

Vegetationsveränderungen in Borstgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes (Hessen, Niedersachsen) nach 25 Jahren

Vegetation changes in *Nardus* grasslands of the Werra-Meissner region (Hesse, Lower Saxony, Central Germany) after 25 years

Cord Pepler-Lisbach* & Natali Könitz

Institut für Biologie und Umweltwissenschaften, Arbeitsgruppe Landschaftsökologie, 26111 Oldenburg, Germany

**Korrespondierender Autor, E-Mail: cord.pepler.lisbach@uni-oldenburg.de*

Zusammenfassung

In Borstgrasrasen (*Nardetalia*) des Werra-Meißner-Gebietes (Nordhessen, Südniedersachsen) wurden 2012 nach 25 Jahren auf möglichst gleichen Untersuchungsflächen (quasi-Dauerflächen) Wiederholungsaufnahmen angefertigt, um den gegenwärtigen Zustand bzw. Veränderungen in diesem prioritären FFH-Lebensraumtyp zu erfassen. Es wurden insgesamt 61 Flächen untersucht. Neben der Artenzusammensetzung wurden auch Bodenparameter (pH, C/N-Verhältnis, Mächtigkeit der organischen Auflage) und die Nutzung erfasst.

Bei der Wiederholungsaufnahme 2012 waren, abgesehen von einer Aufforstungsfläche, noch auf allen Flächen Arten der Borstgrasrasen vorhanden. Die Flächen wurden 2012 überwiegend genutzt oder gepflegt, während 1986/87 Brachflächen noch bei weitem dominierten. Eine Düngung der Flächen erfolgte nicht. Trotz dieser generell günstigen Nutzungssituation lässt sich ein genereller Trend zur Eutrophierung feststellen, der sich hinsichtlich Artenzahl und Deckung in einer Zunahme von Arten des Wirtschaftsgrünlandes (*Molinio-Arrhenatheretea*) bei gleichzeitiger Abnahme der Borstgrasrasen-Kennarten äußert. Auch die Artenzahlen der übrigen Magerkeitszeiger nahmen im Mittel ab, während Verbrauchszeiger im Allgemeinen zunahm. Eine Veränderung der Gesamtartenzahl war nicht festzustellen. Die mittleren Zeigerwerte spiegeln die Verschiebungen im Arteninventar durch erhöhte mittlere Reaktions- und Stickstoffzahlen wider. Strukturell hat in den vergangenen 25 Jahren vor allem eine generelle Zunahme der Moosschichtdeckung und eine Ausbreitung der Sträucher auf Brachflächen stattgefunden. Bei den Bodenparametern waren 2012 eine signifikante Erhöhung der pH-Werte, eine Einengung der C/N-Verhältnisse und eine Abnahme der Mächtigkeit der organischen Auflage (Of) feststellbar. Regressionsmodelle zeigen, dass dabei die Zunahme von Arten des Wirtschaftsgrünlandes direkt mit den ansteigenden pH-Werten zusammen hing, während die Veränderungen bei den Kennarten eher vom Ausgangs-C/N-Verhältnis, teilweise auch von der Entwicklung der organischen Auflage und der Nutzung abhängig waren.

Die vorgefundenen Veränderungen werden vor dem Hintergrund möglicher Gefährdungsszenarien (Brache, Eutrophierung, Bodenversauerung, Klimawandel) diskutiert. Angesichts des unerwarteten Befundes einer Eutrophierung bei gleichzeitig nachlassender Bodenversauerung, wird die Hypothese aufgestellt, dass der seit den 1990er-Jahren erfolgte Rückgang der Schwefeldepositionen mit nachfolgender Erholung der Boden-pH-Werte und nachlassender Stressbelastung, z. B. durch Ammonium-Toxizität, die Veränderungen ausgelöst haben könnte. Außerdem deuten die Ergebnisse auf eine zumindest teilweise zu geringe Nutzungs- bzw. Pflegeintensität bzw. zu späte Nutzungstermine. Möglicherweise führt der erhöhte Eutrophierungsdruck hier auch zu verstärkten Anforderungen an das Management der Flächen. Eindeutige Indizien für klimabedingte Veränderungen im Arteninventar

ließen sich nicht finden. Indirekte Effekte über eine erwärmungsbedingte Förderung der Mineralisationsraten oder ein ursächlicher Zusammenhang zwischen höheren Wintertemperaturen und der Zunahme der Moosdeckung lassen sich jedoch nicht ausschließen.

Abstract

The present study aimed at assessing the present state and changes of *Nardus* grassland in the Werra-Meißner region (Central Germany) since the 1980s by resurveying 61 quasi-permanent plots in 2012. We repeated vegetation relevés, measurements of soil parameters (pH, C/N ratio, thickness of organic Of layer) and recorded present management practices.

In 2012, *Nardus* grassland species still occurred in all plots but one, which had been afforested with spruce trees. The bulk of plot sites were managed in 2012 as opposed to 1986/87, when most of the plots had been fallows. No site had been fertilized or manured. Despite these favorable management conditions, we found a general eutrophication signal indicated by a shift in species composition. Abundance and richness of grassland (*Molinio-Arrhenatheretea*) species increased, whereas *Nardus* grassland species declined both in number and abundance. Species richness of general low-nutrient indicators declined as well, whereas fallow indicators increased. Overall species richness did not change significantly. Increasing mean Ellenberg indicator values for soil reaction and nitrogen reflected these shifts in species composition. Vegetation structure changed with respect to a general increase in bryophyte cover and in shrub cover on fallow plots. Soil parameters showed a general increase in pH and a decrease in both C/N-ratio and Of thickness. Regression models reveal a direct relationship between increase of grassland species and increase of pH values. *Nardus* grassland species rather responded to initial C/N ratio and changes in Of thickness and management.

The changes in species composition and soil parameters are discussed in the light of several scenarios potentially threatening *Nardus* grasslands, i.e. fallow, eutrophication, soil acidification and climate change. Considering the unexpected result that eutrophication coincided with decreasing acidification, we hypothesize that a reduction of airborne acidification due to declining sulfur deposition rates since the 1990s is a major driver for species shifts in *Nardus* grasslands. Soil pH recovery possibly led to stress reduction (e.g. declining risk of ammonium toxicity for grassland species), thus triggering the observed changes. Moreover, the results indicate that management practices were not sufficient to suppress fallow indicators in *Nardus* grassland. Perhaps, eutrophication poses new challenges for the management of the remaining sites of this high priority habitat type of the EU Habitats Directive. To date, we found no evidence for changes in species composition directly related to climate change. However, indirect effects of global warming, e.g. on mineralization rates or on bryophyte cover, cannot be excluded.

