UNIVERSITÄT LEIPZIG

Fakultät für Biowissenschaften,
Pharmazie und Psychologie

Institut für Biologie I

Bestimmungsfaktoren der Verbreitung und Leistung des Bärlauchs (*Allium ursinum* L.) im Leipziger Auenwald.

Abschlussarbeit zur Erlangung des akademischen Grades

Master of Science (M.Sc.)

vorgelegt von

Mario Liebergesell

geb. am 24.09.1986 in Leinefelde

Gutachter: Prof. Dr. Christian Wirth

Gutachter: PD. Dr. Martin Freiberg

Diese Arbeit wurde im Zeitraum vom 31.03.2010 bis 29.09.2010 an der Universität Leipzig, Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie, Institut für Biologie I in der Arbeitsgruppe „Funktionelle Biodiversität und spezielle Botanik“ angefertigt. Die Feldarbeit erfolgte in Bereichen des Leipziger Auenwaldes.

Selbständigkeitserklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die im Literaturverzeichnis angegebenen Quellen benutzt habe.
Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten oder noch nicht veröffentlichten Quellen entnommen sind, sind als solche kenntlich gemacht. Die Zeichnungen oder Abbildungen in dieser Arbeit sind von mir selbst erstellt worden oder mit einem entsprechenden Quellennachweis versehen. Diese Arbeit ist in gleicher oder ähnlicher Form noch bei keiner anderen Prüfungsbehörde eingereicht worden.

Leipzig, 29.09.2010 Mario Liebergesell

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Christian Wirth für die umfangreiche wissenschaftliche Betreuung der Arbeit. Ich wünsche jedem Masteranden und jeder Masterandin eine so gute Begleitung bei der Abschlussarbeit.
Weiterhin gilt mein Dank meinem Zweitbetreuer Herrn PD. Dr. Martin Freiberg für die wissenschaftliche Betreuung und Begutachtung der Arbeit.
Wertvolle Hilfe erhielt ich von der gesamten Arbeitsgruppe „funktionelle Biodiversität und spezielle Botanik“ in der sich jeder Mitarbeiter und jede Mitarbeiterin Zeit nahm, wenn ich Fragen an Ihn oder Sie heran trug. Hervorheben möchte ich die Hilfe von Frau Dr. Karin Nadrowski und Herrn Frederic Holzwarth in zahllosen Gesprächen und *troubleshootings*.
Für die Bereitstellung der Karten mit Informationen zum Grundwasserflurabstand im Leipziger Auenwald gilt mein Dank Frau Prof. Dr. Dagmar Haase.
Unterstützt wurde ich auch von den Mitarbeitern des Amtes für Stadtgrün und Gewässer, Abteilung Stadtforsten, insbesondere von Herrn Andreas Sickert und Frau Jana Kriebel die rasch gewünschte Informationen zum Auenwald bereitstellten und mich auf weitere interessante Daten aufmerksam machten, sowie von den Mitarbeitern des Botanischen Gartens Leipzig. Ich danke vor allem Herrn Matthias Schwieger für die unkomplizierte Übernahme von Materialkosten und Herrn Georg Döbel für die tatkräftige Hilfe beim Entnehmen und Transport der Bodenmonolithe.
Großer Dank gilt meinen Eltern, die mich während des gesamten Studiums unterstützten und immer auf mein leibliches und geistiges Wohl bedacht waren.

Allen ein herzliches Danke!

Zusammenfassung

A. ursinum tritt in zahlreichen Habitaten invasiv auf und verändert dabei die Zusammensetzung der Krautvegetation drastisch, indem er diverse Phytozönosen durch monodominante Bestände ersetzt. Die ökologische Basis, auf der Bärlauch diese Bestände aufbaut, ist jedoch weitgehend ungeklärt. Ungeklärt und markant ist das fleckige Areal, in dem zwischen nicht besiedelten und besiedelten Standorten keine erkennbaren edaphischen oder klimatischen Unterschiede vorliegen.
Das Ziel der Arbeit war es Faktoren zu isolieren, die die Verbreitung und Leistung des Bärlauchs im Leipziger Auenwald determinieren.
Dazu wurde der Auenwald auf Grundlage des Lichteinfalls am Boden und der Bodenfeuchte in Klassen eingeteilt. Diese wurden miteinander verschränkt, sodass sechs mögliche Kombinationen unterschiedlichen Licht- und Wasserangebots entstanden, die exakt einzelnen Waldbeständen zugewiesen werden konnten. Auf diese Weise war es möglich einen großen „Prädiktorraum“ aufzuspannen um die Reaktion der Pflanze bei unterschiedlichen Umweltbedingungen aufzunehmen. Innerhalb der Untersuchungsgebiete wurden die phänologische Entwicklung, Populationsstruktur und Reproduktionsleistung des Bärlauchs untersucht. Hinzu wurden als abiotische Faktoren Bodenfeuchte und Boden-pH-Wert, sowie Lichtgenuss der Krautschicht quantifiziert. Die anschließende statistische Auswertung der Daten sollte den Einfluss der unterschiedlichen Umweltfaktoren, sowie die Wirkung biotischer Interaktionen, auf das Habitat und die Leistung des Bärlauchs offenlegen.

Die Arbeit dokumentierte die Abhängigkeit der Wuchsleistung beim Bärlauch von der Bodenfeuchte und den Lichtbedingungen: sowohl die Abundanz, als auch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Adulten und Keimlingen waren negativ korreliert mit der Bodenfeuchte. Damit einhergehend sanken die Bestandsdeckung und die Bestandshöhe mit zunehmendem Bodenwassergehalt.
Hinzu war die Leistung des Bärlauchs negativ korreliert mit dem Lichtangebot: mit sinkendem Lichteinfall am Boden stieg die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Bärlauch in einer Dauerprobefläche generell und die Wahrscheinlichkeit des Auftretens Adulter und Juveniler im Speziellen. Damit einhergehend sanken die Bestandsdeckung und die Bestandshöhe mit steigendem Lichtangebot.

Die beste Proliferation der Population fand an dunklen, trockenen Standorten statt. Für die unterschiedlichen Altersklassen ergaben sich jedoch unterschiedliche, teils gegenläufige Tendenzen.

Der Reproduktionsmodus des Bärlauch war ebenfalls abhängig vom Licht: sexuelle Reproduktion war negativ korreliert mit dem Lichtangebot- mehr Licht führte zu signifikant weniger Infloreszenzbildung. Dagegen war der Anteil vegetativer Reproduktion unabhängig von abiotischen Einflüssen.
Der Anteil sexuell reproduktiver Individuen in der Population war mit 11% hoch. Dennoch traten nur wenige Keimlinge auf, was den Schluss nahe legte, dass sexuelle Reproduktion im Auenwald nicht erfolgreich war. Hinzu war die Anzahl von Blüten, die pro Infloreszenz gebildet wurden, klein im Vergleich mit Literaturangaben. Dagegen war der Anteil vegetativer Reproduktion vergleichsweise hoch mit 11% vegetativ reproduktiver Individuen. Somit schien vegetative Vermehrung die Hauptreproduktionsart des Bärlauchs im Auenwald zu sein.

Sowohl die ermittelte Samenmasse, als auch die Zwiebelmasse von Bärlauchpflanzen im Auenwald lagen deutlich über den angegebenen Literaturwerten. Dies und die Häufigkeit mit der vegetative Vermehrung auftrat, sowie der hohe Anteil blühender Individuen, ließen den Schluss zu, dass die Bärlauchpopulation in Leipzig gute Bedingungen vorfand und sehr stark proliferierte.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung **1**

2. Allium ursinum L. **3**

2.1. Lebenszyklus 3

2.2. Areal und Standortansprüche 4

2.3. Grundlage der Ausbildung monodominanter Bestände 6

3. Untersuchungsgebiet **10**

3.1. Geografische Lage und Relief 10

3.2. Klima 12

3.3. Geologie und Boden 13

3.4. Hydrologie 16

3.5. Vegetation 17

3.5.1. Gehölze 17

3.5.2. Bodenvegetation 20

4. Material und Methoden **22**

4.1. Methoden der Datenaufnahme 22

4.1.1. Untersuchungsflächen 22

4.1.2. Dauerprobeflächen 24

4.1.3. Aufnahme abiotischer Umweltparameter 26

4.1.3.1. Bodenfeuchte und Boden-pH-Wert 26

4.1.3.2. Lichtverhältnisse 26

4.1.4. Vegetationskundliche Aufnahmen 28

4.1.4.1. Entwicklungszyklus von *Allium ursinum* 28

4.1.4.2. Abundanz des Bärlauchs 30

4.1.4.3. Demografie der Bärlauchpopulation 30

4.1.4.4. Zwiebelmasse 31

4.1.4.5. Samenmasse 31
4.2. Methoden der Datenauswertung 32
4.2.1. Verwendete Software 32
4.2.2. Statistische Analysen 32
5. Ergebnisse 38
5.1. Aufnahme abiotischer Umweltparameter 38
5.1.1. Unabhängigkeit der Umweltfaktoren 38
5.1.2. Bodenfeuchte 39
5.1.3. Boden pH-Wert 40
5.1.4. Lichtverhältnisse 41
5.2. Vegetationskundliche Aufnahmen 44
5.2.1. Vorkommen oder Fehlen von Bärlauch 44
5.2.2. Phänologische Entwicklung 46
5.2.2.1. Bodenfeuchte 47
5.2.2.2. Lichtverhältnisse 47
5.2.2.3. PH-Wert 49
5.2.3. Populationsstruktur 50
5.2.3.1. Gesamtzahl von Individuen 50
5.2.3.2. Vorkommen oder Fehlen von Keimlingen 55
5.2.3.3. Anzahl von Keimlingen 60
5.2.3.4. Vorkommen oder Fehlen von Juvenilen 62
5.2.3.5. Anzahl von Juvenilen 65
5.2.3.6. Vorkommen oder Fehlen von Adulten 67
5.2.3.7. Anzahl von Adulten 69
5.2.4. Reproduktion 72
5.2.4.1. Häufigkeit der verschiedenen Reproduktionsarten in der Population 72
5.2.4.2. Vorkommen oder Fehlen sexueller Fortpflanzung– Infloreszenzbildung 73
5.2.4.3. Anzahl der Blüten je Infloreszenz 76

5.2.4.4. Samenmasse 79
5.2.4.5. Zwiebelmasse 82
5.2.4.6. Vorkommen oder Fehlen vegetativer Vermehrung 83
5.2.4.7. Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln 85
6. Diskussion 88
6.1. Aufgespannter Datenraum 88
6.2. Einfluss der Umweltfaktoren 89
6.2.1. Ergebnisse der Modellierung 89
6.2.2. Bodenwassergehalt 93
6.2.3. Lichtverhältnisse 93
6.2.4. PH-Wert 94
6.3. Phänologische Entwicklung 96
6.4. Populationsstruktur 97
6.4.1. Keimlinge 97
6.4.2. Juvenile 97
6.4.3. Adulte 98
6.5. Reproduktion 99
6.5.1. Sexuelle Vermehrung 99
6.5.2. Vegetative Vermehrung 101
6.5.3. Was ist im Auenwald vorherrschend: sexuelle oder vegetative Vermehrung? 103
7. Literaturverzeichnis 106
8. Anhang 114

Verzeichnis verwendeter Abkürzungen und Formulierungen

%	Prozent
&	und
°C	Grad Celsius
BF	Bodenfeuchte
bzw.	beziehungsweise
ca.	circa
cm	Zentimeter
CO	*canopy openness*, Baumkronenöffnung
d.h.	das heisst
ebda.	Ebenda, aus gleicher Informationsquelle wie zuvor genannt
et al.	lateinisch, bedeutet “und andere”
ff.	und folgende Seiten
g	Gramm
ha	Hektar
Jh.	Jahrhundert
km^2	Quadratkilometer
m	Meter
m ü. NN	Meter über Normalnull
m^2	Quadratmeter
mg	Milligramm
mm	Millimeter
N	Norden
O	Osten
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
r	Korrelationskoeffizient
S	Süden
SF	*total site factor*
sp.	*species.(Plural: spp.)*
vgl.	vergleiche
v.u.Z.	vor unserer Zeit(rechnung)
W	Westen
z.B.	zum Beispiel

Tabellenverzeichnis

Tabelle 2-1: Parameter der sexuellen Reproduktion beim Bärlauch. 8
Tabelle 3-1: Mittlerer Jahresniederschlag und mittlere Jahrestemperatur in Leipzig (Stadt Leipzig 2005, 2009). 12
Tabelle 3-2: Historische und aktuelle Baumarten-Zusammensetzung des Leipziger Auenwaldes (Glaeser 2005, Gutte und Sickert 1998, Heyde 2007, Sickert 2005). 20
Tabelle 4-1: Zur Untersuchung ausgewählte Bestände des Leipziger Auenwaldes für jede Prädiktor-Kombination aus Grundwasserflurabstand und Vorrat der Bestände 24
Tabelle 4-2: Typ der Satellitenplots je Bestand. 25
Tabelle 4-3: Aufnahmezeitpunkte der Entwicklungsstufen des Bärlauchs..... 28
Tabelle 4-4: Phänologische Skala nach Dierschke (1989)..... 29
Tabelle 4-5: Londo-Skala zur Schätzung der Deckung (modifiziert nach Londo (1976)..... 29
Tabelle 4-6: Bestimmungsschlüssel für Entwicklungsstadien der Bärlauchpflanzen anhand morphologischer Merkmale nach Eggert (1992). 31
Tabelle 4-7: *Link-functions* und zugehöriger *anti-link* für die jeweiligen Fehlerverteilungen (Dormann und Kühn 2009, S. 142). 37
Tabelle 5-1: Pearsons Produkt-Moment-Korrelation zum Test auf Korrelationen zwischen den aufgenommenen Umweltfaktoren..... 38
Tabelle 5-2: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich der mittleren Bodenfeuchte mittels Wilcoxon-Rangsummen-Tests..... 39
Tabelle 5-3: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich des mittleren pH-Wertes mittels t-Tests. 41
Tabelle 5-4: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich der mittleren Baumkronenöffnung mittels t-Tests..... 42
Tabelle 5-5: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich des mittleren *total site factors* mittels Wilcoxon-Rangsummen-Tests..... 44
Tabelle 5-6: Vorkommen oder Fehlen von *A. ursinum* - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle..... 45
Tabelle 5-7: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl adulter Individuen pro Quadratmeter von verschiedenen Prädiktoren. 51

Tabelle 5-8: Anzahl von Individuen pro Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle.. 52
Tabelle 5-9: Anzahl von Individuen pro Quadratmeter: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. 54
Tabelle 5-10: Vorkommen oder Fehlen von Keimlingen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. 55
Tabelle 5-11: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter von verschiedenen Prädiktoren. 60
Tabelle 5-12: Anzahl von Keimlingen je Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle.. 61
Tabelle 5-13: Vorkommen oder Fehlen juveniler Pflanzen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. 63
Tabelle 5-14: Anzahl juveniler Pflanzen - detaillierter Präsentation des ermittelten Modells. 66
Tabelle 5-15: Vorkommen oder Fehlen adulter Pflanzen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. 68
Tabelle 5-16: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl adulter Individuen pro Flächeneinheit von verschiedenen Prädiktoren. 70
Tabelle 5-17: Anzahl Adulter pro Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle.. 70
Tabelle 5-18: Auftreten sexueller Fortpflanzung - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle.. 74
Tabelle 5-19: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl von Blüten je Infloreszenz von verschiedenen Prädiktoren. 76
Tabelle 5-20: Anzahl von Blüten pro Infloreszenz - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. 77
Tabelle 5-21: Anzahl von Blüten pro Infloreszenz: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. 79
Tabelle 5-22: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Samenmasse von verschiedenen Prädiktoren. 80
Tabelle 5-23: Samenmasse: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. 81
Tabelle 5-24: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung Abhängigkeit der Zwiebelmassebildung von verschiedenen Prädiktoren. 82

Tabelle 5-25: Zwiebelmasse: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell 83
Tabelle 5-26: Auftreten vegetativer Reproduktion - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle.. 84
Tabelle 5-27: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter von verschiedenen Prädiktoren. 86
Tabelle 5-28: Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln- detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle.. 86
Tabelle 6-1: Übersicht über die erstellten Modelle, die sowohl einen signifikanten festen Effekt, als auch einen signifikanten Anstieg aufwiesen. 91
Tabelle 6-2: PH-Werte des Bodens an Standorten von Bärlauchpopulationen bei verschiedenen Autoren. 95
Tabelle 6-3: Ermittelte Samenmasse und Anzahl von Blüten je Infloreszenz bei verschiedenen Autoren im Vergleich mit der vorliegenden Studie. 100
Tabelle 6-4: Pearsons Produkt-Moment-Korrelation zum Test auf Korrelationen zwischen der Zwiebel- und Samenmasse, sowie der Anzahl gebildeter Blüten pro Infloreszenz..... 101
Tabelle 6-5: Ermittelte Zwiebelmasse bei verschiedenen Autoren im Vergleich mit der vorliegenden Studie. 102
Tabelle 8-1: Phänologische Entwicklung des Bärlauch innerhalb der einzelnen Dauerprobeflächen..... 114
Tabelle 8-2: Überblick über die aufgenommene Daten 116

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 3-1: Geografische Lage Leipzigs in Deutschland (verändert nach Haase 2003a). 11

Abbildung 3-2: Monatsmittel der Temperatur und mittlere Niederschlagsmenge am Standort Sternwartenweg (Stadt Leipzig 2005). 13

Abbildung 3-3: Schematischer geologischer Schnitt durch die Elster-Pleiße-Aue mit angrenzendem Stadtgebiet (Mueller und Zaeumer 1992, Grafik von H.J. Thorwarth). 14

Abbildung 3-4: Typische Schichtenfolge in der Aue der Weißen Elster im Südraum von Leipzig (Eißmann und Tinapp 2005). 15

Abbildung 3-5: Typische Zonierung der Auenvegetation entlang eines Wassergradienten (Ellenberg 1996). 18

Abbildung 4-1: Anordnung und Größe der Dauerprobeflächen. 25

Abbildung 4-2: Hemisphärische Fotografien zweier Baumkronen mit links) großer Kronenöffnung und rechts) kleiner Kronenöffnung. 27

Abbildung 4-3: Probedesign zur Entnahme von Bodenmonolithen aus den Dauerprobeflächen. 30

Abbildung 5-1: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter des Bodenwassergehaltes. 39

Abbildung 5-2: Box-Whisker-Plots des Bodenwassergehaltes für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*. 40

Abbildung 5-3: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter des pH-Wertes. 40

Abbildung 5-4: Box-Whisker-Plots des pH-Wertes für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*. 41

Abbildung 5-5: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter der Baumkronenöffnung. . 42

Abbildung 5-6: Box-Whisker-Plots der Baumkronenöffnung für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*. 43

Abbildung 5-7: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter des *total site factor*. 43

Abbildung 5-8: Box-Whisker-Plots des *total site factor* für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*. 44

Abbildung 5-9: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von *A. ursinum* in Abhängigkeit vom *total site factor* ($Pr(y=1) = 4.160-25.982*X_{total\ site\ factor}$). 46

Abbildung 5-10: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf

einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlicher Bodenfeuchte (BF). 47
Abbildung 5-11: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlicher Baumkronenöffnung (CO – *canopy openness*). 48
Abbildung 5-12: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlichem *total site factor* (SF). 49
Abbildung 5-13: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlichem pH-Wert (pH). 50
Abbildung 5-14: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter der Abundanz des Bärlauchs 51
Abbildung 5-15: Beeinflussung der Anzahl von Individuen pro Quadratmeter durch A) die Baumkronenöffnung ($y \sim 27.60+37.89*X_{Baumkronenöffnung}$) und B) den Bodenwassergehalt ($y \sim 741.231-9.751*X_{Bodenwassergehalt}$). 53
Abbildung 5-16: Gemittelte Populationsstruktur von *A. ursinum* im Auenwald. 55
Abbildung 5-17: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Keimlingen in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt und bei verschiedenen Werten für die Zwiebelmasse – *dargestellt ist das nicht-standardisierte Modell*: ($Pr(y=1) = 2.174-0.074*X_{Bodenwassergehalt}-0.685*X_{Zwiebelmasse}$). 59
Abbildung 5-18: Beeinflussung der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter durch A) die Zwiebelmasse ($Pr(y=1) = -0.715-0.753*X_{Zwiebelmasse}$) und B) den Bodenwassergehalt ($Pr(y=1) = 1.588-0.083*X_{Bodenwassergehalt}$). 59
Abbildung 5-19: Beeinflussung der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter durch den *total site factor* ($y \sim -0.071+11.471*X_{total\ site\ factor}$). 62
Abbildung 5-20: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von juvenilen Individuen in Abhängigkeit von der Zwiebelmasse ($Pr(y=1) = -3.804-6.412*X_{Zwiebelmasse}$) 65
Abbildung 5-21: Beeinflussung der Anzahl Juveniler pro Quadratmeter durch die Baumkronenöffnung ($y \sim -2.157+0.278*X_{Baumkronenöffnung}$). 67
Abbildung 5-22: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von adulten Individuen in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt und bei verschiedenen Werten für den *total site factor* ($Pr(y=1) = 14.353-0.247*X_{Bodenwassergehalt}-21.331*X_{total\ site\ factor}$). 69

Abbildung 5-23: Beeinflussung der Anzahl von Adulten pro Flächeneinheit durch A) den pH-Wert-Wert des Bodens ($y \sim 5.128-0.337*X_{pH\text{-}Wertt}$) und B) die Baumkronenöffnung ($y \sim 2.810 +0.050*X_{Baumkronenöffnung}$).. 72
Abbildung 5-24: Durchschnittliche Verteilung von Reproduktionsmodi bei adulten Individuen. 73
Abbildung 5-25: Wahrscheinlichkeit der Bildung von Infloreszenzen in Abhängigkeit vom A) total *total site factor* ($Pr(y=1) = 2.852-18.360*X_{total\ \textit{total site factor}}$) und B) der Baumkronenöffnung ($Pr(y=1) = 2.669-0.217*X_{Baumkronenöffnung}$). 75
Abbildung 5-26: Beeinflussung der Anzahl gebildeter Blüten pro Infloreszenz durch die Zwiebelmasse ($y \sim 2.682+0.440*X_{Zwiebelmasse}$). 78
Abbildung 5-27: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von vegetativer Vermehrung in Abhängigkeit von der Zwiebelmasse ($Pr(y=1)= 2.423-2.303*X_{Zwiebelmasse}$). 85
Abbildung 5-28: Beeinflussung der Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln durch die Baumkronenöffnung ($y \sim 0.096+0.148*X_{Baumkronenöffnung}$). 87

1. Einleitung

A. ursinum L. (Asparagales, Alliaceae) ist untypisch für die Krautvegetation in europäischen Wäldern:
Erstens, ist Bärlauch einer der wenigen heimischen Zwiebelgeophyten, der monodominante Bestände ausbilden kann (Morschhauser et al. 2009).
Zweitens, ist die Pflanze in der Lage sich vegetativ über Tochterzwiebeln zu reproduzieren und unterscheidet sich doch von anderen klonalen Pflanzen, die über vegetative Reproduktion hohe Populationsdichten erreichen können, da beim Bärlauch sexuelle Vermehrung signifikant häufiger auftritt als vegetative Vermehrung. Hinzu ist der Anteil an Energie, der in die sexuelle Fortpflanzung geleitet wird, sehr hoch für krautige Waldarten und für andere Arten aus der Gattung *Allium spp.* .
Drittens passt *A. ursinum* nicht in das phänologische Schema krautiger Pflanzen in europäischen Wäldern: Bärlauch erscheint später, akkumuliert rapide eine große Biomasse und verschwindet dann weitaus früher als die meisten anderen Arten der Bodenvegetation europäischer Wälder (Ernst 1979).

In der Vergangenheit wurde beobachtet, dass Bärlauch mit zunehmender Bestandsdichte andere Pflanzen verdrängt und die Biodiversität in der Bodenvegetation verringert (Boehling 2003, 2008, Djurdjevic et al. 2004, Schmucker und Drude 1934). Dennoch ist die ökologische Basis, auf der *A. ursinum* diese Bestände aufbaut weitgehend ungeklärt (Ernst 1979, Morschhauser et al. 2005). Ungeklärt und markant ist das „fleckige“ Areal, in dem zwischen nicht besiedelten und besiedelten Bereichen keine erkennbaren edaphischen oder klimatischen Faktoren vorliegen. So wurde beobachtet, dass Umweltfaktoren innerhalb besiedelter Bereiche stärker variieren als zwischen besiedelten und unbesiedelten (Eggert 1992, Schmucker und Drude 1934). Hinzu wurde in den letzten Jahrzehnten eine starke Arealausweitung beobachtet (Schmidt 1988, 1997, Boehling 2003, 2008). Die Gründe hierfür werden in Zusammenhang mit der globalen Erwärmung gebracht- mit der damit einhergehenden Veränderung des Klimas hin zu milderen, ozeanischen Bedingungen in Mitteleuropa. Als hygromorphe Pflanze profitiert Bärlauch von den feuchteren Bedingungen. Hinzu kommt die zunehmende Eutrophierung von Waldböden durch übermäßigen Düngemitteleinsatz auf angrenzenden Äckern, sowie durch Stoffimmissionen aus Verkehr und Industrie. Ebenso soll eine Abnahme des Lichteinfalls am Boden durch eine geänderte Waldbewirtschaftung die Verbreitung des Bärlauchs begünstigen, beispielsweise durch die

Förderung von „Schatt-Baumarten“, sowie die Vergrößerung der Intervalle zwischen Durchforstungen was zu weniger Lichteinfall am Waldboden führt (Boehling 2003, 2008).

Das Ziel der Arbeit war es Faktoren zu isolieren, die die Verbreitung und Leistung des Bärlauchs determinieren, am Beispiel des Leipziger Auenwaldes. Folgende Hypothesen sollten getestet werden:

- Aufgrund des hygromorphen Baus ist Bärlauch angewiesen auf eine hohe Luft- und Bodenfeuchte. Daher werden frische Standorte bevorzugt und trockene Standorte gemieden.
- Damit einhergehend ist ein stärkeres Wachstum und eine dichtere Population an dunklen Standorten zu finden.
- Am besten floriert der Bärlauch folglich an dunklen, feuchten Standorten; am schlechtesten an hellen, trockenen Standorten.
- Der Reproduktionsmodus ist abhängig vom Lichtangebot: Bei höherem Lichteinfall wird viel Energie in die Zwiebeln eingelagert, sodass im Folgejahr zahlreiche Infloreszenzen gebildet werden können. Bei geringem Lichteinfall ist vegetative Reproduktion vorherrschend.

Um diese Hypothesen zu testen, wurde der Auenwald auf Grundlage des Lichteinfalls am Boden und der Bodenfeuchte in Klassen eingeteilt. Diese wurden miteinander verschränkt, sodass ein möglichst großer „Prädiktorraum“ aufgespannt werden konnte und möglichst viele abiotische Interaktionen in die Analyse einflossen. Innerhalb der Untersuchungsgebiete wurden auf insgesamt 90 Dauerprobeflächen die phänologische Entwicklung, Populationsstruktur und Reproduktionsleistung des Bärlauchs untersucht. Hinzu wurden als abiotische Faktoren Bodenfeuchte und Boden-pH-Wert, sowie Lichtgenuss der Krautschicht quantifiziert. Die anschließende statistische Auswertung der Daten legte den Einfluss der unterschiedlichen Umweltfaktoren, sowie die Wirkung biotischer Interaktionen auf das Habitat und die Leistung des Bärlauchs offen.

2. *Allium ursinum L.*

2.1. Lebenszyklus

Als mehrjährige Pflanze kann Bärlauch ein Alter von acht bis zehn Jahren erreichen (Bierzychudek 1982, Ernst 1979, Rimbach 1897). Wie bei den meisten Zwiebelgeophyten ist der Beginn der Reproduktion gebunden an eine kritische Trockenmasse, die im dritten oder vierten Lebensjahr erreicht wird (ebda.).

Der Abwurf von Samen findet in Abhängigkeit von der Witterung im Juni oder Juli statt (Eggert 1992, Ernst 1979). Danach verbleiben die meisten Samen ein bis zwei Jahre im dormanten Zustand nahe der Erdoberfläche (Eggert 1992, Tremolieres et al. 2009, Noel und Herault 2009). Keimen die Samen, so werden sie durch eine abwärtsgerichtete Streckung des Keimblattes um einige Millimeter in den Untergrund gezogen. Hier wird der Keimling befestigt durch die Radikula und einige Adventivwurzeln. Bis zum Ende der ersten Vegetationsperiode stirbt das Keimblatt ab und es folgt ein einziges Laubblatt an dessen Grund sich die 5- 7 mm hohe erste Zwiebel befindet (Rimbach 1897).

Die weitere Entwicklung der Pflanze ist gekennzeichnet durch eine strenge Periodizität in der Entwicklung von Blättern, Zwiebeln und Wurzeln:

Ausgewachsene Individuen bilden jedes Jahr zwei morphologisch unterschiedliche Blätter aus: ein Tragblatt mit hochreichender, häutiger Scheide und ein adossiertes Vorblatt dessen Basis ab März/ April zur neuen Zwiebel anschwillt. Bei der Zwiebel handelt es sich also um eine einzige geschwollene Petiolenbasis die jährlich erneuert wird (Tutin 1957). Die alte Zwiebel liefert während der Vegetationsperiode Energie für die Blatt- und Infloreszenz-Entwicklung und ist zur Anthese vollständig zersetzt (Eggert 1992, Tutin 1957). Die neue Zwiebel entwickelt sich ab Juni/ Juli aus der Basis des zweiten Blattes. Nur kräftige Pflanzen können in einem Jahr drei Blätter bilden, aus deren oberen beiden sich zwei neue Zwiebeln entwickeln, die im nächsten Jahr in zwei gleich große Tochterpflanzen zerfallen (Eggert 1992, Ernst 1979, Tutin 1957). Die Zwiebeln dieser beiden Tochterpflanzen sind im ersten Jahr noch durch einen Mantel aus Sklerenchymfasern verbunden, wodurch die Identifizierung als Genets in diesem Stadium möglich ist (Rimbach 1897).

Auch bezüglich der Wurzeln ist eine periodische Zersetzung und Neubildung zu erkennen: spät im Jahr entwickeln sich ringförmig um die Zwiebel sechs horizontale, schlanke Herbstwurzeln. Im Winter ruht die Wurzelbildung. Im nächsten Frühjahr jedoch treiben an der Zwiebelachse oberhalb des Rings aus Herbstwurzeln neue Wurzeln aus. Diese allerdings

unterscheiden sich grundlegend von den anderen: sie sind relativ dick und wachsen vertikal in den Boden. Diese dicken Frühlingswurzeln besitzen eine Kontraktionsfähigkeit von bis zu 30% und ziehen die Zwiebel im Verlauf der Vegetationsperiode tiefer in den Boden hinein. Auf diese Weise rückt der Vegetationspunkt tiefer ins Erdreich, bis er nach einigen Jahren bei einer Tiefe von 15- 27 cm stagniert (Ernst 1979, Rimbach 1897). Die kontraktilen Wurzeln wachsen dann nicht mehr senkrecht in den Boden, sondern seitlich und ziehen so die Zwiebel weniger stark in die Tiefe. Der jährliche Längenzuwachs der Zwiebel hebt dann den Tiefenzuwachs auf, sodass diese im Boden „steht“ (Rimbach 1897). Bringt man eine solche Pflanze aber an die Oberfläche, so wachsen die kontraktilen Wurzeln wieder senkrecht und die Pflanze wandert erneut in die Tiefe (ebda.).
Sowohl Herbst- als auch Frühjahrswurzeln leben zumeist etwa 1.5 Jahre, sodass an alten Zwiebeln ein Kranz von drei Wurzeltypen zu erkennen ist: Zwei Reihen dicker Wurzeln, getrennt durch eine Reihe dünner Wurzeln (Rimbach (1897). Diese Merkmale können zur Altersbestimmung von Individuen herangezogen werden.

2.2. Areal und Standortansprüche

Das Areal von *Allium ursinum* ist auf den eurasischen Kontinent beschränkt. Es wird im Südwesten begrenzt durch die Pyrenäen und umspannt die Atlantikküste Frankreichs, die Britischen Inseln, Süd-Skandinavien, den Ostseeraum und reicht bis in das südliche Osteuropa hinein, bis zum Kaukasus und nördlichen Balkan. Vorposten finden sich auf Sizilien, Korsika, in Kleinasien, sowie in Sibirien und Kamtschatka. Bärlauch fehlt dagegen im mitteleuropäischen Tiefland, sowie in den südosteuropäischen Trockengebieten (Boehling 2008, Tutin 1957).

Für die Verbreitung des Bärlauchs werden vier limitierende Faktoren genannt:
1. Licht, und damit verbunden Luftfeuchte
2. Bodenfeuchte
3. Nährstoffverfügbarkeit
4. pH-Wert

1. Bezüglich des **Lichtes** ist das Verbreitungsgebiet des Bärlauchs aufschlussreich. Dieses deckt sich mit dem Bereich milden, ozeanischen Klimas (Tutin 1957), sodass Ellenberg et al. (2001) den Zeigerwert für ozeanische bzw. atlantische Klimabedingungen zuordnen. Diese

Einordnung gründet hauptsächlich auf den Ansprüchen des Bärlauchs an Luft- und Bodenfeuchte, denn bezüglich der Temperatur verhält sich die Pflanze indifferent (Tutin 1957). Entgegen Winterhoff (1977, in Boehling 2008) übersteht sie Frostperioden problemlos (Ernst 1979, Tutin 1957). Hinzu ist eine Kälteperiode von 4°C für zwei Monate eine Voraussetzung zum Keimen der Samen im Boden (Ernst 1979).
Als hygromorphe Pflanze ist Bärlauch jedoch an eine relativ feuchte Umgebung gebunden (Schmidt 1997). Aus diesem Grund bieten schattige Wälder hinsichtlich der Feuchte bessere Bedingungen als lichte und lufttrockene Bestände (ebda.). Dem folgend weisen Ellenberg et. al (2001) den Zeigerwert für Schatten bis Tiefschatten zu. Diese Bindung ist allerdings keine Absolute: bei regelmäßigen, hohen Niederschlägen ist ein schattiges Habitat nicht notwendig (Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957). Dies deckt sich auch mit Beobachtungen von Ernst (1979), dass Zwiebeln von Pflanzen unter einer dichten Waldkrone kleiner sind als im lichten Baumbestand. Tutin (1957) fand eine enge Korrelation zwischen dem Lichtangebot und der Wuchs- und Reproduktionsleistung: Je mehr Licht den Pflanzen zur Verfügung stand, desto mehr Samen wurden angesetzt und desto mehr Trockenmasse wurde in der Zwiebel fixiert. Optimale Bedingungen bieten also luftfeuchte, helle Wälder.

2. Neben der Luftfeuchte ist die **Bodenfeuchte** ein weiterer Faktor für die Verbreitung des Bärlauchs. Die Pflanze ist an gut feuchte Böden gebunden. Trockenheit, aber auch Staunässe werden gemieden (Jandl et al. 1997, Schmucker und Drude 1934, Tremolieres et al. 2009, Tutin 1957). Dem entsprechend besiedelt Bärlauch bevorzugt lehmige Böden oder Humusböden mit schwach geneigter Relieflagen (Boehling 2003, 2008, Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957).

3. Diese Böden müssen zudem einen **Nährstoffreichtum** aufweisen (Jandl et al. 1997, Morschhauser et al. 2009, Tremolieres et al. 2009, Tutin 1957), sodass Ellenberg et. al (2001) den Zeigerwert für nährstoffreiche Standorte zuordnen.

4. Hinsichtlich des **pH-Wertes** werden basenreiche Böden bevorzugt; basenarme Sande und Moorböden können nicht besiedelt werden (Falkengren-Grerup und Tyler 1993, Morschhauser et al. 2009, Tutin 1957).
Die Sensitivität des Bärlauch gegenüber niedrigen pH-Werten ergibt sich nach Andersson (1993) aus einer starken Sensitivität des Bärlauchs gegenüber Aluminium-Ionen, welche ab pH-Werten von < 4.5 mobilisiert werden. Durch Aluminium ausgelöste Schäden am

Wurzelsystem führen zu einer verminderten Aufnahme von Wasser und Nährstoffen und damit zum Absterben von Gewebe.
Andersson (1993) geht davon aus, dass negative Effekte der Aluminium-Mobilisierung in vielen Habitaten eine Grenze für die Ausbreitung von *A. ursinum* darstellen. Als kritischer pH-Wert, bei dem eine Population gerade noch aufrecht erhalten werden kann, wird 4.3 (Falkengren-Grerup und Tyler 1993) bis 4.5 (Andersson 1993) angegeben. Der genaue Grenzwert richtet sich nach dem Aluminiumgehalt der Böden.

