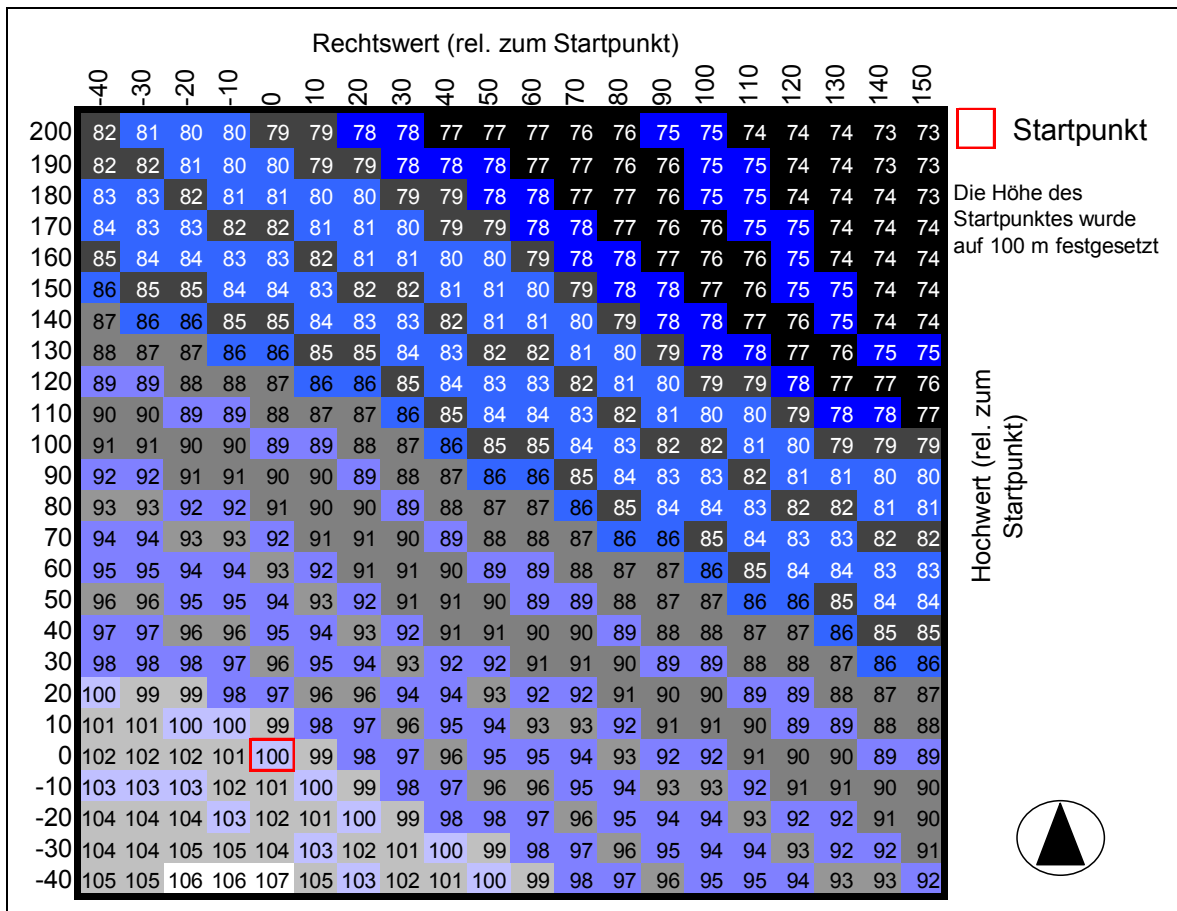


Abbildung A-3: Höhenmodell des Startortes Elnhausen

Die Rastergröße beträgt 10 m x 10 m. Die Vegetation ist auf der gesamten Fläche eine gemähte Wiese. Als Nullverschiebung werden 3 cm angenommen.

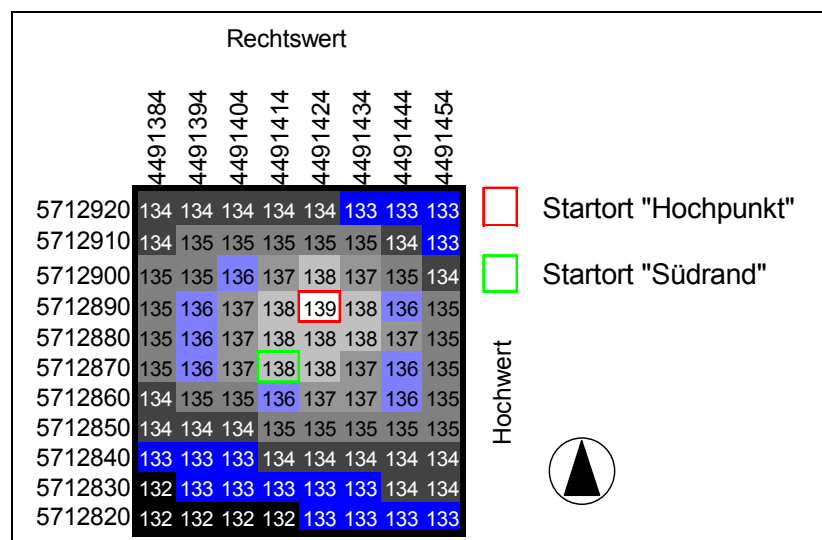


Abbildung A-4: Höhenmodell des Startortes Gimritz - Kuppe 53

Die Rastergröße beträgt 10 m x 10 m. Die Vegetation der Kuppe ist ein kurzrasiger Magerrasen, außerhalb ein abgeernteter Acker. Als Nullverschiebung der gesamten Fläche werden 3 cm angenommen.

Tabelle A-1: Fallgeschwindigkeit der Diasporen von 502 Pflanzenarten

Die „Eigene Messungen“ wurden nach der von SCHULZ & al. (1991) beschriebenen Methode ermittelt und die angegebene Fallgeschwindigkeit als Mittelwert von zumeist 30 (mindestens 10) Diasporen berechnet.

Die Nomenklatur der in Deutschland vorkommenden Arten folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998). Bei dort nicht aufgeführten Arten orientiert sich die Nomenklatur an ENCKE & al. (1984) oder dem, in der Quelle verwendeten Namen.

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
<i>Abies alba</i> Mill.		1,1		DINGLER (1889)
<i>Abies alba</i> Mill.		1,1		SCHMIDT (1918)
<i>Abies lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.		0,6		GREENE & JOHNSON (1993)
<i>Abies magnifica</i> A. Murr.		1,1		GREENE & JOHNSON (1993)
<i>Acer campestre</i> L.		1,5		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Acer campestre</i> L.		0,9		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Acer cappadocicum</i> Gled.		1,1		MATLACK (1987)
<i>Acer griseum</i> (Franch.) Pax		1,2		MATLACK (1987)
<i>Acer negundo</i> L.		0,9		GREEN (1980)
<i>Acer negundo</i> L.		0,8		GREENE & JOHNSON (1989a)
<i>Acer negundo</i> L.		1,0		GREENE & JOHNSON (1995)
<i>Acer negundo</i> L.		0,8		MATLACK (1987)
<i>Acer palmatum</i> Thunb. Ex. Murr.		1,1		MATLACK (1987)
<i>Acer platanoides</i> L.		0,9		KOHLERMANN (1950) in GREENE & JOHNSON (1989a)
<i>Acer platanoides</i> L.		1,3		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Acer platanoides</i> L.		0,9		MATLACK (1987)
<i>Acer platanoides</i> L.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Acer platanoides</i> L.		1,1		SCHMIDT (1918)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.		1,1		DINGLER (1889)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.		1,0		KOHLERMANN (1950) in GREENE & JOHNSON (1989a)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.		1,1		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.		1,0		MATLACK (1987)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.		1,1		SCHMIDT (1918)
<i>Acer rubrum</i> L.		0,7		GREEN (1980)
<i>Acer rubrum</i> L.		0,7		GREENE & JOHNSON (1995)
<i>Acer rubrum</i> L.		0,8		MATLACK (1987)
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	0,9		1,0	GREEN (1980)
<i>Achillea millefolium</i> L.		1,2		Eigene Messungen
<i>Achnatherum calamagrostis</i> (L.) P. Beauv.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Adenostyles leucophylla</i>		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.		3,0		Eigene Messungen
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.		3,5		Eigene Messungen
<i>Agrostis capillaris</i> L.		0,9		Eigene Messungen
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	0,3		0,6	MATLACK (1987)
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle		0,9		SCHMIDT (1918)
<i>Albizia julibrissum</i> Durazz.		1,5		MATLACK (1987)
<i>Alchemilla glabra</i> Neygenf.		1,8		Eigene Messungen
<i>Alchemilla monticola</i> Opiz		1,8		Eigene Messungen
<i>Allium vineale</i> agg.		2,9		Eigene Messungen
<i>Alnus crispa</i>		0,9		MATLACK (1987)
<i>Alseis blackiana</i>	0,5	0,7	0,8	AUGSPURGER (1986)
<i>Antennaria carpatica</i> (Wahlenb.) Bluff & Fingerh.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Anthericum liliago</i> L.		3,0		Eigene Messungen
<i>Anthericum liliago</i> L.		3,1		Eigene Messungen
<i>Anthericum liliago</i> L.		3,2		Eigene Messungen
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. s.str.		1,3		Eigene Messungen