Keywords: acidification, climate change, eutrophication, management, *Nardetalia*, quasi-permanent plots, resurvey study

1. Einleitung

Grünlandgesellschaften gehören zu den am stärksten von Flächenrückgang und Qualitätsverlusten betroffenen Vegetationstypen in Mitteleuropa (DIERSCHKE & BRIEMLE 2002, WESCHE et al. 2012). Borstgrasrasen (*Nardetalia strictae* Preising 1950) sind dabei als extensiv genutzter, auf nährstoffarme, ungedüngte Standorte beschränkter Grünlandtyp (PEPPLER-LISBACH & PETERSEN 2001) besonders betroffen. Durch die damit verbundene geringe Produktivität sind sie als Lebensraum gefährdeter, meist niedrigwüchsiger und konkurrenzschwacher Arten, wie z. B. die FFH-Art *Arnica montana*, von großer Bedeutung (PREISING et al. 2012). Viele Ausprägungen von Borstgrasrasen gehören mit über 40 Arten/20 m² (PEPPLER 1992) zu den artenreichsten Grünlandtypen in Deutschland. Auf Grund dieses Artenreichtums und der Bedeutung als Lebensraum gefährdeter Arten sowie für die Diversität auf der Landschaftsebene haben Borstgrasrasen einen hohen Naturschutzwert, was

sich in ihrem gegenwärtigen Schutzstatus widerspiegelt. Neben dem nationalen Status als geschützter Biotoptyp gemäß § 30 Abs. 2 Nr. 3 BNatSchG werden sie auch auf europäischer Ebene als prioritärer FFH-Lebensraumtyp eingestuft (LRT 6230 „Artenreiche montane Borstgrasrasen auf Silikatböden“) (SSYMANK et al. 1998). Davon ausgenommen sind lediglich stark degradierte, artenarme Ausprägungen. Der Erhalt und ein geeignetes Management von Borstgrasrasen stehen derzeit besonders durch ihren Status als prioritärer FFH-Lebensraumtyp im Fokus des Naturschutzes. Untersuchungen zu ihrer aktuellen Entwicklung sind folglich wichtig, um den Erhaltungszustand und einen möglichen Handlungsbedarf zu ermitteln.

Waren Borstgrasrasen noch bis vor ca. 50 Jahren charakteristische Bestandteile der durch kleinteilige, bäuerliche Landwirtschaft geprägten Kulturlandschaft und vor allem in den aus silikatischen Gesteinen aufgebauten Mittelgebirgen weit verbreitet (PEPPLER-LISBACH & PETERSEN 2001), gelten sie heute bundesweit überwiegend als „stark gefährdet“ (Kategorie 2), je nach Ausprägung und Region zum Teil auch als „von vollständiger Vernichtung bedroht“ (1) oder „gefährdet“ (3) (RENNWALD 2000, RIECKEN et al. 2006). Bundesweit sind knapp 28 % der charakteristischen Arten gefährdet bzw. verschollen (KORNECK & SUKOPP 1988). Generell werden für den Rückgang der Biodiversität in erster Linie der Wandel der Landnutzung, die atmosphärische Schadstoffdepositionen und der Klimawandel verantwortlich gemacht (SALA et al. 2000, KLOTZ et al. 2014). Es ist anzunehmen, dass auch für Borstgrasrasen nachgewiesene oder potentielle Gefährdungsursachen im Bereich dieser Faktorenkomplexe zu finden sind.

Der allgemeine Nutzungswandel durch die einerseits zunehmende Intensivierung der Landnutzung sowie andererseits die Aufgabe von ehemals genutzten Flächen führte in den letzten Jahrzehnten in ganz Europa zu einem Rückgang der Biodiversität innerhalb des extensiv genutzten Grünlandes (HANSSON & FOGELFORS 2000, HOPKINS & HOLZ 2006, KAHMEN & POSCHLOD 2008) und gebietsweise zu ihrem vollständigen Verlust. Diese beiden grundsätzlichen Entwicklungstendenzen können gerade bei Borstgrasrasen besonders deutlich nachvollzogen werden. Schwache Erträge und geringer Futterwert führten in vielen Gebieten zu einer Nutzungsaufgabe der Borstgrasrasen und so zu erheblichen Flächenverlusten (HOB OHM & SCHWABE 1985, PEPPLER 1992). Nach dem Brachfallen der Bestände setzt eine Sekundärsukzession mit mehr oder weniger raschen Veränderungen der Vegetationsstruktur und der Artenzusammensetzung ein, bis hin zur Entwicklung von Gebüschern und Pionierwäldern (PEPPLER 1992, PREISING et al. 2012). Neben der spontanen Sukzession nach Nutzungsaufgabe spielt auch die Aufforstung ehemaliger Borstgrasrasen eine große Rolle für den Flächenverlust (SSYMANK et al. 1998, RENNWALD 2000, PEPPLER-LISBACH & PETERSEN 2001).

Die Nutzungsintensivierung ist für Borstgrasrasen eine besonders wichtige Rückgangsursache, weil sie, anders als etwa Kalkmagerrasen, häufiger auf schwach geneigten und mittel- bis tiefgründigen Standorten vorkommen. Die dadurch relativ gut wasserversorgten und leichter maschinell zu bearbeitenden Flächen lassen sich durch Düngung und Bodenbearbeitung leicht in produktivere Grünlandbestände oder sogar Ackerland überführen (CALLAUCH 1986, PEPPLER-LISBACH & PETERSEN 2001).

Neben diesen direkten Einflüssen durch die landwirtschaftliche Flächennutzung, z. B. durch Düngung, sind atmosphärische Schadstoffdepositionen ebenfalls wichtige Gefährdungsursachen im Extensivgrünland. Hier sind vor allem Schwefel- und Stickstoffverbindungen zu nennen, deren Eintrag Stoffkreisläufe und Ökosystembeziehungen empfindlich stören können und je nach Form und Menge zu Bodenversauerung und/oder Eutrophierung

führen (TEUFEL et al. 1994, BOBBINK et al. 1998, 2010, VAN DER WAL et al. 2003, DUPRÉ et al. 2010, STEVENS et al. 2010, PHOENIX et al. 2012). Für die Bodenversauerung sind neben schwefelhaltigen Depositionen („saurer Regen“) auch reduzierte und oxidierte Stickstoffdepositionen verantwortlich. Während die Emissionen von Schwefel inzwischen stark zurückgegangen sind, bleiben die Stickstoffemissionen mehr oder weniger stabil oder zeigen nur einen geringen Rückgang (DUPRÉ et al. 2010). Dies gilt insbesondere für die reduzierten N-Verbindungen (GAUGER et al. 2013). In den schwach gepufferten Böden der Borstgrasrasen ist die Bodenversauerung durch Nitrifikation von eingetragenen Ammonium von besonderer Bedeutung (BOBBINK et al. 1998). Auf die nachteiligen Auswirkungen von hohem Ammonium-Einträgen, Ammonium-Akkumulation und hohem Ammonium/Nitrat-Verhältnis im Boden auf viele nicht ausreichend säureangepasste Arten verweisen DE GRAAF et al. (2009) und STEVENS et al. (2011b). Durch die eutrophierenden Auswirkungen von Stickstoffeinträgen sind Borstgrasrasen als wertvolle Rückzugsräume für eine an Nährstoffarmut angepasste Flora besonders gefährdet (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Auch andere Studien bezeichnen die atmosphärischen Stickstoffeinträge und die damit einhergehende Eutrophierung als Hauptursache für Veränderungen in bodensauren Magerrasen in den letzten Jahrzehnten (STEVENS et al. 2004, DUPRÉ et al. 2010, STEVENS et al. 2011a). Nach aktuellen Untersuchungen in Europa wird der „critical load“ für Stickstoffeinträge für bodensaures Grasland bei 10 bis 15 kg N ha⁻¹ a⁻¹ angesetzt (BOBBINK & HETTELINGH 2011). Die Hintergrundbelastung für das Werra- Meißner-Gebiet lag 2007 bei 19 bis 24 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (UMWELTBUNDESAMT 2014). Für das Jahr 2009 werden 15 bis 19 kg N ha⁻¹ a⁻¹ angegeben (UMWELTBUNDESAMT 2016). Die Unterschiede der Angaben für 2007 und 2009 ergeben sich aus dem variierenden Witterungsverlauf, aber auch aus abweichenden Modellierungstechniken (UMWELTBUNDESAMT 2015). Grundsätzlich kommt damit der atmosphärische Stickstoffeintrag als ein potentieller Gefährdungsfaktor für die Borstgrasrasen in dieser Region in Frage.