Trotz dieser begrenzenden Faktoren wird in der Literatur immer wieder auf dichte Bestände hingewiesen, die sich inmitten unbesiedelter Lagen befinden (Eggert 1992, Schmucker und Drude 1934, Tremolieres et al. 2009). Hinzu wurde beobachtet, dass die Amplituden einzelner Umweltfaktoren stärker innerhalb besiedelter Standorte schwanken können, als zwischen besiedelten und unbesiedelten Bereichen (Schmucker und Drude 1934).

2.3. Grundlage der Ausbildung monodominanter Bestände

Unter dem Gesichtspunkt des Naturschutzes ist Bärlauch von Bedeutung, da er in zahlreichen Habitaten invasiv auftritt und monodominante Bestände ausbilden kann (Boehling 2003, 2008, Schmucker und Drude 1934). Die ökologische Basis zur Ausbildung dieser Bestände ist jedoch weitgehend ungeklärt (Ernst 1979, Morschhauser et al. 2009). Diskutiert werden:
1. Allelopathie
2. Populationsbiologie
3. Reproduktion
4. ökologischer Einfluss

1. Djurdjevic et al. (2004) wiesen eine **allelopathische Wirkung** aller Organe nach. Bei der Zersetzung von Blättern und Zwiebeln werden Zytotoxine (phenolische Substanzen) freigesetzt, die vor allem in den oberen Bodenschichten akkumulieren. Lebende Pflanzen geben mit dem Gaswechsel Wachstumsinhibitoren ab. Die Auswirkungen auf andere Pflanzen umfassen dabei die Hemmung von Samenkeimung und Samenwachstum, sowie eine Verschlechterung der Photosynthese, der Wasser-, Kalium- und Phosphataufnahme.

2. Die **Populationsbiologie** des Bärlauchs selbst ist eine Ursache für monodominante Bestände. Die Art nimmt eine Sonderstellung innerhalb der monodominanzbildenden Arten

ein, denn trotz der Dominanz adulter Individuen, werden Keimlinge und Juvenile in ihrem Wachstum nicht unterdrückt (Ernst 1979, Rychnovská und Bednáø 1998). Die Entwicklung der Keimlinge verläuft jedoch bei unterschiedlichen Bestandsdichten unterschiedlich gut. In einem *in-situ* Etablierungsexperiment wiesen Morschhauser et al. (2009) nach, dass Bärlauch in seiner Entwicklung eine Dichteabhängigkeit aufweist, die sich in einem demografischen Alleeeffekt ausdrückt (Courchamp et al. 1999). Das heißt: am besten entwickeln sich Juvenile bei einer mittleren Populationsdichte. Bei hohen Bestandsdichten treten negative Dichteeffekte auf, aber auch geringe Dichten führen nicht notwendiger Weise zu einer besseren Keimlingsetablierung (Morschhauser et al. 2009).
Hauptursache für die schlechte Etablierung bei geringen und hohen Dichten ist nach Morschhauser et al. (2009) die Feuchte. Juvenile ertragen Austrocknung nicht, da sie über ein schwach entwickeltes Wurzelsystem verfügen, das im Gegensatz zu demjenigen der Elternpflanzen, nahe der Erdoberfläche liegt. Erst im dritten Jahr entwickeln sich kontraktile Wurzeln, die die Zwiebel tiefer in den Boden ziehen (Ernst 1957, Rrimbach 1897). Der Ah und A1- Horizont, als Lebensraum der Juvenilen, ist zwar nährstoffreich und damit wachstumsfördernd, gleichzeitig ist er aber auch starken Schwankungen der Feuchte unterworfen. Dagegen ist der A2- Horizont als Habitat der Adulten feucht, aber nährstoffärmer (Ernst 1979).
So ist auch der Alleeeffekt zu erklären: hohe Populationsdichten führen zur Konkurrenz um Wasser und um Licht (Morschhauser et al. 2009, Holmgren et al. 1997). Bei niedrigen Dichten trocknet der ohnehin trockenere Oberflächenhorizont noch schneller aus. Hinzu sind die Juvenilen Hitze- und Kälteschocks ausgesetzt. Die Adulten bilden also mit ihren Blättern ein Mikroklima, dass die Entwicklung der Juvenilen fördert (*nursing*), da sie die Luftfeuchte hoch und konstant halten, und die Juvenilen gegen Hitze- und Kälteschocks isolieren.

3. Trotz der Fähigkeit zur vegetativen **Reproduktion** ist sexuelle Vermehrung die häufigste Fortpflanzungsart innerhalb einer Bärlauchpopulation (Eggert 1992, Ernst 1979). Die Investition in sexuelle Vermehrung ist sehr hoch, im Vergleich zu anderen Arten aus europäischen Wäldern und anderen Arten der Gattung *Allium spp*. (Bierzychudek 1992, Eggert 1992, Ernst 1979). Eine blühende Pflanze investiert 35- 41% der Trockenmasse in die Bildung von Infloreszenzen, 7% in die Produktion von Samen (Eggert 1992, Ernst 1979).
Die hohe Investition in sexuelle Reproduktion bringt pro Infloreszenz ca. 20 Samen hervor, mit einer guten bis ausgezeichneten Keimfähigkeit. Hinzu ist die Masse der Samen mit durchschnittlich 6 mg groß (Tabelle 2-1). Burke und Grime (1996) erarbeiteten Kriterien für

die Invasivitäts-Prädisposition einer Art und betonten dabei eine hohe Samenmasse. Als besonders invasive Arten wurden genannt: *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sphondylium* und *Vicia cracca*, mit Samenmassen von 5.18 mg, 5.52 mg und 14.29 mg, respektive.
Durch die hohe Anzahl an blühenden Individuen innerhalb einer Population kann die Anzahl von Samen pro Quadratmeter bis zu 10000 betragen (Ernst 1979, Schmucker und Drude 1934). Am Ende der Anthese beträgt der reproduktive Aufwand (Anteil der Energie die in die Reproduktion geleitet wird im Verhältnis zum gesamten Energiehaushalt) 35%, was sehr hoch ist für Waldkräuter (Bierzychudek 1992) und andere Arten der Gattung *Allium spp*. (Kawano und Nagai 1975, Nault und Gagnon 1993).
Durch diese hohe Investition in sexuelle Reproduktion kann eine sehr hohe Rate der Keimlingsetablierung im Vergleich zu anderen Waldpflanzen erreicht werden (Fuellekrug 1990).

Tabelle 2-1: Parameter der sexuellen Reproduktion beim Bärlauch.

	Samenzahl pro Infloreszenz	Samenzahl pro Fläche (1 m^2)	Samenmasse [mg]	Keimungsrate [%]
Eggert (1992)	10	754	6.4	3.3- 61.3
Schmucker und Drude (1934)	-	10000	6	„ausgezeichnet“
Ernst (1979)	20	-	5.4	56- 63
Tutin (1957)	19- 52	-	-	-
Rychnovská und Bednáø (1992)	-	2692	-	5.6

Bedingt durch den Ausbreitungsmechanismus der Art verjüngt sie sich selbst mit hochdicht stehendem Nachwuchs. Der Hauptgrund dafür liegt in der hohen Samenmasse, die eine Fernausbreitung erschwert. Als Ausbreitungsvektoren wurden von Lindquist (1931, in Tutin 1957) Ameisen vorgeschlagen, was von Van der Pijl (1972) mit dem Nachweis von Elaiosomen bekräftigt wurde. Dennoch konnte eine Ausbreitung der Samen durch Ameisen nie beobachtet werden (Eggert 1992, Ernst 1979, Schmucker und Drude 1934). In Auenbereichen mit fließendem Wasser wird Hydrochorie diskutiert. Ausserhalb dieser Auenbereiche ist eine Fernausbreitung nur über Zoochorie möglich (Ernst 1979, Schmucker und Drude 1934). Dies wird durch das häufige Auftreten der Pflanze entlang von alten Wegen

bestätigt, sowie im Auftreten von isolierten Populationen, weit entfernt vom nächsten Bestand (Schmucker und Drude 1934).
Für den überwiegenden Teil der Samen erfolgt jedoch keine Fernausbreitung. Nachdem sich die Kapseln geöffnet haben, fallen die Samen entweder direkt neben den Adulten zur Erde oder die Infloreszenz kippt mit den geschlossenen Kapseln zur Seite und gibt die Samen danach frei. Die überwundenen Distanzen, sind also maximal so groß, wie die Höhe der reproduktiven Organe (Ernst 1979, Morschhauser et al. 2009). In der Folge entsteht eine hochdichte Situation von adulten Pflanzen und aufkeimenden Juvenilen.

4. Der **Einfluss auf das Ökosystem** ist vielfältig. Diskutiert werden eine besonders effektive Aufnahme und Akkumulierung von Stickstoff und Phosphat im Frühjahr, die zu einer sehr hohen stehende Biomasse im Sommer führt (Tremolieres et al. 1998, 2009). Der Gesamtgehalt an Nährstoffen in der oberirdischen Biomasse entspricht der jährlichen Menge von Düngern, die in Zentraleuropa auf gleicher Fläche eingesetzt werden (Jandl et al. 1997) und der Stickstoff- und Kaliumpool in der stehenden Biomasse ist größer als derjenige von Birkenwäldern gleicher Flächen (ebda.).
Im Sommer sterben die oberirdischen Pflanzenteile relativ zeitgleich ab, was aufgrund der raschen mikrobiellen Zersetzung zu einer Übersättigung des Bodens an Nährstoffen und einer Übersteigung der Speicherkapazitäten führt (Ernst 1979, Jandl et al. 1997). Infolge dessen wird Nitrat, Sulfat, Calcium und Magnesium gemeinsam mit basischen Kationen ausgelaugt, wenn der Boden feucht ist. Nach Jandl et al. (1997) kommt es auf diese Weise langfristig zu einem Nährstoffverlust im Ökosystem, wenn kein Einstrom von Nährstoffen aus angrenzenden Ökosystemen stattfindet.
Zudem stellt die ca. 1 cm dicke organische Oberflächenauflage nach Absterben der oberirdischen Pflanzenteile eine wirksame Entwicklungsbarriere für andere Pflanzen dar (Ernst 1979).

3. Untersuchungsgebiet

3.1. Geografische Lage und Relief

Das Untersuchungsgebiet befindet sich innerhalb Mitteldeutschlands im Freistaat Sachsen, in der Stadt Leipzig (Abbildung 3-1). Die Leipziger Aue erstreckt sich von der sächsischen Grenze im Nordwesten bis nach Zwenkau im Süden und nimmt dabei eine Fläche von 5900 ha ein (Glaeser und Wulf 2009). 33% dieser Fläche sind mit Wald bestockt, von denen 96% (1860 ha) dem *Querco- Ulmetum minoris* zuzuordnen sind (Gutte und Sickert 1998). Im Stadtbereich fällt die topografische Höhe von 112 m im südlichen Auenwald bis auf 95 m im Nordwesten der Stadt (Glaeser und Wulf 2009, Mueller 1995). Die höchsten Punkte sind der Bienitz (130 m) im Westen und der Fockeberg (155 m) im Süden Leipzigs (Stadt Leipzig 2005). Der größte Teil der Auenwaldfläche ist eben mit einer Neigung von weniger als 2° (Stadt Leipzig 2005).

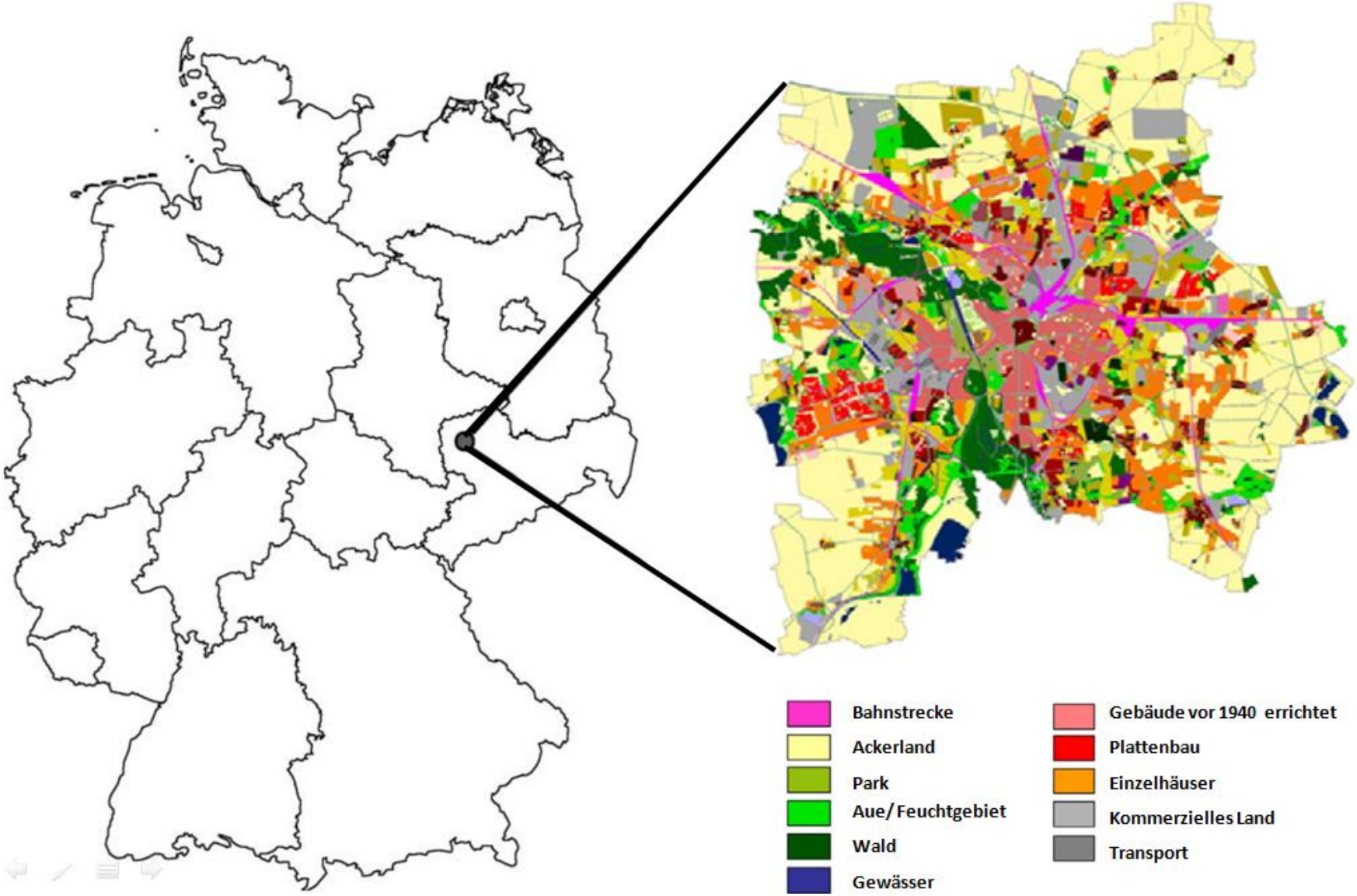

Abbildung 3-1: Geografische Lage Leipzigs in Deutschland (verändert nach Haase 2003a).

3.2. Klima

Die Stadt Leipzig befindet sich im Übergangsbereich eines maritim geprägten Klimas (südlicher und mittlerer Stadtbereich) zum stärker kontinentalen Klima im Nordwesten (Stadt Leipzig 2005). Dies, und die Ausprägung eines spezifischen Stadtklimas, äußern sich in deutlich unterschiedlichen Niederschlagsmengen und Temperaturen zwischen Innenstadt und Nordwesten (Stadt Leipzig 2005, 2009).

So betrug die durchschnittliche Jahrestemperatur an der innerstädtisch gelegenen Wetterstation der Universität Leipzig (Sternwartenweg) 10°C im Zeitraum vom 1972- 2001 (Tabelle 3-1, Abbildung 3-2). Dagegen wurden an der Wetterstation des Deutschen Wetterdienstes in Schkeuditz 8.8 °C (1961- 1990) ermittelt, bzw. 9.6°C im Jahr 2005 (Stadt Leipzig 2009).

Der mittlere Jahresniederschlag betrug in der Innenstadt 563 mm pro Jahr (1972- 2001), in Schkeuditz 512 mm (1961- 1990) (Stadt Leipzig 2005). Trockenster Monat, sowohl in Schkeuditz, als auch in der Innenstadt, ist Februar. Mehr als die Hälfte der Jahresniederschläge fallen während der Vegetationsperiode von Mai bis September (Stadt Leipzig 2005).

Die Hauptwindrichtung ist Südwest (Stadt Leipzig 2009). Es ist mit durchschnittlich 79,3 Frosttagen im Jahr zu rechnen (Glaeser und Wulf 2009)

.

Tabelle 3-1: Mittlerer Jahresniederschlag und mittlere Jahrestemperatur in Leipzig (Stadt Leipzig 2005, 2009).

	Mittlerer Jahresniederschlag	Mittlere Jahrestemperatur
Innenstadt (1972- 2001)	563 mm	10°C
Schkeuditz (1961- 1990)	512 mm	8.8°C

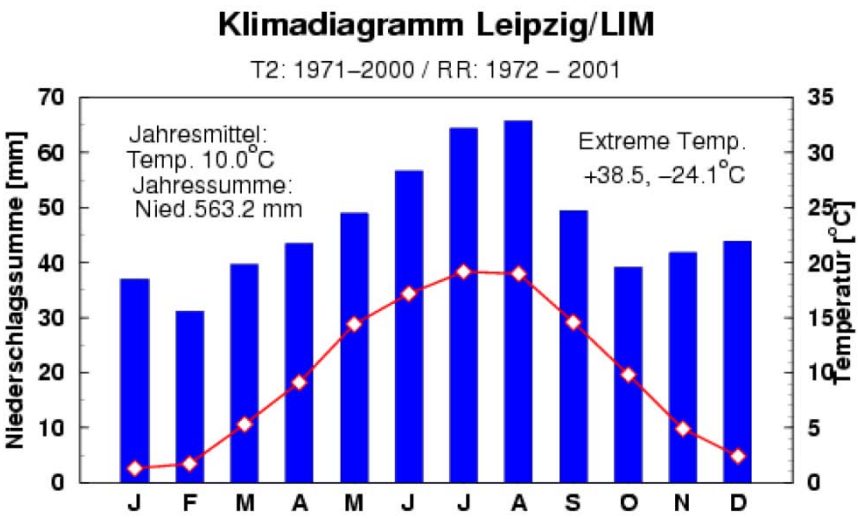

Abbildung 3-2: Monatsmittel der Temperatur und mittlere Niederschlagsmenge am Standort Sternwartenweg (Stadt Leipzig 2005).

3.3. Geologie und Boden

Die Region um Leipzig wurde durch eine Vielzahl geologischer Ereignisse geprägt: das Meer, Gletscher, Gebirgsauffaltungen und die alluvialen Prozesse von Schmelz- und Regenwässern führten zu einer wechselhaften geologischen Geschichte (Mueller 1995, Eißmann und Tinapp 2005).

Die Entwicklung der Elster- Luppeauen begann im Pleistozän nach der letzten großen Eiszeit, der Weichseleiszeit vor 90000 bis 100000 Jahren (Mueller und Zaeumer 1992). Zu jener Zeit gab es keine größeren Veränderungen mehr in den Talläufen aller wichtigen Flüsse im Leipziger Gebiet; jedoch änderte sich der Talboden beständig (Eißmann und Tinapp 2005). Die Flüsse Weiße Elster und Pleiße brachten aus den Bergregionen erodierten Detritus ins Flachland, der sich bis zu 8 m mächtig auflagerte. In der Folge verringerte sich die Fließgeschwindigkeit des Wassers, wodurch sich kiesiges und sandiges Material absetzte. Die letzte Sedimentationskomponente, schluffig- sandige, rötlich- braune Claysedimente, bildete die Basis der Bodenentwicklung in Leipzigs Auen (Krueger, Matthias und Neumeister 2007).

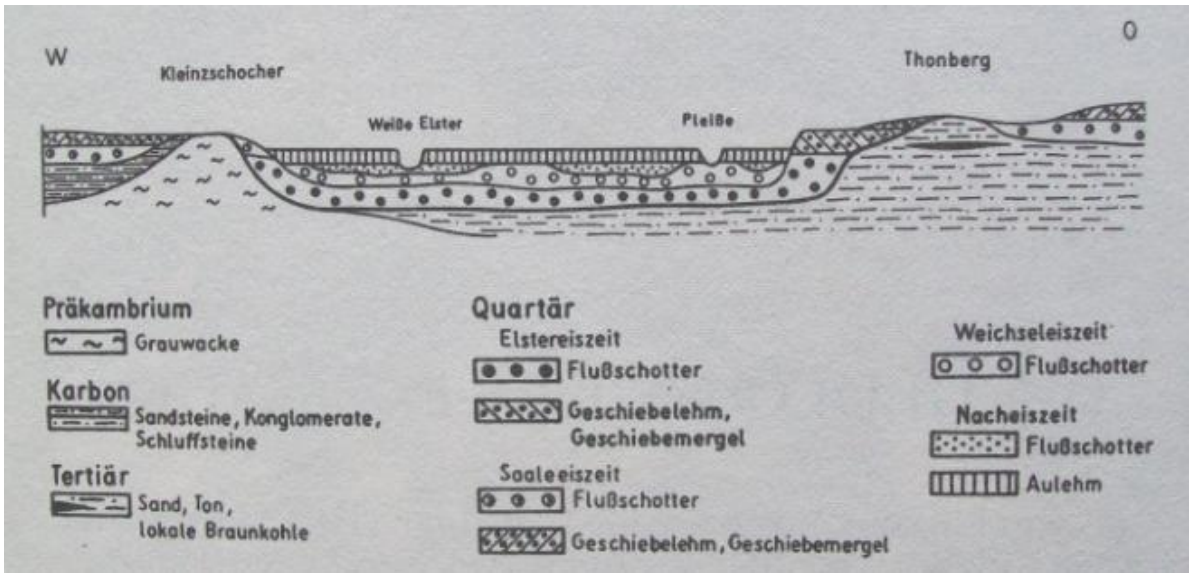

Abbildung 3-3: Schematischer geologischer Schnitt durch die Elster-Pleiße-Aue mit angrenzendem Stadtgebiet (Mueller und Zaeumer 1992, Grafik von H.J. Thorwarth).

Die charakteristischen Auenlehmböden wurden nicht gleichmäßig gebildet. Vielmehr gab es drei Phasen vermehrter Bodenakkumulation: die erste Phase begann vor 6000 Jahren und wurde ausgelöst durch die anthropogene Besiedlung von Gebieten am Einzugsgebiet der Weißen Elster und Pleiße (Eißmann und Tinapp 2005, Mueller 1995, Mueller und Zaeumer 1992, Krueger et al. 2007). Am gesamten Unterlauf der Weißen Elster, von Gera bis nach Merseburg, siedelten Menschen der linienbandkeramischen Kultur und rodeten Wälder um Äcker und Siedlungsfläche zu schaffen (Eißmann und Tinapp 2005). Von den exponierten Böden wurde Material durch Regen- und Schmelzwasser in die Flüsse eingebracht und gelangte als Schwebstofffracht ins Tiefland. Dieses schluffig- sandige, teilweise tonige Bodenmaterial lagerte sich vor allem nach Abklingen von Hochwassern entlang des Flussbetts im Auenbereich ab und bildete den fruchtbaren Auenlehm (Krueger et al. 2007, Mueller 1995, Mueller und Zaeumer 1992). Eine zweite Phase verstärkter Auenlehmbildung lässt sich auf die Zeit zwischen 1350 bis 900 v.u.Z. datieren. Sie verläuft parallel mit der bronzezeitlichen Besiedlung des Elster-Pleiße-Gebietes. Letztmalig entstand Auenlehm im Mittelalter in größerem Maße, als Folge des verstärkten Ackerbaus in der Region (Haase 1999, Krueger et al. 2007, Mueller und Zaeumer 1992).

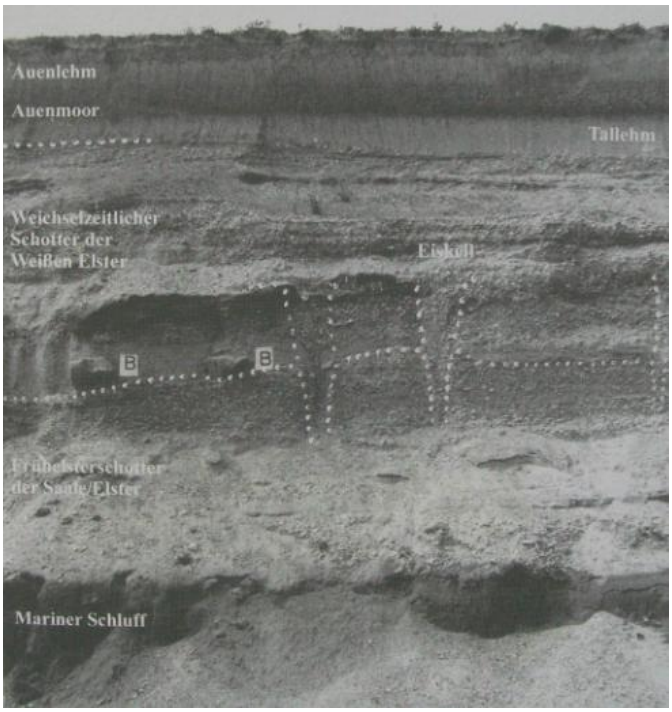

Abbildung 3-4: Typische Schichtenfolge in der Aue der Weißen Elster im Südraum von Leipzig (Eißmann und Tinapp 2005).

Die heutige Erscheinung der Auen ist naturfern und charakterisiert durch menschliche Eingriffe in die Wasserbalance des Ökosystems (Haase 1998, Haase 2003b, Haase und Glaser 2009, Heyde 2007). Bis zur Mitte der 1930er Jahre akkumulierte Auenlehm relativ kontinuierlich (Gutte und Sickert 1998). Aufgrund radikaler Flussregulierungen und Hochwasserschutzmaßnahmen im 19. und 20 Jh. erfolgte seit 1954 keine Flutung mehr, womit auch die Ablagerung von Sedimenten endete (Glaeser und Wulf 2009, Haase 2009, Haase und Glaser 2009).

Trotz ihrer teilweisen Vergleyung können die Auenböden als Vega eingestuft werden. Sie sind charakterisiert durch mehr oder weniger humose, tonhaltige und schluffige Lehme. Die Auenböden sind zwischen 1 und 4 m mächtig und lagern auf stein- bis kieselhaltigen Mittel- und Grobsanden, bis sandigen Kiesen (Mueller 1995). Zwischen Untergrund und Auenlehm ist in der Regel eine scharfe Grenze gezogen. Nur teilweise treten Übergänge oder Vermischungen auf (Mueller und Zaeumer 1992). Für die Mehrzahl der Leipziger Böden wird daher die Kategorie AU3- trockene Auenstandorte mit mächtiger Auelehmdecke- nach Thomasius (1956) vergeben.

Eine feinere Einteilung geht von drei Bodentypen im südlichen Auenwald aus (Schmidt et al. (Hrsg.) 2005:

1. Eutropher Nassgley[1] im Bereich Wolfswinkel, Gautzscher Spitze, Wildpark und Mühlholz.
2. Braune Vega[2] im Bereich Beipert, Ratsholz, Streitholz und im Landschaftspark Cospuden.
3. Pseudovergleyte[3] Parabraunerden[4] dominieren die Abteilung die Nonne.

3.4. Hydrologie

Die wichtigsten Flüsse für das hydrologische Regime der Leipziger Aue sind Weiße Elster, Pleiße, Luppe und Parthe. Hinzu gibt es eine Vielzahl kleinerer Nebenflüsse. Der größte Fluss ist die Weiße Elster, mit einer Länge von 257 km und einem Einzugsgebiet von 5154 km^2 (Glaeser 2002). Im Süden des Auenwaldes vereint sich die Aue der Weißen Elster mit der, der Pleiße. Kennzeichnend für alle Leipziger Flüsse sind erhöhte Pegelstände im Frühjahr, durch die Schneeschmelze in den Mittelgebirgen (ebda.).
Seit der Mensch an den Ufern der Leipziger Flüsse siedelte, beeinflusste er deren Verlauf, sodass das heutige Erscheinungsbild der Flussläufe nicht mehr demjenigen der Vergangenheit gleicht. Unter den ersten Kolonisten im Leipziger Gebiet befanden sich wasserbaukundliche Niederländer, die im 10. Jh. Deiche und Dämme anlegten. Ebenso wurden Mühlgräben und Mühlen errichtet um die Energie des Wassers zu nutzen. Vom 10. bis zum 12. Jh. entstand auf diese Weise ein fein aufeinander abgestimmtes Wasserbaunetzwerk, das in seinen Grundzügen bis in das vergangene Jahrhundert bestand (Boehme und Becker 1995, Mueller und Zaeumer 1992). Im 15. Jahrhundert wurde das Klima kühler wodurch Niederschläge

---

[1] Gley: (Typ: Gley-Böden) Mineralischer Grundwasserboden: Der Boden wird nicht mehr überschwemmt, sondern das Grundwasser steigt und fällt innerhalb des Bodens. Bei dauerhafter Vernässung bleibt der Boden unfruchtbar. Ansonsten können hochwüchsige Waldgesellschaften hochkommen (feuchte Eichen-Hainbuchenwälder) (Lerch 1991, S. 219).

[2] Vega: (Typ: Auenböden) Brauner Auenlehmboden. Schwemmboden mit Landhumusbildung, entsteht durch Humusanreicherung und Verwitterung aus den A- C- Horizonten. Entspricht dem Endstadium der Entwicklung von Auenböden in Mitteleuropa (Lerch 1991, S. 218).

[3] Pseudogley: (Typ: Staunässeböden) Der Boden ist nur zeitweise vernässt, und zeigt einen deutlichen Wechsel zwischen Trocken- und Nassperioden, in Abhängigkeit von der Tiefenlage des Stauwasserhorizontes, dem Bodengefüge, der Niederschlagsmenge, sowie Temperatur und Luftfeuchte (Lerch 1991, S. 219).

[4] Parabraunerden: (Typ: Böden gemäßigter Breiten) Entsteht aus kalkhaltigen Lockersedimenten bei stärkerer Ton-Ausschlämmung im Oberboden und einer folgenden Tonanreicherung im B-Horizont. Liefert fruchtbare Ackerböden, in Hanglagen auch gute Waldstandorte (Lerch 1991, S. 219).

stärker und häufiger auftraten. In Verbindung mit der Verkleinerung von Retentionsflächen der Flüsse führten diese Umstände zu häufigen und schweren Hochwässern im Leipziger Gebiet (Boehme und Becker 1995). Mangels eines effektiven Abflussregimes der Stadt staute sich das Wasser wochenlang in den Straßen und begünstigte die Ausbreitung von Krankheitserregern bzw. Krankheitsvektoren. So war bis 1864 Malaria endemisch in Leipzig (Mueller und Zaeumer 1992).

Aus diesem Grund veranlasste die Stadtverwaltung in der Mitte des 19. Jahrhunderts umfassende und tiefgreifende Regulierungsmaßnahmen der Flüsse. Dazu gehörten der Bau einer Hochflutrinne der Weißen Elster im 19. Jahrhundert, die Errichtung des Palmengartenwehrs (1911/ 12), des Elsterflutbeckens von 1912 bis 1922 und der Elster-Luppe Regulierung im nördlichen Auenwald zwischen 1934 und 1938 (Mueller und Zaeumer 1992).

In der Folge gab es seit dem Ende des 19. Jahrhunderts keine periodischen Überflutungen mehr. 1954 wurde letztmalige ein größerer Stadtbereich überflutet.

Eine zusätzliche Verschlechterung der natürlichen Verhältnisse erfolgte durch den Braunkohletagebau im Süden der Region. Das Grundwasser sank um einen, gebietsweise um zwei Meter ab, wodurch die Aue einen insgesamt trockeneren Charakter erhielt (Mueller und Zaeumer 1992). Dem entsprechend ist vielfach bereits ein Übergang von Überflutungsstandorten (derzeit 68% der Standorte) hin zu terrestrischen Böden festzustellen (Stadt Leipzig 2005). .

Diese Umstände bestimmen das Bild der heutigen Aue. Zahlreiche Altarme liegen trocken (Hundewasser, Alte Luppe, Alte Elster, Paußnitztümpel) und Mäander sind vom aktiven Fluss weit entfernt und teilweise ausgetrocknet (Haase 1999, Gutte et al. im Druck).

3.5. Vegetation

3.5.1. Gehölze

Trotz ausbleibender Überflutungen ist die rezente Vegetation im Leipziger Auenwald identisch mit der potentiellen natürlichen Vegetation des Gebietes: dem *Querco- Ulmetum minoris* (Hartholzauenwald) (Gutte und Sickert 1998, Mueller 1995). Diese Assoziation tritt entlang von Flussauen und Stromtälern auf und ist gekennzeichnet durch seltene Überflutungen (Ellenberg 1996), die jedoch aller zwei bis drei Jahre erfolgen sollten, um die Gesellschaft dauerhaft zu sichern (Willmanns 1998). Außerhalb der Überflutungsaue,

beispielsweise auf erhöhten Standorten, findet man das *Galio- Carpinetum stachyetosum* (Stieleichen- Hainbuchen- Wald), in dem *Mercurialis perennis* hold ist (Gutte und Sickert 1998). Standorte mit erhöhter Feuchte, werden in Leipzig durch das *Pado- Fraxinetum* (Schwarzerlen- Eschen- Auenwald) und Bruchwälder eingenommen (Mueller 1995).

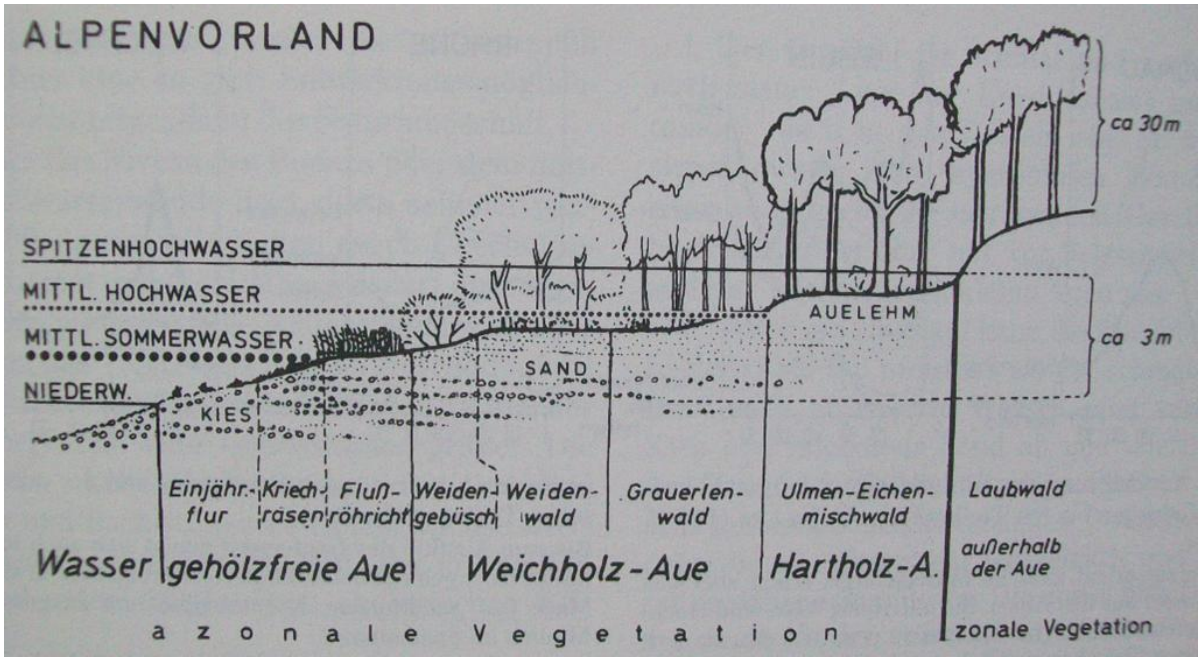

Abbildung 3-5: Typische Zonierung der Auenvegetation entlang eines Wassergradienten (Ellenberg 1996).

Großräumig gliedert Mueller (1995) den Leipziger Hartholz-Auenwald in drei geografische Rassen:

1. Eine colline Rasse im südlichen Bereich, vom Beginn der Aue bis Zwenkau, die durch montane Arten (*Ulmus glabra, Sorbus aucuparia, Lilium martagon* als Kalkzeiger) gekennzeichnet ist.
2. Eine planar- subatlantische *Allium ursinum*- Rasse von Cospuden bis zur Burgaue. Diese entspricht der geophytenreichen Ausprägung des Hartholzauenwaldes bei Gutte und Sickert (1998). Haase (1999) setzt dem Südlichen Auenwald den Zusatz -*allietosum* bei, aufgrund der faziesbildenden Art *Allium ursinum*.
3. Eine planar-subkontinentale *Allium scorodoprasum*- Rasse tritt westlich der Linie Böhlitz-Ehrenberg-Zwenkau auf. In diesem Bereich treten *A. ursinum*, *Corydalis cava* und *Leucojum vernum* zurück und *Tilia cordata*, sowie *Acer campstre* werden häufiger.