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Anthoxanthum odoratum L. s.str.		1,4		Eigene Messungen
Anthoxanthum odoratum L. s.str.		1,6		Eigene Messungen
Anthoxanthum odoratum L. s.str.	1,6		1,9	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.		3,1		Eigene Messungen
Anthyllis vulneraria L. s.l.		2,4		Eigene Messungen
Anthyllis vulneraria L. s.l.		1,5		LUFTENSTEINER (1982)
Apera spica-venti (L.) P. Beauv.		1,0		Eigene Messungen
Apocynum cannabinum L.		0,2		MATLACK (1987)
Apocynum sibiricum L.		1,0		PLATT & WEISS (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Aquilegia vulgaris L. s.l.		2,5		Eigene Messungen
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.		1,2		ASKEW & al. (1997)
Arenaria leptoclados (Rchb.) Guss.		1,5		Eigene Messungen
Armeria maritima (Mill.) Willd. s.l.		1,5		Eigene Messungen
Armeria maritima ssp. elongata (Hoffm.) Bonnier		1,7		Eigene Messungen
Arnica montana L.		0,8		Eigene Messungen
Arrhenatherum elatius (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl		1,6		Eigene Messungen
Artemisia campestris L.		2,1		Eigene Messungen
Artemisia campestris L.		2,5		SAUTTER (1994)
Asclepias syriaca L.		0,3		GREENE & JOHNSON (1990)
Asclepias syriaca L.		0,3		MATLACK (1987)
Asclepias syriaca L.	0,1		0,2	MORSE & SCHMITT (1985)
Asclepias syriaca L.	0,2		0,2	MORSE & SCHMITT (1985)
Asclepias syriaca L.	0,2		0,3	MORSE & SCHMITT (1985)
Asperula cynanchica L.		1,8		Eigene Messungen
Asperula cynanchica L.		2,3		Eigene Messungen
Asperula cynanchica L.		2,4		Eigene Messungen
Aspidosperma cruenata	0,9	0,9	1,0	AUGSPURGER (1986)
Aster acuminatus		0,4		MATLACK (1987)
Aster amellus L.		0,6		Eigene Messungen
Aster amellus L.		0,9		Eigene Messungen
Aster amellus L.		0,9		LUFTENSTEINER (1982)
Aster amellus L.		0,8		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Aster bellidiastrum (L.) Scop.	0,2		0,3	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Aster ericoides L.		0,5		GREENE & JOHNSON (1990)
Aster exilis Ell.		0,4		ANDERSEN (1992)
Aster linosyris (L.) Bernh.		0,9		HENSEN & MÜLLER (1997)
Aster novi-belgii L.		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Aster prenanthoides		0,7		MATLACK (1987)
Astronium graveolens	1,3	1,3	1,4	AUGSPURGER (1986)
Atriplex hortensis L.		1,5		Eigene Messungen
Atriplex oblongifolia Waldst. & Kit.		2,1		Eigene Messungen
Atriplex sagittata Borkh.		3,2		Eigene Messungen
Bellis perennis L.		1,2		Eigene Messungen
Betonica officinalis L.		2,1		Eigene Messungen
Betula lenta L.		1,6		MATLACK (1992)
Betula papyrifera Marhs.		0,6		GREENE & JOHNSON (1995)
Betula pendula Roth		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Betula pendula Roth		0,3		SCHMIDT (1918)
Betula populifolia Marsh.		0,4		MATLACK (1987)
Betula pubescens ssp. carpatica (Waldst. & Kit. ex Willd.) Asch. & Graebn.		0,7		Eigene Messungen
Bignonia echinata	0,2		0,3	SCHMIDT (1918)
Bignonia unguis		1,1		SCHMIDT (1918)
Biscutella laevigata L.		1,2		Eigene Messungen
Bombacopsis quinata	0,6	0,8	0,9	AUGSPURGER (1986)
Bombacopsis sessilis	1,7	2,0	2,2	AUGSPURGER (1986)
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng		1,0		Eigene Messungen
Brassavola nodosa (L.) Lindl.		0,2		MURREN & ELLISON (1998)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
<i>Briza maxima</i> L.		2,3		Eigene Messungen
<i>Briza media</i> L.		1,5		Eigene Messungen
<i>Briza media</i> L.		1,9		Eigene Messungen
<i>Briza media</i> L.		1,6		HENSEN & MÜLLER (1997)
<i>Bromus erectus</i> Huds.		1,8		Eigene Messungen
<i>Bromus erectus</i> Huds.		2,2		Eigene Messungen
<i>Bromus erectus</i> Huds.		2,7		HENSEN & MÜLLER (1997)
<i>Bromus hordeaceus</i> L.		1,3		Eigene Messungen
<i>Bromus hordeaceus</i> L.		2,0		Eigene Messungen
<i>Buphthalmum salicifolium</i> L.		1,7		Eigene Messungen
<i>Buphthalmum salicifolium</i> L.		2,2		Eigene Messungen
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i> (Haller f.) Koel.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Calesanthes indica</i>	0,4		1,0	SCHMIDT (1918)
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull		1,1		BULLOCK & CLARKE (2000)
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull		1,1		Eigene Messungen
<i>Camelina microcarpa</i> Andrz.		2,2		Eigene Messungen
<i>Campanula carpatica</i>		1,5		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula cervicaria</i> L.		1,4		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula glomerata</i> L.		2,0		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula latifolia</i> L.		1,9		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula persicifolia</i> L.		1,7		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula pyramidalis</i> L.		1,8		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula rapunculoides</i> L.		1,9		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula rotundifolia</i> agg.		1,4		Eigene Messungen
<i>Campanula rotundifolia</i> agg.		1,7		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula rotundifolia</i> agg.		1,5		JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
<i>Campanula sibirica</i> L.		1,3		EMIG & LEINS (1996)
<i>Campanula trachelium</i> L.		1,8		EMIG & LEINS (1996)
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.		1,6		Eigene Messungen
<i>Cardamine pratensis</i> agg.		1,9		Eigene Messungen
<i>Carduus acanthoides</i> L.		0,4		FELDMAN & LEWIS (1990)
<i>Carduus crassifolius</i> Willd.		0,8		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Carduus crispus</i> L.		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Carduus nutans</i> L.		0,5		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Carduus nutans</i> L.		0,4		SMITH & KOK (1984)
<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis		0,8		SHELDON & BURROWS (1973)
<i>Carex caryophylla</i> Latourr.		2,1		Eigene Messungen
<i>Carex distans</i> L.		1,6		Eigene Messungen
<i>Carex flacca</i> Schreb.		1,7		Eigene Messungen
<i>Carex flacca</i> Schreb.		2,7		Eigene Messungen
<i>Carex hirta</i> L.		2,4		Eigene Messungen
<i>Carex montana</i> L.		1,5		Eigene Messungen
<i>Carex panicea</i> L.		2,6		Eigene Messungen
<i>Carex panicea</i> L.		2,7		Eigene Messungen
<i>Carex parviflora</i> Host		1,6		Eigene Messungen
<i>Carex remota</i> L.		1,5		Eigene Messungen
<i>Carex spicata</i> Huds.		1,9		Eigene Messungen
<i>Carex sylvatica</i> Huds.		3,0		Eigene Messungen
<i>Carlina acaulis</i> L.		0,6		Eigene Messungen
<i>Carlina acaulis</i> L.		0,9		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Carlina acaulis</i> L.		0,6		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Carlina vulgaris</i> agg.		0,5		Eigene Messungen
<i>Carlina vulgaris</i> agg.		0,6		Eigene Messungen
<i>Carlina vulgaris</i> agg.		0,5		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Carlina vulgaris</i> agg.		0,6		SHELDON & BURROWS (1973)
<i>Carpinus betulus</i> L.		1,3		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Carpinus betulus</i> L.		1,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Carpinus betulus</i> L.		1,2		SCHMIDT (1918)
<i>Carpinus caroliniana</i> Walt.		1,3		MATLACK (1987)
<i>Casuarina glauca</i>		1,0		WOODALL (1982)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Catalpa bignoides Walt.		1,9		MATLACK (1987)
Cavanillesia platanifolia	1,2	1,4	1,6	AUGSPURGER (1986)
Cedrela brasiliensis		0,5		SCHMIDT (1918)
Cedrela odorata	0,5	0,6	0,7	AUGSPURGER (1986)
Cedrus atlantica		1,1		MATLACK (1987)
Ceiba pentandra	0,8	1,0	1,2	AUGSPURGER (1986)
Centaurea jacea L. s.l.		2,1		Eigene Messungen
Centaurea jacea L. s.l.		2,3		Eigene Messungen
Centaurea jacea L. s.l.		2,4		Eigene Messungen
Centaurea jacea L. s.l.	3,4		4,1	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Centaurea montana L. s.l.		2,4		Eigene Messungen
Centaurea scabiosa L. s.l.		1,2		Eigene Messungen
Centaurea scabiosa L. s.l.		1,8		LUFTENSTEINER (1982)
Centaurea scabiosa L. s.l.		2,2		SHELDON & BURROWS (1973)
Centaurea stoebe L. s.l.		2,5		Eigene Messungen
Centaurea stoebe L. s.l.		2,7		Eigene Messungen
Centrolobium minus		1,9		GREENE & JOHNSON (1993)
Cerastium holosteoides Fr.		1,6		Eigene Messungen
Cerastium holosteoides Fr.		1,7		Eigene Messungen
Cerastium semidecandrum L.		1,4		Eigene Messungen
Cespedezia macrophylla	0,2	0,3	0,4	AUGSPURGER (1986)
Chenopodium album L.		2,6		Eigene Messungen
Chenopodium album L.	2,6		2,7	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Chondrilla juncea L.		0,5		Eigene Messungen
Chondrilla juncea L.		0,4		HENSEN & MÜLLER (1997)
Chryopsis villosa (Pursh) Nutt.		0,5		ANDERSEN (1992)
Cichorium intybus L.		1,9		Eigene Messungen
Cichorium intybus L.		2,3		Eigene Messungen
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,2		ASKEW & al. (1997)
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,3		Eigene Messungen
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,4		LUFTENSTEINER (1982)
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,3		RIDLEY (1930)
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,2		SCHULZ & al. (1991)
Cirsium arvense (L.) Scop.		0,2		SHELDON & BURROWS (1973)
Cirsium eriophorum (L.) Scop.		0,6		LUFTENSTEINER (1982)
Cirsium palustre (L.) Scop.		0,4		Eigene Messungen
Cirsium palustre (L.) Scop.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Cirsium palustre (L.) Scop.		0,3		SHELDON & BURROWS (1973)
Cirsium undulatum		0,3		PLATT & WEISS (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Cirsium vulgare (Savi) Ten.		0,4		ASKEW & al. (1997)
Cirsium vulgare (Savi) Ten.	0,3		0,4	MATLACK (1987)
Cirsium vulgare (Savi) Ten.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Cirsium vulgare (Savi) Ten.		0,2		SCHULZ & al. (1991)
Cladium mariscus (L.) Pohl		2,8		Eigene Messungen
Clematis alpina (L.) Mill.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Clematis virginiana L.		1,3		MATLACK (1987)
Clematis vitalba L.		1,1		LUFTENSTEINER (1982)
Cnicus lanceolatus		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Cnicus lanceolatus		0,3		RIDLEY (1930)
Cochlospermum orinocense		1,4		SCHMIDT (1918)
Cochlospermum vitifolium	0,9	1,1	1,3	AUGSPURGER (1986)
Colchicum autumnale L.		2,5		Eigene Messungen
Combretum erythrophyllum		2,3		MIDGLEY (1998)
Combretum mkuzense		2,8		MIDGLEY (1998)
Combretum molle		2,4		MIDGLEY (1998)
Combretum padoides		2,3		MIDGLEY (1998)
Conyza bonariensis (L.) Cronquist		0,3		ANDERSEN (1992)
Conyza canadensis (L.) Cronquist		0,3		ANDERSEN (1993)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist		0,5		Eigene Messungen
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist		0,3		SCHULZ & al. (1991)
<i>Corallorrhiza trifida</i> Châtel.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
<i>Corallorrhiza trifida</i> Châtel.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Cordia alliodora</i>	1,1	1,2	1,3	AUGSPURGER (1986)
<i>Coronilla vaginalis</i> Lam.		2,4		Eigene Messungen
<i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv.		1,4		Eigene Messungen
<i>Couratari panamensis</i>	0,9	1,1	1,2	AUGSPURGER (1986)
<i>Crepis biennis</i> L.		1,0		Eigene Messungen
<i>Crepis biennis</i> L.		0,7		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Crepis biennis</i> L.	0,3		0,4	SCHULZ & al. (1991)
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.		0,4		JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
<i>Crepis mollis</i> (Jacq.) Asch.		0,5		Eigene Messungen
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench		0,1		Eigene Messungen
<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend.		2,5		Eigene Messungen
<i>Cynosurus cristatus</i> L.		1,3		Eigene Messungen
<i>Cynosurus cristatus</i> L.		1,9		Eigene Messungen
<i>Cypripedium calceolus</i> L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Dactylis glomerata</i> agg.		1,4		Eigene Messungen
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó		0,3		RIDLEY (1930)
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó s.str.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) Hunt & Summerh. s.str.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) Hunt & Summerh. s.str.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Dalbergia retusa</i>	1,3	1,5	1,7	AUGSPURGER (1986)
<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.		1,7		Eigene Messungen
<i>Daucus carota</i> L.		1,0		Eigene Messungen
<i>Daucus carota</i> L.	1,7		2,0	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
<i>Deschampsia cespitosa</i> agg.		1,2		Eigene Messungen
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.		1,3		Eigene Messungen
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.		1,7		Eigene Messungen
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.		2,1		Eigene Messungen
<i>Dianthus deltoides</i> L.		1,6		Eigene Messungen
<i>Dipsacus fullonum</i> L.		2,6		Eigene Messungen
<i>Dipsacus laciniatus</i> L.		2,6		Eigene Messungen
<i>Dryas octopetala</i> L.		0,7		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Eccremocarpus scaber</i> Ruiz & Pav.		1,0		SCHMIDT (1918)
<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.		1,6		Eigene Messungen
<i>Echium vulgare</i> L.		2,9		Eigene Messungen
<i>Epilobium angustifolium</i> L.		0,1		Eigene Messungen
<i>Epilobium angustifolium</i> L.		0,1		MATLACK (1987)
<i>Epilobium angustifolium</i> L.		0,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Epilobium angustifolium</i> L.		0,1		MYERSCOUGH & WHITEHEAD (1966)
<i>Epilobium ciliatum</i> Raf.		0,2		MYERSCOUGH & WHITEHEAD (1966)
<i>Epilobium dodonaei</i> Vill.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Epilobium hirsutum</i> L.		0,2		Eigene Messungen
<i>Epilobium hirsutum</i> L.		0,2		Eigene Messungen
<i>Epilobium hirsutum</i> L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
<i>Epilobium hirsutum</i> L.		0,2		RIDLEY (1930)
<i>Epilobium montanum</i> L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
<i>Epilobium montanum</i> L.		0,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Epilobium montanum</i> L.		0,2		MYERSCOUGH & WHITEHEAD (1966)
<i>Epilobium montanum</i> L.		0,2		RIDLEY (1930)
<i>Epilobium palustre</i> L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Epilobium palustre L.		0,2		RIDLEY (1930)
Epilobium parviflorum Schreb.		0,2		Eigene Messungen
Epilobium parviflorum Schreb.		0,2		SCHULZ & al. (1991)
Epipactis atrorubens (Hoffm.) Besser		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Epipactis helleborine (L.) Crantz s.str.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Epipactis palustris (L.) Crantz		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Epipactis palustris (L.) Crantz		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Epipactis palustris (L.) Crantz		0,2		RIDLEY (1930)
Epipogium aphyllum Sw.		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Erica cinerea L.		1,6		BULLOCK & CLARKE (2000)
Erigeron acris L.		0,5		Eigene Messungen
Erigeron acris L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Erigeron acris L.		0,1		SCHULZ & al. (1991)
Erigeron acris L.		0,2		SHELDON & BURROWS (1973)
Erigeron caespitosus		0,8		GREENE & JOHNSON (1990)
Eriophorum angustifolium Honck.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Eriophorum angustifolium Honck.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Eriophorum angustifolium Honck.		0,2		RIDLEY (1930)
Eriophorum latifolium Hoppe		0,5		Eigene Messungen
Erysimum crepidifolium Rchb.		2,7		Eigene Messungen
Eucalyptus deglupta		2,1		CREMER (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Eucalyptus globulus Labill.		5,5		CREMER (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Eucalyptus regnans F. v. Muell.		1,5		CREMER (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Eupatorium cannabinum L.		0,3		Eigene Messungen
Eupatorium cannabinum L.		0,7		Eigene Messungen
Eupatorium cannabinum L.	0,3		0,3	MATLACK (1987)
Eupatorium cannabinum L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Eupatorium cannabinum L.	0,3		0,4	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Eupatorium cannabinum L.		0,2		RIDLEY (1930)
Eupatorium cannabinum L.		0,4		SHELDON & BURROWS (1973)
Eupatorium rugosum Houltt.		0,5		MATLACK (1987)
Euphorbia cyparissias L.		2,1		Eigene Messungen
Euphorbia cyparissias L.		3,0		Eigene Messungen
Euphorbia verrucosa L.		2,1		Eigene Messungen
Euphorbia verrucosa L.		2,7		Eigene Messungen
Euphrasia officinalis s.l.		0,8		Eigene Messungen
Festuca pallens Host.		1,4		Eigene Messungen
Festuca pallens Host		1,4		Eigene Messungen
Festuca pallens Host		1,7		Eigene Messungen
Festuca ovina agg.		1,0		Eigene Messungen
Festuca ovina agg.	1,6		2,0	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Festuca rubra L.		1,6		Eigene Messungen
Festuca rupicola Heuff.		1,6		Eigene Messungen
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.		1,7		Eigene Messungen
Filipendula vulgaris Moench		1,7		Eigene Messungen
Fraxinus americana L.		1,6		GREEN (1980)
Fraxinus americana L.		1,4		GREENE & JOHNSON (1989)
Fraxinus americana L.		1,0		MATLACK (1987)
Fraxinus excelsior L.		1,4		KOHLERMANN (1950) in MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Fraxinus excelsior L.		1,5		LUFTENSTEINER (1982)
Fraxinus excelsior L.		2,2		MATLACK (1987)
Fraxinus excelsior L.		1,3		SCHMIDT (1918)
Fraxinus pennsylvanica Marshall		1,6		GREEN (1980)
Galium aparine L.		2,8		Eigene Messungen
Galium mollugo agg.		2,4		Eigene Messungen
Galium mollugo agg.	3,4		3,6	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Galium odoratum (L.) Scop.		2,4		Eigene Messungen
Galium schultesii Vest		2,8		Eigene Messungen
Galium verum agg.		1,8		Eigene Messungen
Gentiana asclepiadea L.		0,9		Eigene Messungen
Gentiana cruciata L.		1,4		Eigene Messungen
Gentiana cruciata L.		1,9		Eigene Messungen
Gentiana lutea L.		1,6		Eigene Messungen
Gentiana lutea L.		1,7		Eigene Messungen
Gentiana verna L.		1,3		Eigene Messungen
Gentiana verna L.		1,6		Eigene Messungen
Gentianella germanica (Willd.) Börner		2,3		Eigene Messungen
Gentianella germanica (Willd.) Börner		2,5		Eigene Messungen
Geranium pratense L.		3,7		Eigene Messungen
Geranium sylvaticum L.		2,8		Eigene Messungen
Geranium sylvaticum L.		3,0		Eigene Messungen
Geum rivale L.		1,5		Eigene Messungen
Geum rivale L.		1,6		Eigene Messungen
Geum urbanum L.		1,8		Eigene Messungen
Globularia cordifolia L.		1,3		LUFTENSTEINER (1982)
Globularia punctata Lapeyr.		1,3		Eigene Messungen
Globularia punctata Lapeyr.		1,4		LUFTENSTEINER (1982)
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Habenaria conopsea		0,3		RIDLEY (1930)
Halesia monticola (Rehd.) Sarg.		3,4		MATLACK (1987)
Halesia tetraptera		3,3		SCHMIDT (1918)
Helianthemum nummularium s.l. (L.) Mill.		2,3		Eigene Messungen
Helianthemum nummularium s.l. (L.) Mill.		3,2		Eigene Messungen
Helichrysum arenarium (L.) Moench		0,2		SAUTTER (1994)
Helictotrichon pratense (L.) Besser		1,1		LUFTENSTEINER (1982)
Helictotrichon pratense (L.) Besser		1,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.		1,6		Eigene Messungen
Heracleum sphondylium L.		1,6		Eigene Messungen
Heterothexa grandiflora		1,0		ANDERSEN (1992)
Hieracium aurantiacum L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Hieracium bifidum Kit. ex Hornem.		0,6		LUFTENSTEINER (1982)
Hieracium glaucum All.		0,7		LUFTENSTEINER (1982)
Hieracium lactucella Wallr.		0,8		Eigene Messungen
Hieracium murorum L.		0,6		LUFTENSTEINER (1982)
Hieracium pilosella L.		0,2		Eigene Messungen
Hieracium pilosella L.		0,2		Eigene Messungen
Hieracium pilosella L.		0,5		HENSEN & MÜLLER (1997)
Hieracium pilosella L.	0,7		1,0	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Hieracium pilosella L.		0,2		LUFTENSTEINER (1982)
Hieracium pilosella L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Hieracium piloselloides Vill.		0,6		Eigene Messungen
Hieracium piloselloides Vill.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Hieracium sabaudum L.		0,9		Eigene Messungen
Hieracium sabaudum L.		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Hieracium umbellatum L.		0,5		Eigene Messungen
Hieracium umbellatum L.		0,4		HENSEN & MÜLLER (1997)
Hieracium umbellatum L.	0,3		0,6	MATLACK (1987)
Hippocrepis comosa L.		2,5		Eigene Messungen
Hippocrepis comosa L.		2,8		Eigene Messungen
Holcus lanatus L.		1,2		Eigene Messungen
Holcus lanatus L.	0,8		0,9	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Holosteum umbellatum L.		1,6		Eigene Messungen
Hordelymus europaeus (L.) Harz		2,6		Eigene Messungen
Hypericum perforatum L.		1,3		Eigene Messungen
Hypochaeris maculata L.		0,3		Eigene Messungen