Als dritter Hauptfaktor des weltweiten Biodiversitätswandels gilt der Klimawandel (SALA et al. 2000), dessen Auswirkung auch für den deutschen Mittelgebirgsraum diskutiert werden (STREITBERGER et al. 2016). Die durchschnittliche globale Temperatur ist im letzten Jahrhundert weltweit um 0,8 °C angestiegen (BECKER et al. 2014). Für Deutschland wird für diesen Zeitraum ein Anstieg um knapp 1 °C angegeben (BECKER et al. 2014). TRIVEDI et al. (2008) berichten in ihrer Studie über bodensaure, arktisch-alpine Pflanzengesellschaften im schottischen Hochland von einer durch den Klimawandel bedingten Verdrängung von montanen Borstgrasrasen (bzw. ihrer Arten) und anderen kälteangepassten bodensauren alpinoborealen Grünlandgesellschaften. GOTTFRIED et al. (2012) bezeichnen einen solchen Prozess generell als „Thermophilisierung“ von montanen Pflanzengesellschaften, welche den Grad der aktuellen Erwärmung widerspiegelt. Unter der Annahme verschiedener zukünftiger Klimaszenarien wird für den FFH-Lebensraumtyp „Artenreiche montane Borstgrasrasen“ (6230) europaweit mit Arealverlusten um bis zu 19 % (bis 2050) und sogar bis zu 50 % (bis 2100) gerechnet (BITTNER & BEIERKUHNLIN 2014), wobei allerdings die Verluste in Deutschland vermutlich geringer ausfallen werden als z. B. in Südwest-Europa. Auch BEHRENS et al. (2009) gehen in ihrer Studie von einer negativen Beeinflussung von Arten der Borstgrasrasen (insbesondere mit montaner Verbreitung) durch Klimaerwärmung in nordrhein-westfälischen Mittelgebirgen aus. Klimatische Veränderungen können generell auch indirekt die Standortbedingungen beeinflussen, z. B. über erhöhte Mineralisationsraten und Eutrophierung durch Klimaerwärmung (BEHRENS et al. 2009).

Unsere Untersuchung hat das Ziel zu klären, ob in Borstgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes in den letzten 25 Jahren deutlich erkennbare Vegetationsveränderungen stattgefunden haben und, wenn ja, welche der genannten möglichen Ursachen dafür verantwortlich gemacht werden können. Dazu wurden Vegetationsaufnahmen von 1986/87 (PEPPLER 1987, 1992) im Jahr 2012 an möglichst gleicher Stelle wiederholt (quasi-Dauerflächen). Neben der Artenzusammensetzung wurden auch, wie bei der ersten Aufnahme, vegetationsstrukturelle Parameter und Bodenparameter erhoben. Durch einen Vergleich der Mengenveränderungen einzelner Arten und Artengruppen, der mittleren Zeigerwerte und der Veränderungen der strukturellen und standörtlichen Parameter sollen Rückschlüsse auf die wesentlichen Entwicklungstrends gezogen werden. Dabei sollen konkrete zu erwartende Gefährdungsszenarien (Verbrachung, Versauerung, Eutrophierung, Thermophilisierung) näher betrachtet und anhand der festgestellten floristischen und standörtlichen Veränderungen überprüft werden.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im nördlichen Werra-Meißner-Kreis (Hessen) und im südwestlichen Landkreis Göttingen (Niedersachsen), ca. 20 km östlich von Kassel. Naturräumlich wird das Gebiet überwiegend dem Naturraum Fulda-Werra-Bergland zugeordnet, welches in diverse weitere Teilräume untergliedert wird (KLINK 1969). Ein Großteil der Untersuchungsflächen befindet sich im Kaufunger Wald (51,30°N; 9,75°E, von Nord nach Süd Hühnerfeld, Großer Steinberg, Langenbruch, Ingelheimtal, Endschlagtal, Wengebachtal, Niestetal, Steinberg bei Großalmerode), weitere Flächen am Hirschberg (51,25°N; 9,8°E, Tiefenbachwiesen u. Umgebung) und auf dem Meißner (51,21°N; 9,85°E, Struthwiese, Viehhauswiese, Weiberhemd, Hausener Hute). Die südlichsten Flächen liegen südlich von Reichenbach (51,16°N; 9,77°E). Außerdem befinden sich einige wenige Flächen im Unteren Werraland nordwestlich von Witzenhausen bei Hübenthal (51,39°N; 9,82°E). Die Höhenlagen bewegen sich zwischen 230 bis 520 m ü. NN (Hübenthal, Kaufunger Wald), 430 bis 540 m ü. NN (Hirschberg, Großalmerode, Reichenbach) und 630 bis 720 m ü. NN (Meißner) und damit überwiegend in der submontanen bis montanen Höhenstufe.

Die Hauptgesteinsarten der Untersuchungsflächen als Ausgangsmaterial der Bodenbildung sind Sandsteine des Unteren und Mittleren Bundsandsteins und tertiärer Basalt. Die höchsten Erhebungen (Hirschberg, Meißner) sind aus Basalt aufgebaut, daneben gibt es auch kleinere Basaltvorkommen im Kaufunger Wald. An den Basaltkuppen ziehen sich periglaziale Schuttdecken die Hänge hinab, sodass auch in der Umgebung der basenreiche Charakter des Basaltmaterials die Zusammensetzung der Vegetation beeinflusst. Die übrigen Gebiete werden überwiegend von basenarmen Sandsteinen des Mittleren Buntsandsteins geprägt (PEPPLER 1987, siehe dort für weitergehende Informationen).