Kleinräumig kommt es innerhalb der typischen Hartholzauenwälder mit zunehmender Bodentrockenheit zu einer Verschiebung der Artenzusammensetzung hin zu trockenen Ausbildungen. Müller (1995) gliedert den Leipziger Auenwald demzufolge in:

1. Wasserschwertlilien-Hartholzaue (Subass. von *Iris pseudacorus*) auf den tieferen Standorten, beispielsweise Ränder von Gräben, Senken und Altwässern.

2. typische Hartholzaue (typische Subass.) auf Vegaböden mit den Ausprägungen:

2.1. Typische Variante auf nährstoffärmeren und trockeneren Standorten mit kurzer Überflutung.

2.2. *A. ursinum* Variante auf regelmäßig überschwemmten Bereichen.

2.3. *M. perennis* Variante auf Standorten mit geringer Auenlehmschicht über Sand und Kies.

3. Lindenreiche Hartholzaue (Subass. *Tilia cordata*) auf Vega-Böden auf den höchsten, nur selten überfluteten Bereichen.

Aufgrund der ausbleibenden Flutungen veränderte sich die Artenzusammensetzung deutlich innerhalb der letzen Jahrzehnte (Gutte et al. Im Druck, Gutte und Sickert 1998, Mueller 1995): Als direkte Folge der fehlenden Überflutungen können wenig überflutungstolerante Arten vermehrt auftreten. Hierzu zählen Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Schwarzer Holunder (*Sambucus nigra*) und vor allem Spitzahorn (*Acer platanoides*), der in zahlreichen Gebieten den gesamten Unterstand dominiert. Als „Schatt-Baumart“ verhindert *A. platanoides* die Entwicklung lichtbedürftiger Baumkeimlinge wie *Qercus robur*, die keine natürliche Verjüngung mehr zeigt. Zusätzlich profitieren diese Arten von einem erhöhten Stickstoffeintrag in die Auen (Gutte et al. im Druck, Gutte und Sickert 1998, Heyde 2007, Stadt Leipzig 2005).

Weitere Gründe für die geänderte Baumartenzusammensetzung sind die jahrzehntelang betriebene Hochwaldwirtschaft, der Anbau auenwaldfremder Arten (v.a. Pappel zur schnellen Produktion von Holz, weiterhin Rotbuche, Roteiche, etc.), sowie das Ulmensterben seit den 1920er Jahren (Glaeser 2005, Gutte und Sickert 1998).

In der Folge wechselt die Assoziation allmählich in einen Stieleichen- Hainbuchenwald, oder- bei weiterer Ausbreitung von *Acer spp*.- in Richtung eines Eschen- und Ahornreichen Mischwaldes (Gutte et al. Im Druck, Gutte und Sickert 1998).

Aus diesem Grund wird die Bewirtschaftung des Waldes derart ausgerichtet, dass ein „Aufbau wie im vorigen Jahrhundert“ wiederhergestellt wird (Gutte und Sickert 1998, Tabelle 3-2). Seit einigen Jahren erfolgt eine starke Durchforstung der Wälder nach dem Vorbild einer Mittelwaldwirtschaft. Femelungen haben sich als effektive Methode etabliert um lichtliebende

Arten zu fördern. In diesem Zusammenhang unterliegen einzelne Flächen einem wissenschaftlich begleiteten Prozessschutz. Zudem werden *Q. robur* und *F. excelsior* angepflanzt (Glaeser 2005, Gutte und Sickert 1998, Heyde 2007, Sickert 2005).

Tabelle 3-2: Historische und aktuelle Baumarten-Zusammensetzung des Leipziger Auenwaldes (Glaeser 2005, Gutte und Sickert 1998, Heyde 2007, Sickert 2005).

	1870	1925	1993	Ziel
Stieleiche (*Quercus robur*)	63.5%	18.3%	19.2%	40%
Gemeine Esche (*Fraxinus excelsior*)	0.6%	26%	37.8%	20%
Winterlinde (*Tilia cordata*)	4%	5%	4.1%	10%
Hainbuche (*Carpinus betulus*)	10.2%	5.9%	4.1%	10%
Feldahorn (*Acer campestre*)	-	0.4%	-	5%
Bergahorn und Spitzahorn (*Acer pseudoplatanus, Acer platanoides*)	1.6%	12.3%	21.3%	5%
Feld- und Flatterulme (*Ulmus minor, Ulmus laevis*)	16%	21.5%	0.6%	5%
Wildobst (Wildapfel, Birne, Sonstige Arten)	-	0,1%	-	5%
Sonstige Arten	4.9%	11.1%	12.9%	-

3.5.2. Bodenvegetation

Bezüglich der Bodenvegetation identifizierte Glaeser (2002) drei auenwaldtypische Gruppen:

1. Bestände ohne *A. ursinum*- Dominanz
2. Bestände mit *A. ursinum*- Dominanz
2.1. artenarme Ausprägung
2.2. artenreiche Ausprägung

1. Die Bestände ohne *A. ursinum*- Dominanz zeichnen sich durch eine große Variationsbreite der Pflanzengesellschaften aus. Durchschnittlich 16 Arten treten auf. In der Krautschicht sind neben Feuchte- und Stickstoffzeigern (*Glechoma hederacea, Rubus caesius, Urtica dioica,*

Aegopodium podagraria, Anemone nemorosa, Geum urbanum, Ranunculus ficaria, Veronica hederifolia) auch Arten zu finden, die auf weniger Nährstoffreichtum hinweisen und feuchte bis mäßig trockene Standorte bevorzugen (*Milium effusum, Stellaria holostea*). Die Baumschicht wird meist dominiert von *F. excelsior*; die Strauchschicht von *A. pseudoplatanus und S. nigra.*

Eine Sonderrolle bei den Beständen ohne *A. ursinum* Dominanz nimmt *Mercurialis perennis* ein. Auf relativ kleinen Auenlehmschichten über Sand und Kies kann die Art flächendeckende Bestände etablieren.

2.1. Die Bestände mit *A. ursinum*- Dominanz in der artenarmen Ausprägung sind gekennzeichnet durch eine mittlere Artenzahl von sieben Arten und einem fehlendem Sommeraspekt. *Allium ursinum* erreicht Deckungswerte von 80- 100%. Stetig, aber nie deckend ist *Galeobdolon luteum*. Dieser Aspekt ist häufig zu finden in Altwäldern, in denen *F. excelsior* die Baumschicht und *A. platanoides* und *A. pseudoplatanus* die Strauchschicht dominieren.

2.2. In der artenreichen Ausprägung der *A. ursinum* dominierten Bestände, tritt Bärlauch zurück. Im Mittel treten 13 Arten auf. Besonders häufig in dieser Ausprägung sind *A. podagraria, G. luteum* und *R. ficaria*.

Diese Einteilung korreliert mit den Daten der Biotoptypenkartierung (Landesvermessungsamt Sachsen 2009, sowie Teubert pers. Kommunikation). In dieser wird für den südlichen Auenwald folgende Dominanzverteilung in der Krautschicht angegeben:

1. Bestände mit *M. perennis*- Dominanz auf Böden mit geringer Auenlehmdecke über Sand und Kies

    Auftreten: Wolfswinkel, Gautzscher Spitze,

2. Bestände mit A. *ursinum* / *Hedera helix* Ko-Dominanz:

    Auftreten: Streitholz, Beipert, Mühlholz,

3. Bestände mit *A. ursinum*- Dominanz

3.1. artenarme Ausprägung auf frischen Böden mit mittlerem Nährstoffangebot

    Auftreten: Nonne, nördlicher Teil des das Ratsholz

3.2. artenreiche Ausprägung auf wechselfeuchten bis feuchten Böden mit hohem Nährstoffangebot

    Auftreten: südlicher Teil des das Ratsholz, Paußnitz,

4. Material und Methoden

4.1. Methoden der Datenaufnahme

4.1.1. Untersuchungsflächen

Ziel der Arbeit war es Parameter zu isolieren, die die Verbreitung und Leistung des *A. ursinum* im Leipziger Auenwald determinieren. Dazu sollte die Entwicklung, Populationsbiologie und Reproduktion der Pflanze bei verschiedenen Umweltfaktoren bestimmt werden. Um hierfür einen möglichst großen „Parameterraum" aufspannen zu können, wurden die Untersuchungsflächen nach folgendem Prinzip ausgewählt:
In einem ersten Schritt wurden abiotische Faktoren ermittelt, von denen die Pflanze in ihrer Entwicklung abhängt. Diese sind:
1. pH-Wert (Falkengren-Grerup und Tyler 1993, Morschhauser et al. 2009, Tutin 1957,).
2. Nährstoffgehalt der Böden (Jandl et al. 1997, Morschhauser et al. 2009, Tutin 1957, Tremolieres et al. 2009).
3. Bodenfeuchte (Jandl et al. 1997, Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957, Tremolieres et al. 2009,)
4. Lichtgenuss (Ellenberg et al. 2001, Ernst 1979, Schmidt 1997, Tutin 1957)

Aufgrund der Verfügbarkeit und Validität von Datensätzen, wurden zum Aufspannen des Parameterraumes Bodenfeuchte und Lichtgenuss gewählt:
1. Als Maßstab für die Bodenfeuchte diente der Grundwasserflurabstand (Abstand zwischen Grundwasserspiegel und Bodenoberfläche). Die Daten hierzu wurden in Form von Karten bereit gestellt von Frau Dr. Dagmar Haase (Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UfZ, Humboldt-Universität Berlin). Jedem Bestand[5] des Leipziger Auenwaldes konnte ein Grundwasserflurabstand entsprechend der Kartendaten zugeordnet werden. Dabei wurden drei Klassen des Grundwasserflurabstandes etabliert:

Klasse 1: -2.5 m bis 0.75 m
Klasse 2: 0.76 bis 3.75 m
Klasse 3: mehr als 3.75 m

[5] Ein Bestand ist die kleinste „ökonomische und ökologische" Einheit in der forstwirtschaftlichen Gliederung des Auenwaldes, mit einer Fläche von mindestens 0.2 ha (Stadt Leipzig 2005).

2. Der Lichtgenuss wurde indirekt über den Vorrat der Bestände geschätzt. Dabei handelt es sich um die Menge an Holz auf einer Fläche in der Einheit: m^3* ha^{-1} (Stadtforstamt Leipzig 2003). Ein Bestand mit großem Vorratswert (viel Holz) wird mehr Blattfläche aufweisen und daher weniger Lichtgenuss in der Krautschicht zulassen, als ein Bestand mit kleinem Vorrat. Der Vorrat wurde eingeteilt in zwei Klassen:

Klasse 1: weniger als 350 m^{3*} ha^{-1}

Klasse 2: mehr als 350 m^{3*} ha^{-1}

Im zweiten Schritt wurden diese beiden Prädiktoren miteinander verschränkt, sodass sich für das Probedesign sechs Parameterkombinationen ergaben (vgl. Tabelle 4-1).

Zusätzlich zu den Prädiktoren wurden jedem Bestand folgende Variablen zugewiesen: mittleres Bestandsalter, Ausbildung eines Unterstandes, Waldarbeiten im vergangenen Jahr, Nährstoffgehalt der Böden, Volumenschlussgrad von Ober- und Unterstand, Waldausprägung, Dominanzverhältnisse in der Krautschicht, Baumarten- Diversität im Ober- und Unterstand, sowie gesamte Baumarten- Diversität. Bezogen wurden die Daten entweder aus der aktuellen Forsteinrichtung (Stadtforstamt Leipzig 2003), oder -im Falle der Waldarbeiten im vergangenen Jahr- durch persönliche Kommunikation mit Mitarbeitern des Amtes für Stadtgrün und Gewässer, Abteilung Stadtforsten.

Um die Auswahl von Untersuchungsflächen innerhalb dieser Matrix möglichst homogen zu gestalten wurden folgende Regeln eingeführt:

1. Für die Prädiktor- Kombinationen mit niedrigem und hohem Grundwasserflurabstand lagen nur Flächen im südlichen Auenwald vor, sodass das Untersuchungsgebiet aus ökonomischen Gründen auf den südlichen Auenwald beschränkt wurde.
2. Das mittlere Alter der Bestände musste mindestens 50 Jahre betragen, damit der Vorrat als Prädiktor valide ist. Junge Bestände können trotz geringem Anteil an Holz eine starke Beschattung der Krautschicht aufweisen, sodass diese ausgeschlossen werden sollten.
3. Der Nährstoffgehalt der Böden musste in der Forsteinrichtung als „reich“ ausgewiesen sein.
4. Es musste ein Unterwuchs vorhanden sein, um in allen Flächen, unabhängig vom Vorrat, ein homogenes Lichtmilieu zu prognostizieren.
5. Es wurden nur solche Bestände eingeschlossen, die im Kernbereich des südlichen Auenwaldes lagen. Entfernt gelegene, oder durch eine Straße abgetrennte Abteilungen wurden ausgeschlossen.

6. Die Artenzusammensetzung der Bestände sollte der typischen Artenverteilung in einer Hartholzaue entsprechen (vgl. Tabelle 3-2). Eine Ausnahme hierbei bildete der Bestand 205a3/1, der von *F. sylvatica* dominiert wurde. Für die Prädiktor-Kombination von Grundwasserflurabstand größer als 3.26 m und Vorrat geringer als 350 m^3* ha^{-1} lag keine alternative Fläche vor.
7. Bestände, die im vergangenen Jahr durchforstet wurden, wurden von der weiteren Analyse ausgeschlossen.

Unter Anwendung dieser Regeln wurden je Prädiktor- Kombination drei Bestände zufällig ausgewählt (Tabelle 4-1.).

Tabelle 4-1: Zur Untersuchung ausgewählte Bestände des Leipziger Auenwaldes für jede Prädiktor-Kombination aus Grundwasserflurabstand und Vorrat der Bestände.

	<350 m^{3*} ha^{-1}	>=350 m^{3*} ha^{-1}
-2.5 m bis 0.75 m	259a6/2	227a0/0
	259a5/1	219d3/1
	259a3/0	219d2/0
0.76 m bis 3.25 m	259a11/0	209a1/1
	240a0/1	259a7/0
	220a1/1	242a3/1
mehr als 3.26 m	205a4/0	238a1/1
	205a3/1	210a2/1
	259a1/1	205a5/1

4.1.2. Dauerprobeflächen

In jeden zu untersuchenden Bestand wurde ein Transekt mit je drei Probeflächen gelegt. Die Seitenlänge der Probeflächen betrug 1 m x 1 m, der Abstand zwischen zwei Probeflächen 15 m (Abbildung 4-1). Aufgrund der geringen Größe einiger Bestände wurden die Transekte immer entlang der Längsachse der Flächen eingerichtet. Somit war gewährleistet, dass ein Transekt vollständig in eine Fläche eingemessen werden konnte. Die Einmessung erfolgte mit Maßband und Kompass. Alle Probeflächen wurden nach Norden ausgerichtet und die Eckpunkte mit Bambusstäben oder robusten Holzstäben dauerhaft markiert.
Zusätzlich zu den drei Transektplots wurden in jedem Bestand Satellitenplots angelegt. Diese deckten in acht zufällig ausgewählten Beständen die feuchteste bzw. trockenste Stelle ab und

in zehn Beständen die hellste bzw. dunkelste Stelle (Tabelle 4-2). Die Abmessungen der Satellitenplots entsprachen denen der Transektplots.

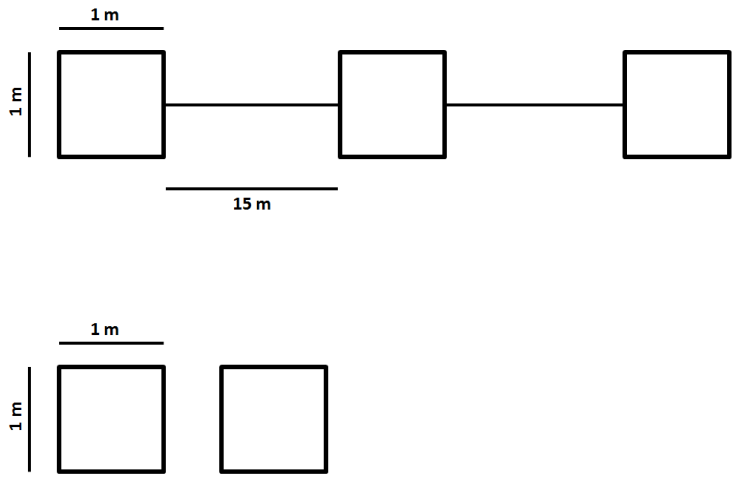

Abbildung 4-1: Anordnung und Größe der Dauerprobeflächen.

Tabelle 4-2: Typ der Satellitenplots je Bestand.

Art des Satellitenplots	Bestandsnummer
hellste/ dunkelste Stelle	259a3/0, 205a5/1, 220a1/1, 219d3/1, 238a1/1, 259a1/1, 259a7/0, 259a3/0, 2259a11/0, 259a5/1
feuchteste/ trockenste Stelle	209a1/1, 205a4/0, 210a2/1, 227a0/0, 240a0/1, 242a3/1, 219d2/0, 259a6/2,

Um eine möglichst homogene und störungsfreie Grundlage für alle Probeflächen zu schaffen, wurden folgende Regeln für die Etablierung von Probeflächen eingeführt:

1. Nahe an Wegrändern und Waldgrenzen herrschen andere Standortbedingungen hinsichtlich Licht, Nährstoffen, usw. als innerhalb eines Bestandes (Ellenberg 1996). Um diesen „Randeffekt“ zu vermeiden, mussten alle Probeflächen mindestens 15 m von Wegen oder Waldrändern entfernt liegen.

2. Wenn eine Probefläche gemäß der Transektregel so gesetzt werden müsste, dass sie innerhalb einer Störung (Vernässungsstelle, Holzablagerung, o.a.) läge, so wurde sie um weitere 15 m entlang des Transektes versetzt .

3. Durch intensive Durchforstungsmaßnahmen, insbesondere durch Femelungen, ist der Baumbestand innerhalb zahlreicher Bestände nicht homogen. Femelhiebe oder Bereiche mit auffallend differierendem Baumwuchs wurden umgangen mit einer Mindestentfernung von 15 m.

4.1.3. Aufnahme abiotischer Umweltparameter

4.1.3.1. Bodenfeuchte und Boden-pH-Wert

Bodenproben wurden am 28.04.2010 entnommen. Der letzte Niederschlag fiel fünf Tage vor Probenahme. Um die Pflanzen innerhalb der Probefläche so wenig wie möglich zu beeinflussen, wurde mit einem Spaten in einem Abstand von 50 cm zum Seitenrand der Probefläche der Boden geöffnet und eine Mischprobe aus der Tiefenschicht von 0- 25 cm entnommen. Für jede Probefläche wurden drei Einzelproben an der Ost-, West- und Nordseite erhoben, zusammengeführt und in einer Kühltasche ins Labor transportiert, wo sie bei -18°C bis zu Verarbeitung gelagert wurden.
Der gravimetrische Wassergehalt des Bodens wurde nach der Trocknungsmethode (Steubing und Fangmeier 1992) bestimmt. Dazu wurden die Proben bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz in einem Trockenschrank (Memmert GmbH+Co KG, Schwalbach, UFE 800 Universalschrank) getrocknet. Der gravimetrische Wassergehalt wird aus der Differenz von Trockenmasse und Frischmasse des Bodens berechnet.

An einem weiteren Teil der Bodenproben wurde der pH-Wert des Bodens in Wasser bestimmt. Die Methode folgte den Angaben von Gigon et al. (2004) und wurde mittels pH-Meter (QpH70, VWR international GmbH, Darmstadt) durchgeführt.

4.1.3.2. Lichtverhältnisse

Um den Lichtgenuss der Probeflächen zu charakterisieren, wurde die Methode der hemisphärischen Fotografie angewendet. Damit ist es möglich die Baumkronenstruktur und somit die Lichtbedingungen unter dem Kronendach zu beschreiben. Hinzu erlaubt es die Methode Baumkronen unterschiedlicher Standorte miteinander zu vergleichen (Regent-Instrumtents Inc. 2009).
Mit einer Digitalkamera (Nikon Coolpix P5100) und einem sogenannten „fisheye“- Objektiv (Regent Instruments INC. - mid-OMount 12MP) wurde je Probefläche in einer Höhe von 1.3 m ein Foto des Kronendachs geschossen. Durch dieses spezielle Objektiv bildete eine Fotografie einen Blickwinkel von 180° ab. Mittels des Programms WinSCANOPY Pro V 2009a (Regent Instruments Canada Inc.) konnten die Bilder anschließend am PC ausgewertet werden. Um den Lichtgenuss in der Krautschicht zu quantifizieren wurden die Parameter

Baumkronenöffnung (*canopy opennness, CO*) und der sogenannte *total site factor* (SF) analysiert.

Die Baumkronenöffnung beschreibt den prozentualen Anteil von Himmel, der in der realen Baumkrone über der Linse sichtbar ist. Sie wird berechnet durch Summierung aller Pixel eines als „Himmel“ klassifizierten Farbbereiches. Dabei werden nicht nur die Pixel des planaren Fotos gezählt, sondern auch die Wölbung der Objektivlinse in die Berechnung einbezogen, um die tatsächliche Kronenöffnung wiederzugeben (Regent-Instrumtents Inc. 2009).

Die *site factors* sind relative Werte, die die Strahlungsmenge quantifizieren, welche in einer Zeiteinheit durch die Baumkrone hindurch bricht. Der *total site factor* wird berechnet als das Verhältnis von:

mittlere, tägliche direkte und diffuse Strahlung unter dem Kronendach in einer Periode/

mittlere, tägliche direkte und diffuse Strahlung über dem Kronendach in einer Periode. In die Berechnung der mittleren, täglichen direkten und diffusen Strahlung gehen der Lückenanteil der Baumkrone ein, sowie das Datum und topografische Parameter um den Verlauf der Sonne in einem Zeitraum zu rekonstruieren. Je höher der Wert für den *total site factor* ist, desto mehr Strahlung erreicht die Bodenschicht.

Abbildung 4-2: Hemisphärische Fotografien zweier Baumkronen mit links) großer Kronenöffnung und rechts) kleiner Kronenöffnung. Der rote Lichtpunkt markiert die Ausrichtung nach Norden.

Der Lichtgenuss wurde am 29.05.2010 mittels hemisphärischer Fotografie ermittelt. Das Zeitintervall für das der *total site factor* berechnet werden sollte, umspannte den Zeitraum

vom 28.05 bis zum 30.05.2010.

Ein Problem der Methode ist die Bindung der Bildqualität an die Strahlungsintensität zum Zeitpunkt der Aufnahme. In Abhängigkeit von der Intensität der Sonneneinstrahlung reflektieren Blätter und helle Pflanzenteile Licht unterschiedlich stark, was bei hohen Lichtintensitäten zwei Folgen hat: Zum einen erscheinen Pflanzenteile heller, sodass die Krone auf dem Foto lichter erscheint. Zum anderen hat Licht, das durch Blätter reflektiert wurde, einen stärkeren Rotanteil, was zu einer Änderung der Spektralzusammensetzung des Lichtes unter dem Kronendach führt. Es gibt keine Möglichkeit diese Effekte in WinSCANOPY zu schätzen (Regent- Instrumtents Inc. 2009).

Um diese Fehler zu minimieren und homogene Lichtverhältnisse für alle Fotos zu gewährleisten, erfolgten die Aufnahmen bei leichter Bewölkung in der Morgendämmerung von 7 bis 9 Uhr und in der Abenddämmerung von 18.30 Uhr bis 20.30 Uhr.

4.1.4. Vegetationskundliche Aufnahmen

4.1.4.1. Entwicklungszyklus von *Allium ursinum*

Um die Entwicklung von *A. ursinum* auf den verschiedenen Probeflächen zu verfolgen, wurden in der Zeit vom 01.04. bis zum 25.06.2010 in einem 14-tägigen Rhythmus die Phänologie, die Höhe, sowie die Deckung der Art in den Probeflächen aufgezeichnet (Tabelle 4-3).

Tabelle 4-3: Aufnahmezeitpunkte der Entwicklungsstufen des Bärlauchs.

	1	2	3	4	5	6	7
Zeitpunkt der Aufnahme	01. - 02.04	16.04	30.04	14.05	27.05	11.06.	25.06.

Der phänologische Entwicklungsstand von *A. ursinum* wurde bestimmt mit einer modifizierten Skala nach Dierschke (1989, Tabelle 4-4), die Deckung mit einer modifizierten Skala nach Londo (1979, Tabelle 4-5). Den Deckungsklassen wurden mittlere Deckungsprozente zugewiesen, die die Bildung von Mittelwerten innerhalb der Probeflächen ermöglichten und einen statistischen Vergleich erlaubten. Um die Höhe des Bestandes zu ermitteln, wurde an drei zufällig ausgewählten Stellen je Probefläche der höchste Schnittpunkt des nächstgelegenen Blattes mit einem Zollstock bestimmt.

Tabelle 4-4: Phänologische Skala nach Dierschke (1989).

Nr.	Phänologisches Merkmal
0	Ohne oberirdische Teile
1	Blattdurchbruch durch die Bodendecke
2	Blattentfaltung
3	Knospen sichtbar
4	Knospen öffnen sich
5	Beginnende Blühphase (1-3 Blühten geöffnet)
6	Bis 25% erblüht
7	Bis 50% erblüht
8	Bis 75% erblüht
9	Vollblüte
10	Abblühend
11	Völlig verblüht
12	Vergilbung/ Absterben der Blätter
13	Blätter oberirdisch abgestorben
14	Ausstreuen der Samen
15	Oberirdisch verschwunden

Tabelle 4-5: Londo-Skala zur Schätzung der Deckung (modifiziert nach Londo (1976).

Skala	Deckungsprozent [%]	Mittleres Deckungsprozent [%]
1*	Weniger 1	1
2*	1-5	2.5
1	5-15	10
2	15-25	20
3	25-35	30
4	35-45	40
5	45-55	50
5-	45-50	47.5
5+	50-55	52.5
6	55-65	60
7	65-75	70
8	75-85	80
9	85-95	90
10	95-100	97.5

4.1.4.2. Abundanz des Bärlauchs

Die Zahl der Bärlauchpflanzen je Probefläche wurde am 15. und 16.04.2010 ermittelt. Ein 8 cm breites Gürteltransekt wurde diagonal von SW nach NO durch jede Probefläche gespannt und alle Individuen gezählt, die sich innerhalb des Bereiches befanden. Zusätzlich wurde die Position jeder Pflanze entlang des Transektes notiert, um die Verteilung der Individuen innerhalb der Flächen zu ermitteln.

4.1.4.3. Demografie der Bärlauchpopulation

Die Populationsstruktur wurde am 11.05.2010 bestimmt. Dazu wurden je Probefläche zwei 20 x 20 cm große Bodenmonolithe mit einer Tiefe von 30 cm ausgehoben. Um die verbleibenden Pflanzen in einer Probefläche so wenig wie möglich zu beeinflussen, erfolgte die Entnahme der Proben nur an den Seiten der Probeflächen. Hierzu wurde standardisiert an der Ost- und Westseite der Probefläche bei halber Seitenlänge gegraben (Abbildung 4-3).

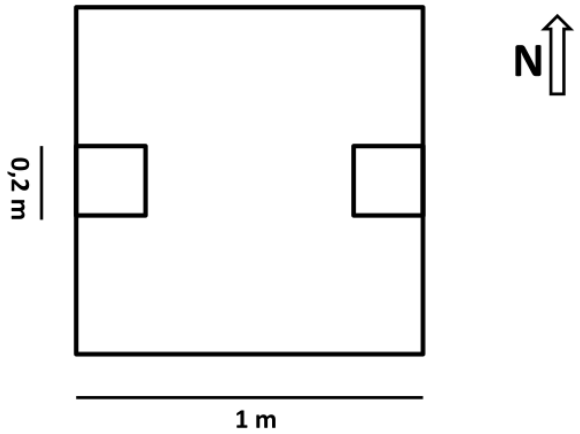

Abbildung 4-3: Probedesign zur Entnahme von Bodenmonolithen aus den Dauerprobeflächen.

Probeflächen, in denen die Deckung des Bärlauchs nicht mindestens 25% betrug, wurden nicht auf ihre Populationsstruktur untersucht um die weiteren Aufnahmen nicht zu beeinflussen.

Die Bodenmonolithe wurden im Labor ausgewaschen und die Pflanzen sorgfältig separiert und gereinigt. Mit einer modifizierten Skala nach Eggert (1992) wurde das Entwicklungsstadium jedes Individuums bestimmt (Tabelle 4-6).

Tabelle 4-6: Bestimmungsschlüssel für Entwicklungsstadien der Bärlauchpflanzen anhand morphologischer Merkmale nach Eggert (1992).

Nr.	Klassifizierungsmerkmale der Entwicklungsstadien	Alter [a]
1	Keimlinge	0
2	Keine alte Dickwurzel	1
3	Eine alte Dickwurzel	2
4	Zwei alte Dickwurzeln	3
5.1.	Mehr als zwei alte Dickwurzeln, keine Infloreszenzen	>3
5.2.	Mehr als zwei alte Dickwurzeln, Infloreszenzen	>3
5.3.	Mehr als zwei alte Dickwurzeln, Tochterzwiebelbildung	>3
5.4.	Mehr als zwei alte Dickwurzeln, Infloreszenzen und Tochterzwiebelbildung	>3

4.1.4.4. Zwiebelmasse

Je Probefläche wurden fünf Pflanzen im vegetativen Stadium zufällig ausgewählt, Spross und Zwiebeln voneinander getrennt und die Zwiebeln bis zur Gewichtskonstanz in einem Trockenschrank (Heraeus T5042 Hanau) bei 70°C getrocknet und anschließend gewogen.

4.1.4.5. Samenmasse

Infloreszenzen wurden zum Zeitpunkt der beginnenden Samenausbreitung am 25.06.2010 gesammelt. Je Probefläche wurden in Abhängigkeit von der Gesamtzahl an Infloreszenzen mindestens 5 Infloreszenzen zufällig ausgewählt. Aufgrund der unterschiedlichen Standortbedingungen an den jeweiligen Flächen war es nicht möglich nur solche Infloreszenzen auszuwählen, bei denen sich die Kapseln gerade öffneten. Daher wurden noch verschlossene, aber reife Kapseln manuell geöffnet und die Samen entfernt. Reife Kapseln sind anhand folgender Merkmale einfach von nicht-reifen zu unterscheiden: Im Zuge des Reifungsprozesses trocknet die Kapsel aus und platzt an einer Öffnungsnaht. Die zunehmend pergamentartig werdende Kapselwand verfärbt sich dabei von tiefgrün zu hellgelb, wodurch die Öffnungsnaht deutlich hervortritt. Öffnet man die Kapsel an dieser Stelle manuell, so fallen reife Samen heraus, wogegen unreife Samen noch mit der Plazenta verbunden sind und nur mechanisch forciert entfernt werden können.

Aufgrund des Messfehlers der Feinwaage bei geringen Massen wurden alle Samen je Probefläche gemeinsam gewogen und der Mittelwert aus der Gesamtmasse berechnet. Um die Standardabweichung dabei zu minimieren wurden alle reifen Kapseln aller Infloreszenzen je

Probefläche geöffnet. Die Menge gewogener Samen je Probefläche schwankte zwischen 3 und 36.

4.2. Methoden der Datenauswertung

4.2.1. Verwendete Software

Die hemisphärischen Fotografien wurden mit dem Programm WinSCANOPY PRO2009 (Regent Instruments Inc. 2009) bearbeitet und analysiert. Die Eingabe und Verwaltung der Daten erfolgte mit Microsoft Office Excel 2007 (Microsoft Corporation). Um die Daten auszuwerten wurde die Software R für Windows, Version 2.10.0, sowie 2.11.0 verwendet (*R foundation for statistical computing*). Die Modellbildung erfolgte mit dem Paket „lme4“.
Grafiken und Abbildungen wurden ebenfalls erstellt mit R, unter Verwendung des Paketes „lattice“. Die Abbildungen 5-16 und 5-24 wurden mit MS Excel produziert.

4.2.2. Statistische Analysen

Die Testvariablen wurden auf Normalverteilung geprüft mittels Kolmogorov-Smirnov-Tests und grafischer Evaluation. Um die Unabhängigkeit der Umweltfaktoren voneinander zu testen, wurden alle Faktoren auf Korrelationen geprüft mittels Produkt-Moment-Korrelation (Pearson-Korrelation) für normalverteilte Daten. Ob signifikante Unterschiede zwischen Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich abiotischer Umweltfaktoren bestanden, wurde untersucht mittels t-Test bei Normalität der Testvariablen, bzw. mittels Mann-Whitney-U-Test bei nicht-normalverteilten Testvariablen.

Um die Entwicklung der Bestandshöhe und -deckung im Verlauf der Vegetationsperiode bei unterschiedlich stark ausgeprägten Umweltfaktoren darzustellen, wurden die Bestände (unter Ausschluss der Satellitenplots) nach ihrem entsprechendem Mittelwert für jeden aufgenommenen Umweltfaktor sortiert. Die sortierten Bestände wurden in Klassen eingeteilt, wobei die Klassengrenzen so gelegt wurden, dass innerhalb des Wertebereiches der Umweltfaktoren drei möglichst gleich große Klassen entstanden. Die gemittelten Werte für Deckung und Bestandshöhe jeder Klasse konnten grafisch aufgetragen werden.

Um den Einfluss der aufgenommen Umweltfaktoren auf die Entwicklung des Bärlauchs zu evaluieren, wurden verallgemeinerte, lineare, gemischte Modelle angefertigt (GLMM, *generalized linear mixed effects models*).

Diese Modelle eignen sich für Daten, die zwei grundlegende Annahmen klassischer Tests nicht erfüllen: Varianzhomogenität (Homoskedastizität) und Normalverteilung der Fehler (Crawley 2007, S. 511). Beispielsweise ist bei Zähldaten die Antwortvariable stets ganzzahlig und es gibt zumeist viele Nullwerte. Die Varianz bei diesen Daten steigt linear mit dem Mittelwert an. Durch die Definition einer entsprechenden Fehlerstruktur (Fehlerfamilie, Tabelle 4-7) kann diesem Effekt Rechnung getragen werden.

Ein weiterer Vorzug gemischter Modelle ist die Möglichkeit, den Einfluss von Pseudoreplikation in die Analyse einzubeziehen. Der gemischte Effekt ergibt sich aus der fundamentalen Unterscheidung erklärender Variablen in feste und zufällige Effekte: feste Effekte sind konstant für verschiedene Gruppen, wogegen zufällige Effekte zwischen diesen variieren (Kreft und De Leeuw 1998). Eine andere Definition unterschiedet beide Effekte nach dem Fokus der Analyse: Effekte sind zufällig, wenn das Interesse der Analyse auf der Grundgesamtheit liegt, aus der die Variable nur eine Stichprobe darstellt. Effekte sind fest, wenn sie selbst den Fokus der Analyse darstellen (Searle et al. 1992). Zufällige Effekte, die aus der gleichen Gruppe kommen, werden korreliert sein, was einer fundamentalen Bedingung statistischer Modelle wiederspricht: Unabhängigkeit der Fehler. Typische Quellen von zufälligen Effekten sind zeitliche und räumliche Einbettung (*nesting*). Im Falle dieser Untersuchung lagen mit den 90 Untersuchungsflächen nicht 90 unabhängigen Replikate vor, sondern Pseudoreplikate: Die 90 aufgenommenen Probeflächen stammten aus 18 vorausgewählten Beständen des Auenwaldes, in denen jeweils 5 Flächen aufgenommen wurden. Da jeder Bestand eine eigene forstliche Bewirtschaftungseinheit darstellt, ist davon aus zu gehen, dass sich die biotischen und abiotischen Bedingungen zwischen den Beständen unterscheiden (räumliche Autokorrelation). Um dieser Variabilität Rechnung zu tragen wurden die Bestände als zufällige Effekte mit 18 Gruppen (18 Bestände) in den GLMMs einbezogen.

Um die *likelihoods* der Modell- Parameter zu ermitteln, wurde die Laplace- Annäherung (Standard- Einstellung) verwendet.

Bolker et al. (2009) folgend wurden für normalverteilte Daten zusätzliche zu den GLMMs Varianzanalysen durchgeführt unter Definition eines Fehlerterms. Dazu wurden die Daten zunächst auf Varianzhomogenität geprüft mittels Fligner-Tests.

GLMMS wurden durchgeführt um den Einfluss verschiedener abiotischer und biotischer Faktoren zu analysieren auf:

-das Vorkommen und Fehlen von Bärlauch in den Probeflächen
-die Abundanz
-die Bildung von Infloreszenzen
-die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz
-die Samenmasse
-die Zwiebelmasse
-das Auftreten vegetativer Reproduktion
-die Demografie:
  -das Auftreten oder Fehlen von Keimlingen, sowie die Anzahl von Keimlingen
  -das Auftreten oder Fehlen von Juvenilen, sowie die Anzahl von Juvenilen
  -das Auftreten oder Fehlen von Adulten, sowie die Anzahl von Adulten

Die getrennte Modellierung des Auftretens oder Fehlens von Adulten, Juvenilen und Keimlingen ergab sich aus der Verteilung der Zähldaten, bei der eine große Anzahl von Nullwerten im Datensatz enthalten war. Mit einer solchen Verteilung können Modelle nur schwierig erstellt werden, sodass zwei Modellierungen stattfanden: eine Modellierung für das Fehlen oder Vorkommen der Antwortvariablen, eine zweite Modellierung unter der Bedingung, dass die Antwortvariable (z.B. Adulte) vorhanden war.