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Hypochaeris maculata L.		0,6		Eigene Messungen
Hypochaeris maculata L.		0,8		LUFTENSTEINER (1982)
Hypochaeris radicata L.		0,4		ANDERSEN (1993)
Hypochaeris radicata L.		0,7		ASKEW & al. (1997)
Hypochaeris radicata L.		0,5		JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Hypochaeris radicata L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Hypochaeris radicata L.		0,3		RIDLEY (1930)
Hypochaeris radicata L.		0,4		SHELDON & BURROWS (1973)
Hypochaeris uniflora Vill.		0,6		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Inula britannica L.		0,2		Eigene Messungen
Inula hirta L.		0,7		LUFTENSTEINER (1982)
Inula salicina L.		0,2		Eigene Messungen
Inula salicina L.		0,2		Eigene Messungen
Inula salicina L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Inula salicina L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Inula salicina L.		0,3		RIDLEY (1930)
Jacaranda copaia	0,3	0,4	0,5	AUGSPURGER (1986)
Jasione montana L.		1,0		Eigene Messungen
Jurinea cyanoides (L.) Rchb.		1,4		SAUTTER (1994)
Knautia arvensis agg.		1,9		Eigene Messungen
Knautia arvensis agg.		2,1		Eigene Messungen
Lactuca serriola L.		0,4		ANDERSEN (1993)
Lactuca serriola L.		0,8		LUFTENSTEINER (1982)
Lactuca virosa L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Lactuca virosa L.		0,2		RIDLEY (1930)
Lafoensia punicifolia	1,0	1,1	1,2	AUGSPURGER (1986)
Larix decidua Mill.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Laserpitium latifolium L.		1,2		Eigene Messungen
Laserpitium latifolium L.		1,0		LUFTENSTEINER (1982)
Lathyrus pratensis L.		3,0		Eigene Messungen
Leontodon autumnalis L.	1,1		1,3	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Leontodon autumnalis L.		0,5		SHELDON & BURROWS (1973)
Leontodon hispidus L.		1,0		Eigene Messungen
Leontodon hispidus L.		1,0		Eigene Messungen
Leontodon hispidus L.		1,2		Eigene Messungen
Leontodon hispidus L.		1,5		Eigene Messungen
Leontodon hispidus L.		1,0		LUFTENSTEINER (1982)
Leontodon hispidus L.	0,5		0,7	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Leontodon hispidus L.	0,4		0,6	SCHULZ & al. (1991)
Leontodon incanus (L.) Schrank		1,0		LUFTENSTEINER (1982)
Leucadendron album		2,0		MIDGLEY (1998)
Leucadendron argenteum (L.) R. Br.		3,3		MIDGLEY (1998)
Leucadendron rubrum		1,2		MIDGLEY (1998)
Leucanthemum ircutianum DC.		1,9		Eigene Messungen
Leucanthemum ircutianum DC.	2,6		2,6	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Linaria vulgaris Mill.	0,9		1,0	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Linum catharticum L.		1,4		Eigene Messungen
Linum tenuifolium L.		1,5		Eigene Messungen
Liparis loeselii (L.) Rich.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Liparis loeselii (L.) Rich.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Liriodendron tulipifera		1,2		GREEN (1980)
Liriodendron tulipifera		1,1		MATLACK (1987)
Liriodendron tulipifera		1,3		SCHMIDT (1918)
Lonchocarpus pentaphyllus	1,2	1,3	1,5	AUGSPURGER (1986)
Lonchocarpus pentaphyllus	1,3		1,5	OKUBO & LEVIN (1989)
Lonchocarpus velutinus	0,9	1,0	1,2	AUGSPURGER (1986)
Lotus corniculatus L.		3,7		Eigene Messungen
Luehea seemanii	0,6	0,7	0,8	AUGSPURGER (1986)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Luehea speciosa	0,9	1,0	1,1	AUGSPURGER (1986)
Lupinus polyphyllus Lindl.		3,4		Eigene Messungen
Luzula campestris (L.) DC.		2,5		Eigene Messungen
Macrocnemum glabrescens	0,4	0,5	0,6	AUGSPURGER (1986)
Medicago lupulina L.		2,0		Eigene Messungen
Medicago lupulina L.		2,3		Eigene Messungen
Medicago lupulina L.		2,6		Eigene Messungen
Melaleuca quinquinervia	0,5	1,2	1,8	WOODALL (1982)
Melica ciliata L.		0,6		HENSEN & MÜLLER (1997)
Melica ciliata L.		0,5		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Melica uniflora Retz.		3,6		Eigene Messungen
Milium effusum L.		2,8		Eigene Messungen
Mirabilis hirsuta		2,2		PLATT & WEISS (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Molinia caerulea agg.		1,8		Eigene Messungen
Muscari latifolia Armitage, J. Kirk & Playne ex J. Kirk		2,5		Eigene Messungen
Muscari tenuiflorum Tausch		3,5		Eigene Messungen
Mycelis muralis (L.) Dumort.		0,5		LUFTENSTEINER (1982)
Mycelis muralis (L.) Dumort.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Myosotis arvensis (L.) Hill		1,8		Eigene Messungen
Myosotis arvensis (L.) Hill		2,2		Eigene Messungen
Myosotis stricta Link ex Roem. & Schult.		1,9		Eigene Messungen
Myricaria germanica (L.) Desv.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Myroxylon balsamum	1,3	1,5	1,8	AUGSPURGER (1986)
Narthecium ossifragum (L.) Huds.		0,6		RIDLEY (1930)
Neottia nidus-avis (L.) Rich.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Nuytsia floribunda		1,7		LAMONT (1985)
Ochroma pyramidale	0,5	0,6	0,7	AUGSPURGER (1986)
Ochroma pyramidale	1,2	1,3	1,4	AUGSPURGER (1986)
Oenothera biennis s.l. L.		1,2		PLATT & WEISS (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Onobrychis viciifolia Scop.		2,2		Eigene Messungen
Onobrychis viciifolia Scop.		2,2		Eigene Messungen
Onobrychis viciifolia Scop.		2,5		Eigene Messungen
Ononis repens L.		2,5		Eigene Messungen
Ononis spinosa agg.		2,9		Eigene Messungen
Origanum vulgare L.		1,7		Eigene Messungen
Orobanche hederarum Vaucher ex Duby		0,5		Eigene Messungen
Ostrya carpinifolia Scop.		1,3		LUFTENSTEINER (1982)
Ostrya carpinifolia Scop.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Oxyria digyna (L.) Hill		0,8		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Papaver somniferum L.		5,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Papaver somniferum L.		5,0		SCHMIDT (1918)
Paphiopedilum charlesworthii (Rolfe) Pfitz.		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Peucedanum cervaria (L.) Lapeyr.		1,8		Eigene Messungen
Peucedanum oreoselinum (L.) Moench		1,8		Eigene Messungen
Phaius flavus (Bl.) Lindl.		0,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Phleum pratense agg.		0,6		Eigene Messungen
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	0,1		0,1	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Physalis subglabrata		2,1		MATLACK (1987)
Picea abies (L.) H. Karst.		0,6		DINGLER (1889)
Picea abies (L.) H. Karst.		0,6		SCHMIDT (1918)
Picea engelmannii Parry ex Engelm.		0,6		GREENE & JOHNSON (1990)
Picea glauca (Moench) de Vos		0,6		GREENE & JOHNSON (1995)
Picea mariana (Mill.) B. S. P.		0,6		GREENE & JOHNSON (1993)
Picea mariana (Mill.) B. S. P.		0,6		McEWEN (1971) in SHARPE & FIELDS (1982)
Picris echioides L.		0,7		ANDERSEN (1992)
Picris echioides L.		1,0		ANDERSEN (1993)
Picris hieracioides s.l. L.		0,5		Eigene Messungen
Picris hieracioides s.l. L.	0,7		0,8	JONGEJANS & SCHIPPERS