Klimatisch ist das gesamte Untersuchungsgebiet im Wesentlichen subozeanisch beeinflusst. Die mittlere Jahrestemperatur wird, je nach Höhenlage, für die ersten zwei Drittel des 20. Jahrhunderts mit 5–9 °C angegeben und die mittlere Niederschlagssumme mit 650–1000 mm (DEUTSCHER WETTERDIENST IN DER US-ZONE 1950, KLINK 1969). Lokale Unterschiede entstehen durch die unterschiedlichen Höhenlagen. Dabei sind die Bedingungen auf der Meißner-Hochfläche durch niedrigere Temperaturen, eine kürzere Vegetationsperiode und längere Schneebedeckung deutlich montaner geprägt als in den Hochlagen des Kaufunger Waldes (PEPPLER 1992). Für die Station Witzenhausen (133 m) beträgt die Differenz der mittleren Jahrestemperatur zwischen 1930 (8,5 °C, PFALZGRAF 1934) und 2010

(ca. 9,1 °C, DEUTSCHER WETTERDIENST 2015) etwa +0,6 °C. Da für 2010 keine Daten der Station Witzenhausen verfügbar waren, wurde stattdessen die (allerdings etwas höher gelegene) Station Kassel herangezogen.

3. Borstgrasrasen im Werra-Meißner-Gebiet

Im Werra-Meißner-Gebiet kommen bis in die heutige Zeit noch nennenswerte und teilweise gut entwickelte Reste von Borstgrasrasen vor (PEPPLER-LISBACH & PETERSEN 2001). Im Jahr 1986 wurde ein Großteil der damals vorhandenen Bestände pflanzensoziologisch erfasst (PEPPLER 1987). Ergänzt durch einige weitere Aufnahmen aus dem Jahr 1987 dienen diese Aufnahmen als Vergleichsmaterial für die aktuelle Untersuchung. Von den Untersuchungsflächen befinden sich aktuell 43 % in Naturschutzgebieten: NSG Hühnerfeld (Niedersachsen), Oberes Niestetal, Tiefenbachwiesen bei Rommerode und Meißner (alle Hessen) (NITSCHKE et al. 2005). Innerhalb von FFH-Gebieten liegen inzwischen 85 % der ursprünglich aufgenommenen Flächen. Die traditionellen Bewirtschaftungsformen der Borstgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes waren sowohl die Beweidung, ursprünglich als Huteweide, als auch die Mahdnutzung (PEPPLER 1987, 1992). Zur Zeit der Ausgangsuntersuchung 1986/87 lag der Hauptteil der Bestände brach. Nur wenige Flächen wurden damals im Rahmen von Naturschutzmaßnahmen gepflegt bzw. genutzt. Auch für die bereits 1986 unter Naturschutz stehenden Gebiete wurden entsprechende Pflege- und Nutzungskonzepte erst seit Ende der 1980er Jahre entwickelt bzw. umgesetzt (LENARDUZZI 1999, SCHMIDT & BECKER 2001). Die 1986/87 aufgenommenen Bestände gehörten nach der Gliederung von PEPPLER-LISBACH & PETERSEN (2001) den drei Gesellschaften *Polygalo-Nardetum* Oberd. 1957 em. Oberd. 1978 (50 %), *Juncetum squarrosi* Nordh. 1922 (25%) und *Galium saxatile-Nardus stricta*-Gesellschaft (25 %) an. Dabei ist das *Juncetum squarrosi* auf den feuchten Standorten zu finden. Darunter fallen auch die in der Bearbeitung von PEPPLER (1987) genannten Syntaxa „*Carex panicea-Nardus stricta*-Gesellschaft“ und „*Sphagnum palustre-Nardus stricta*-Gesellschaft“. Das *Polygalo-Nardetum* bevorzugt mehr oder weniger frische, basenreiche Standorte. Bei PEPPLER (1987) wird die Gesellschaft als „*Hyperico-Polygaletum* Preisling 1953“ bezeichnet. Die artenarme *Galium saxatile-Nardus*-Gesellschaft schließlich beschränkt sich auf frische, basenarme Böden (PEPPLER-LISBACH & PETERSEN 2001) und entspricht der bei PEPPLER (1987) genannten „*Festuca tenuifolia-Nardus stricta*-Gesellschaft“.

4. Material und Methoden

4.1 Vegetationsaufnahmen

Aufgrund der Fragestellung, die eine zeitlich vergleichende Flächenanalyse behandelt, wurden keine neuen Untersuchungsflächen ausgewählt, sondern bereits 1986/87 bearbeitete Flächen wieder aufgesucht. Dazu wurde jede Fläche mit Hilfe der vorhandenen Koordinaten (PEPPLER 1987), nach Geländeaufzeichnungen (Lageskizzen, Entfernungsangaben) und Erinnerung des Erstautors so gut wie möglich wieder lokalisiert. Da es nicht möglich war eine Wiederholungsuntersuchung auf der exakt selben Stelle durchzuführen, wurden pro Aufnahmefläche der Untersuchung von 1986/87 mindestens 3 neue Flächen aufgenommen. Um Falschaussagen bezüglich des Vorkommens bzw. Nichtvorkommens von Arten zu vermeiden, erfolgte die genaue Flächenauswahl anhand der Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung und des Vorkommens einzelner Arten. Waren keine Arten der ursprünglichen Aufnahme vorhanden, so wurden die Flächen rein nach den Koordinaten und den anderen Wiedererkennungsmerkmalen festgelegt. Im Zeitraum von Mai bis August 2012 wurden so insgesamt 181 Aufnahmen verteilt auf

61 Flächen der Untersuchung von 1986/87 durchgeführt. Von einer Fläche, auf der sich inzwischen ein unterwuchsfreier Fichtenforst entwickelt hatte, wurde nur eine Wiederholungsaufnahme angefertigt. Die Flächengrößen richteten sich nach der Aufnahmegröße von 1986/87 und variieren zwischen 4 und 30 m².

Die Vegetationsaufnahmen wurden 1986/87 wie 2012 mit Hilfe der siebenstufigen kombinierten Abundanz-Dominanz-Skala von BRAUN-BLANQUET durchgeführt (DIERSCHKE 1994). Dabei bedeuten in den unteren Klassen r: 1 Exemplar, bis 5 % Deckung; +: 2-5 Exemplare, bis 5 % Deckung; 1: mehr als 5 Exemplare, bis 5 % Deckung; 2: über 5 bis 25 % Deckung. Die übrigen Klassen entsprechen der üblichen Einteilung in 25 %-Stufen. Es wurden Gefäßpflanzen, Moose und Flechten notiert. Die Nomenklatur richtet sich nach der „GermanSL“ (JANSEN & DENGLER 2008), Version 1.2. Die Nomenklatur der Syntaxa folgt RENNWALD (2000).

Neben dem Vorkommen der Arten und ihrer Artmächtigkeit wurden die Parameter Gesamtdeckung, Deckung der Strauchschicht, der Krautschicht und der Moosschicht geschätzt. Im Gelände wurde die aktuelle Nutzung eingeschätzt und, falls möglich, genauere Angaben zum aktuellen Management von ortskundigen Personen oder zuständigen Institutionen eingeholt. Zusätzlich wurden die Höhenlage, die Inklination und die Exposition gemessen.