Zusätzlich zu den GLMMs wurden aufgrund der Normalverteilung der Daten[6] Varianzanalysen mit Fehlerterm durchgeführt für:
-die Abundanz
-die Samenmasse
-die Zwiebelmasse
-die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz

Um die Anpassung der Modelle an die Daten (*model fit*) zu vergleichen wurde *Akaike's information criterion* (AIC) genutzt. Der AIC- Wert wird berechnet als:

$$AIC = 2 \times \text{log-likelihood} + 2(p+1)$$

[6] Wie Tabelle 8-2 (Anhang) zu entnehmen ist, waren die Rohdaten der Abundanz und Anzahl der Blüten pro Infloreszenz nicht normalverteilt. Eine Normalverteilung wurde erreicht durch Entfernen der Nullwerte aus den Rohdaten. Die Modellierung erfolgte dann unter der Annahme, dass beispielsweise Adulte vorhanden waren.

wobei *p* die Anzahl von Parametern im Modell darstellt. Das heisst, der AIC „bestraft"- dem Sparsamkeitsprinzip folgend- jeden zusätzlichen Parameter im Modell mit einem höheren Wert.

Bei über- und unterstreuten Daten (siehe unten) sollte nicht der AIC als Vergleichskriterium zwischen Modellen verwendet werden, sondern ein quasi-AIC (QAIC, Lebreton et al. 1992). Für diese Arbeit wurde die Restriktion eingeführt, dass für gering unterstreute Modelle (1>Phi>0,1) dennoch der AIC verwendet wurde, da der QAIC in diesem Fall zu einem stark abweichenden, teils ökologisch nicht erklärbaren Ergebnis führte, im Vergleich zu den mittels AIC erstellten Modellen und denjenigen Modellen, die durch einen direkten Signifikanzvergleich ermittelt wurden. Für beide AICs war der Prozess der Modellanpassung gleich: Je geringer der AIC- Wert eines Modells, desto besser ist seine Vorhersagekraft.
Richards (2005) untersuchte wie gut der AIC die relative, erwartete Kullback-Leibler-Distance (EKLD) schätzt, die ein Maß für die mittlere Abweichung zwischen dem erstellten Modell und der unbekannten „Wahrheit" ist. Aufgrund von, beispielsweise Beprobungsfehlern, kann ein Modell, das nicht den niedrigsten AIC- Wert aufweist, dennoch das beste EKLD-Modell sein. Daher sollten alle Modelle als potentiell beste Modelle gewertet werden, die innerhalb eines Toleranzbereiches um das Modell mit dem niedrigsten AIC- Wert liegen. Burnham und Anderson (2002) schlugen die weithin akzeptierte Regel vor, dass ein Modell schlechter ist als das beste Modell, wenn sein AIC um zwei Einheiten größer ist. Bei diesem Vorgehen besteht jedoch die Gefahr überkomplexe Modelle zu bilden. Aus diesem Grund führte Richards (2005) ein Sparsamkeitsprinzip ein, nach dem ein komplexeres Modell nur dann verwendet wird, wenn sein AIC- Wert tatsächlich größer ist als der AIC- Wert jedes in ihm eingebetteten, einfacheren Modells. Anderenfalls sind die einfacheren Modelle vorzuziehen.

Die Modellabweichung (*deviance*) wurde auf Über- und Unterstreuung (*over*- und *underdispersion)* untersucht mittels des „*estimated scale*" Parameters Φ ("Phi").
Überstreuung liegt vor, wenn mehr Variabilität der Daten auftritt, als unter einer bestimmten Verteilung/ mit einem bestimmten Modell zu erwarten ist. Entweder wurden ein oder mehrere wichtige Faktoren nicht aufgenommen, oder die zugrundeliegende Verteilung der Daten stimmt nicht mit der spezifizierten Verteilung überein (Crawley, 2007, S. 531 ff.).

Phi wird berechnet aus der Abweichung der Residuen des Modells geteilt durch die Freiheitsgrade der Residuen und quantifiziert damit Abweichungen von der zugrundeliegenden Verteilung der Fehler (ebda.). Ein Modell ist überstreut, wenn $\Phi>1$, und unterstreut wenn $\Phi<1$. Als nicht-tolerierbare Abweichung des Modells wurden für Überstreuung $\Phi>1{,}2$ und für Unterstreuung $\Phi<0{,}8$ gewählt. Wurde für ein Modell eine essentielle Abweichung von 1 im Wert der *deviance* detektiert, wurden die Analysen nochmals durchgeführt mit einer angepassten Fehlerfamilie.

Die ermittelten, potenziell besten Modelle wurden geprüft auf Varianzhomogenität (F-Test, sowie grafische Evaluation) und Normalverteilung der Fehler (Kolmogorov-Smirnoff-Test, sowie grafische Evaluation). Die Signifikanz der zufälligen Effekte wurde mittels Likelihood-Ratio-Tests bestimmt, die Signifikanz der festen Effekte bei überstreuten Daten anhand eines F-Tests, bei nicht-überstreuten Daten mittels Chi^2-Test (Bolker et al. 2008).
Das Problem, wie man die erklärte Varianz für lineare gemischte Modelle berechnet, wird noch immer kontrovers diskutiert (Edwards et al. 2008). Für Modelle mit binärer Antwortvariablen (logistische Regression) wird der Anteil erklärter Varianz durch die festen Effekte, nicht durch die residuelle Abweichung, oder einen R^2-Test bestimmt, da diese Modelle nicht nach dem klassischen Verfahren der kleinsten Quadrate (*least squares*) angepasst werden. Stattdessen nutzt man die *deviance* analog der residuellen Varianz (Gelman und Hill 2007, S.100). Für Modelle, bei denen die Antwortvariable nicht binär war, wurden zwei R^2-Werte berechnet: Erstens: R^2 nach Snijders et al.[7] (1994) und zweitens: R^2 nach Nagelkerke[8] (1991).
Ob durch eine Transformation der Antwortvariablen ein besseres Ergebnis erzielt werden kann, wurde mit einem box-cox-Test bestimmt.
Alle ermittelten, potentiell besten Modelle wurden in Tabellenform präsentiert um die Interpretation der Ergebnisse zu erleichtern. Im Detail ausgewertet wurden die drei wahrscheinlichsten, das heisst: ökologisch plausiblen Modelle. Nach dem Sparsamkeitsprinzip wurden einfachere Modelle komplizierteren Modellen vorgezogen, wenn die Güte des einfacheren Modells ähnlich war.

[7] R^2 nach Snijders und Bosker(1994) wird berechnet als 1- Residuelle Varianz des Testmodells/ Residuelle Varianz des Nullmodells, wobei im Nullmodell zufällige Effekte beibehalten werden. Bekannte Probleme sind das Auftreten negativer Werte, die nicht interpretierbar sind.
[8] R^2 nach Nagelkerke (1991) wird berechnet als 1- (Likelihood des Nullmodells/ Likelihood des Testmodells)$^{2/n}$, wobei im Nullmodell zufällige Effekte beibehalten werden.

Um aus den Modellen Vorhersagen zu treffen, mussten die geschätzten Parameter aus der Skala der *link*-Funktion rücktransformiert werden. l*ink* und *Anti-link* zu den entsprechenden Fehlerfamilien sind Tabelle 4-7zu entnehmen.

Tabelle 4-7: *Link-functions* und zugehöriger *anti-link* für die jeweiligen Fehlerverteilungen (Dormann und Kühn 2009, S. 142).

Fehlerverteilung	*link*-Funktion	*Anti-link*
normal	Identity- link (y)	-
poisson	Log- link: log (y)	e^y
binomial	Logit- link: $g(y) = \ln (y/ (1 - y))$	$g - 1(y)= e^y/ (1+ e^y)$

5. Ergebnisse

5.1. Aufnahme abiotischer Umweltparameter

5.1.1. Unabhängigkeit der Umweltfaktoren

Tabelle 8-2 (Anhang) bietet eine tabellarische Übersicht über die Verteilung der aufgenommenen Daten. Da die abiotischen Umweltfaktoren normalverteilt waren, wurden sie auf Korrelation untereinander getestet mit der Pearson-Korrelation (Tabelle 5-1):

Tabelle 5-1: Pearsons Produkt-Moment-Korrelation zum Test auf Korrelationen zwischen den aufgenommenen Umweltfaktoren. Anzahl der Freiheitsgrade = 88.

	Baumkronenöffnung	*total site factor*	Bodenfeuchte	pH-Wert des Bodens
Baumkronenöffnung	---	r = 0.31 t = 3.0775 p = 0.002783**	r = 0.02 t = 0.1829 p = 0.8553	r = 0.04 t = 0.3963 p = 0.6928
total site factor		---	r = 0.20 t = 1.9585 p = 0.05334	r = -0.06 t = -0.5615 p = 0.5759
Bodenfeuchte			---	r = -0.27 t = -2.6351 p = 0.00994**
pH-Wert des Bodens				---

Die Baumkronenöffnung und der *total site factor* waren signifikant positiv korreliert miteinander. Diese Korrelation war schwach mit einem Koeffizienten von r = 0.31. Ebenfalls signifikant korreliert waren die Bodenfeuchte und der pH-Wert des Bodens: je geringer die Bodenfeuchte, desto höher war der pH-Wert. Jedoch war auch hier der Korrelationskoeffizienten klein mit -0.27.

5.1.2. Bodenfeuchte

Der gravimetrische Wassergehalt im Auenwald nahm Werte ein zwischen 27.5 % und 71.9%. Der Mittelwert lag bei 43.1%, der Median bei 42.8% Bodenfeuchte (Abbildung 5-1).

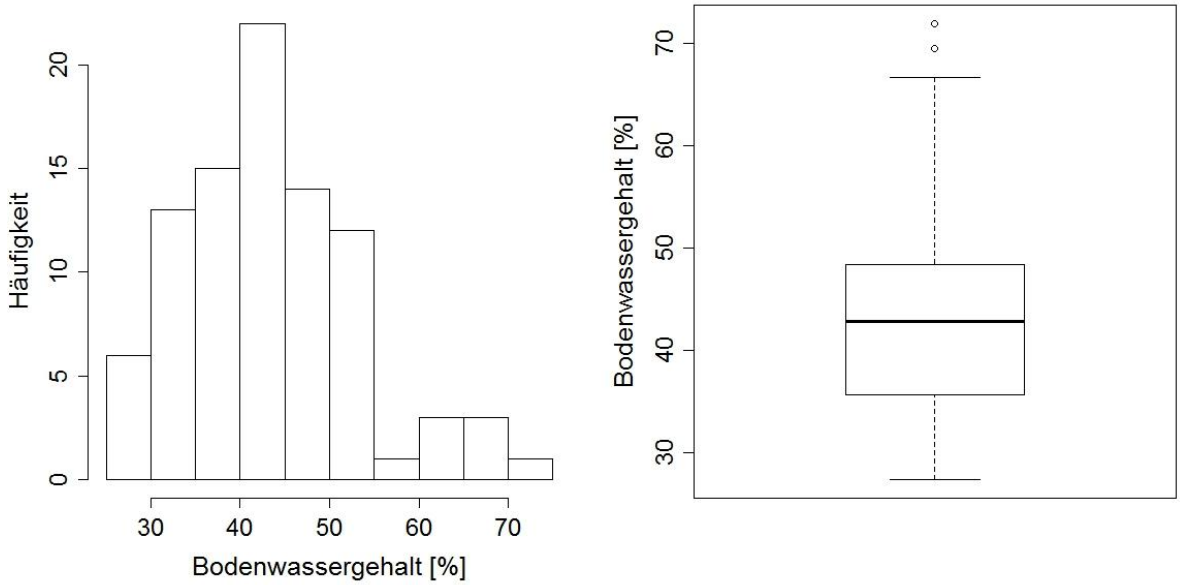

Abbildung 5-1: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter des Bodenwassergehaltes.

Probeflächen in denen Bärlauch vorhanden war unterschieden sich dabei signifikant (W= 1204, p= 0.028*) in ihrem Wassergehalt von Probeflächen ohne Bärlauch (Tabelle 5-2, Abbildung 5-2).

Tabelle 5-2: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich der mittleren Bodenfeuchte mittels Wilcoxon-Rangsummen-Tests.

	Mittelwert der Bodenfeuchte	Vergleich der Mittelwerte
A. ursinum vorhanden	41.9%	p = 0.028*
A. ursinum fehlt	45.8%	signifikant

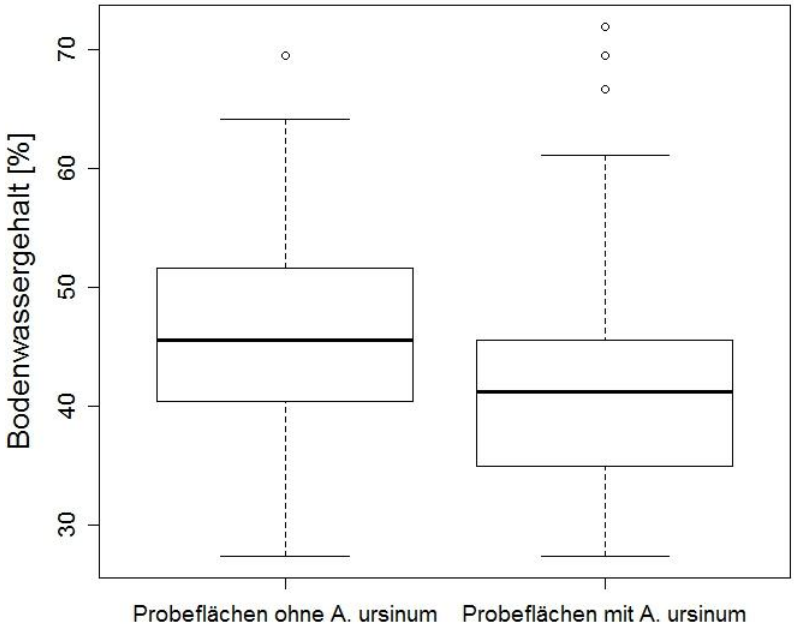

Abbildung 5-2: Box-Whisker-Plots des Bodenwassergehaltes für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*.

5.1.3. Boden pH-Wert

Aufgenommen wurden pH-Werte zwischen 4.8 und 6.6 mit einem Mittelwert und Median von 5.7 (Abbildung 5-3).

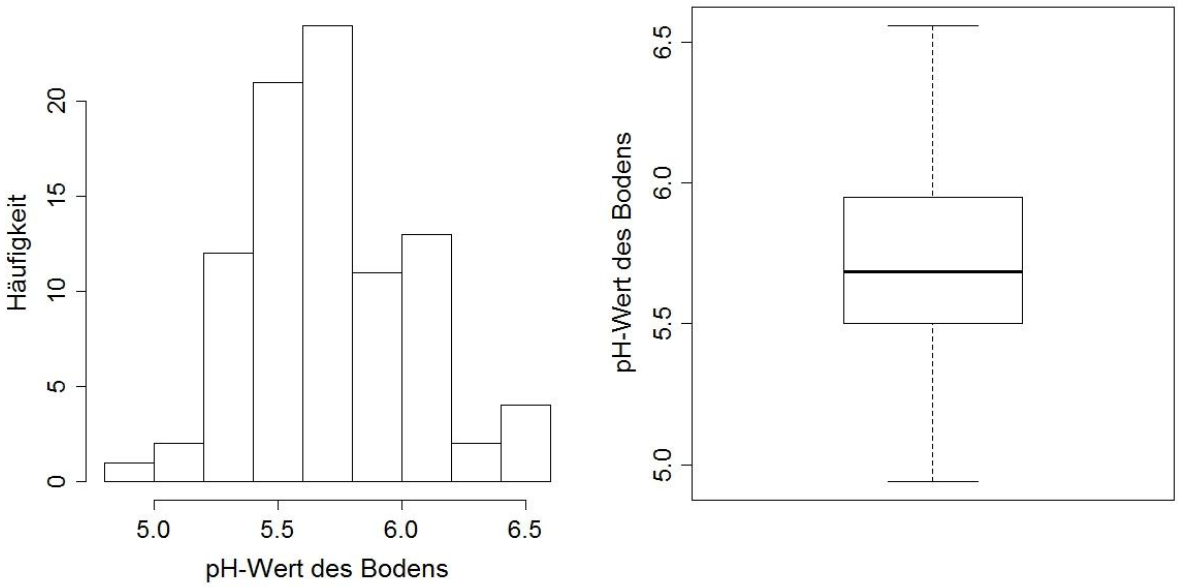

Abbildung 5-3: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter des pH-Wertes.

Es konnte kein signifikanter Unterschied ($t_{0.05,[51]}$= 0.879, p= 0.384) im pH-Wert zwischen Bereichen mit und ohne Bärlauch nachgewiesen werden (Tabelle 5-3, Abbildung 5-4).

Tabelle 5-3: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich des mittleren pH-Wertes mittels t-Tests.

	Mittelwert der ph-Werte	Vergleich der Mittelwerte
A. ursinum vorhanden	5.69	p = 0.384
A. ursinum fehlt	5.76	nicht signifikant

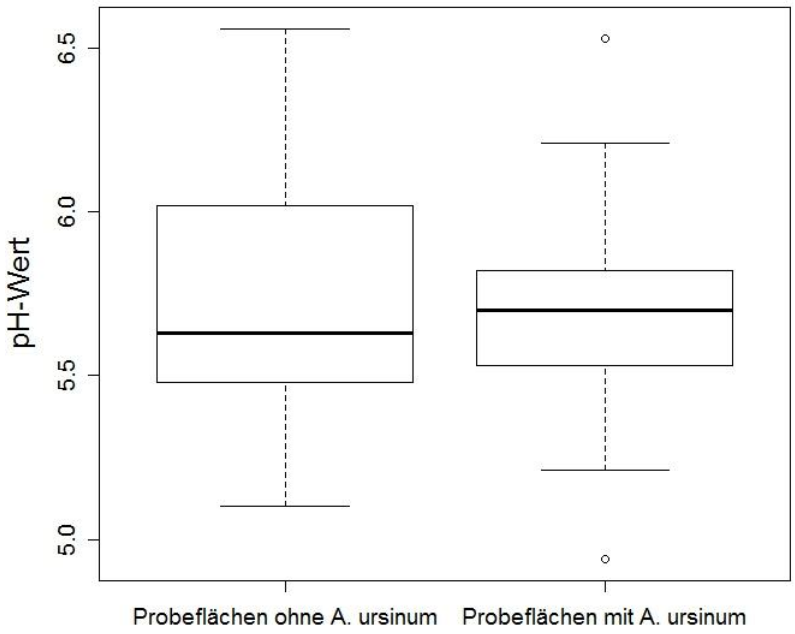

Abbildung 5-4: Box-Whisker-Plots des pH-Wertes für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*.

5.1.4. Lichtverhältnisse

Für die Baumkronenöffnung wurden Werte zwischen 5.0% und 11.4% gemessen. Mittelwert und Median lagen bei einer Baumkronenöffnung von 8.2% (Abbildung 5-5).

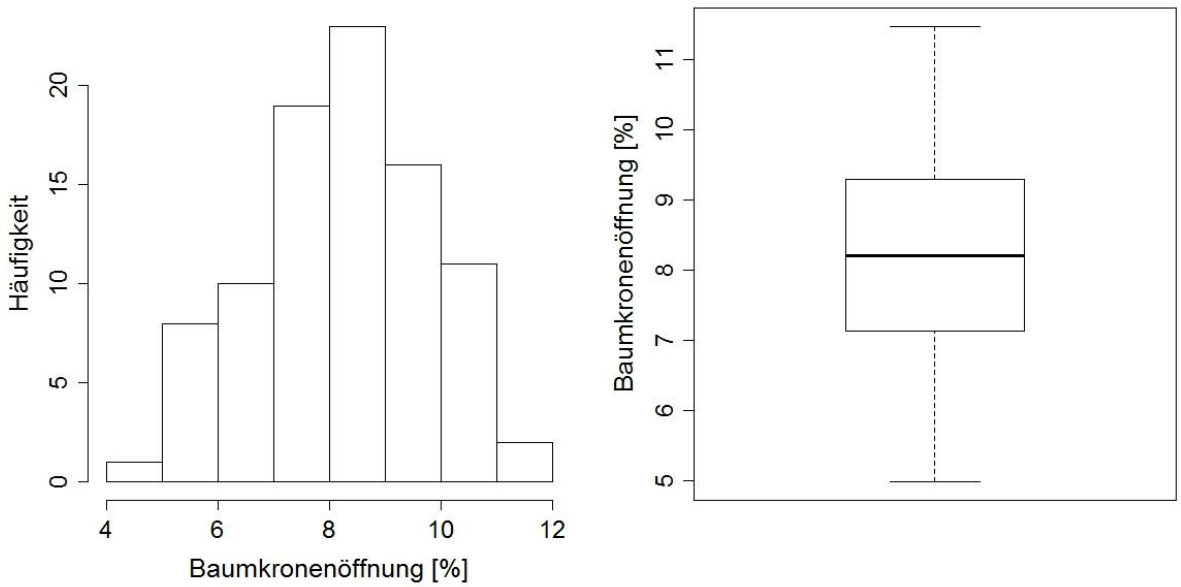

Abbildung 5-5: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter der Baumkronenöffnung.

Die Baumkronenöffnung zwischen Probeflächen mit und ohne Bärlauch unterschied sich nicht signifikant ($t_{0.05,[73]}$= 1.698, p= 0.0937) (Tabelle 5-4, Abbildung 5-6).

Tabelle 5-4: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich der mittleren Baumkronenöffnung mittels t-Tests.

	Mittelwert des Baumkronenöffnung	Vergleich der Mittelwerte
A. ursinum vorhanden	8.02%	p = 0.0937
A. ursinum fehlt	8.56%	nicht signifikant

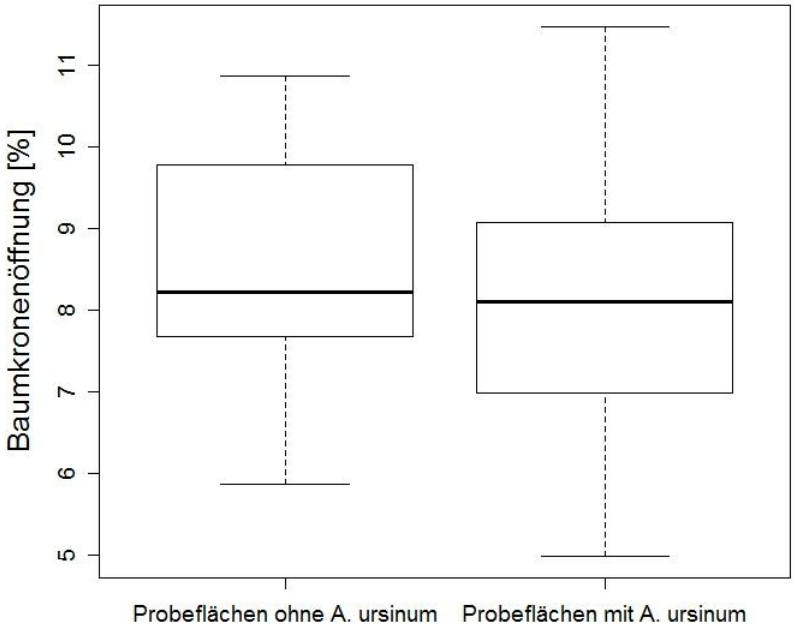

Abbildung 5-6: Box-Whisker-Plots der Baumkronenöffnung für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*.

Der *total site factor* im Auenwaldwald lag in dem Intervall von 0.0276 und 0.2322 mit einem Mittelwert von 0.1074 und einem Median von 0.1050 (Abbildung 5-7).

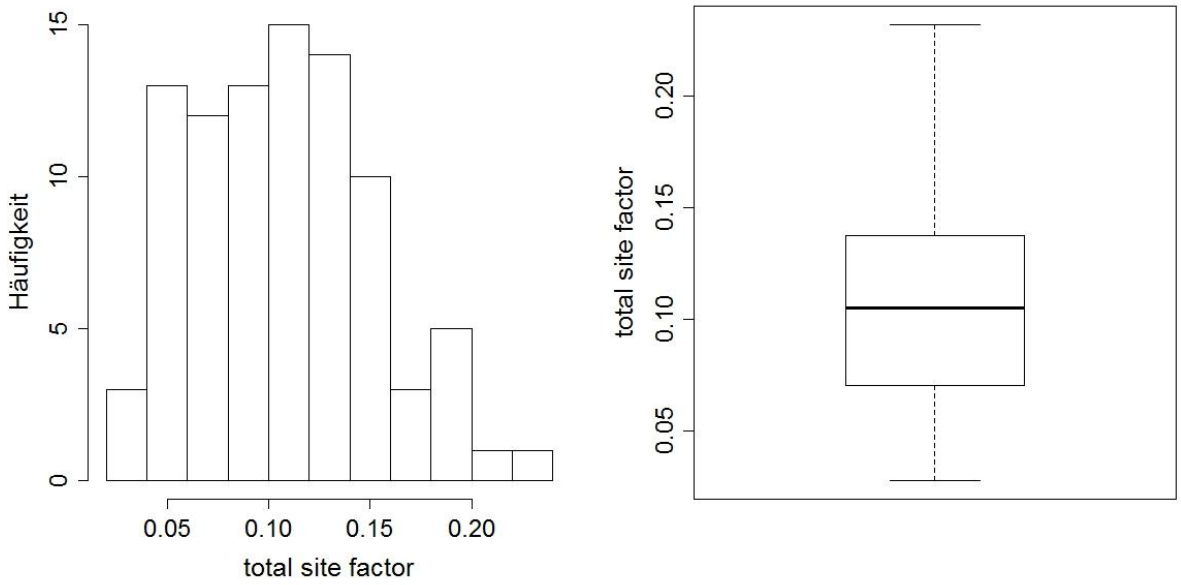

Abbildung 5-7: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter des *total site factor*.

Zwischen Probeflächen mit und ohne Bärlauch bestand ein signifikanter Unterschied (W= 1313, p= 0.0018**): Standorte mit Bärlauchpräsenz wiesen einen signifikant niedrigeren total *site factor* auf (Tabelle 5-5, Abbildung 5-8).

Tabelle 5-5: Statistischer Vergleich der Probeflächen mit und ohne Bärlauch hinsichtlich des mittleren *total site factors* mittels Wilcoxon-Rangsummen-Tests

	Mittelwert des *total site factors*	Vergleich der Mittelwerte
A. ursinum vorhanden	0.0953	p = 0.0018**
A. ursinum fehlt	0.1282	signifikant

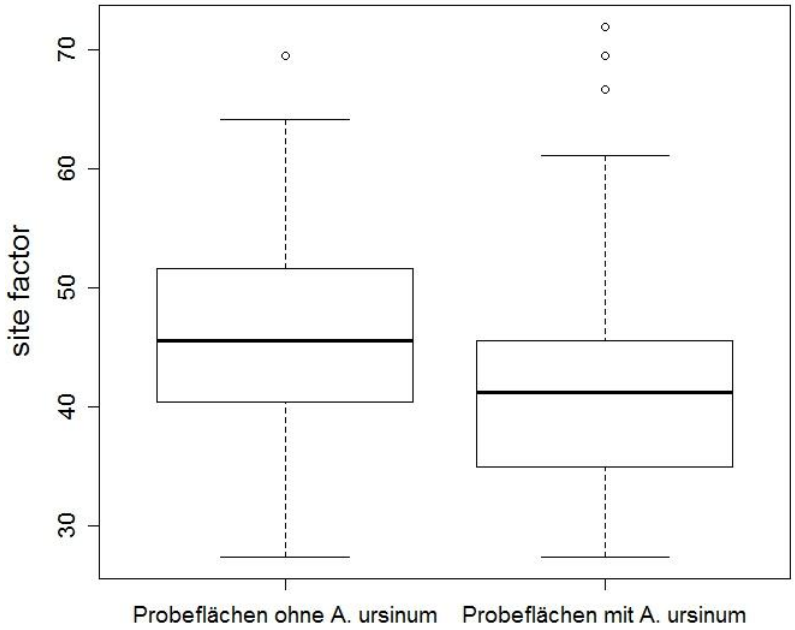

Abbildung 5-8: Box-Whisker-Plots des *total site factor* für Dauerprobeflächen mit und ohne *A. ursinum*.

5.2. Vegetationskundliche Aufnahmen

5.2.1. Vorkommen oder Fehlen von Bärlauch

Um das Vorkommen oder Fehlen von Bärlauch in einer Dauerprobefläche zu beschreiben, wurde unter Anwendung der Modellierungsregeln (s.o.) ein einziges Modell ermittelt (Tabelle 5-6, Abbildung 5-9):

Tabelle 5-6: Vorkommen oder Fehlen von *A. ursinum* - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$Pr(y_i=1) = logit^{-1}(\beta_0 + \beta_1 X_{1i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	90	
		F-Test (feste Eff.)	p=2.374e-03**	
		LR-Test (zufällige Eff.)	p=1.457e-07***	
		erklärte *deviance*	0.10	
		Feste Effekte		
		Intercept	4.160 (0.207)	
		X_1 = *total site factor*	-25.982 (1.532)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.183 (0.428)	
		Residual	0.027 (0.164)	

Das Modell erklärte die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Bärlauch mit dem *total site factor*. Sowohl feste, als auch zufällige Effekte trugen signifikant zur Erklärung bei, ob *A. ursinum* in einer Dauerprobefläche vorhanden war oder fehlte. Der Koeffizient des *total site factor* war mehr als zwei Standardfehler entfernt von Null und somit ebenfalls signifikant. Je heller ein Standort war, desto geringer war die Wahrscheinlichkeit Bärlauch vorzufinden. Für den Mittelwert des gemessenen *total site factor* betrug die Wahrscheinlichkeit Bärlauch zu finden 79%. Mit einer Erhöhung des *total site factor* von 0.1 auf 0.15 sank die Wahrscheinlichkeit des Auftretens um 26%.

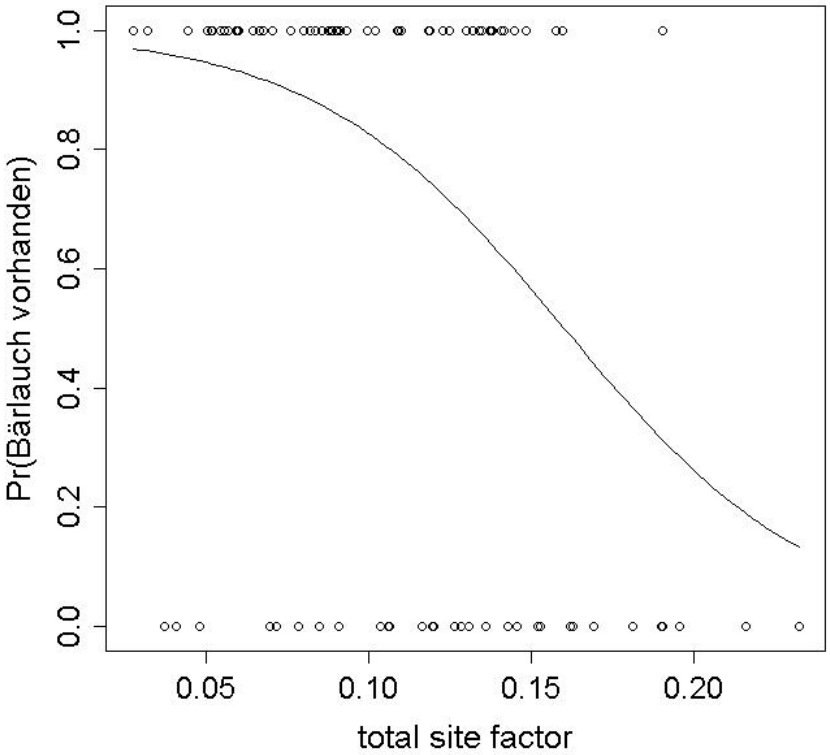

Abbildung 5-9: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von *A. ursinum* in Abhängigkeit vom *total site factor* (Pr(y=1) = 4.160-25.982*$X_{total\ site\ factor}$).

Die Bodenfeuchte, die Baumkronenöffnung und der Boden- pH-Wert wurden ebenfalls auf ihren Einfluss hin untersucht. Es konnte kein signifikanter Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Bärlauch nachgewiesen werden.

5.2.2. Phänologische Entwicklung

Hinsichtlich der phänologischen Entwicklung (Tabelle 8-1, Anhang) war für alle Dauerprobeflächen, in denen Bärlauch vorkam, ein ähnliches phänologisches Muster zu erkennen: bis zum 16. April entfalteten sich in allen Flächen die Blätter, am 30. April waren auf einzelnen Flächen Knospen zu sehen und am 14. Mai auf fast allen Flächen Infloreszenzen erblüht. Die Anthese war am 27. Mai auf allen Probeflächen beendet und die oberirdischen Pflanzenteile verwitterten.

Eine eindeutige Differenzierung in der Abfolge bestimmter phänologischer Stadien war nicht sichtbar. Jedoch waren hinsichtlich der aufgenommenen Deckung und Höhe des Bestandes deutliche Unterschiede erkennbar.

5.2.2.1. Bodenfeuchte

Flächen mit unterschiedlichem Bodenwassergehalt wiesen deutliche Unterschiede in der erreichten Bestandshöhe und -deckung auf (Abbildung 5-10):

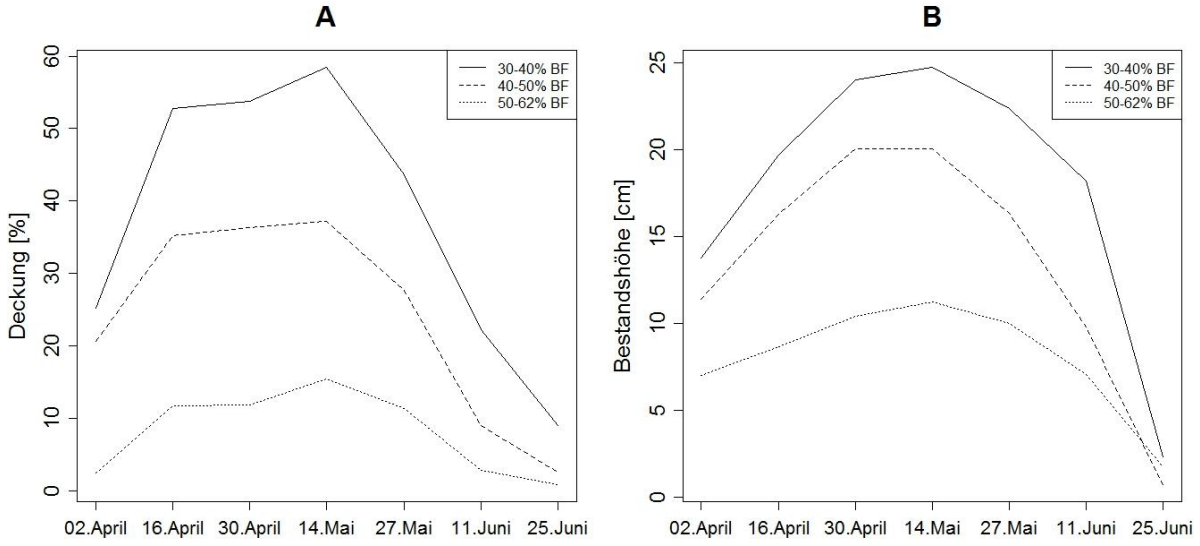

Abbildung 5-10: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlicher Bodenfeuchte (BF). Anzahl der Bestände in Gruppe 1 (30- 40% BF) =6, Gruppe 2 (40- 50% BF) =8, Gruppe 3 (50- 62% BF) =4.

Je trockener der Boden war, desto höher war die erreichte Deckung. Das gleiche Ergebnis ließ sich für die Bestandshöhe verzeichnen: je geringer die Bodenfeuchte, desto höher wuchsen die Pflanzen.