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Picris hieracioides s.l. L.	0,5		0,5	(1999) SCHULZ & al. (1991)
Pimpinella major (L.) Huds.		2,6		Eigene Messungen
Pimpinella saxifraga L.		2,5		Eigene Messungen
Pimpinella saxifraga L.		2,5		Eigene Messungen
Pinus banksiana Lamb.		0,7		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus contorta Dougl. Ex. Loud.		0,8		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus contorta var. latifolia		0,8		GREENE & JOHNSON (1989a)
Pinus coulteri D. Don		1,6		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus echinata		0,9		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus elliotii		0,9		WOODALL (1982)
Pinus jeffreyi		1,1		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus lambertiana Dougl.		1,2		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus lambertiana Dougl.		2,7		SIGGINS (1933) in SHARPE & FIELDS (1982)
Pinus radiata		0,8		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus resinosa Soland.		0,8		GREENE & JOHNSON (1993)
Pinus resinosa Soland.		0,8		GREENE & JOHNSON (1995)
Pinus strobus L.		0,9		GREENE & JOHNSON (1995)
Pinus sylvestris L.	0,4		0,8	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Pinus sylvestris L.		0,6		RIDLEY (1930)
Pinus sylvestris L.	0,4		0,8	SCHMIDT (1918)
Pitcairnia flavescens		1,0		SCHMIDT (1918)
Pitcairnia imbricata		0,3		SCHMIDT (1918)
Plantago lanceolata L.		2,4		Eigene Messungen
Plantago lanceolata L.	3,1		3,4	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Plantago major ssp. major		1,5		Eigene Messungen
Plantago media L.		2,5		Eigene Messungen
Platanus occidentalis		1,7		MATLACK (1987)
Platypodium elegans	1,7	1,8	1,9	AUGSPURGER (1986)
Platypodium grandiflorum		2,4		GREENE & JOHNSON (1993)
Poa annua L.	2,3		2,5	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Poa badensis Haenke ex Willd.		1,0		HENSEN & MÜLLER (1997)
Poa bulbosa L.		1,7		Eigene Messungen
Poa chaixii Vill.		1,8		Eigene Messungen
Poa pratensis agg.		1,4		Eigene Messungen
Polygala amara L.		2,8		Eigene Messungen
Polygala comosa Schkuhr		2,1		Eigene Messungen
Polygala comosa Schkuhr		2,3		Eigene Messungen
Polygala vulgaris s.l. L.		2,1		Eigene Messungen
Polygonum bistorta L.		2,5		Eigene Messungen
Populus tremula L.		0,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Potentilla argentea s.l. L.		1,1		Eigene Messungen
Potentilla erecta (L.) Räusch.		1,7		Eigene Messungen
Potentilla erecta (L.) Räusch.		2,3		Eigene Messungen
Prenanthes purpurea L.		0,5		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Primula veris L.		2,1		Eigene Messungen
Primula veris L.		2,2		Eigene Messungen
Primula veris L.		2,3		Eigene Messungen
Primula veris L.		3,1		Eigene Messungen
Prunella grandiflora (L.) Scholler		2,2		Eigene Messungen
Prunus spinosa s.l. L.		5,5		Eigene Messungen
Pseudobombax septenatum	1,1	1,3	1,4	AUGSPURGER (1986)
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco		0,9		GREENE & JOHNSON (1995)
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco		0,6		OKUBO & LEVIN (1989)
Ptelea trifoliata L.		1,5		SCHMIDT (1918)
Pterocarpus rohrii	0,8	0,9	1,1	AUGSPURGER (1986)
Pulicaria dysenterica (L.) Bernh.		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Pulicaria dysenterica (L.) Bernh.		0,4		RIDLEY (1930)
Pulsatilla alpina agg.		1,7		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
<i>Pulsatilla apiifolia</i> (Scop.) Schult.		1,7		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Pulsatilla montana</i> (Hoppe) Rchb.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill.		1,3		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Pulsatilla vernalis</i> (L.) Mill.		1,0		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Pulsatilla vulgaris</i> s.l. Mill.		1,5		Eigene Messungen
<i>Pulsatilla vulgaris</i> s.l. Mill.		1,5		Eigene Messungen
<i>Pulsatilla vulgaris</i> s.l. Mill.		1,8		Eigene Messungen
<i>Pulsatilla vulgaris</i> ssp. <i>grandis</i> (Wender.) Zamels		1,4		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Ranunculus acris</i> L.		1,6		Eigene Messungen
<i>Ranunculus acris</i> L.		2,3		Eigene Messungen
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.		2,0		Eigene Messungen
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.		2,4		Eigene Messungen
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.		2,6		Eigene Messungen
<i>Ranunculus repens</i> L.		2,5		Eigene Messungen
<i>Reseda lutea</i> L.		2,0		Eigene Messungen
<i>Rhaponticum scariosum</i> Lam.		0,5		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> agg.		1,8		Eigene Messungen
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> agg.		1,7		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Rhinanthus glacialis</i> Personnat		1,7		Eigene Messungen
<i>Rhinanthus minor</i> L.		1,5		Eigene Messungen
<i>Rumex acetosa</i> L.		1,6		ASKEW & al. (1997)
<i>Rumex acetosa</i> L.		1,2		Eigene Messungen
<i>Rumex acetosa</i> L.		1,3		Eigene Messungen
<i>Rumex acetosella</i> s.l. L.		2,4		Eigene Messungen
<i>Rumex crispus</i> L.		2,0		Eigene Messungen
<i>Rumex crispus</i> L.		1,7		SCHULZ & al. (1991)
<i>Rumex obtusifolius</i> L.		2,1		Eigene Messungen
<i>Rumex obtusifolius</i> L.	2,5		2,7	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
<i>Rumex obtusifolius</i> L.		1,3		MATLACK (1987)
<i>Rumex obtusifolius</i> L.		1,3		MATLACK (1987)
<i>Salix aurita</i> L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Salix aurita</i> L.		0,2		RIDLEY (1930)
<i>Salix pentandra</i> L.		0,2		Eigene Messungen
<i>Salix pentandra</i> L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Salix pentandra</i> L.		0,2		RIDLEY (1930)
<i>Salix repens</i> L. s.l.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Salix repens</i> L. s.l.		0,2		RIDLEY (1930)
<i>Salvia pratensis</i> L.		2,2		Eigene Messungen
<i>Salvia pratensis</i> L.		2,9		Eigene Messungen
<i>Salvia verticillata</i> L.		3,0		Eigene Messungen
<i>Sanguisorba minor</i> s.l. Scop.		2,3		Eigene Messungen
<i>Sanguisorba minor</i> s.l. Scop.		3,3		Eigene Messungen
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.		2,4		Eigene Messungen
<i>Saxifraga granulata</i> L.		0,9		Eigene Messungen
<i>Scabiosa columbaria</i> L.		1,7		Eigene Messungen
<i>Scabiosa columbaria</i> L.		1,8		Eigene Messungen
<i>Scabiosa columbaria</i> L.		1,8		HENSEN & MÜLLER (1997)
<i>Scabiosa columbaria</i> L.		2,0		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Scabiosa lucida</i> Vill.		1,7		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.		1,9		Eigene Messungen
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.		1,6		HENSEN & MÜLLER (1997)
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.		1,8		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Scleranthus perennis</i> L.		2,3		Eigene Messungen
<i>Scorzonera austriaca</i> Willd.		0,9		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Sedum rupestre</i> L.		1,3		Eigene Messungen
<i>Senecio erucifolius</i> L.		0,4		Eigene Messungen
<i>Senecio erucifolius</i> L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Senecio erucifolius</i> L.		0,3		SCHULZ & al. (1991)
<i>Senecio hercynicus</i> Herborg		0,5		Eigene Messungen
<i>Senecio inaequidens</i> DC.	0,3		0,4	ERNST (1998)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Senecio jacobaea L.		0,5		ASKEW & al. (1997)
Senecio jacobaea L.		0,6		Eigene Messungen
Senecio jacobaea L.		1,0		Eigene Messungen
Senecio jacobaea L.		0,8		LUFTENSTEINER (1982)
Senecio jacobaea L.		0,4		RIDLEY (1930)
Senecio jacobaea L.		0,4		SHELDON & BURROWS (1973)
Senecio ovatus (P. Gaertn., B. Mey. & Scherb.) Willd.		0,6		LUFTENSTEINER (1982)
Senecio paludosus L.		0,6		Eigene Messungen
Senecio squalidus L.		0,3		ASKEW & al. (1997)
Senecio squalidus L.		0,3		MATLACK (1987)
Senecio squalidus L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Senecio squalidus L.		0,5		SHELDON & BURROWS (1973)
Senecio sylvaticus L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Senecio sylvaticus L.		0,2		RIDLEY (1930)
Senecio vernalis Waldst. & Kit.		1,3		Eigene Messungen
Senecio viscosus L.		0,6		Eigene Messungen
Senecio viscosus L.		0,6		Eigene Messungen
Senecio viscosus L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Senecio viscosus L.		0,3		SHELDON & BURROWS (1973)
Senecio vulgaris L.		0,3		ANDERSEN (1992)
Senecio vulgaris L.		0,4		ANDERSEN (1993)
Senecio vulgaris L.		0,3		ASKEW & al. (1997)
Senecio vulgaris L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Senecio vulgaris L.	0,3		0,4	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Senecio vulgaris L.		0,3		RIDLEY (1930)
Senecio vulgaris L.		0,3		SHELDON & BURROWS (1973)
Serapias cordigera L.		0,2		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Serratula tinctoria L. s.l.		1,1		Eigene Messungen
Seseli hippomarathrum Jacq.		2,1		Eigene Messungen
Silene dioica (L.) Clairv.		2,3		Eigene Messungen
Silene latifolia ssp. alba (Mill.) Greuter & Burdet		2,9		Eigene Messungen
Silene latifolia ssp. alba (Mill.) Greuter & Burdet	3,9		4,4	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
Silene otites (L.) Wibel		1,9		Eigene Messungen
Silene otites (L.) Wibel		2,5		Eigene Messungen
Sisymbrium altissimum L.		2,1		Eigene Messungen
Sisymbrium loeselii L.		1,4		Eigene Messungen
Solidago altissima		0,3		MATLACK (1987)
Solidago canadensis L.		0,5		Eigene Messungen
Solidago canadensis L.		0,3		SCHULZ & al. (1991)
Solidago canadensis L.	0,2		0,3	WERNER & PLATT (1976)
Solidago gigantea Aiton		0,2		WERNER & PLATT (1976)
Solidago graminifolia (L.) Salisb.	0,1		0,2	WERNER & PLATT (1976)
Solidago missouriensis	0,2		0,3	WERNER & PLATT (1976)
Solidago nemoralis	0,3		0,4	WERNER & PLATT (1976)
Solidago rigida L.		0,3		PLATT & WEISS (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Solidago speciosa	0,4		0,4	WERNER & PLATT (1976)
Solidago virgaurea L.		0,5		Eigene Messungen
Solidago virgaurea L.		0,3		SCHULZ & al. (1991)
Sonchus arvensis L.		0,3		ASKEW & al. (1997)
Sonchus arvensis L.	0,2		0,3	MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Sonchus arvensis L.		0,2		SHELDON & BURROWS (1973)
Sonchus oleraceus L.		0,3		ANDERSEN (1991)
Sonchus oleraceus L.		0,3		ANDERSEN (1992)
Sonchus oleraceus L.		0,3		ANDERSEN (1993)
Sonchus oleraceus L.		0,4		ASKEW & al. (1997)
Sonchus oleraceus L.		0,5		Eigene Messungen
Sonchus oleraceus L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
Sonchus oleraceus L.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
<i>Sonchus oleraceus</i> L.		0,3		RIDLEY (1930)
<i>Sonchus oleraceus</i> L.		0,4		SHELDON & BURROWS (1973)
<i>Spergula morisonii</i> Boreau		1,0		Eigene Messungen
<i>Spergula pentandra</i> ssp. <i>morisonii</i>		0,4		RIDLEY (1930)
<i>Stachys recta</i> L.		2,1		Eigene Messungen
<i>Stachys recta</i> L.		2,3		Eigene Messungen
<i>Stachys sylvatica</i> L.		2,4		Eigene Messungen
<i>Stellaria graminea</i> L.		2,1		Eigene Messungen
<i>Stellaria media</i> agg.		1,3		Eigene Messungen
<i>Stipa capillata</i> L.		1,7		Eigene Messungen
<i>Stipa capillata</i> L.		1,8		HENSEN & MÜLLER (1997)
<i>Stipa eriocalis</i> Borbás		1,3		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Succisa pratensis</i> Moench		1,8		Eigene Messungen
<i>Tabebuia guayacan</i>	0,9	1,1	1,3	AUGSPURGER (1986)
<i>Tabebuia rosea</i>	0,8	0,9	0,9	AUGSPURGER (1986)
<i>Tachigalia versicolor</i>	1,4	1,7	2,1	AUGSPURGER (1986)
<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Sch. Bip.		1,8		Eigene Messungen
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	1,0		1,1	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,3		ANDERSEN (1992)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,7		ANDERSEN (1993)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,4		ASKEW & al. (1997)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,4		Eigene Messungen
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,4		Eigene Messungen
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,5		Eigene Messungen
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,5		GREENE & JOHNSON (1990)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.	0,3		0,4	JONGEJANS & SCHIPPERS (1999)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,5		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.	0,3		0,4	MATLACK (1987)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1977)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,1		SCHMIDT (1918)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.	0,3		0,3	SCHULZ & al. (1991)
<i>Taraxacum officinale</i> agg.		0,4		SHELDON & BURROWS (1973)
<i>Taraxacum alpinum</i> (Hoppe) Hegetschw. & Heer		0,4		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Taraxacum laevigatum</i> (Willd.) DC.		0,5		ANDERSEN (1993)
<i>Taraxacum laevigatum</i> (Willd.) DC.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
<i>Tecoma stans</i> (L.) H. B. K.		1,1		SCHMIDT (1918)
<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R. Br.		2,1		Eigene Messungen
<i>Terminalia amazonica</i>	0,7	0,7	0,8	AUGSPURGER (1986)
<i>Terminalia oblonga</i>	0,8	0,9	1,0	AUGSPURGER (1986)
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.		0,5		Eigene Messungen
<i>Teucrium montanum</i> L.		2,2		Eigene Messungen
<i>Thlaspi arvense</i> L.		2,1		Eigene Messungen
<i>Thlaspi arvense</i> L.		2,8		Eigene Messungen
<i>Thlaspi perfoliatum</i> L.		2,0		Eigene Messungen
<i>Thuja plicata</i>		1,3		GREENE & JOHNSON (1995)
<i>Thymus pulegioides</i> agg.		1,9		Eigene Messungen
<i>Thymus serpyllum</i> agg.		1,0		Eigene Messungen
<i>Thymus serpyllum</i> agg.		1,3		Eigene Messungen
<i>Thymus serpyllum</i> agg.		1,5		Eigene Messungen
<i>Tilia americana</i> L.		2,9		MATLACK (1987)
<i>Tilia cordata</i> Mill.		1,3		KOHLERMANN (1950) in GREENE & JOHNSON (1989a)
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.		1,7		LUFTENSTEINER (1982)
<i>Tiliana speciosa</i>		1,7		GREENE & JOHNSON (1993)
<i>Tipuana tipu</i>		1,5		GREENE & JOHNSON (1993)
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.		2,1		Eigene Messungen
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.		0,3		ANDERSEN (1993)
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.		0,4		GREENE & JOHNSON (1989a)
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.		0,5		GREENE & JOHNSON (1990)