4.2 Bodenuntersuchungen

Pro Aufnahmefläche wurden drei Stechzylinderproben entnommen, anhand derer die Mächtigkeit der Humusauflage-Horizonte (Of, Oh) bestimmt und gemittelt wurde. Aus den jeweils ersten 5 cm des mineralischen Bodens wurde eine Mischprobe zur späteren Analyse im Labor entnommen und anschließend luftgetrocknet. Im Labor wurden die Bodenproben mit 2 mm Maschenweite gesiebt. Zur pH-Bestimmung wurden je 10 mg Boden mit 25 ml Lösung versetzt und eine Stunde unter gelegentlichem Rühren stehen gelassen. Die pH-Messung erfolgte sowohl 1986/87 wie auch 2012 in wässriger Lösung mit einer pH-Elektrode.

Anschließend wurden die Bodenproben weitere 48 h bei 70 °C getrocknet, fein gemahlen und für die CN-Analyse eingewogen. Die CN-Analyse erfolgte mit einem CN-Analyser (Flash EA 2000, Thermo Scientific). Das Ergebnis sind die prozentualen Anteile des Gesamtkohlenstoffes (C) und Stickstoffes (N) aus denen das Verhältnis (C/N) gebildet wird. Der geologische Untergrund der Flächen wurde mit Hilfe geologischer Karten 1 : 25 000 ermittelt. Wegen einiger fehlender Messungen 1986/87 umfasst der vollständige Datensatz Umweltdaten von 50 Flächen.

4.3 Datenanalyse

Die Aufnahmen beider Zeiträume wurden mit Hilfe des Programms Turboveg (HENNEKENS & SCHAMINEE 2001) digitalisiert und unter Verwendung des R-Paketes „vegdata“ (JANSEN & DENGLER 2010), Version 0.66, taxonomisch harmonisiert. Dabei mussten einige Sippen auf dem Niveau der Artengruppe zusammengefasst werden, insbesondere agg.

Für jede neu aufgenommene Fläche wurde die qualitative (Präsenz/Absenz-basierte) Bray-Curtis-Distanz (LEYER & WESCHE 2007) zur jeweiligen Bezugsaufnahme von 1986/87 errechnet und als aktuelle Vergleichsaufnahme diejenige mit der geringsten Distanz herangezogen.

Die in den Untersuchungsflächen vorkommenden Arten wurden verschiedenen Artengruppen zugeordnet. Die Gruppe der Kennarten (26 Arten) umfasst alle Borstgrasrasen-Kennarten der verschiedenen Rangstufen, von der Assoziation bis zur Klasse (*Calluno-Ulicetea* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadac 1944). Die Einstufung erfolgt nach PEPLER-LISBACH & PETERSEN (2001). Zu den Magerkeitszeigern (51 Arten) zählen übrige Arten anthro-po-zoogener Heiden und Rasen (vor allem *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. 1949, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 p.p.) sowie Kleinseggenesellschaften (*Scheuchzerio-Caricetea* Tx. 1937), die mit einer Stickstoffzahl (N) von ≤ 3 nährstoffarme Verhältnisse anzeigen (ELLENBERG 1992). Grünland-Arten (38 Arten) umfassen *Molinio-Arrhenatheretea*-Kennarten mit einer N-Zahl > 3 und damit typische Vertreter mesophiler bis intensiv genutzter Mähwiesen- und Weidengesellschaften. In der Gruppe der Verbrachungszeiger (42 Arten) sind Sträucher und Bäume inkl. deren Jungwuchs zusammengefasst, außerdem typische Wald- und Schlagflurarten.

Für quantitative Auswertungen der floristischen Daten wurden die Braun-Blanquet Artmächtigkeiten in Prozentwerte umgewandelt und quadratwurzeltransformiert. Für alle Vegetationsaufnahmen wurden mittlere ungewichtete Zeigerwerte nach ELLENBERG (1992) errechnet. Ferner wurden für jede Aufnahme der Shannon-Index und die Shannon-basierte Evenness (MAURER & MCGILL 2011) mit Hilfe des R-Paketes `vegan` 2.3-1 (OKSANEN et al. 2015) ermittelt.

Veränderungen zwischen 1986/87 und 2012 bezüglich der gemessenen Umweltvariablen, der Artenzahl verschiedener Artengruppen und der Deckungsgrade einzelner Arten wurden mit Hilfe des Wilcoxon-Paardifferenztests (HEDDERICH & SACHS 2012) auf Signifikanz getestet (R-Paket `exactRankTests`, Version 08-28) (HOTHORN & HORNIK 2015).

Zusammenhänge zwischen der Größe der Veränderung (Differenz 2012–1986/87) und anderen metrischen Variablen wurden mit dem Korrelationskoeffizient nach Spearman (BORTZ et al. 2000) quantifiziert und auf Signifikanz getestet. Zusammenhänge zwischen der Größe der Veränderung und kategorialen Variablen wurden mit dem Kruskal-Wallis-Test geprüft (R-Paket `agricolae`, Version 1.2-0) (DE MENDIBURU 2014).

Für die Ermittlung der Abhängigkeiten der Veränderungen der Artenzahlen bzw. Gruppenmengen von Bodenparametern wurden multiple lineare Regressionsmodelle erstellt. Dazu wurde zunächst ein volles Modell mit den Bodenvariablen pH, C/N-Verhältnis und Mächtigkeit des Of-Horizontes, den jeweiligen Veränderungen dieser Variablen und der Nutzungsänderung (drei Kategorien) als Prädiktorvariablen gerechnet und dieses durch schrittweisen Variablenausschluss vereinfacht. Selektionskriterium war das Bayes-Informationskriterium (BIC), welches jede Variable im Modell mit dem Faktor $\ln(n)$ belastet (HEDDERICH & SACHS 2012). Der Datensatz für diese Analyse umfasste $n = 50$ Flächen.

Um die Veränderung in der Gesamtartenkombination darzustellen, wurden die Deckungsgrad-Differenzen (transformierte Werte) der einzelnen Arten zwei nicht zentrierten Hauptkomponentenanalysen (PCA) unterzogen, zum einen für die quantitativen, zum anderen für die qualitativen Veränderungen. Bei einer nichtzentrierten PCA läge eine Fläche ohne jegliche Veränderung im Ursprung des Koordinatensystems und nicht eine Fläche mit den mittleren Werten jeder Art, wie bei einer Standard-PCA (NOYMEIR 1973). Für die nichtzentrierte PCA wurde die Funktion „`rda`“ des R-Paketes `vegan`, Version 2.3-1 (OKSANEN et al. 2015), modifiziert. Die PCAs wurden mit dem reduzierten Datensatz ($n = 50$) durchgeführt. Die Beziehungen zwischen den Ordinationsachsen und gemessenen Umweltfaktoren bzw. dem Artenreichtum einzelner Artengruppen werden durch entsprechende Pfeile im Ordinationsdiagramm visualisiert. Dabei werden nur Variablen dargestellt, die eine signifikante Korrelation ($\alpha = 0,05$) zu den Ordinationsachsen aufweisen. Alle statistischen Analysen wurden mit der Statistiksoftware R 3.2.2. (R CORE TEAM 2015) durchgeführt.