5.2.2.2. Lichtverhältnisse

Ebenso war, bezüglich unterschiedlicher Werte der Baumkronenöffnung, eine deutliche Veränderung der Bestandshöhe zu erkennen (Abbildung 5-11):

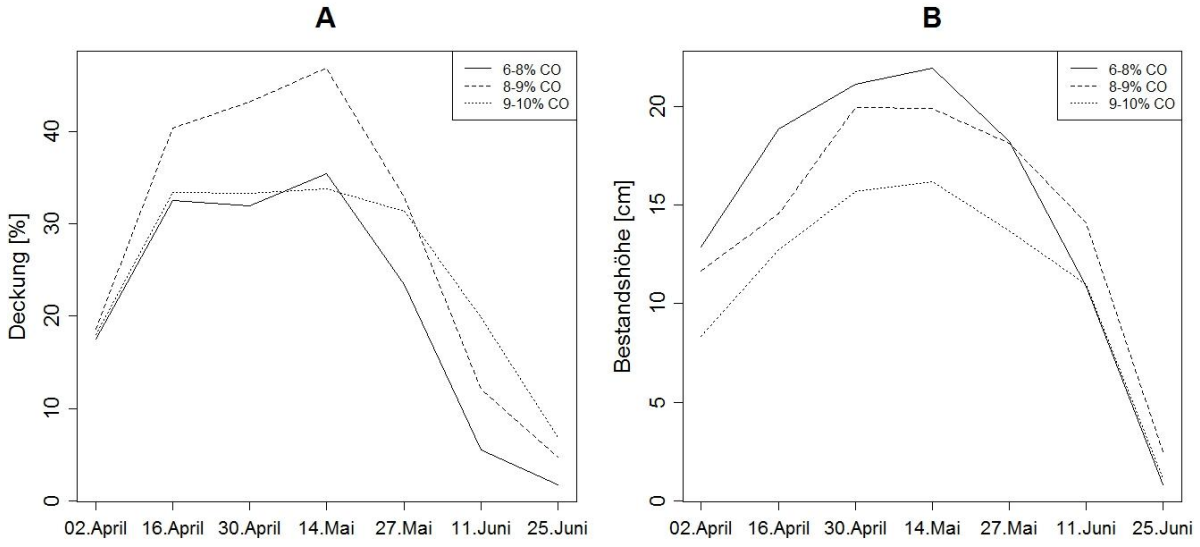

Abbildung 5-11: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlicher Baumkronenöffnung (CO – *canopy openness*). Anzahl der Bestände in Gruppe 1 (6- 8% CO) =7, Gruppe 2 (8- 9% CO) =6, Gruppe 3 (9- 10% CO) =5.

Je weniger Licht den Pflanzen zur Verfügung stand, desto größer wurden sie. Für die Deckung dagegen konnte kein einheitlicher Trend ermittelt werden. Den größten Deckungsanteil erreichten Pflanzen bei mittlerer Baumkronenöffnung.

Für den *total site factor* war eine deutlich differenzierte Antwort von *A. ursinum* auf unterschiedliche Lichtverhältnisse zu erkennen (Abbildung 5-12):

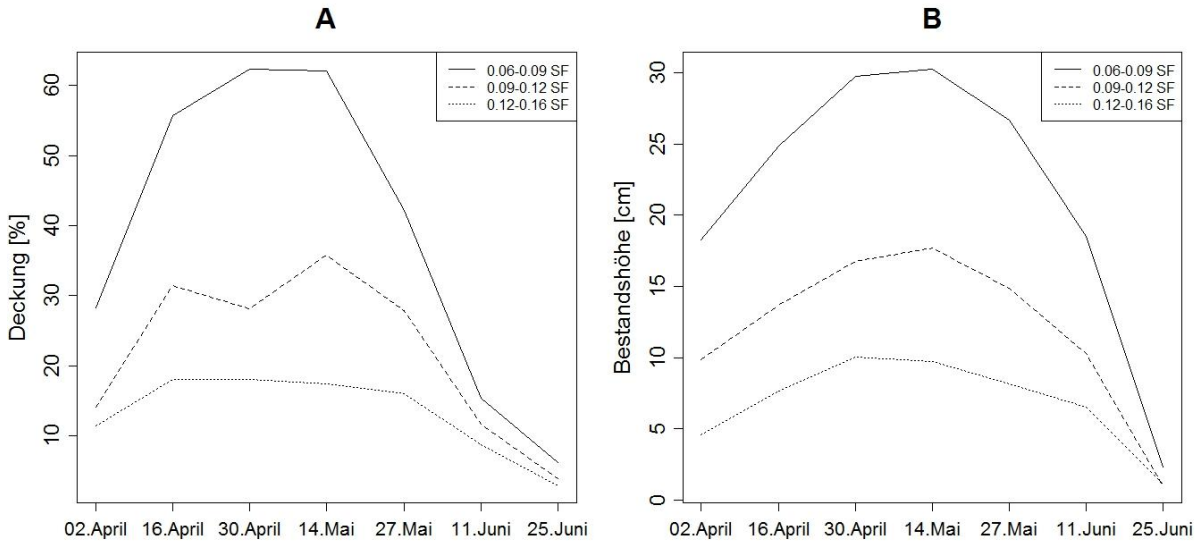

Abbildung 5-12: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlichem *total site factor* (SF). (Anzahl der Bestände in Gruppe 1 (0.06- 0.09 SF) =6, Gruppe2 (0.09- 0.12 SF) =7, Gruppe 3 (0.12- 0.16 SF) =5.

Je mehr Licht den Pflanzen zur Verfügung stand, desto geringer wurde die Deckung und desto niedriger war die Bestandshöhe.

5.2.2.3. PH-Wert

Bezüglich des pH-Wertes wurde die größte Deckung des Bärlauchs bei mittleren pH-Werten verzeichnet. Bei mittleren pH-Werten war auch die Bestandshöhe am größten (Abbildung 5-13).

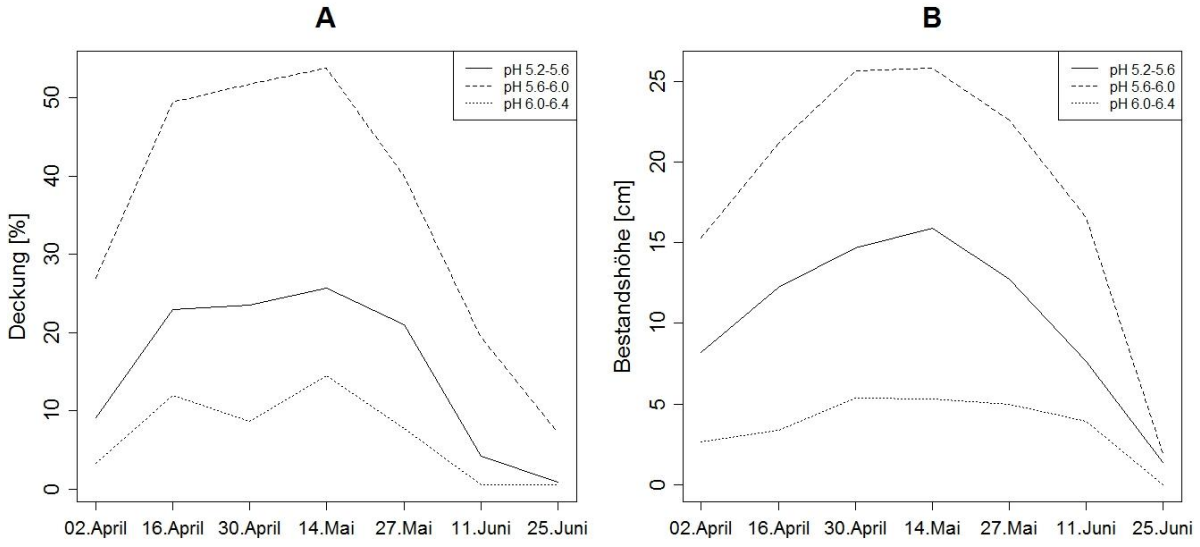

Abbildung 5-13: Zeitliche Entwicklung der A) Deckung und B) Bestandshöhe im Verlauf einer Vegetationsperiode in Probeflächen mit unterschiedlichem pH-Wert (pH). Anzahl der Bestände in Gruppe 1 (pH 5.2- 5.6) =5, Gruppe 2 (pH 5.6- 6.0) =10, Gruppe 3 (pH =6.0- 6.4) =3.

5.2.3. Populationsstruktur

5.2.3.1. Gesamtzahl von Individuen

Die Anzahl an Individuen, die in einer Probefläche (1 m^2) gezählt wurden, betrug im Mittel 234; der Median lag bei 165 Individuen. Als höchster Wert wurden 973 Individuen pro Quadratmeter gezählt (Abbildung 5-14).

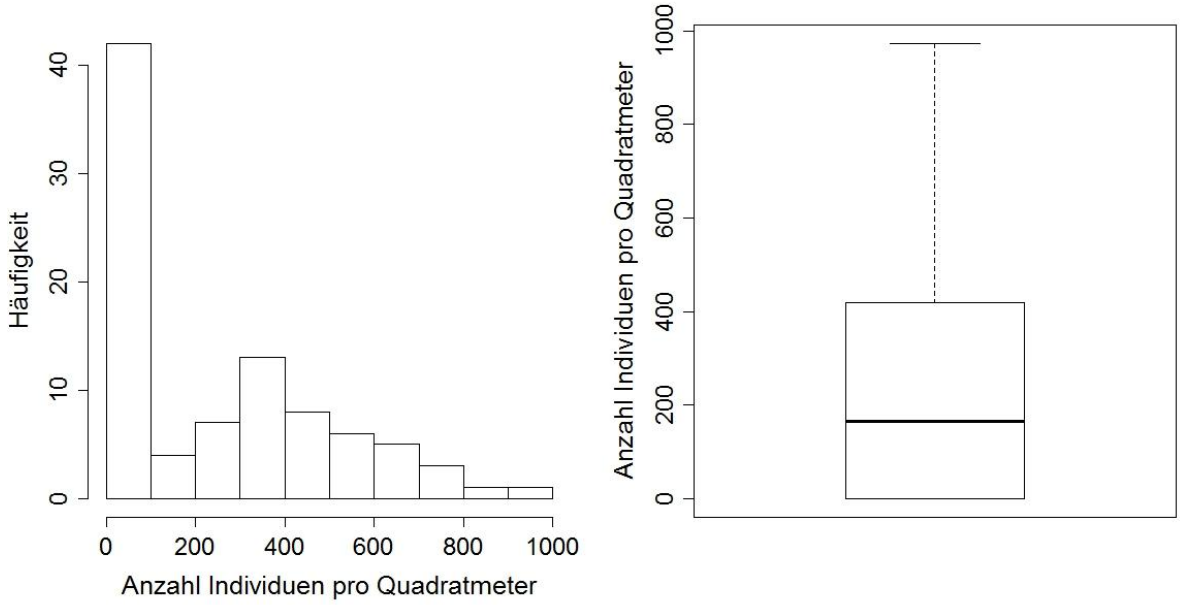

Abbildung 5-14: Häufigkeitsverteilung und Streuungsparameter der Abundanz des Bärlauchs.

Die Anzahl von Individuen pro Quadratmeter wurde durch folgende, potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-7):

Tabelle 5-7: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl adulter Individuen pro Quadratmeter von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim \beta_0 + \beta_1 X_{1i}$			
1	0	X_1 = *total site factor*	0.8448	3.801e-10***	Gauss
2	0.013	X_1 = Log(Baumkronenöffnung)	0.04397*	5.434e-08***	Gauss
3	0.02	X_1 = Sqrt(Baumkronenöffnung)	0.04247*	7.735e-08***	Gauss
4	0.04	X_1 = Baumkronenöffnung	0.04262*	4.583e-07***	Gauss
5	0.05	X_1 = Log(pH-Wert)	0.2772	2.181e-10***	Gauss
6	0.06	X_1 = Sqrt(pH-Wert)	0.2842	2.599e-10***	Gauss
7	0.08	X_1 = pH-Wert	0.2914	1.285e-09***	Gauss
8	0.31	X_1 = Log(Bodenfeuchte)	0.002169**	2.778e-09***	Gauss
9	0.35	X_1 = Sqrt(Bodenfeuchte)	0.001652**	7.852e-09***	Gauss
10	0.41	X_1 = Bodenfeuchte	0.001383**	9.347e-08***	Gauss

Das beste AIC- Modell (Nr.1) wies keinen signifikanten festen Effekt auf. Das bedeutet: der Einfluss des *total site factor*s verbesserte die Erklärungskraft des Modells im Vergleich zum Nullmodell nicht. Aus diesem Grund wurde das Modell nicht detailliert präsentiert, sondern

nur auf die Modelle mit signifikantem Koeffizienten eingegangen. Nach dem Sparsamkeitsprinzip wurden die etwa gleichwertigen, untransformierten Modelle 4 und 10 den transformierten Modellen vorgezogen (Tabelle 5-8, Abbildung 5-15):

Tabelle 5-8: Anzahl von Individuen pro Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
4	0.04	$y_i \sim \beta_0 + \beta_1 X_{1i}$		Gauss
		Modell-Eigenschaften		
		N	56	
		F-Test (feste Eff.)	0.04262*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	4.583e-07***	
		R^2_{SB}	-0.02	
		R^2_N	0.24	
		Feste Effekte		
		Intercept	27.60 (153.82)	
		X_1 = Baumkronenöffnung	37.89 (18.45)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	24936 (157.91)	
		Residual	26328 (162.26)	
10	0.41	$y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{1i}$		Gauss
		Modell-Eigenschaften		
		N	56	
		F-Test (feste Eff.)	0.001383**	
		LR-Test (zufällige Eff.)	9.347e-08***	
		R^2_{SB}	0.14	
		R^2_N	0.22	
		Feste Effekte		
		Intercept	741.231 (134.964)	
		X_1 = Bodenfeuchte	-9.751 (2.967)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	27080 (164.56)	
		Residual	22379 (149.59)	

Modell 4 erklärte die Anzahl von Individuen pro Quadratmeter als positiv korreliert mit der Baumkronenöffnung. Ein Anstieg der Baumkronenöffnung um 1% führte demnach zu einer

Erhöhung der Individuenzahl pro Quadratmeter um 38. Da für die Baumkronenöffnung nur Werte zwischen 5.0 und 11.5% im Auenwald gemessen wurden, war der Gesamteinfluss gering. Es wurden 25% der Varianz (R^2_N) durch das Modell erklärt.

Einen Anteil erklärter Varianz von 14% (R^2_{SB}), bzw. 22% (R^2_N) erzielte Modell 10, das die Individuenzahl als Funktion der Bodenfeuchte darstellte. Mit jeder zusätzlichen Einheit des Bodenwassergehaltes (1%) sank die Individuenzahl pro Quadratmeter um 10. Die Anzahl von Bärlauchpflanzen beim Mittelwert des Bodenwassergehaltes wurde durch das Modell auf 333 m^{-2} geschätzt und lag damit nahe dem realen Mittelwert von 377 (± 233) Individuen pro Quadratmeter.

Welcher der beiden Prädiktoren hatte den größeren Einfluss auf die Zahl von Pflanzen pro Quadratmeter? Eine zusätzliche Standardabweichung im Bodenwassergehalt führte zu einer Abnahme der Individuendichte um 97 m^{-2}. Eine Standardabweichung der Baumkronenöffnung steigerte die Individuenzahl um 60 m^{-2}.

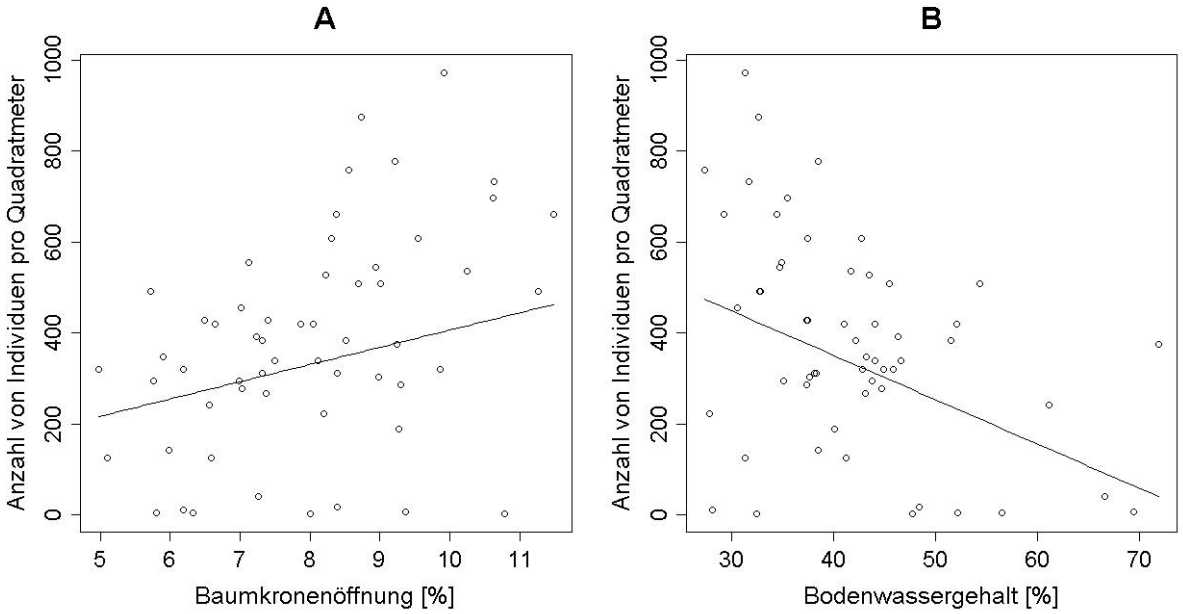

Abbildung 5-15: Beeinflussung der Anzahl von Individuen pro Quadratmeter durch A) die Baumkronenöffnung ($y \sim 27.60+37.89*X_{Baumkronenöffnung}$) und B) den Bodenwassergehalt ($y \sim 741.231-9.751*X_{Bodenwassergehalt}$).

Da die Abundanz-Werte normalverteilt und varianzhomogen waren, konnte eine hierarchische ANOVA durchgeführt werden. Das beste Modell erklärte die Variabilität innerhalb der Daten mit dem Bodenwassergehalt (Tabelle 5-9):

Tabelle 5-9: Anzahl von Individuen pro Quadratmeter: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Modell	$y_i \sim \beta_0 + \beta_1 X_{1i}$			
Modell-Eigenschaften				
N	56			
Adjusted R^2	0.59			
Feste Effekte				
Intercept	428.601 (189.247)			
X_1 = Bodenfeuchte	-9.683 (3.680)			
	Sum sq	**Mean Sq**	**F-Wert**	**Pr(>F)**
Fehler: within				
Bodenfeuchte	155755	155755	6.9226	0.01223*
Residual	854983	22500		
R^2	0.15			
Fehler: Bestände				
Bodenfeuchte	356233	356233	3.2913	0.0897
Residual	1623516	108234		
R^2	0.18			

Der Effekt des Bodenwassergehaltes trug signifikant zur Erklärung der Gesamtvarianz der Daten bei. Dagegen war der Effekt des Gruppierungsparameters (Bestände) nicht signifikant, erklärte jedoch 18% der Varianz zwischen den Beständen. Der Bodenwassergehalt war negativ korreliert mit der Anzahl von Individuen pro Fläche, sodass eine Erhöhung des Bodenwassergehaltes um 1% die Anzahl von Individuen um 10 m^{-2} senkte.

Keinen Einfluss auf die Anzahl von Individuen pro Quadratmeter hatten der pH-Wert und der *total site factor*, die ebenfalls getestet worden waren.

Für den gesamten Auenwald ergab sich bezüglich der Demografie der Population folgendes Muster (Abbildung 5-16): 88% der Individuen waren Adulte, gefolgt von 10% Juvenilen und 2% Keimlingen.

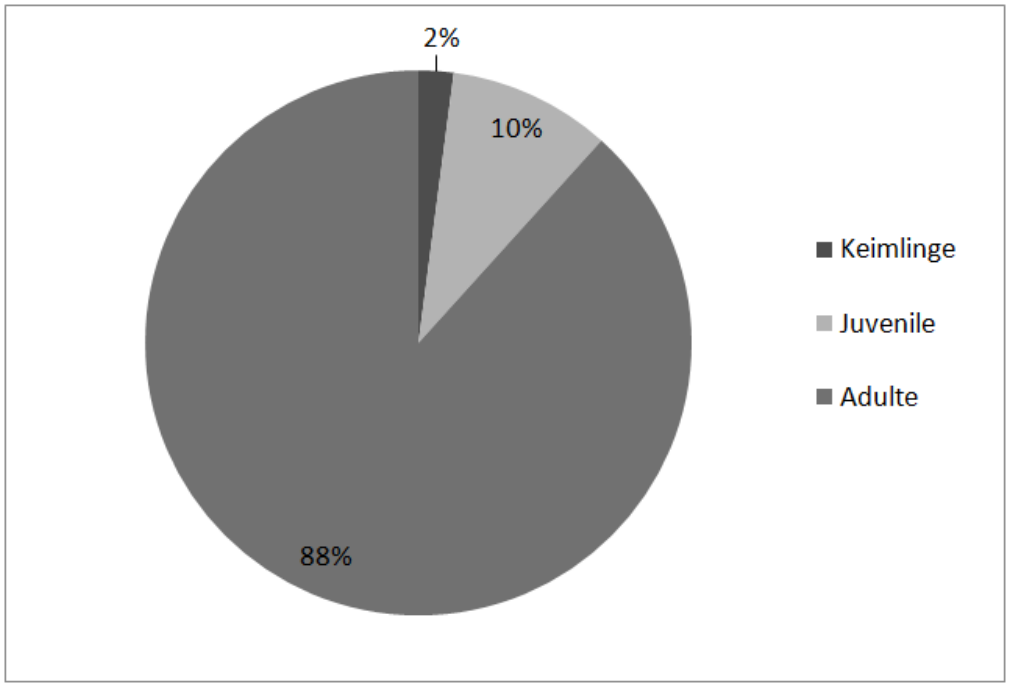

Abbildung 5-16: Gemittelte Populationsstruktur von *A. ursinum* im Auenwald.

5.2.3.2. Vorkommen oder Fehlen von Keimlingen

Das Auftreten von Keimlingen wurde durch drei potenziell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-10, Abbildung 5-17, Abbildung 5-18):

Tabelle 5-10: Vorkommen oder Fehlen von Keimlingen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
1.1	-	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \beta_2 X_{2i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	48	
		F-Test (feste Eff.)	0.0002388***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	0.1432	
		erklärte *deviance*	0.25	
		Feste Effekte		
		Intercept	2.174 (0.916)	
		X_1 = Zwiebelmasse	-0.685 (0.937)	
		X_2 = Bodenfeuchte	-0.074 (0.020)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0	
		Residual	0.156 (0.395)	

Fortführung Tabelle 5-10: Vorkommen oder Fehlen von Keimlingen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell	Fehlerfamilie	
1.2	-	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \beta_2 X_{2i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	48	
		F-Test (feste Eff.)	0.0002388 ***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	0.1154	
		erklärte *deviance*	0.25	
		Feste Effekte		
		Intercept	-1.325 (0.158)	
		X_1 = zentrierte Zwiebelmasse	-0.685 (0.937)	
		X_2 = zentrierte Bodenfeuchte	-0.074 (0.020)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	1.389e-12 (1.179e-06)	
		Residual	0.156 (0.395)	
2	0.44	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	48	
		F-Test (feste Eff.)	0.0001606***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	0.1700	
		erklärte *deviance*	0.21	
		Feste Effekte		
		Intercept	-0.715 (0.529)	
		X_1 = Zwiebelmasse	-0.753 (1.007)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0	
		Residual	0.187 (0.432)	

Fortführung Tabelle 5-10: Vorkommen oder Fehlen von Keimlingen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
3	10.4	$Pr(y_i=1) = logit^{-1}(\beta_0 + \beta_1 X_{1i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	82	
		F-Test (feste Eff.)	0.03835*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	0.01757*	
		Erklärte *deviance*	0.06	
		Feste Effekte		
		Intercept	1.588 (0.479)	
		X_1 = Bodenfeuchte	-0.083 (0.012)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	2.336e-16 (1.528e-08)	
		Residual	8.063e-02 (2.840e-01)	

Das beste AIC-Modell (Nr.1.1) beschrieb das Auftreten von Keimlingen als positiv korreliert mit der Zwiebelmasse und negativ korreliert mit der Bodenfeuchte. Eine Änderung in der Zwiebelmasse von 0.4 auf 0.5 g führte beim Mittelwert des Bodenwassergehaltes zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit Keimlinge zu finden um 1% (nicht gezeigt). Eine Zunahme des Bodenwassergehaltes von 40 auf 50% führte beim Mittelwert der Zwiebelmasse zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit Keimlinge vorzufinden um 11%. Eine Zunahme von 50 auf 60% Bodenfeuchte führte zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit um 7%. Um den Einfluss der beiden Prädiktoren einfacher miteinander vergleichen zu können, wurde das Modell mit zentrierten Prädiktoren nochmals angepasst (Nr.1.2, nicht abgebildet). Gelman und Hill (2006, S. 82) nutzen für die schnelle Abschätzung der Wahrscheinlichkeitsdifferenz bei einer Änderung des Prädiktors um eine Einheit die Regel, den Koeffizienten durch vier zu teilen.[9] Demnach führte beim Mittelwert der Bodenfeuchte eine Änderung der Zwiebelmasse um 0.1 g zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit Keimlinge zu finden um 17% (-0.685/ 4= -0.17125). Dagegen führte eine Zunahme der Bodenfeuchte um eine Einheit am Mittelwert der Zwiebelmasse zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit um 2% (-0.074/4= -0.0185).

[9] Die logistische Kurve ist am steilsten in ihrem Zentrum, an dem der Punkt $\alpha + \beta x = 0$, sodass der $logit^{-1}(\alpha + \beta x) = 0.5$. Der Anstieg der Kurve ist an diesem Punkt maximal und erreicht den Wert $\beta e^0 / (1+e^0)^2 = \beta/4$. Damit ist $\beta/4$ die maximale Differenz in Pr(y=1), die einer Änderung von x um eine Einheit entspricht.
Die Koeffizienten (ausser dem des konstanten Terms) können durch 4 geteilt werden um eine obere Grenze für die vorhergesagte Differenz der Wahrscheinlichkeit bei einer Änderung von x um eine Einheit abzuschätzen (Gelman und Hill 2006, S.82).

Der Effekt des zufälligen Effektes war nicht signifikant, er blieb jedoch im Modell, da der Gewinn durch das vereinfachte Modell vernachlässigbar wäre: “I would leave it [einen zufälligen Effekt, M.L.] in whether or not it is significant. […] Note that as expected all the fixed effect parameters are estimated identically under lmer und lm ... the reason to drop it would be to have the convenience of not dealing with mixed effects at all.” (Bolker 2010).

Die beiden Prädiktoren aus Modell 1 waren als Faktoren von Einzelmodellen ebenfalls in der Auswahl potenziell bester Modelle enthalten. Der Anteil erklärter *deviance* für die Modelle mit nur Bodenwassergehalt (Nr. 3, erklärte *deviance*= 6%) und nur Zwiebelmasse (Nr. 2, erklärte *deviance* = 21%) war jedoch geringer als bei dem großen Modell (Nr. 1.2, erklärte *deviance* = 25%).

Modell 2 folgend, führte eine Zunahme der Zwiebelmasse von 0.4 auf 0.5g zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit, dass Keimlinge gefunden werden um 1%. Der Koeffizient war nicht signifikant. Beim Mittelwert der Zwiebelmasse betrug die Wahrscheinlichkeit Keimlinge zu finden 25%.

Nach Modell 3 führte die Änderung des Bodenwassergehaltes von 40 auf 50% zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit, dass Keimlinge gefunden werden von 8%. Bei einer Änderung der Bodenfeuchte von 50 auf 60% sank die Wahrscheinlichkeit um 4%. Beim Mittelwert des gemessenen Bodenwassergehaltes war die Wahrscheinlichkeit Keimlinge zu finden 13%.

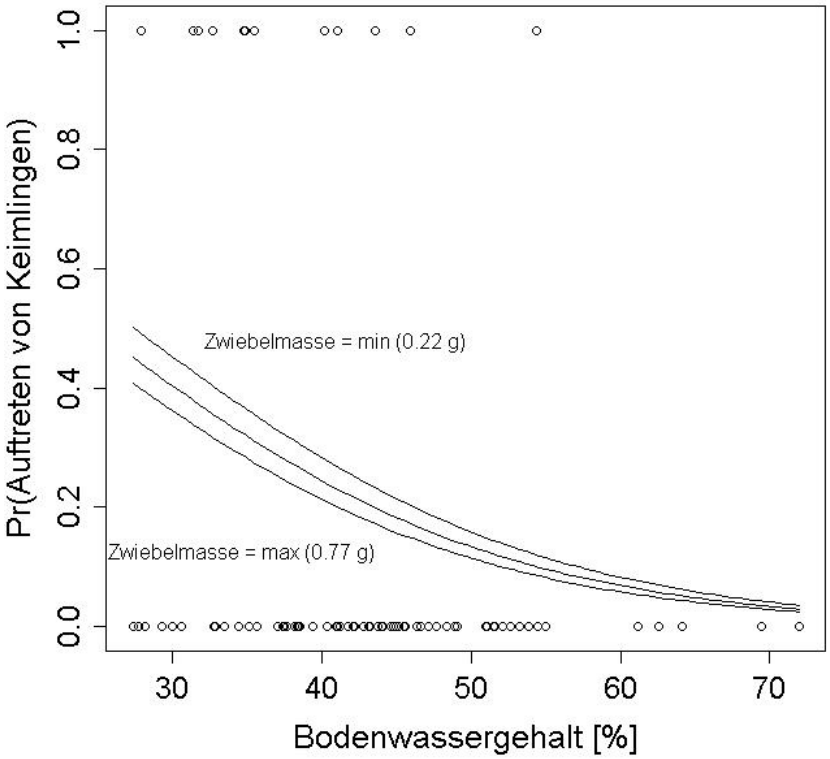

Abbildung 5-17: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Keimlingen in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt und bei verschiedenen Werten für die Zwiebelmasse – *dargestellt ist das nicht-standardisierte Modell*: (Pr(y=1) = 2.174-0.074*$X_{Bodenwassergehalt}$-0.685*$X_{Zwiebelmasse}$).

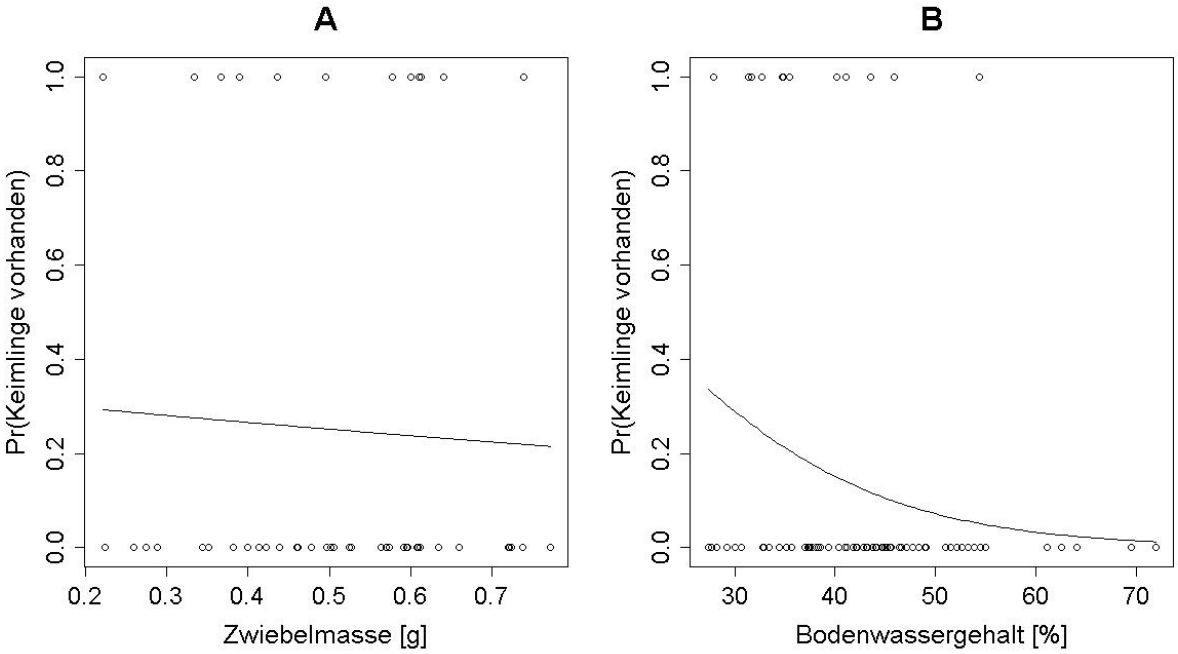

Abbildung 5-18: Beeinflussung der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter durch A) die Zwiebelmasse (Pr(y=1) = -0.715-0.753*$X_{Zwiebelmasse}$) und B) den Bodenwassergehalt (Pr(y=1) = 1.588-0.083*$X_{Bodenwassergehalt}$).

Keinen Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Keimlingen hatten *der total site factor* und der pH-Wert. Die Abundanz und Anzahl der Blüten pro Infloreszenz konnten nicht auf ihre Wirkung getestet werden, da für beide nur eine Probefläche vorhanden war, in der Keimlinge fehlten.

5.2.3.3. Anzahl von Keimlingen

Die Anzahl von Keimlingen in einer Dauerprobefläche wurde durch folgende potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-11):

Tabelle 5-11: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔQAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))			quasi-Poisson
1	0	X_1 = *Total site factor*	0.02125*	3.602e-09***	quasi-Poisson
2	0.68	X_1 = PH-Wert	0.1444	4.462e-09***	quasi-Poisson
3	1.67	X_1 = Blüten pro Infloreszenz	1	6.968e-09***	quasi-Poisson
4	1.19	X_1 = Baumkronenöffnung	1	6.818e-09***	quasi-Poisson
5	1.20	X_1 = Log(Bodenfeuchte)	1	7.186e-09***	quasi-Poisson
6	1.21	X_1 = Sqrt(Bodenfeuchte)	1	7.23e-09***	quasi-Poisson
7	1.22	X_1 = Bodenfeuchte	1	7.352e-09***	quasi-Poisson

Da nur Modell 1 einen signifikanten festen Effekt aufwies, wird es nachfolgend detailliert vorgestellt (Tabelle 5-12, Abbildung 5-19):

Tabelle 5-12: Anzahl von Keimlingen je Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔQAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))		quasi-Poisson
		Modell-Eigenschaften		
		N	12	
		F-Test (feste Eff.)	0.02125*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	3.602e-09***	
		R^2_{SB}	0.07	
		R^2_N	0.45	
		Feste Effekte		
		Intercept	-0.071 (0.916)	
		X_1 = *total site factor*	11.471 (8.273)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0	
		Residual	3.159 (1.776)	

Das beste AIC-Modell beschrieb die Anzahl von Keimlingen als eine Funktion des Lichtes: mit zunehmender Lichtintensität stieg die Anzahl von Keimlingen. Der Koeffizient des *total site factor*s war jedoch nicht mehr als 2 Standardfehler entfernt von Null und somit nicht signifikant. Eine Änderung des *total site factor*s um 0.01 führt zu einer geschätzten Zunahme der Keimlingszahl um 12%.

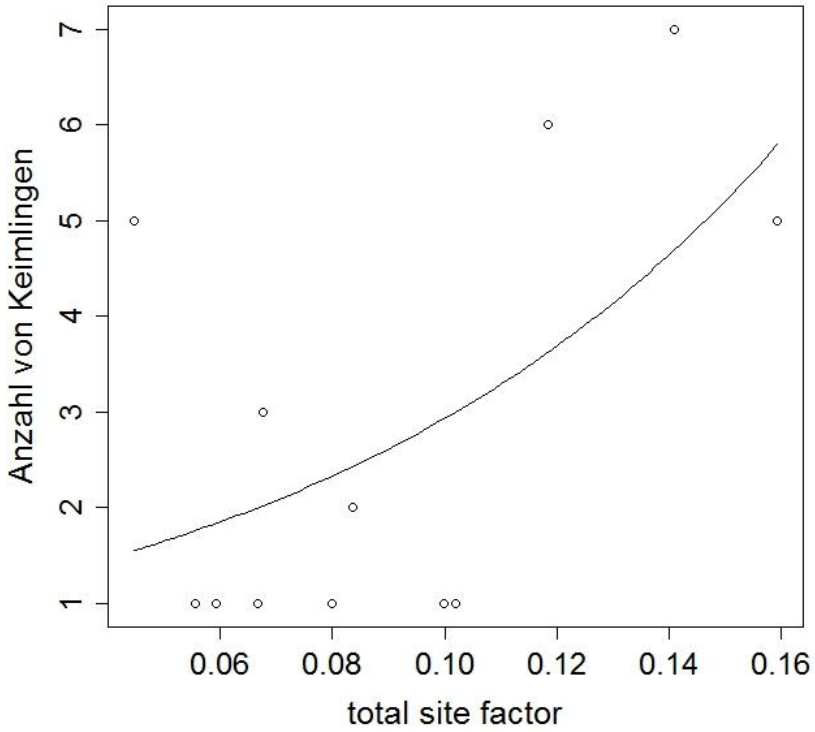

Abbildung 5-19: Beeinflussung der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter durch den *total site factor* ($y \sim -0.071+11.471*X_{total\ site\ factor}$). Messungen beziehen sich auf eine Fläche von 0.4 m^2.

Keinen signifikanten Einfluss auf die Anzahl von Keimlingen hatten die Bodenfeuchte, die Baumkronenöffnung, der pH-Wert, sowie die Zwiebelmasse und die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz.