Art	minimale Fallgeschwindigkeit [m/s]	mittlere	maximale	Quelle
Tragopogon dubius Scop.		0,1		GROSS (PERS. COMM) in OKUBO & LEVIN (1989)
Tragopogon dubius Scop.		0,3		LUFTENSTEINER (1982)
Tragopogon porrifolius L.	0,3		0,4	MATLACK (1987)
Tragopogon pratensis s.l. L.		0,5		ASKEW & al. (1997)
Tragopogon pratensis s.l. L.		0,5		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Tragopogon pratensis s.l. L.		0,7		SCHULZ & al. (1991)
Tragopogon pratensis ssp. orientalis (L.) Celak.		0,4		LUFTENSTEINER (1982)
Trichospermum mexicanum	1,1	1,2	1,3	AUGSPURGER (1986)
Trifolium arvense L.		1,3		MATLACK (1987)
Trifolium fragiferum L.		1,7		Eigene Messungen
Trifolium montanum L.		2,4		Eigene Messungen
Trifolium pratense L.		3,6		Eigene Messungen
Trifolium repens L.		2,6		Eigene Messungen
Triplaris cumingiana	0,7	0,8	0,9	AUGSPURGER (1986)
Trisetum flavescens (L.) P. Beauv.		0,8		Eigene Messungen
Triticum aestivum L.		4,6		Eigene Messungen
Tsuga heterophylla (Raf.) Sarg.		0,6		HARRIS (1967) in GREENE & JOHNSON (1995)
Tsuga heterophylla (Raf.) Sarg.		0,6		PICKFORD (1929) in GREENE & JOHNSON (1995)
Tussilago farfara L.		0,2		ASKEW & al. (1997)
Tussilago farfara L.		0,2		Eigene Messungen
Tussilago farfara L.		0,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Tussilago farfara L.		0,1		MYERSCOUGH & WHITEHEAD (1966)
Tussilago farfara L.		0,2		MYERSCOUGH & WHITEHEAD (1966)
Tussilago farfara L.		0,2		SCHULZ & al. (1991)
Tussilago farfara L.		0,2		SHELDON & BURROWS (1973)
Typha latifolia L.		0,1		Eigene Messungen
Typha latifolia L.		0,1		MATLACK (1987)
Typha latifolia L.		0,1		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Typha latifolia L.		0,1		RIDLEY (1930)
Urtica urens L.		2,1		Eigene Messungen
Valeriana dioica L.		0,6		Eigene Messungen
Valeriana officinalis agg.		0,9		Eigene Messungen
Valeriana officinalis agg.		0,3		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Valeriana officinalis agg.	0,5		0,6	SCHULZ & al. (1991)
Valerianella carinata Loisel.		1,9		Eigene Messungen
Vatairea erythrocarpa	1,2	1,4	1,5	AUGSPURGER (1986)
Vatairea erythrocarpa		2,0		GREENE & JOHNSON (1993)
Verbena stricta		1,7		PLATT & WEISS (1977) in OKUBO & LEVIN (1989)
Veronica arvensis L.		1,7		Eigene Messungen
Veronica hederifolia agg.		3,5		Eigene Messungen
Veronica spicata agg.		1,3		Eigene Messungen
Veronica spicata L.		1,4		Eigene Messungen
Veronica triphyllos L.		2,2		Eigene Messungen
Veronica verna L.		1,3		Eigene Messungen
Vicia sativa agg.		4,6		Eigene Messungen
Vicia tetrasperma (L.) Schreb.		4,1		Eigene Messungen
Vincetoxicum hirundinaria Medik.		0,6		MÜLLER-SCHNEIDER (1986)
Viola arvensis Murray		1,8		Eigene Messungen
Viola canina agg.		2,7		Eigene Messungen
Zanonia javanica		0,4		SCHMIDT (1918)