5. Ergebnisse

5.1 Veränderungen der Nutzung

Seit der Erstaufnahme ist der Anteil genutzter bzw. gepflegter Flächen deutlich angestiegen. Zum Zeitpunkt 1986/87 wurden fast 84 % der Flächen nicht genutzt, lagen also mehr oder weniger lange brach. Gemäht wurden damals 11 % der Flächen, 5 % wurden beweidet. Im Jahr 2012 hatte sich eine Fläche (1,6 %) durch Aufforstung zu einem unterwuchsfreien Fichtenbestand entwickelt. Diese Fläche wurde von den weiteren Analysen ausgenommen. Die übrigen Flächen (60) wurden nach wie vor von Grünland i.w.S. eingenommen. Brach lagen 2012 nur noch 21,3 % der Flächen, eine Fläche (1,6 %) wurde gemulcht und jeweils 37,7 % gemäht bzw. beweidet. Hinsichtlich der Nutzungsänderung der einzelnen Flächen lagen 22 % unverändert brach, 17 % wurden unverändert genutzt und bei 62 % der Flächen war die Nutzung wiederaufgenommen worden.

5.2 Veränderungen der Bodenparameter

Im Vergleich zu 1986/87 ist generell eine signifikante Erhöhung des pH-Wertes (im Mittel 0,3 pH-Einheiten), eine Verengung des C/N-Verhältnisses (im Mittel um 0,8) und eine Verringerung der Mächtigkeit der Of-Lage (im Mittel ca. 1 cm) nachweisbar (Abb. 1, Anhang E1).

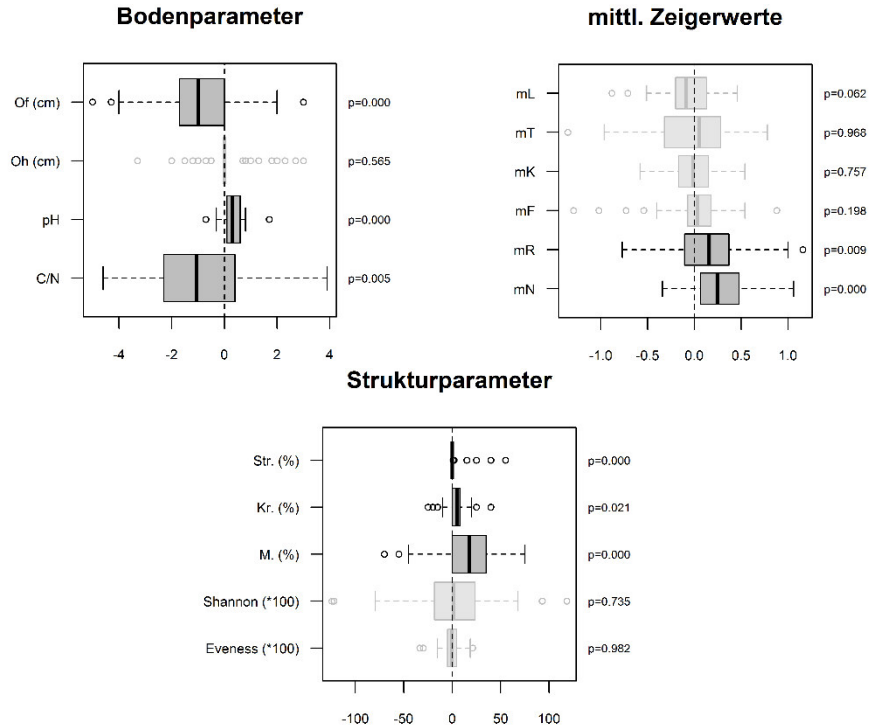


Abb. 1. Differenzen 1986/87–2012 der Umweltvariablen (oben links), mittleren ungewichteten Zeigerwerte nach Ellenberg (oben rechts) und Strukturvariablen (unten).
P-Wert: Wilcoxon-Paardifferenztest. $n = 60$, außer: Of und Oh ($n = 57$), pH ($n = 58$), C/N ($n = 50$). Einzelheiten s. Anhang E1.

Fig. 1. Differences 1986/87–2012 of environmental variables (above left), mean unweighted Ellenberg indicator values (above right) and structural variables (below).
P-value: Wilcoxon paired difference test. $n = 60$, except for: Of and Oh ($n = 57$), pH ($n = 58$), C/N ($n = 50$). For details see Supplement E1.

Betrachtet man die Korrelationen der Differenzen beider Zeitpunkte mit anderen Faktoren, ergibt sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen zunehmendem pH-Wert und abnehmender Mächtigkeit der Of-Lage (Anhang E2). Beide Differenzen sind jeweils mit dem pH-Wert 1986/87 korreliert, d. h. je saurer die Böden zum Ausgangszeitpunkt, desto stärker die pH-Zunahme und die Of-Abnahme bis 2012. Die Of-Abnahme fiel ebenfalls umso stärker aus, je mächtiger die Auflage und je weiter das C/N-Verhältnis 1986/87 war. Auch die C/N-Werte haben sich umso stärker verringert, je weiter das C/N-Verhältnis 25 Jahre zuvor war. Die Veränderungen der Bodenvariablen zeigen sämtlich keinen Zusammenhang mit der Nutzungsänderung (Ergebnisse hier nicht im Einzelnen dargestellt).

Die Abnahme des Of-Horizontes ist auf einem Teil der Flächen (bei Großalmerode und auf der Hausener Hute, Meißner) durch Abplaggen bzw. den Einsatz eines Schlegelmähers begründet. Bei Herausnahme dieser Flächen aus der Analyse ergibt sich jedoch immer noch eine hochsignifikante Abnahme der Of-Mächtigkeit.

5.3 Veränderungen der mittleren Zeigerwerte

Ein signifikanter Anstieg der mittleren Zeigerwerte ist bei der Reaktionszahl und, noch deutlicher, bei der Stickstoffzahl zu verzeichnen (Abb. 1, Anhang E1). Bei der Lichtzahl ist eine leichte durchschnittliche Abnahme erkennbar, die jedoch nicht signifikant ist. Die ungewichteten Mittel der Klima- und Areal-bezogenen Zeigerwerte (T und K) haben sich über alle Flächen nicht verändert, ebenso wenig wie die mittlere Feuchtezahl. Das multiple Regressionsmodell der Veränderungen der mittleren Reaktionszahlen gegen die Umweltvariablen zeigt einen signifikanten Einfluss von Ausgangs-pH und pH-Veränderung, d. h. auf basenreichen Standorten sind die mittleren Reaktionszahlen stärker gestiegen als auf basenarmen und umso stärker, je deutlicher der pH-Anstieg war (Tab. 1). Die Veränderungen der mittleren N-Zahlen zeigen dagegen keine Beziehungen zu den Bodenparametern und, ebenso wie die mittleren Reaktionszahlen, keine Beziehungen zu Nutzungsveränderungen.

5.4 Veränderungen der Vegetationsstruktur

Zwischen 1986/87 und 2012 kann im Durchschnitt eine zunehmende Deckung von Strauchschicht, Krautschicht und besonders der Mooschicht festgestellt werden (Abb. 1, Anhang E1). Diese Veränderungen weisen keinen signifikanten Zusammenhang mit den gemessenen Bodenparametern auf (Ergebnisse hier nicht dargestellt). Hinsichtlich der Nutzung zeigt sich, dass die Zunahme der Strauchschicht weitgehend auf anhaltend brach liegende Flächen beschränkt ist. Hier ist der Anstieg der Strauchschichtdeckung signifikant höher als bei den 2012 genutzten Flächen (Kruskal-Wallis-Test, $p = 0,002$). Die Deckung der Mooschicht, insbesondere von *Rhytidiadelphus squarrosus*, ist tendenziell auf genutzten Flächen stärker angestiegen als auf den unverändert brachliegenden, jedoch nicht signifikant.