5.2.3.4. Vorkommen oder Fehlen von Juvenilen

Um das Vorkommen oder Fehlen von Juvenilen in einer Dauerprobefläche zu beschreiben wurde unter Anwendung der Regeln (s.o.) ein Modell ermittelt. Das Modell erklärte das Auftreten Juveniler anhand der Zwiebelmasse. Um zusätzlich den Einfluss abiotischer Faktoren zu erfassen, wurde das beste Modell, das allein mit abiotischen Faktoren erstellt wurde, ebenfalls vorgestellt (Tabelle 5-13, Abbildung 5-20):

Tabelle 5-13: Vorkommen oder Fehlen juveniler Pflanzen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	47	
		F-Test (feste Eff.)	1.867e-11***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	0.07789	
		Erklärte *deviance*	0.44	
		Feste Effekte		
		Intercept	-3.804 (0.615)	
		X_1 = Zwiebelmasse	-6.412 (1.110)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	8.1145e-17 (9.0081e-09)	
		Residual	0.1839 (0.4288)	
2.1	29.95	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i} * \beta_2 X_{2i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	82	
		F-Test (feste Eff.)	0.01019*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	9.886e-05	
		Erklärte *deviance*	0.11	
		Feste Effekte		
		Intercept	115.473 (9.760)	
		X_1 = Baumkronenöffnung	-19.675 (1.699)	
		X_2 = pH-Wert	-13.775 (1.160)	
		Baumkronenöffnung: pH-Wert	2.323 (0.201)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.193 (0.439)	
		Residual	0.055 (0.235)	

Fortführung Tabelle 5-13: Vorkommen oder Fehlen juveniler Pflanzen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
2.2	29.95	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i} * \beta_2 X_{2i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	82	
		F-Test (feste Eff.)	0.01019*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	9.886e-05	
		Erklärte *deviance*	0.11	
		Feste Effekte		
		Intercept	-1.084 (0.127)	
		X_1 = zentrierte Baumkronenöffnung	-0.475 (0.312)	
		X_2 = zentrierter pH-Wert	-0.475 (0.062)	
		Zentrierte Baumkronenöffnung: Zentrierter pH-Wert	2.323 (0.201)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.193 (0.439)	
		Residual	0.055 (0.235)	

Das beste AIC-Modell erklärte das Auftreten von Juvenilen als Funktion der Zweibelmasse (Modell 1) mit einer erklärten *deviance* von 44%. Eine erhöhung der Zwiebelmasse von 0.4 auf 0.6 g verringerte die Wahrscheinlichkeit des Auftretens Juveniler um 28%. Beim Mittelwert der Zwiebelmasse betrug die Wahrscheinlichkeit, dass Juvenile auftraten, 63%.

Das beste Modell mit abiotischen Faktoren erklärte 11% der *deviance* (nicht dargestellt). Es wirkten sich sowohl Baumkronenöffnung als auch pH-Wert negativ auf die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Juvenilen aus. Das Modell beinhaltete eine Interaktion aus pH-Wert und Baumkronenöffnung, was die Interpretation erschwert, da der Koeffizient eines Prädiktors nur interpretierbar ist im Licht des zweiten Prädiktors. Ein pH-Wert von 0 kann nicht auftreten, sodass der Koeffizient der Baumkronenöffnung nicht sinnvoll interpretierbar war. Aus diesem Grund wurde das Modell nochmals angepasst mit zentrierten Prädiktoren (Nr. 2.2). Beim Mittelwert des pH-Wertes führte jede Erhöhung der Baumkronenöffnung um 1% zu einer verminderten Wahrscheinlichkeit des Auftretens juveniler Pflanzen um 12% (-0.475/ 4= -0.11875). Beim Mittelwert der Baumkronenöffnung führte jede Erhöhung des pH-Wertes um 1 zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit um ebenfalls 12%. Der Koeffizient der Interaktion bedeutete zum einen, dass für jede zusätzliche

Einheit der Baumkronenöffnung der Wert 2.323 zum Koeffizienten des pH-Wert hinzu addiert wurde. Der negative Einfluss des pH-Wertes konvertierte in einen positiven für Probeflächen mit höherer Baumkronenöffnung. Zum anderen bedeutet die Interaktion, dass für jede zusätzliche Einheit des pH-Wertes der Wert 2.323 zum Koeffizienten der Baumkronenöffnung hinzu kam. Der negative Einfluss der Baumkronenöffnung wurde zu einem positiven für Standorte mit hohem pH-Wert.

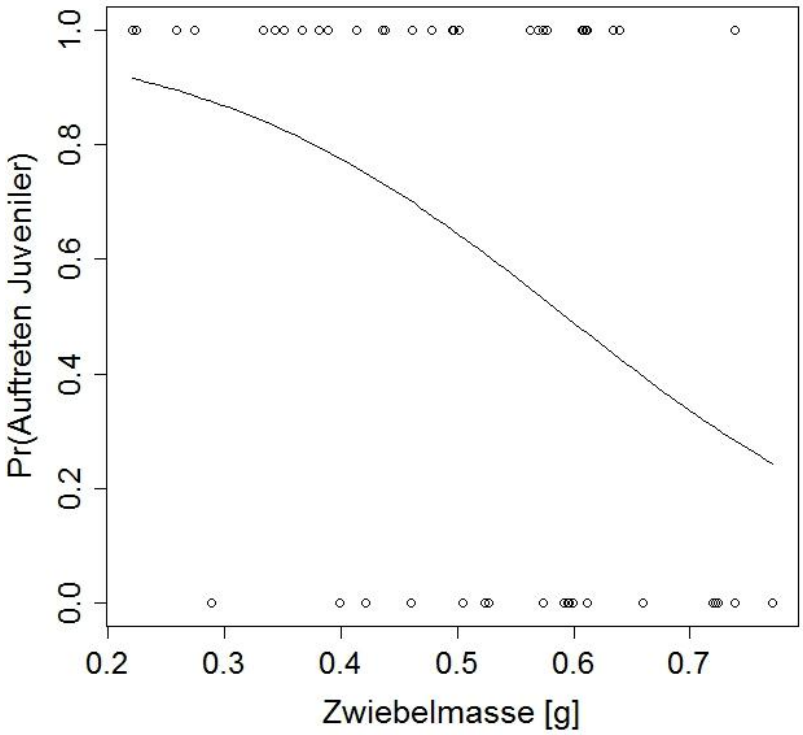

Abbildung 5-20: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von juvenilen Individuen in Abhängigkeit von der Zwiebelmasse (Pr(y=1) = -3.804-6.412*$X_{Zwiebelmasse}$).

Keinen signifikanten Einflussauf die Wahrscheinlichkeit des Autretens von Juvenilen hatten der *total site factor*, die Bodenfeuchte, sowie die Abundanz und die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz.

5.2.3.5. Anzahl von Juvenilen

Traten in einer Dauerprobefläche juvenile Individuen auf, so wurde deren Anzahl durch das folgende Modell am besten beschrieben (Tabelle 5-14, Abbildung 5-21):

Tabelle 5-14: Anzahl juveniler Pflanzen - detaillierter Präsentation des ermittelten Modells. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	Log (y_i) ~ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))		quasi-Poisson
		Modell-Eigenschaften		
		N	30	
		F-Test (feste Eff.)	2.061e-2**	
		LR-Test (zufällige Eff.)	6.515e-13***	
		R^2_{SB}	0.33	
		R^2_N	0.29	
		Feste Effekte		
		Intercept	-2.157 (0.780)	
		X_1 = Baumkronenöffnung	0.278 (0.090)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.000	
		Residual	0.556 (0.746)	

Der Anteil Juveniler war positiv korreliert mit der Baumkronenöffnung. Eine Änderung der Baumkronenöffnung um 1% führte zu einer Erhöhung der Juvenilen pro Flächeneinheit (0.4 m^2) um 32%. Das Modell erklärte 33% (R^2_{SB}), bzw. 29% (R^2_N) der Varianz innerhalb der Daten.

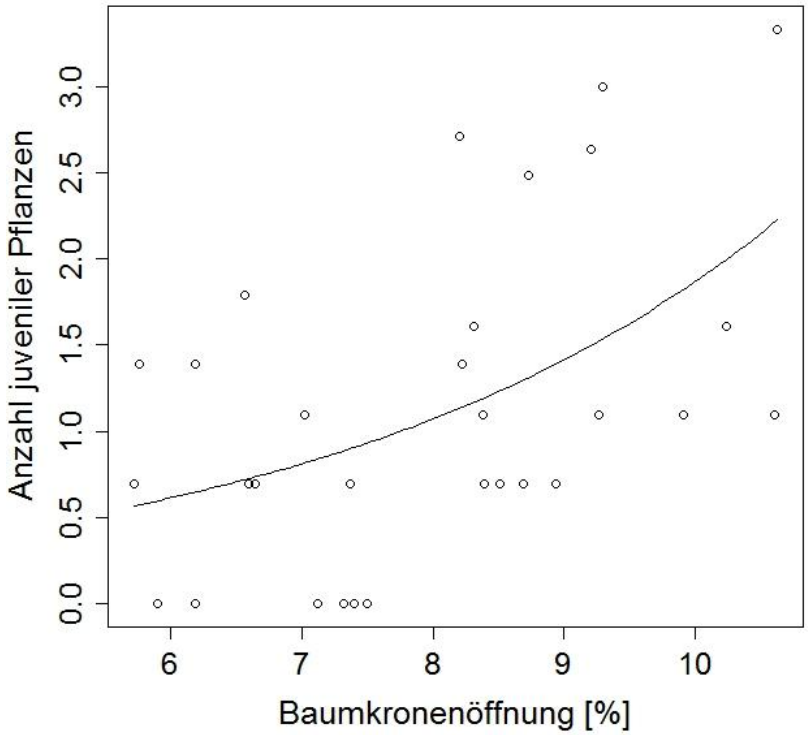

Abbildung 5-21: Beeinflussung der Anzahl Juveniler pro Quadratmeter durch die Baumkronenöffnung ($y \sim -2.157+0.278*X_{Baumkronenöffnung}$). Messungen beziehen sich auf eine Fläche von 0.4 m^2.

5.2.3.6. Vorkommen oder Fehlen von Adulten

Um das Vorkommen oder Fehlen von Adulten in einer Dauerprobefläche zu beschreiben, wurde unter Anwendung der o.g. Regeln ein einziges Modell ermittelt (Tabelle 5-15, Abbildung 5-22):

Tabelle 5-15: Vorkommen oder Fehlen adulter Pflanzen - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔQAIC	Modell		Fehlerfamilie
1.1	69.39	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \beta_2 X_{2i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	82	
		F-Test (feste Eff.)	6.145e-4***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	1.329e-8***	
		Erklärte *deviance*	0.15	
		Feste Effekte		
		Intercept	14.353 (0.064)	
		X_1 = Bodenfeuchte	-0.247 (0.001)	
		X_2 = *Total site factor*	-21.331 (0.153)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.004 (0.066)	
		Residual	0.0002 (0.012)	

Sowohl feste, als auch zufällige Effekte trugen signifikant zur Erklärung bei, ob Adulte in einer Dauerprobefläche vorhanden waren oder fehlten. Die Koeffizienten des Bodenwassergehalts und des *total site factor*s waren mehr als zwei Standardfehler entfernt von Null und somit ebenfalls signifikant. Je heller ein Standort war, und je feuchter, desto geringer war die Wahrscheinlichkeit adulte Pflanzen vorzufinden. Für den Mittelwert des gemessenen *total site factor*s und Bodenwassergehaltes aller Dauerprobeflächen betrug die Wahrscheinlichkeit Bärlauch zu finden 81%. Eine Änderung der Bodenfeuchte von 40 auf 50% führte beim Mittelwert der Zwiebelmasse (0.3 g) zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit Adulte zu finden um 48%. Eine Änderung der Bodenfeuchte von 50 auf 60% führte zu einer Abnahme um 36%.

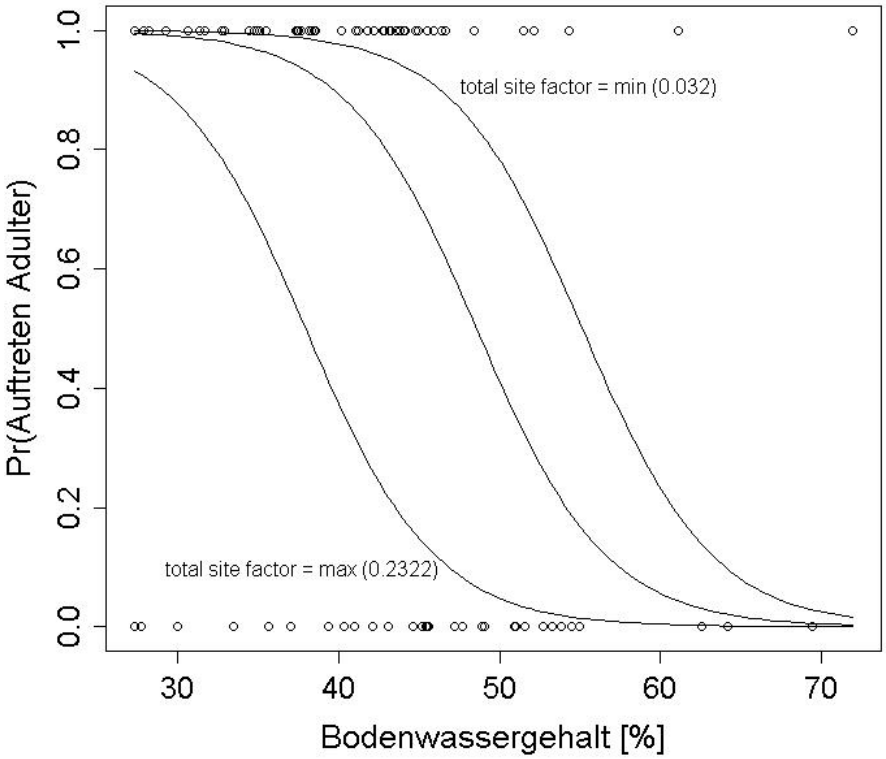

Abbildung 5-22: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von adulten Individuen in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt und bei verschiedenen Werten für den *total site factor* (Pr(y=1) = 14.353-0.247*$X_{Bodenwassergehalt}$-21.331*$X_{total\ site\ factor}$).

Keinen signifikanten Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit des Auftretens Adulter hatten der pH-Wert und die Baumkronenöffnung. Der Einfluss biotischer Parameter wurde nicht getestet. Beispielsweise bestimmten die Adulten als häufigste demografische Gruppe auch maßgeblich die Abundanz, sodass eine Verbindung zu erwarten, aber nicht aussagekräftig war.

5.2.3.7. Anzahl von Adulten

Traten in einer Dauerprobefläche adulte Individuen auf, so wurde deren Anzahl durch folgende potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-16):

Tabelle 5-16: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl adulter Individuen pro Flächeneinheit von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))			
1	0	X_1 = pH-Wert	0.01088*	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
2	0.136	X_1 = Baumkronenöffnung	0.03174*	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
3	0.177	X_1 = *total site factor*	0.05452	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
4	0.461	X_1 = Bodenfeuchte	0.08607	< 2.2e-16***	quasi-Poisson

Da nur Modell 1 und 2 einen signifikanten festen Effekt besaßen, wurden diese beiden detailliert vorgestellt (Tabelle 5-17, Abbildung 5-23):

Tabelle 5-17: Anzahl Adulter pro Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	0	$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))		quasi-Poisson
		Modell-Eigenschaften		
		N	49	
		F-Test (feste Eff.)	1.088e-2*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	<2.2e-16***	
		R^2_{SB}	0.04	
		R^2_N	0.13	
		Feste Effekte		
		Intercept	5.128 (6.570)	
		X_1 = pH-Wert	-0.337 (1.152)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	1.567 (1.252)	
		Residual	75.136 (8.668)	

Fortführung Tabelle 5-17: Anzahl Adulter pro Quadratmeter - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
2	0.14	$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))		quasi-Poisson
		Modell-Eigenschaften		
		N	49	
		F-Test (feste Eff.)	3.174e-2*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	< 2.2e-16***	
		R^2_{SB}	0.04	
		R^2_N	0.09	
		Feste Effekte		
		Intercept	2.810 (1.685)	
		X_1 = Baumkronenöffnung	0.050 (0.200)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	1.393 (1.180)	
		Residual	75.775 (8.705)	

Modell 1 erklärte die Anzahl Adulter als Funktion des pH-Wertes mit einer negativen Korrelation. Zwar war der feste Effekt des Modells signifikant, der Koeffizient des pH--Wertes war es nicht, was sich auch in dem geringen Anteil erklärter Varianz von 4- 13% spiegelte. Eine Erhöhung des pH-Wertes um 0.1 führte zu einer geschätzten Abnahme von adulten Pflanzen je 0.4 m^2 um 3%.

Modell 2 legte die Abhängigkeit der Anzahl adulter Pflanzen von der Baumkronenöffnung offen. Bei einer Erhöhung der Baumkronenöffnung um eine Einheit wurde eine Erhöhung der Anzahl Adulter um 5% geschätzt. Angesichts des engen Wertebereiches der Baumkronenöffnung (1. Quartil: 7.2%, 3. Quartil: 9.3%) war der Gesamt-Einfluss jedoch gering. Der Koeffizient des Prädiktors war nicht signifikant und der Anteil erklärter Varianz klein mit 3- 9%.

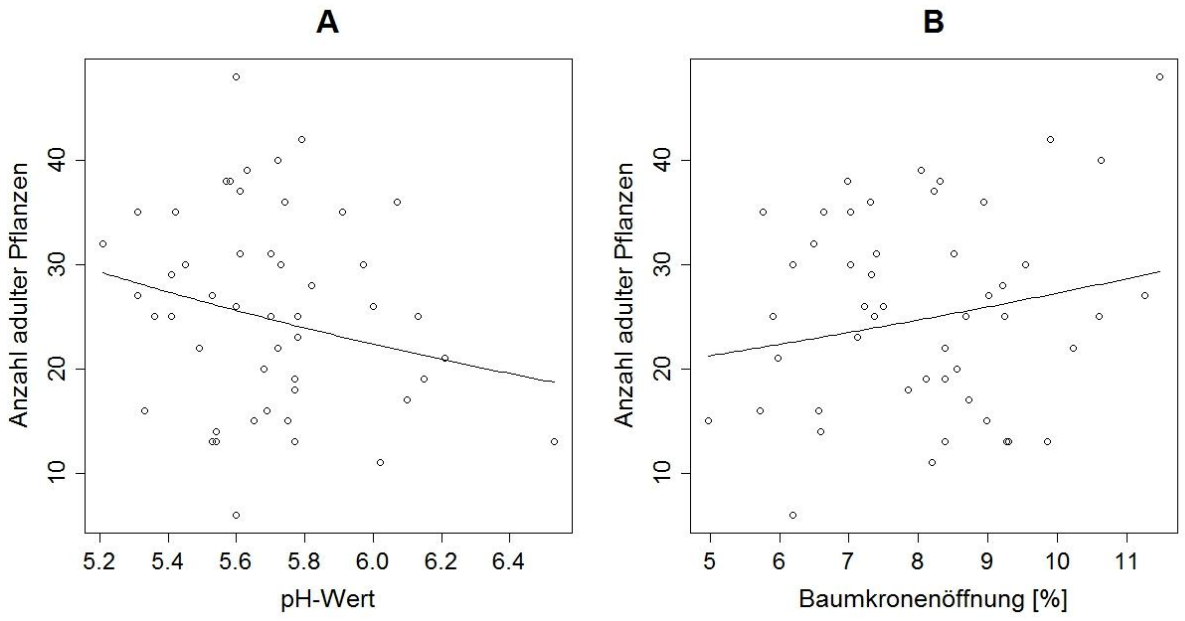

Abbildung 5-23: Beeinflussung der Anzahl von Adulten pro Flächeneinheit durch A) den pH-Wert des Bodens (y ~ 5.128-0.337*$X_{pH\text{-}Wert}$) und B) die Baumkronenöffnung (y ~ 2.810 +0.050*$X_{Baumkronenöffnung}$). Messungen beziehen sich auf eine Fläche von 0.4 m^2.

5.2.4. Reproduktion

5.2.4.1. Häufigkeit der verschiedenen Reproduktionsarten in der Population

Hinsichtlich des Reproduktionsmodus konnte folgende Verteilung ermittelt werden (Abbildung 5-24):

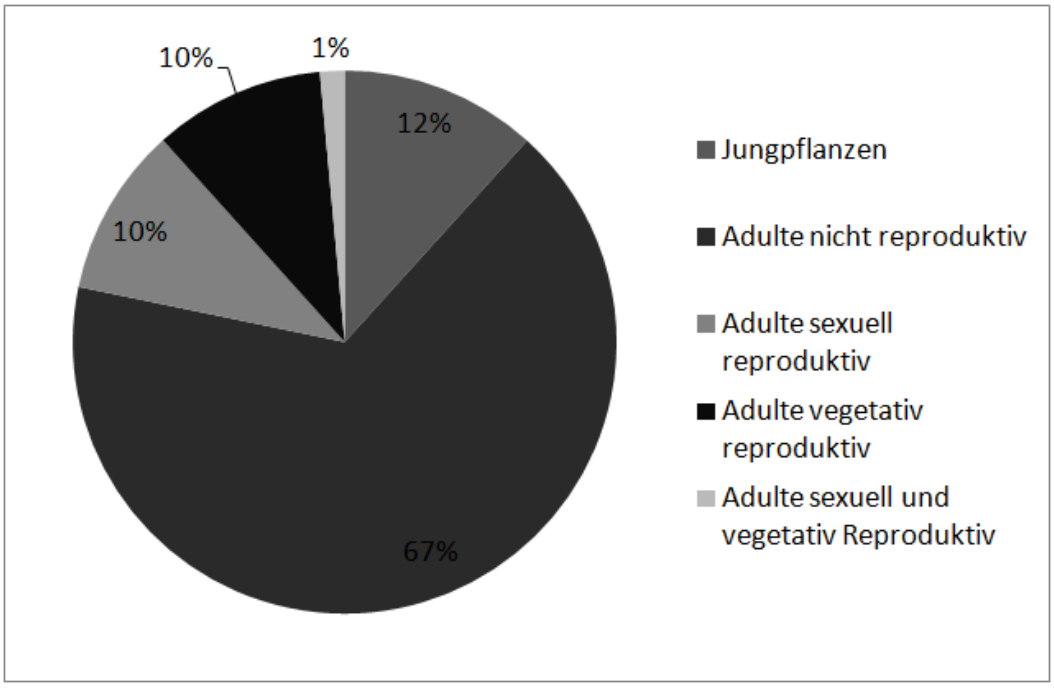

Abbildung 5-24: Durchschnittliche Verteilung von Reproduktionsmodi in der Population.

67% der Pflanzen in einer Population waren adult, aber nicht reproduktiv. Das entspricht einem Anteil von 75% nicht Reproduktiver bei den potentiell reproduktionsfähigen Pflanzen. Pflanzen mit entweder sexueller oder vegetativer Reproduktion traten in der Population gleichhäufig auf mit jeweils 10% Anteil. 1% der Pflanzen in einer Population konnten sowohl Tochterzwiebeln bilden, als auch Infloreszenzen. Damit ergab sich ein Anteil vegetativer und sexueller Reproduktion von jeweils 11% an der Gesamtpopulation. Das entspricht einem Anteil sexuell reproduktiver Individuen von 13% bei den Adulten; vegetativ reproduktiv waren 14% der potentiell reproduktionsfähigen Individuen (nicht dargestellt).

5.2.4.2. Vorkommen oder Fehlen sexueller Fortpflanzung–Infloreszenzbildung

Die Wahrscheinlichkeit, dass sexuelle Vermehrung in einer Probefläche auftrat, wurde durch folgende beiden Modelle beschrieben (Tabelle 5-18, Abbildung 5-25):

Tabelle 5-18: Auftreten sexueller Fortpflanzung - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	90	
		F-Test (feste Eff.)	2.907e-2**	
		LR-Test (zufällige Eff.)	4.028e-08***	
		erklärte *deviance*	0.05	
		Feste Effekte		
		Intercept	2.852 (0.237)	
		X_1 = *Total site factor*	-18.360 (1.764)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.275 (0.524)	
		Residual	0.041 (0.202)	
2	1.01	$Pr(y_i=1) = logit^{-1} (\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$+(var3|Bestände)		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	90	
		F-Test (feste Eff.)	3.396e-2**	
		LR-Test (zufällige Eff.)	2.573e-08***	
		erklärte *deviance*	0.05	
		Feste Effekte		
		Intercept	2.669 (0.384)	
		X_1 = Baumkronenöffnung	-0.217 (0.057)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	1.00 (1.00)	
		Baumkronenöffnung	0.030 (0.172)	
		Residual	0.016 (0.126)	

Beide Modelle dokumentierten den Einfluss des Lichtangebots auf die Bildung von Infloreszenzen: Je heller ein Standort war, desto geringer war die Wahrscheinlichkeit, dass sexuelle Reproduktion auftrat. In Modell 1 sank die Wahrscheinlichkeit, der Infloreszenzbildung bei einer Änderung des *total site factors* von 0.1 auf 0.15 um 21%. In Modell 2 sank die Wahrscheinlichkeit sexueller Reproduktion bei einer Änderung der Baumkronenöffnung von 8 auf 9% um 4%. Die Wahrscheinlichkeit, dass Infloreszenzen gebildet wurden, betrug sowohl für den Mittelwert des gemessenen *total site factor*, als auch für den Mittelwert der

gemessenen Baumkronenöffnung 71%.

Beide Modelle wiesen zwar einen signifikanten Korrelationskoeffizienten für den Prädiktor auf, der Anteil erklärter *deviance* war mit 5% dennoch gering.

Zu beachten ist, dass es sich bei Modell 2 um ein *random-slope*- Modell handelt. Das heisst, Effekte der erklärenden Variablen variierten zwischen den einzelnen Gruppen der Gruppierungsvariablen im zufälligen Effekt (d.h. den einzelnen Beständen des Auenwaldes). Sowohl der Schnittpunkt mit der y- Achse, als auch der Anstieg der Regressionsgeraden konnten in diesem Fall variieren. Für alle anderen Modelle war ein *random-intercept*- Modell laut AIC- Wert besser geeignet um die Daten zu beschreiben. Bei diesen Modellen wurden die Effekte der erklärenden Variablen als gleich angenommen für jeden Bestand der Gruppierungsvariablen im *random-effects*- Term. In diesem Fall variierte nur der Schnittpunkt mit der y- Achse zwischen den Beständen.

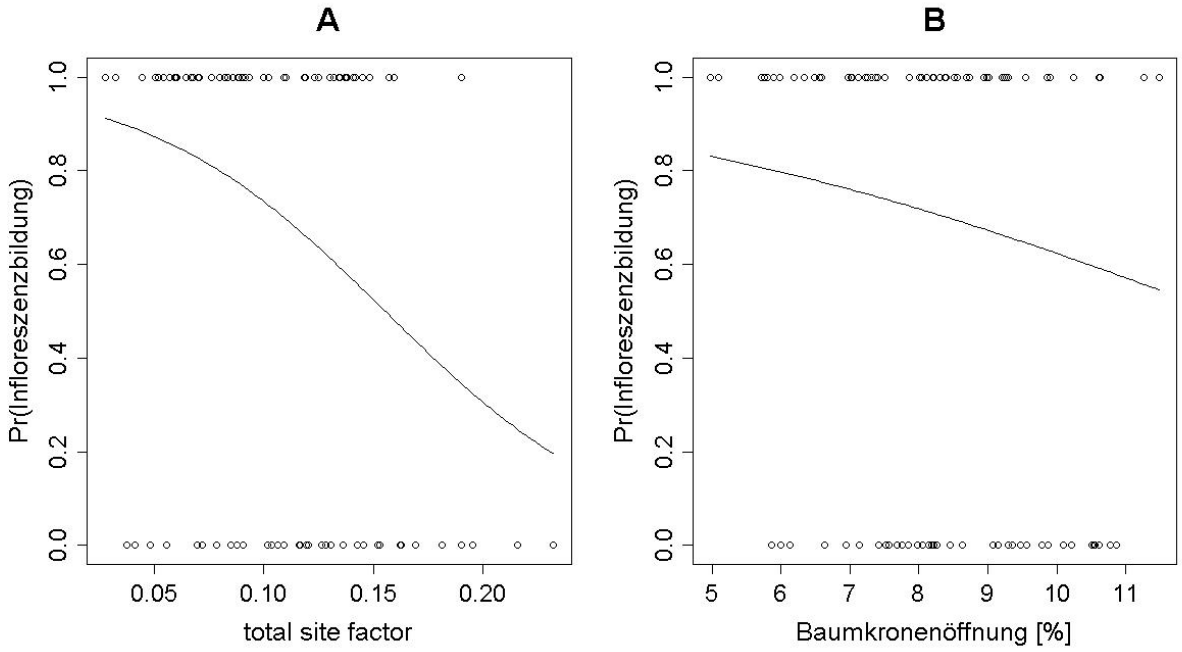

Abbildung 5-25: Wahrscheinlichkeit der Bildung von Infloreszenzen in Abhängigkeit vom A) total *total site factor* (Pr(y=1) = 2.852-18.360*$X_{total\ total\ site\ factor}$) und B) der Baumkronenöffnung (Pr(y=1) = 2.669-0.217*$X_{Baumkronenöffnung}$).

Keinen Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens oder Fehlens sexueller Reproduktion hatten die Bodenfeuchte und der pH-Wert. Der Einfluss der Zwiebelmasse konnte nicht modelliert werden, da es nur eine Dauerprobefläche gab, in der eine Zwiebelmasse bestimmt worden war, aber keine Infloreszenz gebildet.

5.2.4.3. Anzahl der Blüten je Infloreszenz

Die Anzahl von Blüten, die pro Infloreszenz gebildet wurde, wurde durch folgende potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-19):

Tabelle 5-19: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl von Blüten je Infloreszenz von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))			quasi-Poisson
1	0	X_1 = Log(Zwiebelmasse)	0.003764**	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
2	0.07	X_1 = Zwiebelmasse	0.004443**	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
3	1.60	X_1 = Log(site fact)	0.2	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
4	1.60	X_1 = Sqrt(Abundanz)	0.1889	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
5	1.61	X_1 = PH-Wert	0.2914	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
6	1.62	X_1 = Log(Abundanz+0.5)	0.2082	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
7	1.62	X_1 = Sqrt(site fact)	0.2156	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
8	1.64	X_1 = Site fact	0.2206	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
9	1.64	X_1 = Abundanz	0.2161	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
10	1.653	X_1 = Baumkronenöffnung	0.2405	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
11	1.79	X_1 = Log(Bodenfeuchte)	0.4679	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
12	1.796	X_1 = Bodenfeuchte	0.5001	< 2.2e-16***	quasi-Poisson

Nur die Modelle mit biotischen Prädiktoren wiesen signifikante feste Effekte auf, sodass auf eine Darstellung der Modelle mit abiotischen Prädiktoren verzichtet wurde. Dem Sparsamkeitsprinzip folgend wurde das gleichwertige, einfachere Modell 2 bevorzugt und nachfolgend detailliert präsentiert (Tabelle 5-20, Abbildung 5-26):

Tabelle 5-20: Anzahl von Blüten pro Infloreszenz - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔQAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))		quasi-Poisson
		Modell-Eigenschaften		
		N	48	
		F-Test (feste Eff.)	4.443e-03***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	< 2.2e-16***	
		R^2_{SB}	0.14	
		R^2_N	0.31	
		Feste Effekte		
		Intercept	2.682 (0.383)	
		X_1 = Zwiebelmasse	0.440 (0.710)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0	
		Residual	9.214 (3.035)	

Das beste AIC-Modell (Nr.1) beschrieb die Anzahl der Blüten pro Infloreszenz als Funktion der Zwiebelmasse mit positiver Korrelation. Eine Erhöhung der Zwiebelmasse um 1 g erhöhte die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz um 55%. Das entspricht einer Erhöhung von 5% bei einer Änderung der Zwiebelmasse um 0.1 g. Der Koeffizient der Zwiebelmasse war nicht mehr als zwei Standardfehler entfernt von Null und damit nicht signifikant.

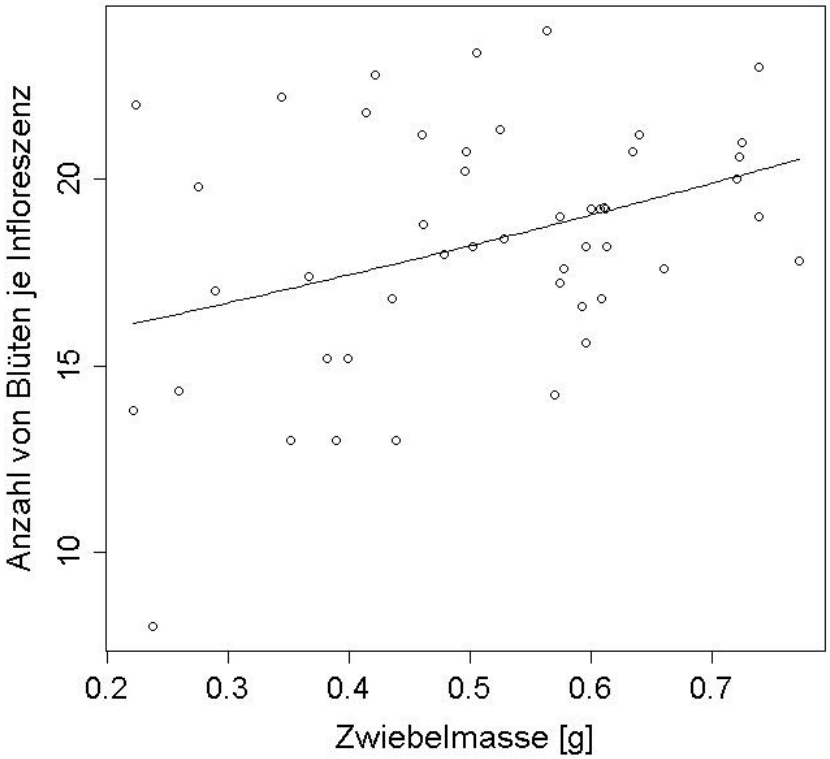

Abbildung 5-26: Beeinflussung der Anzahl gebildeter Blüten pro Infloreszenz durch die Zwiebelmasse ($y \sim 2.682+0.440*X_{Zwiebelmasse}$).

Da die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz normalverteilt und varianzhomogen war, konnte eine hierarchische ANOVA durchgeführt werden. Das beste Modell erklärte die Variabilität der Daten mit dem *total site factor* (Tabelle 5-21):

Tabelle 5-21: Anzahl von Blüten pro Infloreszenz: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Modell	$y_i \sim \beta_0 + \beta_1 X_{1i}$			
Modell-Eigenschaften				
N	53			
Adjusted R^2	0.32			
Feste Effekte				
Intercept	6.430 (4.886)			
X_1 = log(*total site factor*)	-0.437 (1.131)			
	Sum sq	**Mean Sq**	**F-Wert**	**Pr(>F)**
Fehler: within				
Log(*total site factor*)	1.103	1.1032	0.1494	0.7013
Residual	265.754	7.3821		
R^2	<0.1			
Fehler: Bestände				
Log(*total site factor*)	98.897	98.897	7.0369	.01893*
Residual	196.757	14.054		
R^2	0.33			

Der Einfluss des *total site factor* trug nicht signifikant zur Erklärung der Varianz innerhalb der Untersuchungsflächen bei. Er erklärte jedoch 33% der Varianz, die zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen auftrat. Je heller ein Standort war, desto weniger Individuen traten auf. Eine Änderung des *total site factor* um 0.1 führte zu einer Verminderung der Anzahl von Blüten je Infloreszenz um 7%. Der Anstieg der Regressionsgeraden war nicht signifikant.

Keinen signifikanten Einfluss auf die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz hatten der pH-Wert, die Baumkronenöffnung, die Bodenfeuchte und die Abundanz.

5.2.4.4. Samenmasse

Die Masse produzierter Samen wurde durch folgende potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-22):

Tabelle 5-22: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Samenmasse von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔQAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))			
1	0	X_1 = Abundanz	0.8706	< 2.2e-16***	quasi-poisson
2	0.675	X_1 = Zwiebelmasse	0.951	< 2.2e-16***	quasi-poisson
3	0.875	X_1 = Baumkronenöffnung	0.9088	< 2.2e-16***	quasi-poisson
4	1.071	X_1 = Log(*total site factor*)	0.9252	< 2.2e-16***	quasi-poisson
5	1.087	X_1 = Sqrt(*total site factor*)	0.9293	< 2.2e-16***	quasi-poisson
6	1.109	X_1 = *total site factor*	0.9335	< 2.2e-16***	quasi-poisson
7	1.460	X_1 = Log(pH-Wert)	0.9786	< 2.2e-16***	quasi-poisson

Keines der Modelle hatte einen signifikanten festen Effekt; das heisst kein Modell unterschied sich signifikant vom Nullmodell. Daher wurde auf eine detaillierte Darstellung einzelner Modelle verzichtet.