Tabelle A-2: Ausbreitungsbiologische Merkmale von Pflanzenarten

Alle Daten stammen aus DIASPORUS (BONN & al. 2000). Die Merkmale sollen nicht zu einer Charakterisierung von Einzelarten verwendet werden, sondern ausschließlich im Rahmen der Charakterisierung der Ausbreitungsverhältnisse von Zönosen.

Bei den mit * gekennzeichneten Arten handelt es sich um die in Kapitel 5 analysierten 142 Grünlandarten. Die Nomenklatur der in Deutschland vorkommenden Arten folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998). Bei dort nicht aufgeführten Arten orientiert sich die Nomenklatur an ENCKE & al. (1984) oder dem in der Quelle verwendeten Namen.

H_{rel} : Anfangshöhe der Ausbreitung

Anemochor nach 1: FRANK & KLOTZ (1990); **2:** HODGSON & al. (1995); **3:** KLEYER: (1995); **4:** MÜLLER-SCHNEIDER (1986); **5:** aus Diasporenmorphologie abgeleitet; **0:** kein Nachweis für Anemochorie gefunden; oft aber semachore Arten

Art (Aggregat)	mittlere H_{rel} [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozoochorie	Nachweis für Hemerochorie
Abies alba Mill.	35	geflügelt						4	Ja	
Acer campestre L.	5,5	geflügelt						4	Ja	
Acer cappadocicum Gled.	8	geflügelt						5		
Acer negundo L.	12	geflügelt						4		
Acer platanoides L.	17,5	geflügelt						4	Ja	
Acer pseudoplatanus L.	17,5	geflügelt						4	Ja	Ja
Achillea millefolium agg.*	0,4	keine	Ja					4	Ja	Ja
Achnatherum calamagrostis (L.) P. Beauv.	0,9	keine	Ja					4		Ja
Agrimonia eupatoria L.	0,7	keine	Ja					2		
Agrostis capillaris L.*	0,5	keine	Ja					4	Ja	Ja
Ailanthus altissima (Mill.) Swingle	17,5	geflügelt						5		
Aira praecox L.*	0,1	keine	Ja					2	Ja	Ja
Allium oleraceum L.*	0,5	keine	Ja					1		Ja
Allium scorodoprasum L. s.str.	0,8	keine						0		
Alnus viridis (Chaix) DC.	10	geflügelt						5		
Antennaria carpatica agg.	0,1	behaart						4		
Anthericum liliago L.	0,5	keine						4		
Anthoxanthum odoratum agg.*	0,3	keine	Ja					2	Ja	Ja
Anthriscus sylvestris agg.	1,1	keine	Ja					1	Ja	Ja
Anthyllis vulneraria L. s.l.*	0,2	luftgefüllt						4	Ja	Ja
Apera spica-venti (L.) P. Beauv.	0,7	keine	Ja					4	Ja	Ja
Aquilegia vulgaris L. s.l.	0,6	geflügelt	Ja					5		Ja
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.*	0,2	keine	Ja					4	Ja	Ja
Arenaria serpyllifolia agg.*	0,1	klein	Ja					4	Ja	Ja
Armeria maritima (Mill.) Willd. s.l.	0,3	luftgefüllt	Ja					1		
Arnica montana L.*	0,4	behaart						4		Ja
Arrhenatherum elatius (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl*	0,9	geflügelt	Ja					4	Ja	Ja
Artemisia campestris agg.*	0,5	keine	Ja					4		Ja
Artemisia vulgaris agg.	1,6	keine	Ja					1	Ja	Ja
Asclepias syriaca L.	1	behaart						5		