5.5 Veränderungen der Artenzahlen und Mengen der Artengruppen

Die mittlere qualitative Bray-Curtis-Distanz zwischen 1986/87 und 2012 liegt bei 0,36. Der Turnover der Artenzahl beträgt damit gut ein Drittel der mittleren Artenzahl beider Zeitpunkte. Dabei liegen die Extremwerte zwischen 0,19 und 0,66 bzw. 0,97 bei der nicht weiter analysierten Aufforstungsfläche. Zwei Drittel (66,7 %) der 1986/87 in den Flächen vorhandenen Arten konnte sich im Mittel halten, 33,3 % waren 2012 nicht mehr in den Vergleichsflächen vorhanden. Durchschnittlich waren 36 % des Arteninventars bis 2012 neu hinzugekommen.

Während bei der Gesamtartenzahl keine generelle signifikante Zu- oder Abnahme festgestellt werden kann, zeigen die einzelnen Artengruppen sämtlich mehr oder weniger deutliche Veränderungen. Dies gilt immer hinsichtlich der Artenzahlen und meist auch hinsichtlich der Gruppenmengen (Abb. 2, Anhang E3). Dabei haben die Kennarten und Magerkeitszeiger (nur Artenzahlen) signifikant abgenommen, die Grünlandarten und Verbrachungszeiger dagegen zugenommen. Bei den Kennarten und Grünlandarten liegt die jeweilige mittlere Differenz bei ca. 1,5 Arten Ab- bzw. Zunahme. Dennoch gibt es immer auch Flächen mit gegenläufiger Tendenz (Tab 2). Eine Abnahme der Zahl der Kennarten ist bei 35 Flächen

Table 1. Koeffizienten der Regressionsmodelle für die Differenzen der mittleren (ungewichteten) Zeigerwerte (R- und N-Zahl) und der Artengruppen (Artenzahl und Gruppenmengen) 1986/87–2012. pH, C/N: Ausgangswerte von 1986/87; Δ pH, Δ C/N, Δ Of: Differenz pH-Werte, C/N-Verhältnis und Of-Horizont 1986/87–2012, Nutzung: B→N Veränderung brach zu genutzt, N→N anhaltend genutzt, Bezugskategorie im Modell: anhaltend brach.

Table 1. Coefficients of multiple regression models for differences in mean (unweighted) indicator values (R and N figure) and differences in richness and cover sums of species groups 1986/87–2012. pH, C/N: values measured in 1986/87; Δ pH, Δ C/N, Δ Of: Differences pH-values, C/N ratio and thickness of Of layer 1986/87–2012; Management: B→N fallow changed to managed, N→N continuously managed, reference category in the model: continuously fallow.

	p (F-Test)	R ²	pH	p	Δ pH	p	C/N	p	Δ C/N	p	Δ Of	p	B→N	p	N→N	p	
Mittlere Zeigerwerte:																	
Mittlere Reaktionszahl	0,004	0,21	0,34	0,025	0,62	0,001											
Mittlere Stickstoffzahl	n.s.																
Artenzahlen:																	
Gesamtartenzahl	0,000	0,36			8,30	0,004	0,90	0,052					7,48	0,003	10,65	0,001	
Keimarten	0,006	0,23					0,48	0,014					2,98	0,005	2,11	0,112	
Magerkeitszeiger	0,048	0,08			2,80	0,048											
Grünlandarten	0,000	0,28	4,20	0,001	5,64	0,000											
Verbruchszeiger	0,004	0,28					0,37	0,012	0,29	0,038			-1,92	0,009	-2,04	0,030	
Gruppenmengen:																	
Keimarten	0,039	0,13					1,17	0,050			1,74	0,037					
Magerkeitszeiger																	
Grünlandarten	0,000	0,28	7,90	0,001	10,52	0,000											
Verbruchszeiger	0,000	0,39					0,60	0,021	0,53	0,033			-5,53	0,000	-5,04	0,003	

Tabelle 2. Zu- und Abnahme der Artenzahlen der verschiedenen Artengruppen.

Table 2. Increase and decrease in species numbers of different species groups.

	Anzahl Flächen mit Abnahme	Mittlere Abnahme	Anzahl Flächen mit Zunahme	Mittlere Zunahme
Kennarten	35	-3,3	16	1,8
Magerkeitszeiger	35	-2,4	13	1,8
Grünlandarten	11	-3,1	39	3,3
Verbrachungszeiger	9	-1,4	31	2,3

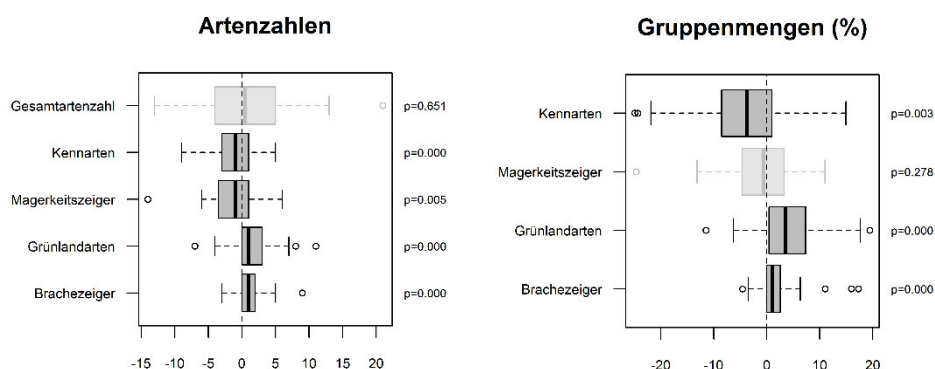


Abb. 2. Differenzen 1986/87–2012 der Artengruppen für die Artenzahlen (links) und die kumulierten Deckungsgrade (rechts). *P*-Wert: Wilcoxon-Paardifferenztest. *n* = 60. Einzelheiten s. Anhang E1.

Fig. 2. Differences 1986/87–2012 of species groups for species richness (left) and sums of cover values (right). *P*-value: Wilcoxon paired difference test. *n* = 60. For details see Supplement E1.

feststellbar, während bei 16 Flächen eine Zunahme erfolgte. Dabei fiel jedoch die Abnahme im Mittel (3,3 Arten) deutlich stärker aus als die Zunahme (1,8 Arten), so dass der Gesamtrend der Abnahme nachvollziehbar ist. Die entsprechenden Werte für die anderen Gruppen können Tabelle 2 entnommen werden.