Da die Daten für die Samenmasse aber normalverteilt und varianzhomogen waren, konnte eine hierarchische ANOVA durchgeführt werden (Tabelle 5-23):

Tabelle 5-23: Samenmasse: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Modell	$y_i \sim \beta_0 + \beta_1 X_{1i} * \beta_2 X_{2i}$			
Modell-Eigenschaften				
N	50			
Adjusted R^2	0.35			
Feste Effekte				
Intercept	0.0799 (0.0275)			
X_1 = Bodenfeuchte	-0.0018 (0.0007)			
X_2 = Baumkronenöffnung	-0.0081 (0.0035)			
Bodenfeuchte: Baumkronenöffnung	0.0002 (0.00008)			
	Sum sq	**Mean Sq**	**F-Wert**	**Pr(>F)**
Fehler: within				
Bodenfeuchte	0.00003520	3.5203e-05	0.7781	0.38374
Baumkronenöffnung	0.00000216	2.1630e-06	0.0478	0.82818
Bodenfeuchte: Baumkronenöffnung	0.00027587	2.7587e-04	6.0978	0.01856*
Residual	0.00158344	4.5241e-05		
R^2	0.04			
Fehler: Bestände				
Bodenfeuchte	0.00000204	0.00000204	0.0178	0.89715
Baumkronenöffnung	0.00047621	0.00047621	4.1582	0.07577
Bodenfeuchte: Baumkronenöffnung	0.00013203	0.00013203	1.1529	0.31427
Residual	0.00091619	0.00011452		
R^2	0.40			

Die Interaktion des Bodenwassergehaltes und der Baumkronenöffnung trug signifikant zur Erklärung der Varianz innerhalb der Daten bei. Der Effekt der Gruppierungsvariablen (Bestände) war nicht signifikant, erklärte jedoch 40% der Varianz zwischen den Beständen. Die Koeffizienten des Bodenwassergehaltes und der Baumkronenöffnung waren signifikant. Je höher die Baumkronenöffnung und je feuchter der Standort, desto weniger Samenmasse wurde angesetzt. Die signifikante Interaktion besagte, dass der Einfluss des Bodenwassers sank, je höher die Baumkronenöffnung war und umgekehrt: dass der Einfluss der Baumkronenöffnung sank, je höher der Bodenwassergehalt war.

Keiner der abiotischen Faktoren, sowie die Abundanz und die Zwiebelmasse hatten einen signifikanten Einfluss auf die Samenmasse.

5.2.4.5. Zwiebelmasse

Die akkumulierte Zwiebelmasse wurde durch folgende potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-24):

Tabelle 5-24: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung Abhängigkeit der Zwiebelmassebildung von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))			
1	0	X_1 = Blüten je Infloreszenz	0.564	1.477e-14***	quasi-Poisson
2	0.233	X_1 = PH-Wert	0.7526	2.220e-13***	quasi-Poisson
3	0.237	X_1 = Site fact	0.7709	2.625e-13***	quasi-Poisson
4	0.24	X_1 = Log(Baumkronenöffnung)	0.8184	3.837e-13***	quasi-Poisson
5	0.248	X_1 = Sqrt(Baumkronenöffnung)	0.819	3.846e-13***	quasi-Poisson
6	0.28	X_1 = Baumkronenöffnung	0.82	3.866e-13***	quasi-Poisson
7	0.28	X_1 = Log(Abundanz+0.5)	0.8554	4.872e-13***	quasi-Poisson
8	0.281	X_1 = Sqrt(abundacne)	0.8983	5.875e-13***	quasi-Poisson
9	0.325	X_1 = Log(Bodenfeuchte)	0.9312	6.509e-13***	quasi-Poisson
10	0.326	X_1 = Sqrt(Bodenfeuchte)	0.9377	6.611e-13***	quasi-Poisson
11	0.327	X_1 = Bodenfeuchte	0.9457	6.725e-13***	quasi-Poisson
12	0.328	X_1 = Abundanz	0.9361	6.589e-13***	quasi-Poisson

Trotz Normalverteilung der Zwiebelmasse wurde mit einer Poisson- Fehlerfamilie gearbeitet. Das liegt in der geringen Stichprobengröße begründet, bei der es unter Verwendung des „lme4“- Paketes zu Problemen bei der Modellanpassung mit einer Gauss- Fehlerfamilie kam. Die Residuen der Modelle mit Poisson- Fehlerfamilie waren normalverteilt und varianzhomogen, sodass mit den Modellen weitergearbeitet wurde.

Für die Zwiebelmasse konnte kein Modell mit signifikantem festem Effekt erstellt werden. Keines der Modelle unterschied sich signifikant vom Nullmodell, sodass auf eine detaillierte Darstellung einzelner Modelle verzichtet wurde.

Aufgrund der Normalverteilung und Varianzhomogenität der Daten, konnte eine hierarchische ANOVA durchgeführt werden (Tabelle 5-25):

Tabelle 5-25: Zwiebelmasse: mittels hierarchischer ANOVA ermitteltes, bestes Modell. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Modell	$y_i \sim \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_{2i\,i}$			
Modell-Eigenschaften				
N	49			
Adjusted R^2	0.21			
Feste Effekte				
Intercept	0.025 (0.161)			
X_1 = *total site factor*	-1.419 (0.613)			
X_2 = Baumkronenöffnung	0.050 (0.018)			
	Sum sq	**Mean Sq**	**F-Wert**	**Pr(>F)**
Fehler: within				
Total site factor	0.08384	0.083837	4.8816	0.03419 *
Baumkronenöffnung	0.12645	0.126449	7.3628	0.01050 *
Residual	0.56674	0.017174		
R^2	0.27			
Fehler: Bestände				
Total site factor	0.001773	0.0017728	0.0763	0.7876
Baumkronenöffnung	0.013907	0.0139074	0.5982	0.4556
Residual	0.255743	0.0232494		
R^2	0.06			

Das Modell legte die Abhängigkeit der Zwiebelmasse vom Licht dar: sowohl der *total site factor*, als auch die Baumkronenöffnung trugen signifikant zur Erklärung der Gesamtvarianz bei: 27% der Varianz der Zwiebelmasse wurden durch das Modell erklärt. Eine Erhöhung des *total site factor* um 0.1 führte demnach zu einer Verringerung der Zwiebelmasse um 0.14 mg. Dagegen erhöhte sich die Samenmasse um 0.05 g bei einer Erhöhung der Baumkronenöffnung um 1%. Der Effekt war zwar signifikant, aber dennoch sehr gering, was sich ebenfalls in dem geringen R^2 (21%) ausdrückte.

Der pH-Wert, die Bodenfeuchte, die Baumkronenöffnung, sowie die Abundanz und Anzahl der Blüten pro Infloreszenz hatten keinen Einfluss auf die Zwiebelmasse.

5.2.4.6. Vorkommen oder Fehlen vegetativer Vermehrung

Die Wahrscheinlichkeit, dass in einer Dauerprobefläche vegetative Vermehrung stattfand wurde durch ein Modell am besten beschrieben: (Tabelle 5-26, Abbildung 5-27):

Tabelle 5-26: Auftreten vegetativer Reproduktion - detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔQAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$Pr(y_i=1) = logit^{-1}(\beta_0 + \beta_1 X_{1i})$		quasi-Binomial
		Modell-Eigenschaften		
		N	48	
		F-Test (feste Eff.)	2.597e-11***	
		LR-Test (zufällige Eff.)	0.1189	
		Erklärte *deviance*	0.46	
		Feste Effekte		
		Intercept	2.423 (0.540)	
		X_1 = Zwiebelmasse	-2.303 (0.972)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.070 (0.265)	
		Residual	0.149 (0.386)	

Das Modell erklärte das Auftreten von Tochterzwiebeln als Funktion der Zweibelmasse mit einer erklärten *deviance* von 46%. Der zufällige Effekt war zwar nicht signifikant, dennoch blieb er im Modell (s.o.). Demnach führte eine Zunahme der Zwiebelmasse von 0.3 auf 0.4 g zu einer Abnahme der Wahrscheinlichkeit, dass vegetative Vermehrung auftrat um 3%. Die Wahrscheinlichkeit, dass beim Mittelwert der gemessenen Zwiebelmasse (0.513 g) eine oder mehrere Tochterzwiebeln gebildet wurden, war 78%.

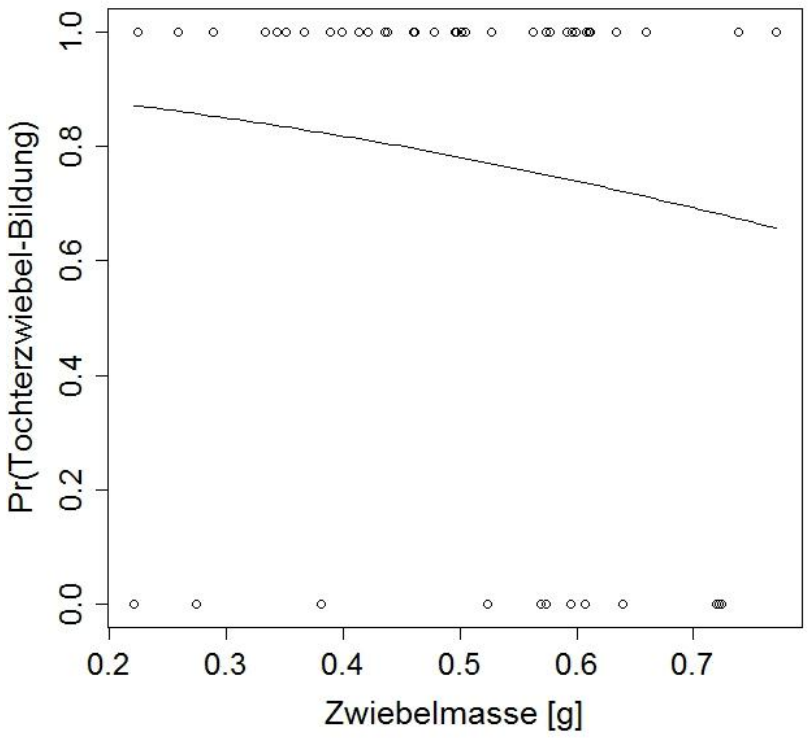

Abbildung 5-27: Wahrscheinlichkeit des Auftretens von vegetativer Vermehrung in Abhängigkeit von der Zwiebelmasse (Pr(y=1)= 2.423-2.303*$X_{Zwiebelmasse}$).

Die abiotischen Parameter, sowie die Anzahl von Blüten pro Infloreszenz wurden ebenfalls auf ihren Einfluss getestet. Es konnte kein Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit der Tochterzwiebel-Bildung nachgewiesen werden.

5.2.4.7. Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln

Die Anzahl von gebildeten Tochterzwiebeln in einer Dauerprobefläche wurde durch folgende potentiell beste Modelle beschrieben (Tabelle 5-27):

Tabelle 5-27: Potenziell beste Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Anzahl von Keimlingen pro Quadratmeter von verschiedenen Prädiktoren.

Nr.	ΔQAIC	Modell	F/Chi^2-Test (feste Eff.)	LR-Test (zufällige Eff.)	Fehlerfamilie
		$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))			
1	0	X_1 = log(pH-Wert)	0.1521	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
2	0.03	X_1 = sqrt(pH-Wert)	0.1561	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
3	0.05	X_1 = log(Zwiebelmasse)	0.2092	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
4	0.06	X_1 = pH-Wert	0.1604	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
5	0.07	X_1 = sqrt(Zwiebelmasse)	0.2318	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
6	0.11	X_1 = Zwiebelmasse	0.2508	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
7	1.12	X_1 = Baumkronenöffnung	0.02408*	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
8	1.42	X_1 = Anzahl Blüten pro Infloreszenz	0.2277	< 2.2e-16***	quasi-Poisson
9	1.43	X_1 = log(*total site factor*or)	0.2876	< 2.2e-16***	quasi-Poisson

Da nur ein Modell einen signifikanten festen Effekt aufwies, wurde dieses im Folgenden detailliert vorgestellt (Tabelle 5-28, Abbildung 5-28):

Tabelle 5-28: Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln- detaillierte Präsentation ausgewählter Modelle. Der Standardfehler ist in Klammern angegeben.

Nr.	ΔQAIC	Modell		Fehlerfamilie
1	-	$y_i \sim$ Poisson (exp ($\beta_0 + \beta_1 X_{1i}$))		quasi-Poisson
		Modell-Eigenschaften		
		N	37	
		F-Test (feste Eff.)	0.02408*	
		LR-Test (zufällige Eff.)	< 2.2e-16***	
		R^2_{SB}	0.11	
		R^2_N	0.16	
		Feste Effekte		
		Intercept	0.096 (1.075)	
		X_1 = Baumkronenöffnung	0.148 (0.128)	
		Zufällige Effekte		
		Bestände	0.576 (0.759)	
		Residual	3.776 (1.943)	

Der Koeffizient der Baumkronenöffnung war nicht signifikant. Entsprechend gering war der Anteil erklärter Varianz mit 11- 16%. Eine Erhöhung der Baumkronenöffnung um 1% führte zu einer Zunahme in der Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln um 16%.

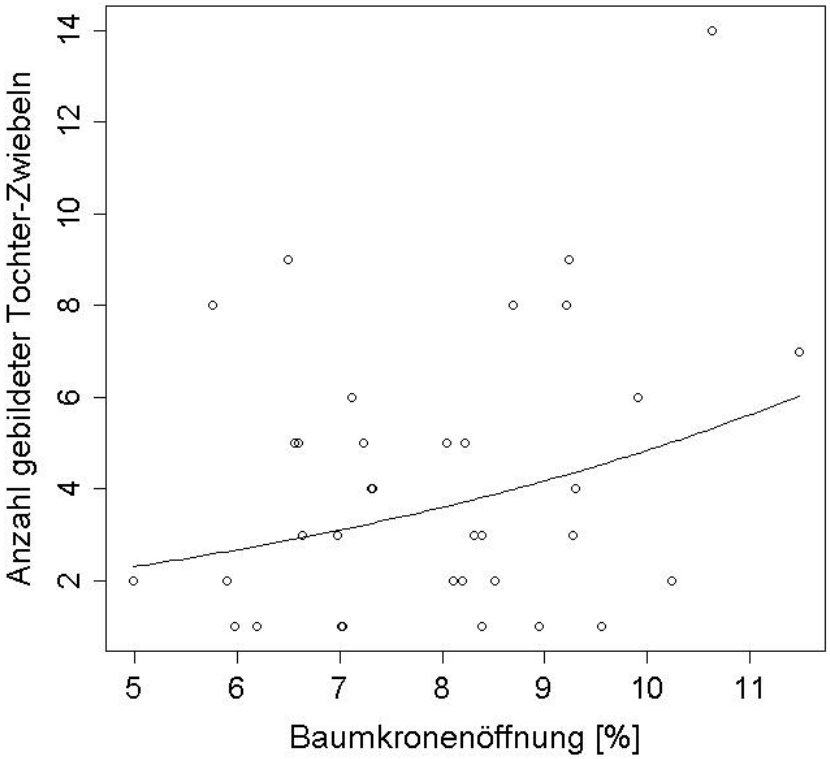

Abbildung 5-28: Beeinflussung der Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln durch die Baumkronenöffnung ($y \sim 0.096+0.148*X_{Baumkronenöffnung}$).

Der pH-Wert, die Bodenfeuchte, der *total site factor*, sowie die Zwiebelmasse und die Anzahl der Blüten pro Infloreszenz hatten keinen signifikanten Einfluss auf die Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln.

6. Diskussion

Das Ziel der Arbeit war es Umweltfaktoren zu isolieren, die die Verbreitung und Leistung des Bärlauchs im Leipziger Auenwald determinieren. Dazu sollte ein möglichst großer „Prädiktorraum“ aufgespannt werden, um die Reaktion der Pflanze bei unterschiedlichen Umweltbedingungen aufzunehmen. Innerhalb der Untersuchungsgebiete wurden die phänologische Entwicklung, Populationsstruktur und Reproduktionsleistung des Bärlauchs untersucht. Hinzu wurden als abiotische Faktoren Bodenfeuchte und Boden- pH-Wert, sowie Lichtgenuss der Krautschicht quantifiziert. Die anschließende statistische Auswertung der Daten sollte den Einfluss der unterschiedlichen Umweltfaktoren, sowie die Wirkung biotischer Interaktionen, auf das Habitat und die Leistung des Bärlauchs offenlegen.

In der nachfolgenden Diskussion wird zunächst betrachtet, ob der Versuch einen möglichst großen Bereich abiotischer Umweltfaktoren aufzuspannen erfolgreich war. Anschließend werden die Ergebnisse der linearen gemischten Modelle präsentiert. Dabei wird zunächst die Wirkung der einzelnen Umweltfaktoren auf *A. ursinum* beschrieben. Im Anschluss daran wird die Populationsstruktur hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von biotischen und abiotischen Faktoren diskutiert, sowie die Leistung des Bärlauchs bei unterschiedlichen Umweltfaktoren beurteilt. Abschließend werden die Zusammenhänge dargestellt, unter denen sexuelle und vegetative Reproduktion auftraten.
Dabei wurden nur solche Modelle betrachtet, die zwei Kriterien erfüllten: Erstens mussten sie einen signifikanten festen Effekt aufweisen, die Daten also signifikant besser beschreiben als ein Nullmodell. Zweitens mussten diese Modelle zusätzlich einen signifikanten Korrelationskoeffizienten haben, die Daten signifikant besser erklären als eine horizontale Gerade. Auf diese Weise war gewährleistet, dass nur valide Modelle diskutiert wurden.

6.1. Aufgespannter Datenraum

Durch die Einteilung des Untersuchungsgebietes in Klassen unterschiedlicher Bodenfeuchte und Helligkeit konnte ein „Prädiktorraum“ aufgespannt werden, der die Umweltgradienten auf einer möglichst großen Skala erfasste.
So lagen Werte für den Bodenwassergehalt in einem Bereich von 27.3 bis 71.9 % absoluter Bodenfeuchte. Leider liegen keine Vergleichsmessungen hierzu vor.
Für den Boden- pH-Wert wurden Werte zwischen 4.8 und 6.6 mit einem Mittelwert von 5.7

erfasst. Das entspricht den Literaturangaben, in denen für den Auenwald Werte von 3.5 bis 6.5 dokumentiert werden (Haase 1999, Haase et al. 1999, Neumeister et al. 1997). Haase (1999) wies darauf hin, dass die Bestockung einen großen Einfluss auf den pH-Wert des Bodens hat. Interzeptionswasser wird durch Huminsäuren aus der Borke angesäuert und gelangt als saurer Stammabfluss in den Boden. Hinzu geben die Wurzeln Exudate mit versauerndem Charakter in den Boden ab. In der Folge ist der pH-Wert direkt am Baumstamm am niedrigsten und steigt mit zunehmender Entfernung. Dabei kann ein Unterschied von 3 pH- Einheiten in 3 m Entfernung vom Stamm überbrückt werden. Entsprechend heterogen ist das Muster der pH-Wert- Verteilung auf einer kleinräumigen Skala im Auenwald.
Für die Baumkronenöffnung wurden Werte zwischen 5.0 und 11.4% bestimmt. Der Mittelwert lag bei 8.2%, was konsistent ist mit Ergebnissen von Hess (2010), der zum gleichen Zeitpunkt im Jahr 2009 eine Baumkronenöffnung von 5.7% im Connewitzer Holz aufnahm.
Der *total site factor* im Auenwaldwald umfasste Werte von 0.0276 bis 0.2322. Vergleichswerte liegen leider nicht vor.

Eine Abschätzung der Leistung und Entwicklung des Bärlauchs bei unterschiedlich stark ausgeprägten Umweltfaktoren war also möglich. Die Untersuchung einer Population von *A. ursinum* in einem Hartholz- Auenwald stellt eine Besonderheit dar, da bisher keine Untersuchung in dieser Vegetationseinheit publiziert wurde. Daher stellt sich die Frage welchen Einfluss die einzelnen Umweltfaktoren auf die Pflanze im Auenwald hatten und wie sich *A. ursinum* innerhalb dieses „Prädiktorraumes“ verhielt. Diese Fragen sollen nachfolgend geklärt werden.

6.2. Einfluss der Umweltfaktoren

6.2.1. Ergebnisse der Modellierung

Wie Tabelle 6-1 zu entnehmen ist, erklärte trotz sorgfältiger Modellierung, maximaler Aufspannung des Prädiktorraumes und verschiedener Modellierungsansätze keines der Modelle mit signifikantem festen Effekt und signifikantem Anstieg mehr als 50% der Varianz. Bärlauch schien innerhalb des aufgenommenen Prädiktorraumes nur in geringem Maße abhängig von Umwelteinflüssen zu sein und seine Leistung lässt sich nur bedingt

vorhersagen. Dennoch konnten valide Modelle erstellt werden anhand derer Tendenzen gut erkennbar waren.

Tabelle 6-1: Übersicht über die erstellten Modelle, die sowohl einen signifikanten festen Effekt, als auch einen signifikanten Anstieg aufwiesen.

	Bodenwassergehalt	***total site_factor***	**Baumkronenöffnung**	**pH-Wert**	**Zwiebelmasse**
Auftreten von Bärlauch		Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.10			
Abundanz	Negativ korreliert R^2_{SB}= 0.14 R^2_N= 0.22		Positiv korreliert R^2_{SB}= -0.02 R^2_N= 0.24		
Bildung von Infloreszenzen		Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.05	Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.05		
Anzahl der Blüten pro Infloreszenz					
Samenmasse	Positiv korreliert Adj. R^2= 0.35		Positiv korreliert Adj. R^2= 0.35		
Zwiebelmasse		Positiv korreliert Adj. R^2= 0.21	Positiv korreliert Adj. R^2= 0.21		
Auftreten von Keimlingen	Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.25				
Anzahl der Keimlinge pro Fläche					

Fortsetzung Tabelle 6-1: Übersicht über die erstellten Modelle, die sowohl einen signifikanten festen Effekt, als auch einen signifikanten Anstieg aufwiesen.

	Bodenwassergehalt	Total site_factor	Baumkronenöffnung	pH-Wert	Zwiebelmasse
Auftreten von Juvenilen			Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.11	Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.11	Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.44
Anzahl der Juvenile pro Fläche			Positiv korreliert R^2_{SB}= 0.33 R^2_{N}= 0.29		
Auftreten von Adulten	Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.15	Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.15			
Anzahl Adulter pro Fläche					
Auftreten vegetativer Reproduktion					Negativ korreliert erklärte *deviance*= 0.46
Anzahl gebildeter Tochterzwiebeln					

6.2.2. Bodenwassergehalt

Als hygromorphe Pflanze ist Bärlauch an relativ feuchte Bedingungen gebunden; Trockenheit, aber auch Staunässe werden gemieden (Boehling 2003, 2008, Jandl et al. 1997, Schmidt 1997, Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957). Das gleiche Bild ergibt sich in der vorliegenden Studie. Die Böden im Leipziger Auenwald bieten genügend Feuchtigkeit für die Pflanze, denn eine Beschränkung des Wachstums oder der Leistung aufgrund zu trockener Standortverhältnisse konnte nicht nachgewiesen werden. Tatsächlich war ein steigender Bodenwassergehalt mit negativen Auswirkungen auf die Population verbunden: So führte eine Erhöhung der Bodenfeuchte zu einer Erniedrigung der Gesamtzahl von Individuen pro Quadratmeter. Ebenso sank mit steigender Bodenfeuchte die Wahrscheinlichkeit, dass sowohl Keimlinge als auch Adulte auftraten. Damit verbunden war die Bestandshöhe und -deckung am kleinsten bei hohem Bodenwassergehalt. Ein hoher Bodenwassergehalt im Auenwald erzeugte also eine Barriere für den Bärlauch. Das wird bestätigt durch die Besiedlung der Burgaue im Nordteil des Leipziger Auenwaldes durch Bärlauch: Erst mit dem Trockenfall dieses Gebietes aufgrund von Flussregulierungen konnte *A. ursinum* das Habitat rasch okkupieren (Heyde pers. Kommunikation).

Entgegen dieser Tendenz war ein steigender Bodenwassergehalt positiv korreliert mit der Samenmasse. Eine solche Verbindung zwischen Samenansatz und Bodenwassergehalt dokumentiert auch Tutin (1957), der steigende Samenzahlen pro Pflanze mit zunehmender Bodenfeuchte ermittelte.

6.2.3. Lichtverhältnisse

Die beiden Parameter um den Lichtgenuss zu quantifizieren: Baumkronenöffnung und *total site factor* erbrachten teilweise unterschiedliche Ergebnisse in ihrer Wirkung auf *A. ursinum*. Jeder der beiden Parameter für sich allein war jedoch schlüssig und wurde deshalb weiter verwendet. Beide Parameter sollten als eigenständige Maßstäbe zur Abschätzung des Lichtes an einem Ort betrachtet werden.[10]

Bärlauch ist an relativ feuchte Bedingungen gebunden, das umfasst sowohl Boden-, als auch

[10] Die Baumkronenöffnung beschreibt den prozentualen Anteil von Himmel, der in der realen Baumkrone über der Linse sichtbar ist. Sie wird berechnet durch Summierung aller Pixel eines als „Himmel“ klassifizierten Farbbereiches. Der *total site factor* dagegen quantifiziert die Strahlungsmenge, welche in einer Zeiteinheit durch die Baumkrone hindurch bricht. In die Berechnung gehen zusätzlich ein: der Lückenanteil der Baumkrone, das Datum und topografische Parameter um den Verlauf der Sonneneinstrahlung zu rekonstruieren.

Luftfeuchte (Schmidt 1997). Aus diesem Grund bieten schattige Wälder hinsichtlich der Feuchte bessere Bedingungen als lichte und lufttrockene Bestände (ebda). Das wird anhand der phänologischen Untersuchungen und erstellten Modelle ebenfalls deutlich. Die Wahrscheinlichkeit, dass Bärlauch in einer Probefläche vorhanden war, war negativ korreliert mit dem *total site factor*. Ebenso sank die Wahrscheinlichkeit adulte Individuen zu finden bei helleren Lichtverhältnissen; der Bestand wuchs niedriger und hatte eine kleinere Deckung. In diesem Zusammenhang verringerte sich auch die Wahrscheinlichkeit der Infloreszenzbildung mit steigendem *total site factor* und steigender Baumkronenöffnung.

Doch es lagen nicht nur negative Korrelationen mit dem Lichtangebot vor: so stieg die Gesamtzahl von Individuen mit steigenden Werten der Baumkronenöffnung. Ebenso verhielt sich die Gesamtzahl von Juvenilen. Nach Wulff (1999) ist Bärlauch eine Indikatorart für Waldstandorte und Ellenberg et al. (2001) wiesen den Zeigerwert für Schatten bis Tiefschatten zu. Diese Bindung ist allerdings keine absolute: bei regelmäßigen, hohen Niederschlägen ist ein schattiges Habitat nicht notwendig (Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957). Ernst (1979) beobachtete, dass Zwiebeln von Pflanzen unter einer dichten Waldkrone kleiner waren als im lichten Baumbestand und Tutin (1957) fand eine enge Korrelation zwischen dem Lichtangebot und der Wuchs- und Reproduktionsleistung: Je mehr Licht den Pflanzen zur Verfügung stand, desto mehr Samen wurden angesetzt und desto mehr Trockenmasse wurde in der Zwiebel fixiert. Optimale Bedingungen bieten demnach luftfeuchte, helle Wälder. Das erklärt zum einen die positive Korrelation der Zwiebelmasse mit dem *total site factor* und der Baumkronenöffnung und zum anderen die steigende Samenmasse bei größeren Werten für die Baumkronenöffnung. Eine erhöhte Lichtintensität führt zu einer verstärkten Photosyntheseleistung und damit zu einer vermehrten Einlagerung von Kohlenhydraten in Speicherorgane.

Zusammenfassend führte mehr Licht also zu weniger sexueller Vermehrung und damit auch zu weniger Verjüngung. Dadurch konnten helle Standorte weniger gut besiedelt werden. Wenn sich Pflanzen jedoch einmal an einem hellen Standort etablierten, dann führte das große Lichtangebot zu einer größeren Zwiebel- und Samenmasse.

6.2.4. PH-Wert

Der pH-Wert wirkte im Auenwald als beschränkender Faktor für *A. ursinum*. Sowohl die Wahrscheinlichkeit des Auftretens Juveniler, als auch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens vegetativer Reproduktion waren negativ korreliert mit diesem Umweltfaktor. Ebenso sank die

Bestandshöhe und -deckung mit zunehmendem pH-Wert. Das ist verwunderlich, da laut Literaturangaben basenreiche Böden bevorzugt werden; basenarme Sande und Moorböden können nicht besiedelt werden (Andersson 1993, Morschhauser et al. 2009). Diese Sensitivität des Bärlauch ergibt sich nach Andersson (1993) aus einer extremen Sensitivität der Pflanze gegenüber Aluminium-Ionen, welche ab pH-Werten von <4.5 mobilisiert werden. Gemessen wurden im Leipziger Auenwald pH-Werte zwischen 4.8 und 6.6, mit einem Mittelwert von 5.7, was ausserhalb des Aluminium-Pufferbereiches liegt, der als kritische Untergrenze für die Verbreitung der Pflanze diskutiert wird (Andersson 1993).
Tabelle 6-2 zeigt Boden-pH-Werte von Untersuchungsstandorten bei verschiedenen Autoren. Erkennbar ist, dass die Pflanze auch an Standorten siedeln kann, die einen weit höheren pH-Wert aufweisen als die Böden des Auenwaldes. Hinzu vergeben Ellenberg et al. (2001) den Zeigerwert für schwach-Säure- bis schwach-Base-Zeiger für *A. ursinum.*

Tabelle 6-2: PH-Werte des Bodens an Standorten von Bärlauchpopulationen bei verschiedenen Autoren.

Studie	Schmucker und Drude (1934)	Tutin (1957)	Ernst (1979)	Eggert (1992)
pH-Wert	5.8- 6.9	5.4- 7	7.5	7.4

Fortsetzung Tabelle 6-2: PH-Werte des Bodens an Standorten von Bärlauchpopulationen bei verschiedenen Autoren.

Studie	Tremolieres et al. (2009)	Jandl et al. (1997)	Vorliegende Studie
pH-Wert	7- 8.5	4.2- 4.1	4.8- 6.6

Der Grund für die Beschränkung bei steigenden pH-Werten liegt möglicherweise in dem hohen Bodenwassergehalt. Da der pH-Wert und die Bodenfeuchte miteinander korreliert waren (Tabelle 5-1) liegt hier wahrscheinlich ein Fall von Kollinearität vor und der eigentliche Faktor, der den negativen Effekt bewirkt, ist die Bodenfeuchte.

Nachdem der Einfluss der abiotischen Umweltfaktoren auf *A. ursinum* allgemein aufgezeigt wurde, soll nachfolgend die Populationsstruktur, die Reproduktionsweise und Reproduktionsleistung unter dem Gesichtspunkt biotischer und abiotischer Effekte betrachtet werden.

6.3. Phänologische Entwicklung

Hinsichtlich der phänologischen Entwicklung waren keine deutlichen Unterschiede zwischen den Probeflächen zu erkennen. Für eine differenzierte Aufspaltung der phänologischen Muster war das Messintervall von 14 Tagen wahrscheinlich zu groß. Jedoch stimmten die Ergebnisse der Aufnahmen von Bestandshöhe und Bestandsdeckung überein mit den Ergebnissen der Modellierung: Je geringer die Bodenfeuchte war, desto höher wuchs der Bestand, desto mehr Individuen traten auf und einen umso größeren Deckungsanteil erreichte die Population.

Somit belegten die Ergebnisse der phänologischen Untersuchung die Abhängigkeit des Bärlauchs von der Bodenfeuchte, die in der Literatur dokumentiert wird. Die Pflanze besiedelt frische Standorte, ist jedoch sensitiv gegen Vernässung. Aus diesem Grund werden Hanglagen bevorzugt (Boehling 2003, 2008, Eggert 1992, Ernst 1979, Jandl et al. 1997, Schmucker und Drude 1934, Tremolieres et al. 2009, Tutin 1957).

Ebenso stimmten hinsichtlich des Lichtangebotes die Ergebnisse der phänologischen Aufnahmen überein mit den Ergebnissen der Modellierung: es gab einen negativen Zusammenhang zwischen der Wuchsleistung und Deckung von Bärlauch und dem *total site factor*: Je mehr Licht den Boden erreichte, desto weniger Adulte traten auf, desto niedriger war der Bestand und der Deckungsgrad. Das gleiche Ergebnis wurde für die Baumkronenöffnung ermittelt. Sowohl die phänologische Untersuchung als auch die Modellierung belegten damit die Rolle des Bärlauchs als Indikatorart für Waldstandorte (Wulff 1999) und Zeigerart für schatten bis Tiefschatten (Ellenberg et al. 2001).

Es konnte ein starker Einfluss des pH-Wertes auf die Deckung und die Bestandshöhe verzeichnet werden. Aber wie bereits gezeigt, lag hier vermutlich Kolliniearität vor: der pH-Wert und der Bodenwassergehalt waren miteinander korreliert, sodass anzunehmen ist, dass nicht der pH-Wert, sondern die Bodenfeuchte verantwortlich für diesen starken Effekt war. Das wird wahrscheinlich, da Ellenberg et al. (2001) den Zeigerwert für Schwachsäure- bis Schwachbase-Zeiger vergeben und die gemessenen pH-Werte weit ausserhalb des kritischen Aluminium-Pufferbereiches lagen.

6.4. Populationsstruktur

6.4.1. Keimlinge

Das Auftreten von Keimlingen wurde, wie auch das Auftreten Adulter, beschränkt durch einen hohen Bodenwassergehalt. Von anderen Umwelteinflüssen im Aufnahmebereich waren Keimlinge unabhängig- es konnten keine weiteren Korrelationen nachgewiesen werden. Das verwundert zunächst, da Keimlinge ein schlecht entwickeltes Wurzelsystem besitzen, das- im Gegensatz zu jenem der Elternpflanzen- nahe der Erdoberfläche liegt (Ernst 1979). Der Ah und A1-Horizont, als Lebensraum der Jungpflanzen, ist zwar nährstoffreich und damit wachstumsfördernd, gleichzeitig ist er aber auch starken Schwankungen der Feuchte unterworfen, sodass die Gefahr extremer Trockenheit groß ist (Ernst 1979). Die Unabhängigkeit der Keimlinge gegenüber Umwelteinflüssen ist eventuell mit der Populationsbiologie zu erklären: Konstante Umweltbedingungen werden durch die Adulten sichergestellt, die mit ihrem dichten Blätterdach ein Mikroklima aufrecht erhalten, dass die Entwicklung des Nachwuchses fördert (*nursing*). Unter dem dichten Blätterdach der Adulten herrschen konstante Bedingungen der Luftfeuchte und die Juvenilen werden gegen Hitze- und Kälteschocks isoliert (Morschhauser et al. 2009). Zudem begegnen Keimlinge und Juvenile ungünstigen Lichtverhältnissen mit einer hohen assimilatorischen Fläche wodurch sie die Beschattung durch die Elternpflanzen kompensieren können (Eggert 1992).

6.4.2. Juvenile

Es war ein scheinbar widersprüchliches Muster hinsichtlich der Baumkronenöffnung zu erkennen: Die Wahrscheinlichkeit, dass Juvenile auftraten war negativ korreliert mit der Baumkronenöffnung, wogegen die Anzahl Juveniler positiv korreliert war mit diesem Umweltfaktor. Was ist der Grund für diesen Gegensatz? Grubb (1977) betont die bedeutende Rolle der Regeneration für den Erfolg der Besiedlung und Aufrechterhaltung einer Population an einem Standort. Populationen können nur an Standorten vorkommen und sich dauerhaft halten, die eine der Art entsprechende Regenerations-Nische (*regeneration niche*) ermöglichen. Jedes Stadium des Reproduktions-Zyklus ist dabei wichtig und eine Möglichkeit für Differenzierung zwischen Arten in einer diversen Zönose: Produktion von Samen, Ausbreitung der Diasporen in Raum und Zeit, Keimung, Etablierung und weitere Entwicklung der Jungpflanze. Ebenso kann jedes dieser Stadien an unterschiedliche Umweltbedingungen

gebunden sein, sodass die Begrenzung eines der Stadien zur Begrenzung der gesamten Verjüngung führt. Grubb (1977) folgert, dass das Vorkommen einer Art an einem Standort maßgeblich durch die Anforderungen der Keimlinge und Jungpflanzen bestimmt wird- die durchaus unterschiedlich sein können.
Weiterhin war die Anzahl Juveniler negativ verknüpft mit der Zwiebelmasse: je mehr Energie in die Zwiebeln eingelagert wurde, umso weniger Juvenile waren vorhanden. Die Zwiebelmasse war positiv verbunden, sowohl mit dem *total site factor*, als auch mit der Baumkronenöffnung. Dagegen war die Wahrscheinlichkeit, dass Infloreszenzen gebildet wurden negativ verknüpft mit beiden Licht-Parametern. Daraus folgt, dass Orte mit hoher Zwiebelmasse wahrscheinlich auch eine hohe Sonneneinstrahlung aufwiesen und nur wenig sexuelle Reproduktion stattfand. Dadurch konnten nur wenige Samen produziert werden und der Anteil von Jungpflanzen blieb klein (*seed limitation*).