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Asperula cynanchica agg.*	0,2	keine						1		
Aster amellus L.	0,3	behaart						4	Ja	
Aster bellidiastrum (L.) Scop.	0,2	behaart						4		
Aster linosyris (L.) Bernh.	0,3	behaart						4		
Aster novi-belgii agg. s.l. (Guterm. in Ehrend. 1973)	1,2	behaart						4	Ja	Ja
Atriplex hortensis L.	0,9	geflügelt						1	Ja	Ja
Atriplex sagittata Borkh.	1,1	geflügelt						5		
Atriplex tatarica L.	0,7	geflügelt						5		
Betonica officinalis L.*	0,6	keine						4		
Betula pendula Roth	17,5	geflügelt						4	Ja	Ja
Betula pubescens Ehrh. s.l.	17,5	geflügelt						5		
Biscutella laevigata L.*	0,3	geflügelt						4		
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng	0,4	keine	Ja					4		
Brachypodium pinnatum agg.*	0,8	keine	Ja					4		
Briza maxima L.	0,4	keine						0		
Briza media L.*	0,4	keine						4	Ja	Ja
Bromus erectus agg.*	0,6	keine	Ja					4	Ja	Ja
Bromus hordeaceus agg.*	0,4	keine	Ja					4	Ja	Ja
Bromus inermis Leyss.*	0,6	keine	Ja					4		Ja
Bromus sterilis L.	0,5	keine	Ja					4	Ja	Ja
Bromus tectorum L.	0,3	geflügelt	Ja					4	Ja	Ja
Bupthalmum salicifolium L.*	0,4	keine						4		
Calamagrostis pseudophragmites (Haller f.) Koel.	0,9	behaart	Ja					4		
Calluna vulgaris (L.) Hull*	0,7	klein						4	Ja	Ja
Camelina sativa agg.	0,5	klein	Ja					4		Ja
Campanula carpatica	0,2	klein						5		
Campanula cervicaria L.	0,6	keine						0		
Campanula glomerata L.	0,5	keine						4	Ja	Ja
Campanula latifolia L.	0,8	keine						0		
Campanula persicifolia L.	0,6	keine	Ja					4		Ja
Campanula rapunculoides L.	0,6	keine	Ja					4		
Campanula rotundifolia agg.	0,2	klein	Ja					4	Ja	
Campanula sibirica L.	0,3	keine						0		
Campanula trachelium L.	0,8	keine	Ja					4		
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	0,4	klein	Ja					2	Ja	Ja
Cardamine pratensis agg.*	0,4	keine						2	Ja	Ja
Cardaria draba (L.) Desv.	0,4	klein	Ja					3	Ja	Ja
Carduus acanthoides L.	1	behaart						2		
Carduus crispus L.	0,7	behaart						4	Ja	Ja
Carduus defloratus agg.	0,5	behaart						5		
Carduus nutans agg.	0,7	behaart						4		
Carduus tenuiflorus Curtis	2	behaart						5		
Carex caryophyllea Latourr.*	0,2	keine			Ja			1	Ja	
Carex flacca Schreb.*	0,4	keine	Ja					4	Ja	Ja
Carex montana L.	0,2	keine						1		
Carex remota L.	0,5	keine						4		
Carex sylvatica Huds.	0,5	keine	Ja					1		
Carlina acaulis L.*	0,3	behaart						4	Ja	Ja
Carlina vulgaris agg.*	0,3	behaart						4		
Carpinus betulus L.	15	geflügelt						4	Ja	
Centaurea jacea L. s.l.*	0,6	keine	Ja					4	Ja	Ja

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Centaurea montana L. s.l.	0,5	keine	Ja					4		Ja
Centaurea scabiosa L. s.l.*	0,8	behaart	Ja					3	Ja	Ja
Centaurea stoebe L. s.l.	0,6	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Cerastium fontanum agg.*	0,3	keine	Ja					4	Ja	Ja
Cerastium semidecandrum L.*	0,1	keine	Ja					4	Ja	Ja
Chenopodium album agg.*	0,9	geflügelt						1	Ja	Ja
Chenopodium polyspermum L.	0,4	geflügelt						1	Ja	Ja
Chenopodium rubrum agg.	0,4	geflügelt						1		Ja
Chondrilla juncea L.	0,7	behaart						4		Ja
Cicerbita alpina (L.) Wallr.	0,9	behaart						4		Ja
Cichorium intybus L.	0,9	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Cirsium arvense (L.) Scop.	0,9	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Cirsium eriophorum (L.) Scop.	1,3	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Cirsium palustre (L.) Scop.*	1	behaart						4	Ja	Ja
Cirsium vulgare (Savi) Ten.	0,9	behaart						4	Ja	
Clematis alpina (L.) Mill.	1,5	behaart	Ja					4		Ja
Clematis vitalba L.	6	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Convolvulus arvensis L.	0,5	keine	Ja					0	Ja	Ja
Conyza bonariensis agg.	0,5	behaart						5		
Conyza canadensis (L.) Cronquist	0,6	behaart						4	Ja	Ja
Corallorrhiza trifida Châtel.	0,2	klein						4		
Coronilla vaginalis Lam.	0,1	keine						4		
Corynephorus canescens (L.) P. Beauv.*	0,2	keine	Ja					0		
Crepis biennis L.*	0,9	behaart						4	Ja	Ja
Crepis capillaris (L.) Wallr.*	0,2	behaart						4	Ja	Ja
Crepis mollis (Jacq.) Asch.*	0,5	behaart						5		
Crepis paludosa (L.) Moench*	0,6	behaart						4	Ja	
Cruciata glabra (L.) Ehrend.	0,2	klein						1	Ja	Ja
Cynoglossum officinale L.	0,6	keine	Ja					0		
Cypripedium calceolus L.	0,4	klein						4		
Dactylis glomerata L. s.str.	0,7	keine						4	Ja	Ja
Dactylorhiza incarnata agg.	0,6	klein						4		
Dactylorhiza maculata (L.) Soó s.str.	0,4	klein						4		
Dactylorhiza sambucina (L.) Soó	0,2	klein						5		
Danthonia decumbens (L.) DC.*	0,3	keine	Ja					0	Ja	
Daucus carota L.	0,7	keine	Ja					4	Ja	Ja
Descurainia sophia (L.) Prantl	0,5	klein						4	Ja	Ja
Dianthus carthusianorum L.*	0,3	keine						4		Ja
Dipsacus fullonum L.	1,4	keine	Ja					1	Ja	Ja
Dipsacus laciniatus L.	0,9	keine	Ja					0		
Dryas octopetala L.	0,1	behaart	Ja					4		Ja
Echium vulgare L.	0,6	keine	Ja					4	Ja	Ja
Epilobium angustifolium L.	0,9	behaart						4	Ja	Ja
Epilobium ciliatum Raf.*	0,9	behaart						2		Ja
Epilobium dodonaei Vill.	0,6	behaart						4		
Epilobium hirsutum L.	1,2	behaart						4	Ja	
Epilobium montanum L.	0,5	behaart						4		
Epilobium palustre L.	0,3	behaart						4	Ja	
Epilobium parviflorum Schreb.	0,6	behaart						4		
Epipactis atrorubens (Hoffm.) Besser	0,5	klein						4		
Epipactis helleborine agg.	0,5	klein						4		

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Epipactis palustris (L.) Crantz	0,4	klein						4		
Epipogium aphyllum Sw.	0,2	klein						4		
Erica cinerea L.	0,6	klein						2		
Erigeron acris L.*	0,4	behaart	Ja					4	Ja	
Eriophorum angustifolium Honck.	0,5	behaart						4		
Eriophorum latifolium Hoppe	0,5	behaart						4		
Erophila verna agg.*	0,1	klein						4	Ja	Ja
Erysimum crepidifolium Rchb.	0,4	behaart						5		
Eupatorium cannabinum L.	1	behaart						4	Ja	
Euphorbia cyparissias L.*	0,2	keine						0		Ja
Euphorbia verrucosa L.*	0,4	keine						0		
Euphrasia stricta agg.*	0,2	klein						4		
Festuca ovina agg.*	0,3	keine	Ja					4	Ja	Ja
Festuca pratensis Huds. s.l.*	0,7	keine	Ja					4	Ja	Ja
Festuca rubra agg.*	0,6	keine	Ja					4	Ja	Ja
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.*	0,9	keine	Ja					4	Ja	Ja
Filipendula vulgaris Moench	0,5	keine						1		Ja
Fraxinus excelsior L.	25	geflügelt						4	Ja	Ja
Fraxinus pennsylvanica Marshall	20	geflügelt						5		
Galium mollugo agg.*	0,4	klein						1	Ja	Ja
Galium odoratum (L.) Scop.	0,2	keine	Ja		Ja			2		
Galium sylvaticum agg.	1,2	klein						5		
Galium verum agg.*	0,5	keine	Ja					1	Ja	Ja
Gentiana asclepiadea L.	0,6	geflügelt						4		Ja
Gentiana cruciata L.	0,3	klein						4	Ja	
Gentiana lutea L.	0,9	geflügelt						4	Ja	Ja
Gentiana verna L.*	0,1	keine						4		Ja
Gentianella germanica agg.*	0,2	klein						4		
Geranium sylvaticum L.	0,4	keine						0	Ja	
Geum rivale L.*	0,5	behaart	Ja					4		
Globularia cordifolia agg.	0,1	geflügelt						5		
Globularia punctata Lapeyr.	0,2	klein						4		
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	0,4	klein						4		
Helianthemum nummularium s.l. (L.) Mill.	0,1	keine	Ja					2	Ja	Ja
Helichrysum arenarium (L.) Moench	0,2	behaart						5		
Helictotrichon pratense (L.) Besser*	0,6	behaart	Ja					4		
Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.*	0,7	behaart	Ja					4	Ja	
Heracleum sphondylium L.*	1	geflügelt						4	Ja	Ja
Hieracium pilosella*	0,2	behaart						4		Ja
Hippocrepis comosa L.*	0,2	keine						4	Ja	
Holcus lanatus L.*	0,7	geflügelt	Ja					4	Ja	Ja
Holosteum umbellatum L.	0,2	klein	Ja					4	Ja	Ja
Hypericum perforatum L.	0,5	klein	Ja					4		Ja
Hypochaeris maculata L.	0,6	behaart						4		
Hypochaeris radicata L.*	0,3	behaart						4		Ja
Hypochaeris uniflora agg.	0,3	behaart						4		
Inula hirta L.	0,3	behaart						5		
Inula salicina L.*	0,5	behaart						4		
Jasione montana L.*	0,3	klein						4		
Jurinea cyanoides (L.) Rchb.	0,4	behaart						5		
Knautia arvensis agg.*	0,6	keine	Ja					2	Ja	Ja