6.4.3. Adulte

Die Wahrscheinlichkeit, dass Adulte auftraten war negativ korreliert mit dem Wassergehalt, wie schon die Gesamtzahl an Individuen auf einer Fläche und die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Keimlingen. Hinzu sank die Wahrscheinlichkeit, dass Adulte auftraten mit steigenden Werten des *total site factors*. Die Ergebnisse stimmen mit Literaturangaben überein, nach denen Bärlauch als hygromorphe Pflanze an relativ feuchte Bedingungen gebunden ist (Schmidt 1997), Trockenheit, aber auch Staunässe meidet (Andersson 1993, Jand et al. 1997, Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957) und somit als Indikatorart für Waldstandorte (Wulff 1999) und Zeigerart für Schatten bis Tiefschatten (Ellenberg et al. 2001) herangezogen werden kann. Am besten proliferiert die Pflanze an frischen und tendenziell schattigen Standorten.

Die Hypothese, dass Bärlauch frische Standorte bevorzugt, muss für den Auenwald falsifiziert werden. Sowohl die Abundanz, als auch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Adulten und Keimlingen waren negativ korreliert mit der Bodenfeuchte.
Dagegen kann die Hypothese für den Auenwald beibehalten werden, dass das Wachstum an dunklen Standorten am stärksten ist. Mit sinkendem Lichtangebot stieg die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Bärlauch generell und des Auftretens Adulter und Juveniler im Speziellen.

Dem folgend wird die Hypothese wiederlegt, dass das beste Wachstum und die dichteste Population an dunklen, frischen Standorten stattfinden. Die beste Proliferation der Population fand an dunklen, trockenen Standorten statt. Für die unterschiedlichen Altersklassen ergaben sich jedoch unterschiedliche, teils gegenläufige Tendenzen.

6.5. Reproduktion

6.5.1. Sexuelle Vermehrung

13% der Adulten in der Population bildeten Infloreszenzen aus. Das waren 11% sexuell reproduktiver Individuen in der Gesamtpopulation, was einem relativ hohen Anteil blühender Pflanzen entspricht. Ernst (1979) ermittelte einen Anteil von maximal 17% blühender Pflanzen in 4 Populationen, jedoch verzeichneten Eggert (1985) nur 8%, Schmucker und Drude (1934) nur 3% blühender Individuen in einer Population.
Ob sexuelle Vermehrung auftrat, war stark abhängig vom Lichtangebot des Standortes: Je heller ein Standort war (sowohl bezüglich Baumkronenöffnung, als auch *total site factor*), desto geringer war die Wahrscheinlichkeit, dass sexuelle Vermehrung stattfand. Das gleiche Ergebnis wurde von Tutin (1957) dokumentiert, der konstatierte, dass hohe Beschattung zur Schwächung und Hemmung der Blüte führt, aber das es auch keine Etablierung in offenen Gebieten mit mehr Trockenheit gibt. Ernst (1979) untersuchte Bärlauchpopulationen am Südhang eines Hügels, am Nordhang und auf einem Plateau. Am Südhang wurden die wenigsten Infloreszenzen gebildet, diese waren jedoch umso höher. Es scheint also eine Umverteilung von Ressourcen zu geben: im Falle höherer Belichtung, die für Bärlauch eine Stressbedingung darstellt, werden weniger Infloreszenzen gebildet, diese aber besser mit Nährstoffen ausgestattet. Das wird belegt durch Untersuchungen von Tutin (1957), der mit zunehmendem Lichtangebot mehr Blüten pro Infloreszenz vorfand (Tabelle 6-3). Ebenso steht dies im Einklang mit der positiven Verknüpfung der Samenmasse mit der Baumkronenöffnung. Auch hier wies Tutin (1957) eine enge Korrelation zwischen dem Lichtangebot und der Wuchs- und Reproduktionsleistung nach: je mehr Licht den Pflanzen zur Verfügung stand, desto mehr Samen wurden angesetzt und desto mehr Trockenmasse wurde in der Zwiebel fixiert. Die Einlagerung von Speicherstoffen in Samen ist, wie die Einlagerung von Speicherstoffen in die Zwiebel, abhängig von einem hohen Lichtangebot.

Tabelle 6-3: Ermittelte Samenmasse und Anzahl von Blüten je Infloreszenz bei verschiedenen Autoren im Vergleich mit der vorliegenden Studie.

	Eggert (1992)	Schmucker und Drude (1934)	Ernst (1979)
Samenmasse [mg]	6.4 (±0.2)	6 (±NA)	5.4 (±0.7)
Blüten pro Infloreszenz	14.0 (±0.7) 19.0 (±0.9)	20 (±NA)	13.7 (±5.4)

Fortführung Tabelle 6-3: Ermittelte Samenmasse und Anzahl von Blüten je Infloreszenz bei verschiedenen Autoren im Vergleich mit der vorliegenden Studie.

	Tutin (1957)	Vorliegende Studie
Samenmasse [mg]	-	10.6 (±11.4)
Blüten pro Infloreszenz	21(±NA) („Viel Licht“) 18 (±NA) („Mittlere Lichtverhältnisse“) 0 („Wenig Licht“)	11.7 (±9.4)

Weiterhin war die Samenmasse positiv abhängig vom Bodenwassergehalt. Eine solche Verbindung zwischen Samenansatz und Bodenwassergehalt dokumentierte Tutin (1957), der steigende Samenzahlen pro Pflanze mit zunehmender Bodenfeuchte ermittelte.

Bei einem Test auf Unabhängigkeit der Samenmasse, der Zwiebelmasse und der Anzahl von Blüten pro Infloreszenz (Tabelle 6-4) konnte eine direkte Verbindung nur für die Anzahl der Blüten pro Infloreszenz und der Zwiebelmasse nachgewiesen werden, was sich auch anhand der Modelle zeigte. Die biotischen Parameter waren ansonsten unkorreliert und eine gegenseitige Beeinflussung damit unwahrscheinlich.

Tabelle 6-4: Pearsons Produkt-Moment-Korrelation zum Test auf Korrelationen zwischen der Zwiebel- und Samenmasse, sowie der Anzahl gebildeter Blüten pro Infloreszenz. Anzahl der Freiheitsgrade= 45.

	Zwiebelmasse	Anzahl Blüten pro Infloreszenz	Samenmasse
Zwiebelmasse	---	r = 0.33 t = 2.3127 p = 0.02537**	r = 0.04 t = 0.2634 p = 0.7934
Anzahl Blüten pro Infloreszenz		---	r = 0.20 t = 1.3526 p = 0.1829
Samenmasse			---

Zusammenfassend war sexuelle Vermehrung des Bärlauchs im Auenwald hauptsächlich an dunkle Standorte gebunden. Dem folgend war auch die Wahrscheinlichkeit Juvenile zu finden negativ korreliert mit der Baumkronenöffnung. Aber wie Ernst (1979) vermerkte: die Zahl tatsächlich blühender Individuen ist abhängig von der Witterung. In Jahren ohne Schnee und Frost entwickelten sich alle Infloreszenzen vollständig und setzten Pollen an. Der Frühling im Jahr dieser Studie (2010) war gekennzeichnet durch ungewöhnlich tiefe Temperaturen und viel Niederschlag im März. So betrug die mittlere Temperatur im Februar 0.3°C und lag damit 1.3°C unter dem Normalwert (Leipziger Institut für Meteorolgie – LIM 2010). Damit verbunden waren 21 Frosttage; 6 Tage mehr als der Normalwert: 15 Frosttage. Im März fielen 141% des üblichen Niederschlags (ebda.). Ob die Ergebnisse zur sexuellen Reproduktion beim Bärlauch verallgemeinerbar sind, müsste durch vergleichende Studien oder Wiederholungsmessungen geprüft werden.

6.5.2. Vegetative Vermehrung

Die Bildung von Tochterzwiebeln ist beim Bärlauch abhängig vom Erreichen einer kritischen Zwiebelmasse (Eggert 1992, Ernst 1979, Tutin 1957). Aus diesem Grund wird zunächst die Abhängigkeit der Zwiebelmasse von verschiedenen Faktoren betrachtet:

Sowohl Baumkronenöffnung als auch *total site factor* waren positiv korreliert mit der Zwiebelmasse, was den starken Einfluss des Lichtes auf die Produktion und Einlagerung von Speicherstoffen belegt. Ernst (1979) ermittelte, dass die Zwiebelgröße unter einer dichten

Baumkrone kleiner war, als im lichten Bestand (Tabelle 6-5). An Standorten mit viel Lichtgenuss in der Krautschicht (65% Radiation am Boden) waren Zwiebeln 5.5mal schwerer als in einem dichten Bestand mit 40% Radiation und diese wiederum doppelt so schwer wie Zwiebeln in einem sehr dichten Bestand an einem Nordhang mit 6% Radiation. Tutin (1957) dokumentiert eine enge Korrelation zwischen Schatten und Leistung des Bärlauchs: Je geringer die Beschattung, desto mehr Samen wurden gebildet und desto mehr Zwiebelmasse wurde eingelagert.

Tabelle 6-5: Ermittelte Zwiebelmasse bei verschiedenen Autoren im Vergleich mit der vorliegenden Studie.

	Ernst (1979)	Tremolieres (2009)	Eggert (1992)
Zwiebelmasse [mg]	175 (±NA) (Südhang)	70 (±60)	265 (±24)
	100 (±NA) (Nordhang)	210 (±270)	316 (±33)

Fortführung Tabelle 6-3: Ermittelte Zwiebelmasse bei verschiedenen Autoren im Vergleich mit der vorliegenden Studie.

	Tutin (1957)	Vorliegende Studie
Zwiebelmasse [mg]	1470 (±NA) („Viel Licht“)	296 (±267
	360 (±NA) („Mittlere Lichtverhältnisse“)	
	270 (±NA) („Wenig Licht“)	

Unter diesem Gesichtspunkt ist es verwunderlich, dass die Wahrscheinlichkeit des Auftretens vegetativer Reproduktion negativ korreliert war mit der Zwiebelmasse. Der Grund könnte im Masseverlust bei der Tochterzwiebelbildung liegen: nur kräftige Pflanzen können Tochterpflanzen abspalten. Bei diesem Prozess verlieren die Elternpflanzen an Masse. Eine Pflanze mit sehr hoher Zwiebelmasse hat in diesem Jahr wahrscheinlich keine Tochterpflanzen abgespalten, da sich mit der Abspaltung einer Tochterzwiebel die Trockenmasse der Mutterzwiebel ungefähr halbiert (Eggert 1998). Vegetative Reproduktion führt also zu mehr Individuen, die aber weniger Zwiebelmasse besitzen. In diesem Falle wäre vegetative Reproduktion indirekt an das Lichtangebot gekoppelt, sodass bei einem größeren Lichtangebot auch mehr vegetative Reproduktion stattfindet.

Eine weitere Erklärung ist, dass bei hoher Zwiebelmasse zuerst sexuelle Reproduktion gefördert wird und nicht vegetative Reproduktion. Das wird gestützt durch Literaturangaben, in denen sexuelle Vermehrung als primäre Reproduktionsform des Bärlauchs angegeben wird (Ernst 1979, Fuellekrug 1990, Rychnovská und Bednáø 1998, Schmucker und Drude 1934, Tutin 1957). Dagegen spricht jedoch, dass in der vorliegenden Stude mit steigendem

Lichtangebot zwar mehr Zwiebelmasse gebildet wurde, aber auch weniger sexuelle Reproduktion stattfand.

6.5.3. Was ist im Auenwald vorherrschend: sexuelle oder vegetative Vermehrung?

11% der Individuen aus der Gesamtpopulation waren sexuell reproduktiv. Da aber der Anteil von Keimlingen in der Gesamtpopulation nur 2% betrug, scheint eine Etablierung und Entwicklung von Samen in nur wenigen Fällen erfolgreich zu sein. 11% der Pflanzen in der Gesamtpopulation bildeten Tochterzwiebeln.

Bierzychudek (1992) ordnete Bärlauch zu jenen Pflanzen, die abhängig sind von vegetativer Reproduktion als primärer Art des Populationswachstums. Das steht im Wiederspruch zu Aussagen von Tutin (1957) und Eggert (1998) die sexuelle Vermehrung als Hauptverbreitungsform annehmen.

Sexuelle Vermehrung ist beim Bärlauch mit einem großen Energieverlust verbunden. Ernst (1979) stellte fest, dass eine blühende Pflanze 35- 41% der Trockenmasse in die Bildung einer Infloreszenz investiert, 7% in die Produktion von Samen. Die hohe Investition in sexuelle Reproduktion bringt pro Infloreszenz ca. 20 gut keimfähige Samen mit relativ großer Masse hervor (Tabelle 6-3). Diese ist notwendig, da die Keimlinge durch eine 20- 50 mm dicke, organische Bodenauflage keimen müssen was einen entsprechenden Anteil an Reserven erfordert (Eggert 1992). Jedoch entwickeln sich von den angelegten Ovarien maximal 50% (Ernst 1979). Hinzu fressen Phytophagen ein Viertel der Früchte noch ehe Samen ausgebreitet werden können. Somit reifen nur 4,4 von 14,2 Früchten pro Infloreszenz heran (Eggert 1992). Von den ausgebreiteten Samen sterben 72% im ersten Winter durch Autolyse (Ernst 1979), die Verbleibenden keimen mit einem Erfolg von 3,3- 63% (Eggert 1992, Ernst 1979, Rychnovská und Bednáø 1998). Schließlich erreichen nur 0,6- 10,6% der Keimlinge das adulte Stadium (Ernst 1979, Rychnovská und Bednáø 1998). Somit ist fast der gesamte Kohlenstoff einer Vegetationsperiode verloren.

Zwei Infloreszenzen erfordern so viel Kohlenstoff, wie eine vegetativ produzierte Tochterpflanze (Eggert 1992). Da 81% der blühenden Individuen im nächsten Jahr keine Infloreszenz bilden und vegetative Vermehrung Pflanzen hervorbringt, die sofort wieder reproduktionsfähig sind, kann bei gleichem Kohlenstoffhaushalt ein schnelleres Populationswachstum durch Tochterzwiebel-Bildung erfolgen, als durch Samen (ebda.).

In diesem Licht ist es wahrscheinlich, dass sich *A. ursinum* im Leipziger Auenwald hauptsächlich über vegetative Vermehrung ausbreitet. Unterstützt wird diese These durch

mehrere Punkte. Erstens: die geringe Anzahl von Blüten pro Infloreszenz im Vergleich mit Literaturdaten (Tabelle 6-3). Zweitens, den hohen Anteil vegetativ reproduktiver Individuen (Abbildung 5-24). Drittens, die demografische Struktur des Bestandes (Abbildung 5-16): der Anteil Juveniler und Keimlinge war mit 12% sehr gering im Vergleich zu Literaturdaten. Ernst (1979) vermerkte, dass der Anteil 1- bis 2-jähriger Pflanzen am größten ist und 55.6-93.3% der Gesamtpopulation beträgt. Eggert (1992), Schmucker und Drude (1934) und Rychnovská und Bednáø (1998) verzeichneten den höchsten Anteil an Individuen ebenfalls bei den Keimlingen. Für die anderen Altersstufen sank der Anteil an der Gesamtpopulation sukzessive ab. Im Auenwald war ein gegenteiliges Muster zu erkennen: Es gab einen großen Anteil adulter Individuen, bedeutend weniger Juvenile (10%) und wiederum weniger Keimlinge (2%).
Der Anteil sexuell reproduktiver Individuen war mit 11% hoch. Dennoch traten nur wenige Keimlinge auf, was den Schluss nahe legt, dass die sexuelle Reproduktion im Auenwald nicht erfolgreich verläuft. Der Anteil vegetativer Reproduktion war ebenfalls vergleichsweise hoch: Fuellekrug (1990) dokumentiert, dass der Anteil vegetativer Vermehrung in einer Population zwischen 5 und- in Extremfällen- 37% liegt. Tutin (1957) vermerkte, dass vegetative Reproduktion nur bei ausgesprochen starken Pflanzen auftritt und daher relativ selten vorkommt. Das deckt sich nicht mit den Ergebnissen dieser Studie, in der 11% der Individuen Tochterzwiebeln bildeten. Somit scheint vegetative Vermehrung die Hauptreproduktionsart des Bärlauchs im Auenwald zu sein.

Die Hypothese, dass der Reproduktionsmodus abhängig ist vom Lichtangebt kann nicht widerlegt werden: sexuelle Reproduktion war negativ korreliert mit dem Lichtangebot, wogegen vegetative Reproduktion unabhängig war von abiotischen Umweltfaktoren.
Aber im Gegensatz zu der Annahme, dass bei hohem Lichteinfall viel sexuelle Reproduktion stattfindet, war ein umgekehrtes Muster zu erkennen: sexuelle Fortpflanzung war negativ korreliert mit dem Lichtangebot- mehr Licht führte zu signifikant weniger Infloreszenzbildung. Dagegen war der Anteil vegetativer Reproduktion unabhängig von direkten abiotischen Einflüssen. Die Hypothese, dass bei geringem Lichteinfall vegetative Fortpflanzung vorherrscht, muss daher abgelehnt werden.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die Bärlauchpopulation in Leipzig sehr stark proliferierte. Die Samenmasse lag deutlich über den angegebenen Literaturwerten (Tabelle 6-3). Ebenfalls war die Zwiebelmasse sehr hoch im Vergleich mit den Literaturangaben

(Tabelle 6-5). Ein weiteres Indiz für eine starke Population war die Häufigkeit mit der vegetative Vermehrung auftrat und der hohe Anteil blühender Individuen an der Gesamtpopulation.

7. Literaturverzeichnis

Andersson, M., E (1993) Aluminium Toxicity as a Factor Limiting the Distribution of *Allium ursinum* (L.). *Annals of Botany,* 72**,** 607-611.

Bierzychudek, P. (1982) Life histories und demography of shade-tolerant temperate forest herbs - a review. *New Phytologist,* 90**,** 757-776.

Boehling, N. (2003) Dauerflächen-Untersuchungen in einem Eichen- Hainbuchenwald im Vorland der Schwäbischen Alb (Südwestdeutschalnd), 1978-2001: Der Niedergang von *Scilla bifolia* und die Invasion von *Allium ursinum*. *Tuexenia,* 23**,** 131-161.

--- (2008) Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“ 1978/ 2007. *Tuexenia,* 28**,** 41–49.

Boehme, H. J. & C. Becker (1995) Die Leipziger Gewässer von der Jahrtausendwende bis zur Gegenwart. *Neue Ufer,* 3**,** 1-64.

Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens & J. S. S. White (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24**,** 127-135.

--- (2010) Nachricht in der R-sig-mixed-models– mailing list vom 11.03.2010. URL: https://stat.ethz.ch/pipermail/r-sig-mixed-models/2010q1/003441.html [Zugriff am 01.09.2010]

Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie*. Wien, New York: J. Springer Verlag.

Burke, M. J. W. & J. P. Grime (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology,* 77**,** 776-790.

Burnham, K., P & D. Anderson, R,. 2002. *Model Selection und Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer-Verlag.

Courchamp, F., T. Clutton-Brock & B. Grenfell (1999) Inverse density dependence und the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution,* 14**,** 405-410.

Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. Chichester: John Wiley & Sons.

Dierschke, H. (1989) Symphänologischer Aufnahme- und Bestimmungsschlüssel für Blütenpflanzen und ihre Gesellschaften in Mitteleuropa. *Tuexenia,* 9**,** 477-484.

--- (2003): Pflanzendiversität im Göttinger Kalkbuchenwald in Raum und Zeit. In: Gradstein, S.R., R. Willmann & G. Zizka (Hrsg.): Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. – *Kleine Senckenberg-Reihe,* 45**,** 137–146.

--- (2004): Kleinräumige Dynamik in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. Ergebnisse von 20-jährigen Dauerflächen (1981–2001). *Forst und Holz* 59**,** 433–435.

Djurdjevic, L., A. Dinic, P. Pavlovic, M. Mitrovic, B. Karadzic & V. Tesevic (2004) Allelopathic potential of *Allium ursinum* L. *Biochemical Systematics und Ecology,* 32**,** 533-544.

Dormann, C., F & I. Kühn. 2009. Angewandte Statistik für die biologischen Wissenschaften. Online publizierte Skripte
URL: http://cran.r-project.org/doc/contrib/Dormann+Kuehn_AngewandteStatistik.pdf [02.05.2010]

Edwards, L., J, K. Müller, E, R. Wolfinger, D, B. Qaqish, F & O. Schabenberger (2008) An R2 statistic for fixed effects in the linear mixed model. *Statist. Med.,* 27**,** 6137- 6157.

Eggert, A. 1985. Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. Dissertiation: Universität Göttingen. Göttingen.

--- (1992) Dry-matter economy und reproduction of a temperate forest spring geophyte, *Allium ursinum*. *Ecography,* 15**,** 45-55.

Eißmann, L. & C. Tinapp. 2005. Zur Flussentwicklung des Leipziger Raums während des Quartärs unter besonderer Berücksichtigung der jüngeren Zeit. In: *4. Leipziger Auensymposium*. Leipzig: Stadt Leipzig, Amt für Umweltschutz.

Ellenberg, H. 1996. *Vegetations Mitteleuropas mit den Alpen: In ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Stuttgart: UTB.

Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth & W. Werner. 2001. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa.* Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co KG.

Ernst, W. H. O. (1979) Population biology of *Allium ursinum* in northern Germany. *Journal of Ecology,* 67**,** 347- 362.

Falkengren-Grerup, U. & G. Tyler (1993) Soil chemical properties excluding field layer species from beech forest mor. *Plant und Soil,* 148**,** 185-191.

Fuellekrug, E. (1990) Der Anteil der vegetativen Vermehrung von *Allium ursinum* in der Bärlauch Fazies. *Tuexenia,* 10**,** 401- 407.

Gelman, A. & J. Hill. 2007. *Data Analysis Using Regression und Multilevel/ Hierarchical Models.* New York: Cambridge University Press.

Gigon, A., R. Marti, T. Scheiwiller 2004. *Kurzpraktikum Terrestrische Ökologie*. Zürich: Vdf Hochschulverlag Ag.

Glaeser, J. 2002. Untersuchungen zur historischen Entwicklung und Vegetation mitteldeutscher Auenwälder. Dissertiation: Technische Universität Dresden. Leipzig. 163 S.

--- 2005. Wie beeinflusst der Mensch die Baumartenzusammensetzung? In *4. Leipziger Auenwaldsymposium*. Leipzig: Stadt Leipzig, Amt für Umweltschutz.

Glaeser, J. & M. Wulf (2009) Effects of water regime und habitat continuity on the plant species composition of floodplain forests. *Journal of Vegetation Science,* 20**,** 37-48.

Grime, J. P. (1973) Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature,* 242**,** 344-347.

Gutte, P., K. Heyde & A. Sickert (im Druck) Der Leipziger Auenwald und seine Perspektiven. *Leipziger Blätter*.

Gutte, P. & A. Sickert (1998) Der Leipziger Auenwald - Bestand und Pflege. *Mitteilungen des Landesverein Saechsischer Heimatschutz***,** 80- 85.

Grubb, P. J. (1977) The maintenance of species richness in plant communites: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, 107-145.

Haase, D. (1998) Urban Ecology in the new federal countries of germany. Contamination of upper soil und urban atmosphere with heavy metals in Leipzig. *Arch. für Nat.- Lands,* 37**,** 45-58.

--- 1999. Beiträge zur Geoökosystemanalyse in Auenlandschaften - Säurestatus und Pufferfunktion der Waldböden in den Leipziger Flussauen. Dissertiation: Universität Leipzig. Leipzig. UFZ-Bericht Nr. 19/1999.

--- (2003a) Holocene floodplains und their distribution in urban areas-functionality indicators for their retention potentials. *Landscape und Urban Planning,* 66**,** 5-18.

--- (2003b) Flussauen in urbanen Räumen - Indikatoren zu ihrer Verbreitung und Funktionsfähigkeit. *Ber. z. dt. Landeskunde,* 77**,** 379-400.

--- (2009) Effects of urbanisation on the water balance - A long-term trajectory. *Environmental Impact Assessment*, 29**,** 211–219.

Haase, D. & J. Glaser (2009) Determinants of floodplain forest development illustrated by the example of the floodplain forest in the District of Leipzig. *Forest Ecology und Management,* 258**,** 887-894.

Haase, D., A. Krueger, B. Schneider & H. Neumeister (1999) The wood stock as one main stress factor for geochemical processes in soils of floodplain forests. The example of the German Weisse-Elster-Pleisse floodplains. *Ekologia-Bratislava,* 18**,** 25-30.

Hess, S. (2010) Beeinflussung der Frühjahrsblüherdiversität durch temporäres Überfluten im Leipziger Auenwald. Diplomarbeit: Universität Leipzig. Leipzig. 126 S.

Heyde, K. 2007. Naturschutzfachlich-Vegetationskundliche Begutachtung der Ernte von Bärlauchblättern im Landschaftsschutzgebiet Leipziger Auwald. Unveröffentlichtes Gutachten.

Holmgren, M., M. Scheffer & M. A. Huston (1997) The interplay of facilitation und competition in plant communities. *Ecology,* 78**,** 1966-1975.

Jandl, R., H. Kopeszki & G. Glatzel (1997) Effect of a dense *Allium ursinum* (L) ground cover on nutrient dynamics und mesofauna of a *Fagus sylvatica* (L) woodland. *Plant und Soil,* 189**,** 245-255.

Kawano, S. & Y. Nagai (1975) Propductive und reproductive biology of flowering plants 1: Life-history strategies of 3 *Allium* species in Japan. *Botanical Magazine-Tokyo,* 88**,** 281-318.

Kreft, I. & J. De Leeuw 1998. Introducing Multilevel Modeling. London: Sage.

Krueger, A., G. Matthias & H. Neumeister. 2007. High scale diversity of soil und relief attributes in the LAK investigation area, In: *The canopy of a temperate floodplain forest : Results from five years of research at the Leipzig canopy crane.* Leipzig: Universität Leipzig, Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie.

Lerch, G. 1991. *Pflanzenökologie*. Berlin: Akademie-Verlag.

Landesvermessungsamt Sachsen (Hrsg.) (1999) Topografische Karte 1:10 000, Normalausgabe, Blattnummern 4639 – Markleeberg und 4639 – SW Leipzig. Dresden.

Landesvermessungsamt Sachsen (Hrsg.) (2009) Vegetationskundliche Kartierung und Darstellung des Leipziger Stadtwaldes im LSG „Leipziger Auwald“ 1:10 000 auf Grundlage der Rasterdaten der Topografischen Karte 1:25 000. Südteil 2. Fassung. Dresden.

Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson (1992) Modelling survival und testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs,* 62**,** 67- 118.

Leipziger Institut für Meteorologie – LIM: Wetter und Klima-Statistik für den Monat. Zuletzt aktualisiert am 09.04.2010. URL: http://uni-leipzig.de/~meteo/de/wetterdaten/index.php [Zugriff am 02.08.2010]

Londo, G. (1976) The decimal scale for releves of permanent quadrats. *Vegetatio,* 33**,** 61-64.

Morschhauser, T., K. Rudolf, Z. Botta-Dukat & B. Oborny (2009) Density-dependence in the establishment of juvenile Allium ursinum individuals in a monodominant stand of conspecific adults. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology,* 35**,** 621-629.

Mueller, G. K. 1995. *Die Leipziger Auen.* Dresden: Sächsisches Staatsministerium für Umwelt und Landesentwicklung (SMU).

Mueller, G. K. & U. Zaeumer. 1992. *Der Leipziger Auwald ein verkanntes Juwel der Natur*. Leipzig: Urania Verlag.

Nagelkerke, N. (1991) A Note on a General Definition of the Coefficient of Determination. *Biometrika,* 78**,** 691–692.

Nault, A. & D. Gagnon (1993) Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology,* 81**,** 101-119.

Neumeister, H., D. Haase & R. Regber. 1997. Methodische Aspekte zur Ermittlung von Versauerungstendenzen und zur Erfassung von pH-Werten in Waldböden : Räumliche

bestockungsabhängige Verteilungsmuster der Boden-pH-Werte im Auewald bei Leipzig. In: *Petermanns Geographische Mitteilungen*, 385-399.

Pijl, L., van, der. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer.

Regent-Instruments Inc. (2009) WinSCANOPY 2009a for canopy analysis. Handbuch.

Richards, S. A. (2005) Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples und cautionary results. *Ecology,* 86**,** 2805- 2814.

Rimbach, A. (1897) Die Lebensverhältnisse des *Allium ursinum*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.,* 15**,** 248–252.

Rychnovská, M. & V. Bednáø (1998) Floodplain forest: herb layer as indicator of its ecological status. In: *Acta Univ. Palack. Olomuc. Fac. Rerum Natur.*, 36**,** 7-15.

Searle, S. R., G. Casella & C.E. McCulloch 1992. Variance Components. New York: Wiley.

Schmidt, H., G. Mayer & D. F. (Hrsg.) Wiktorin. 2005. *Der Leipzig Atlas: Unterwegs in einer weltoffenen Stadt am Knotenpunkt zwischen West- und Osteuropa*. Berlin: Herrmann-Josef EMONS Verlag.

Schmidt, W. (1988) Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). *Tuexenia,* 8**,** 327- 338.

--- (1997) Vegetation dynamics in canopy gaps of a beech forest on limestone. *Forstwissenschaftliches Centralblatt,* 116**,** 207-217.

Schmucker, T. & G. Drude (1934) Über Verbreitungsgesetze bei Pflanzen, insbesondere *Allium ursinum*. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt,* 52A**,** 540- 565.

Sickert, A. 2005. Wie entwickelt sich die Baumartenzusammensetzung in der Hartholzaue? In: *4. Leipziger Auenwaldsymposium*. Leipzig: Stadt Leipzig, Amt für Umweltschutz.

Snijders, A. T, B, Bosker & J. R (1994) Modeled variance in two-level models. *Sociological Methods und Research*, 22**,** 342–363.

Stadtforstamt Leipzig (Hrsg.) (2003) Betriebsbuch für den Kommunalwald Leipzig, Stichtag 1.1.2003, Band 3: Teilflächenblätter Revier 02 Connewitz. Leipzig.

Stadt Leipzig, Amt für Stadtgrün und Gewässer, Abteilung Stadtforsten (Hrsg.) (2005) Umlauf zum Forsteinrichtungswerk, Stichtag 1.1.2003. Leipzig. URL: http://www.leipzig.de/imperia/md/content/67_gruenflaechenamt/wald/umlauf_forsteinrichtungswerk_kw_leipzig_2003_2012.pdf [Zugriff am 13.04.2010]

Stadt Leipzig, Amt für Umweltschutz (Hrsg.) (2009) Luftreinhalteplan für die Stadt Leipzig. Leipzig.

Steubing, L. & A. Fangmeier. 1992. *Pflanzenökologisches Praktikum: Gelände- und Laborpraktikum der terrestrischen Pflanzenökologie*. Stuttgart: Ulmer.

Thomasius, H. 1956. *Die Standortverhältnisse der Wälder in und um Leipzig.* Leipzig.

Tremolieres, M., V. Noel & B. Herault (2009) Phosphorus und nitrogen allocation in *Allium ursinum* on an alluvial floodplain (Eastern France). Is there an effect of flooding history? *Plant and Soil,* 324**,** 279-289.

Tremolieres, M., J. M. Sanchez-Perez, A. Schnitzler & D. Schmitt (1998) Impact of river management history on the community structure, species composition und nutrient status in the Rhine alluvial hardwood forest. *Plant Ecology,* 135**,** 59-78.

Tutin, T. G. (1957) *Allium ursinum* L. *Journal of Ecology,* 45**,** 1003-1010.

Willmanns, O. 1998. *Ökologische Pflanzensoziologie: Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas*. Stuttgart: Quelle & Meyer.

Wulff, M. (1999) Plant species as indicators of ancien woodland in northwestern Germany. *Journal of Vegetation Science,* 8**,** 635- 642.

8. Anhang

Tabelle 8-1: Phänologische Entwicklung des Bärlauch innerhalb der einzelnen Dauerprobeflächen. Dargestellt sind nur Flächen in denen Bärlauch vorkam.

Flächennummer	02. - 03. Apr	16. Apr	30. Apr	14. Mai	27. Mai	11. Jun	25. Jun
209_3	2	3	5	9	12	13	14
205a3_dunkel	2	2	2	8	12	12	15
205a4_1	2	3	5	9	12	12	14
205a4_2	2	2	4	9	12	12	14
205a4_3	2	3	3	8	12	12	14
205a4_nass	2	2	3	7	12	12	14
205a5_1	2	2	4	9	12	12	14
205a5_2	2	3	3	9	12	12	14
205a5_hell	2	3	3	3	10	12	15
227_2	2	3	4	9	12	12	14
227_3	2	3	4	12	12	12	14
227_dunkel	3	3	4	9	12	12	14
220_1	2	3	4	9	12	12	14
220_2	2	3	4	8	12	12	14
220_3	2	3	4	8	12	12	14
220_hell	3	3	4	7	12	12	14
220_dunkel	2	2	3	12	12	12	14
240_3	0	2	0	0	0	0	0
240_nass	2	3	5	9	12	15	15
242_nass	2	2	3	2	12	NA	NA
219d2_2	2	3	4	9	12	12	14
219d3_1	2	3	3	8	12	12	14
219d3_2	2	3	3	8	12	12	14
219d3_3	2	3	4	9	12	12	14
219d3_hell	2	3	3	8	12	12	14
219d3_dunkel	2	2	3	9	12	12	14
238_dunkel	2	3	3	9	15	15	15
259a1_1	3	3	4	9	12	12	14
259a1_2	3	3	3	7	10	12	14
259a1_3	2	3	4	9	12	12	14
259a1_hell	2	3	6	12	12	12	14
259a1_dunkel	3	3	4	8	12	12	14
259a3_1	3	3	3	9	12	13	14
259a3_2	2	3	4	12	12	12	13
259a3_3	3	3	3	8	12	12	14
259a3_hell	3	3	5	9	12	12	14
259a3_dunkel	3	3	4	9	12	12	14
259a6_1	3	3	3	9	12	12	14
259a6_2	3	3	4	9	12	12	14
259a6_3	3	3	3	9	12	12	14

Fortführung Tabelle 8-1: Phänologische Entwicklung des Bärlauch innerhalb der einzelnen Dauerprobeflächen. Dargestellt sind nur Flächen in denen Bärlauch vorkam.

Flächennummerer	02. - 03. Apr	16. Apr	30. Apr	14. Mai	27. Mai	11. Jun	25. Jun
259a6_trocken	2	3	3	9	12	12	14
259a6_nass	3	3	3	9	10	12	14
259a5_1	3	3	4	9	12	12	14
259a5_2	3	3	4	9	12	12	14
259a5_3	2	3	4	9	12	12	14
259a5_hell	3	3	4	12	12	12	14
259a5_dunkel	2	3	4	9	12	12	13
259a7_1	3	3	3	9	12	12	14
259a7_2	3	3	3	7	12	12	14
259a7_3	3	3	4	9	12	12	14
259a7_hell	3	3	4	9	12	12	14
259a7_trocken	3	3	4	9	12	12	14
259a11_1	3	3	3	8	10	12	14
259a11_2	3	3	5	7	10	12	14
259a11_3	3	3	4	8	12	12	14
259a11_hell	3	3	3	6	12	12	14
259a11_dunkel	3	3	3	8	12	12	14

Für die Dauerprobefläche 242_nass konnte ab dem 11. Juni kein phänologisches Stadium mehr aufgenommen werden, da die Pflanzen durch Wildschweine stark beschädigt worden waren.

Tabelle 8-2: Überblick über die aufgenommene Daten.

	Min	Max	Mittelwert	Standardabweichung	Median	Normalverteilung nach Kolmogorov-Smirnoff	Normalverteilung nach Shapiro	N	NA
abiotische Parameter									
Bodenwassergehalt [%]	27.34	71.94	43.31	9.99	42.8	0.4643	0.003457	90	0
Baumkronenöffnung [%]	4.98	11.48	8.215	1.53	8.205	0.9943	0.3831	90	0
total site factor	0.0276	0.2322	0.1074	0.0443	0.105	0.6905	0.1	90	0
pH-Wert des Bodens	4.94	6.56	5.717	0.33	5.685	0.611	0.149	90	0
biotische Parameter									
Zwiebelmasse [mg]	221.2	771.2	296	275.6	300	0.5196	0.1608	45	12
Samenmasse [mg]	2.545	38.82	10.6	11.376	11.41	0.7255	0.178	50	0
Anzahl Blüten pro Infloreszenz	0	24	11	9	15	8.684e-07	2.689e-10	90	0
Abundanz	0	973	234	260	165	1.89e-05	1.572e-08	90	0