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Koeleria cristata Pers.*	0,4	keine	Ja					0		Ja
Lactuca serriola L.	0,9	behaart	Ja					4		Ja
Lactuca virosa L.	1	behaart						5		
Lamium album L.	0,4	keine						0		
Lamium amplexicaule L.	0,2	keine						0	Ja	Ja
Larix decidua Mill.	25	geflügelt						4	Ja	
Laserpitium latifolium L.	1,1	geflügelt						4		
Lathyrus pratensis L.*	0,7	keine						0	Ja	Ja
Leontodon autumnalis L.*	0,3	behaart						4	Ja	Ja
Leontodon hispidus L.*	0,4	behaart						4		
Leontodon incanus (L.) Schrank	0,3	behaart						4	Ja	
Leucanthemum vulgare agg.	0,5	keine	Ja					4	Ja	Ja
Linaria vulgaris agg.*	0,5	geflügelt	Ja					4	Ja	Ja
Linum catharticum L.*	0,2	keine	Ja					4	Ja	
Liparis loeselii (L.) Rich.	0,1	klein						4		
Liriodendron tulipifera	61	geflügelt						5		
Lotus corniculatus agg.*	0,2	keine						0	Ja	Ja
Lupinus polyphyllus Lindl.	1,3	keine						0		
Luzula campestris agg.*	0,1	keine	Ja					0	Ja	
Medicago lupulina L.*	0,4	keine	Ja					1	Ja	Ja
Medicago sativa agg.*	0,4	keine	Ja					1	Ja	Ja
Melica ciliata agg.	0,5	behaart	Ja					4		
Melica uniflora Retz.	0,4	keine	Ja					1		
Milium effusum L.*	0,9	keine	Ja					1		Ja
Molinia caerulea agg.	0,6	keine	Ja					4	Ja	Ja
Muscari tenuiflorum Tausch	0,4	keine						0		
Mycelis muralis (L.) Dumort.	0,7	behaart						4		
Myosotis arvensis (L.) Hill*	0,3	keine	Ja					2	Ja	Ja
Myosotis stricta Link ex Roem. & Schult.*	0,1	keine						0	Ja	
Myosurus minimus L.	0,1	klein						4	Ja	
Myricaria germanica (L.) Desv.	1,3	behaart						4		
Narthecium ossifragum (L.) Huds.	0,2	klein						5		
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	0,4	klein						4		
Onobrychis viciifolia agg.*	0,5	keine	Ja					4	Ja	Ja
Ononis spinosa agg.	0,4	keine	Ja					0		
Origanum vulgare agg.	0,4	klein	Ja					4		
Orobanche hederæ Vaucher ex Duby	0,5	klein						4		
Oxyria digyna (L.) Hill	0,1	geflügelt						4		
Papaver somniferum L.	1	keine						4	Ja	
Peucedanum cervaria (L.) Lapeyr.	0,8	geflügelt						5		
Peucedanum oreoselinum (L.) Moench	1	geflügelt						4		
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	2,5	behaart	Ja					4	Ja	
Picea abies (L.) H. Karst.	35	geflügelt						4	Ja	
Picea glauca (Moench) de Vos	21	geflügelt						5		
Picris echioides L.*	0,5	keine						1		Ja
Picris hieracioides s.l. L.*	0,4	behaart						4	Ja	Ja
Pimpinella saxifraga agg.*	0,5	keine	Ja		Ja			1		Ja
Pinus banksiana Lamb.	23,5	geflügelt						5		
Pinus strobus L.	27	geflügelt						5		
Pinus sylvestris L.	31,7	geflügelt						4		
Plantago lanceolata L.*	0,3	keine	Ja	Ja				2	Ja	Ja

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Plantago major s.l. L.	0,2	klein	Ja	Ja				2	Ja	Ja
Plantago media agg.*	0,3	keine	Ja					1	Ja	Ja
Platanus occidentalis	25	behaart						5		
Poa annua agg.*	0,2	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Poa badensis agg.	0,3	keine	Ja					0		
Poa bulbosa agg.*	0,3	keine	Ja					1	Ja	
Poa chaixii Vill.	0,9	keine	Ja					4		Ja
Poa compressa L.*	0,5	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Poa pratensis agg.*	0,5	keine	Ja					1	Ja	Ja
Polygala amara agg.	0,1	keine						1		
Polygala comosa Schkuhr*	0,2	keine						4		
Polygonum bistorta L.*	0,7	luftgefüllt						1		Ja
Populus tremula L.	17,5	behaart						4		
Potentilla argentea s.l. L.*	0,4	klein						4		
Potentilla erecta (L.) Rausch.*	0,2	keine						1	Ja	
Prenanthes purpurea L.	1	behaart						4		
Primula veris L.*	1,6	klein						4		Ja
Prunella grandiflora (L.) Scholler*	0,2	keine						0	Ja	
Prunella vulgaris L.*	0,2	keine	Ja					2	Ja	Ja
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco	45	geflügelt						5		
Ptelea trifoliata L.	2,1	behaart						5		
Pulicaria dysenterica (L.) Bernh.*	0,5	behaart						4		
Pulsatilla alpina agg.	0,3	behaart	Ja					4		Ja
Pulsatilla pratensis (L.) Mill.	0,3	behaart	Ja					5		
Pulsatilla vernalis (L.) Mill.	0,2	behaart	Ja					4		Ja
Pulsatilla vulgaris s.l. Mill.*	0,4	behaart	Ja					4		Ja
Ranunculus bulbosus agg.*	0,3	keine	Ja					2	Ja	
Reseda lutea L.*	0,4	klein	Ja					4	Ja	Ja
Reseda luteola L.*	0,8	klein						4		
Rhinanthus alectorolophus agg.*	0,5	geflügelt						4		Ja
Rhinanthus aristatus agg.*	0,4	keine						1		Ja
Rhinanthus minor L.*	0,4	geflügelt						4	Ja	
Rumex acetosa L.*	0,7	geflügelt						2	Ja	Ja
Rumex acetosella s.l. L.*	0,2	geflügelt						3	Ja	Ja
Rumex crispus L.*	0,9	geflügelt						3	Ja	Ja
Rumex obtusifolius L.*	0,9	geflügelt						2	Ja	Ja
Salix aurita L.	1,8	behaart						4		
Salix pentandra L.	8	behaart						4		Ja
Salix repens L. s.l.	0,6	behaart						4	Ja	
Salvia pratensis agg.*	0,5	keine	Ja	Ja				0	Ja	Ja
Salvia verticillata L.	0,5	keine						0		Ja
Sanguisorba minor s.l. Scop.*	0,3	geflügelt	Ja					4		Ja
Sanguisorba officinalis L.*	0,9	geflügelt	Ja					4		Ja
Saxifraga granulata L.*	0,3	klein	Ja					1		
Saxifraga tridactylites L.*	0,1	keine	Ja					4		
Scabiosa columbaria agg.*	0,4	behaart	Ja					4	Ja	
Scabiosa ochroleuca L.	0,6	keine	Ja		Ja			1		Ja
Scleranthus annuus agg.*	0,1	keine	Ja					4	Ja	Ja
Scorzonera austriaca Willd.	0,2	behaart						5		
Sedum rupestre agg.*	0,2	klein	Ja					1		Ja
Senecio erucifolius L.*	0,8	behaart						4		

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Senecio inaequidens DC.	0,7	behaart						5		
Senecio jacobaea L.*	0,7	behaart						2	Ja	Ja
Senecio nemorensis agg.	1,1	behaart						4		
Senecio paludosus L.	1,3	behaart						5		
Senecio squalidus L.	0,4	behaart						2		
Senecio sylvaticus L.	0,5	behaart						4		
Senecio vernalis Waldst. & Kit.	0,3	behaart						5		
Senecio viscosus L.	0,3	behaart						4		
Senecio vulgaris L.	0,2	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Serratula tinctoria L. s.l.*	0,6	behaart						4		
Seseli hippomarathrum Jacq.	0,3	geflügelt						5		
Silene dioica (L.) Clairv.*	0,6	keine						4	Ja	Ja
Silene latifolia Poir.*	0,8	klein	Ja					2	Ja	
Silene otites agg.	0,4	keine						4		
Solidago canadensis L.	1,5	behaart						4		Ja
Solidago gigantea Aiton	1,5	behaart						3		
Solidago graminifolia (L.) Salisb.	1,5	behaart						5		
Solidago virgaurea L.*	0,6	behaart						4		
Sonchus arvensis agg.*	1	behaart						4	Ja	Ja
Sonchus oleraceus L.*	0,7	behaart	Ja					4	Ja	Ja
Spergula pentandra agg.*	0,2	geflügelt						5		
Stachys recta agg.*	0,4	geflügelt	Ja					1	Ja	
Stachys sylvatica L.	0,7	geflügelt	Ja					2		
Stipa capillata L.	0,7	behaart	Ja					1		
Stipa pennata agg.	0,8	behaart	Ja		Ja			4		Ja
Succisa pratensis Moench*	0,5	geflügelt	Ja					4		
Tanacetum vulgare L.	0,9	keine	Ja					1	Ja	
Taraxacum alpestre agg.	0,1	behaart						4		
Taraxacum laevigatum agg.	0,2	behaart						4		
Taraxacum officinale agg.	0,2	behaart						4	Ja	Ja
Teesdalia nudicaulis (L.) R. Br.	0,1	klein						5		
Teucrium chamaedrys L.	0,2	keine	Ja					1	Ja	
Teucrium montanum L.	0,2	keine						4	Ja	
Thlaspi arvense L.*	0,3	keine	Ja					2	Ja	Ja
Thymus serpyllum agg.	0,1	klein						1	Ja	
Tilia cordata Mill.	13,6	geflügelt						4		Ja
Tilia platyphyllos Scop.	20	geflügelt						4	Ja	Ja
Tragopogon dubius Scop.*	0,6	behaart						4		
Tragopogon porrifolius L.	1	behaart						5		
Tragopogon pratensis s.l. L.*	0,5	behaart						4	Ja	Ja
Trifolium arvense L.*	0,2	klein	Ja					4	Ja	Ja
Trifolium campestre Schreb.*	0,2	klein	Ja					4	Ja	Ja
Trifolium pratense L.*	0,3	keine	Ja					4	Ja	Ja
Trifolium repens L.*	0,3	keine						2	Ja	Ja
Tripleurospermum maritimum agg.	0,3	keine	Ja					1	Ja	Ja
Trisetum flavescens agg.*	0,5	geflügelt	Ja					4		Ja
Tsuga heterophylla (Raf.) Sarg.	45	geflügelt						5		
Tussilago farfara L.	0,2	behaart						4	Ja	
Typha latifolia L.	1,5	behaart						4		Ja
Urtica urens L.	0,4	keine						2	Ja	
Valeriana dioica agg.*	0,2	behaart						5		

Art (Aggregat)	mittlere Hrel [m]	morphologische Spezialisierung in Hinblick auf Anemochorie	Haftorgane	klebrige Oberfläche	kurze Haare	fleischige Früchte	harte Schale	Art anemochor nach	Nachweis für Endozochorie	Nachweis für Hemerochorie
Valeriana officinalis agg.*	0,7	behaart						4		
Veronica arvensis L.	0,1	klein	Ja					1	Ja	Ja
Veronica hederifolia agg.	0,2	klein						4	Ja	Ja
Veronica praecox All.*	0,1	klein						5		
Veronica spicata agg.*	0,3	klein						4		
Veronica triphyllos L.	0,1	klein						4		Ja
Veronica verna agg.*	0,1	klein						4	Ja	
Vicia tetrasperma agg.*	0,4	geflügelt						5	Ja	Ja
Vincetoxicum hirundinaria agg.*	0,8	behaart						4		
Viola tricolor agg.*	0,1	keine						2	Ja	Ja