Obwohl kein signifikanter genereller Trend bei der Veränderung der Gesamtartenzahl feststellbar ist, zeigt das multiple Regressionsmodell doch deutliche Abhängigkeiten vom Ausgangs-C/N-Verhältnis und der Veränderung des pH-Wertes. Dabei stieg die Artenzahl umso stärker, je höher das C/N-Verhältnis 1986/87 und je stärker der Anstieg des pH-Wertes war. Darüber hinaus hatten Mahd oder Beweidung gegenüber anhaltender Brache einen positiven Einfluss, vor allem auf ehemaligen Brachflächen, die wieder in Nutzung genommen waren. Dies gilt auch für die qualitative Entwicklung der Kennarten. Deren quantitative Veränderung wird allerdings, außer durch das Ausgangs-C/N-Verhältnis, besser durch die Veränderung der Of-Mächtigkeit erklärt (Tab. 1). Während bei den Magerkeitszeigern weder bei der Zahl der Arten noch bei der Menge eine Beziehung zu den Bodenvariablen und zur Nutzungsänderung nachweisbar ist, zeigten die Grünlandarten eine signifikante Reaktion auf den pH-Wert. Dabei war die Zunahme der Grünlandarten umso stärker, je höher der Ausgangs-pH und je stärker der Anstieg des pH-Wertes war. Die Verbrachungszeiger haben dagegen vor allem auf Flächen mit hohem Ausgangs-C/N-Verhältnis und C/N-Zunahme positiv reagiert. Außerdem war diese Zunahme der Verbrachungszeiger erwartungsgemäß höher auf anhaltend brachliegenden als auf den 2012 genutzten Flächen (Tab. 1).

5.6 Veränderungen einzelner Arten

Bei insgesamt 18 Arten kann eine signifikante Abnahme über alle Flächen festgestellt werden, entweder qualitativ und/oder quantitativ (Tab. 3). Hier gibt es, was die Signifikanz der statistischen Tests angeht, einige Unterschiede, jedoch zeigen alle diese Arten hinsichtlich beider Kriterien eine negative Tendenz. Insbesondere bei *Nardus stricta* war der Rückgang, bei nur wenig veränderter Präsenz, um im Mittel 12,5 % Deckung vor allem quantitativ. Hingegen war der Rückgang z. B. bei *Danthonia decumbens*, *Vaccinium myrtillus* und *Calluna vulgaris* mit einem Verschwinden aus über 20 % der Flächen in erster Linie qualitativ. *Arnica montana*, *Festuca filiformis* und *Juncus squarrosus* gehören zu den Arten, die sowohl qualitativ als auch quantitativ zurückgegangen sind.

Demgegenüber stehen 16 Arten mit einer Zunahme, von denen drei bei kaum erhöhter Präsenz vor allem in ihrer Dominanz zugenommen haben (*Festuca rubra*, *Agrostis capillaris* und *Carex pilulifera*). Die übrigen 13 Taxa haben alle signifikant qualitativ und zum überwiegenden Teil auch quantitativ zugenommen. Die deutlichste Zunahme hat dabei *Rhytidadelphus squarrosus*.

Zu- und abnehmende Arten haben deutlich unterschiedliche soziologische und ökologische Schwerpunkte. Von den abnehmenden Arten sind 44 % Kennarten der Borstgrasrasen und 39 % sonstige Magerkeitszeiger. Mit einer mittleren R-Zahl von 3,0 und einer mittleren N-Zahl von 1,9 in dieser Gruppe handelt es sich überwiegend um oligotraphente Säurezeiger. Dagegen befindet sich unter den zunehmenden Arten vor allem ein hoher Anteil von Grünlandarten (31 %). Mit mittleren R- und N-Werten von 4,3 bzw. 4,4 setzt sich diese Gruppe vor allem aus mesotraphenten Schwachsäurezeigern zusammen.

5.7 Veränderungen der Gesamtartenkombination und Zusammenhang mit Bodenparametern und Nutzung

Bei der PCA der Präsenz/Absenz-Daten (Abb. 3) beschreibt die erste Achse (8,7 % erklärte Varianz) die Verschiebung des Arteninventars von Kennarten der Borstgrasrasen und Magerkeitszeigern (positive Achsenwerte) zu Grünlandarten (negative Achsenwerte). Die meisten Flächen weisen hier (nichtzentrierte PCA) negative Achsenwerte auf, d.h. die Bilanz dieser gegenläufigen Veränderung fällt meistens zugunsten der Grünlandarten aus. Diese Tendenz wird auch durch die Korrelation mit den mittleren R- und N-Zahlen widerspiegelt, die beide signifikant negativ mit der ersten Achse korreliert sind. Eine Korrelation zeigt auch die Mächtigkeit des Of-Horizontes im Jahr der ersten Aufnahme, d. h. auf Flächen mit hoher Of-Auflage war die Verschiebung in Richtung Grünlandarten weniger deutlich. Die zweite Achse (6,5 % erklärte Varianz) geht im Wesentlichen einher mit nutzungsbedingten Veränderungen. Dabei bedeuten negative Achsenwerte eine Zunahme von Verbrachungszeigern. Hierbei handelt es sich um Arten wie *Picea abies* oder *Rubus fruticosus* agg., gleichzeitig fallen vor allem niedrigwüchsige Arten aus, z. B. *Luzula campestris*, *Veronica officinalis* und *Plantago lanceolata*. Damit korreliert sind die Nutzungsdaten: unverändert brachliegende Flächen haben im Mittel niedrigere Achsenwerte als genutzte.

Bei der PCA der Deckungsgraddifferenzen (Abb. 4) ergeben sich grundsätzlich dieselben floristischen Gradienten, allerdings verlaufen diese nicht entlang der Hauptkomponenten (erste Achse: 13,6 %, 2. Achse 9,8 % erklärte Varianz), sondern etwas rotiert. Der erste Gradient besteht aus dem Antagonismus der Deckungszunahme von Grünlandarten und Deckungsabnahme von Borstgrasrasenarten (im Wesentlichen von *Agrostis capillaris*,

Tabelle 3. Veränderungen einzelner Arten bezüglich Präsenz/Absenz (p/a) und Artmächtigkeiten (quant.) 1986/87–2012. *P*-Wert: Ergebnisse des Wilcoxon-Paarvergleichstests.

Table 3. Changes of single species in occurrence and abundance between 1986/87 and 2012. *P*-value: Wilcoxon paired difference test.

	Freq. 1986/87	Freq. 2012	Diff. p/a	<i>P</i> -Wert	Diff. quant.	<i>P</i> -Wert	Gr.	R	N
Abnahme									
<i>Arnica montana</i>	48	25	-23,33	0,000	-0,85	0,030	K	3	2
<i>Danthonia decumbens</i>	82	58	-23,33	0,004	-0,15	0,122	K	3	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	67	43	-23,33	0,001	1,50	0,728	K	2	3
<i>Festuca filiformis</i>	68	47	-21,67	0,004	-1,25	0,020	K	3	2
<i>Calluna vulgaris</i>	52	30	-21,67	0,001	-0,43	0,163	K	1	1
<i>Hieracium pilosella</i>	47	27	-20,00	0,002	0,07	0,384	M	x	2
<i>Plagiomnium affine</i>	27	8	-18,33	0,007	-1,72	0,002		5	
<i>Briza media</i>	28	10	-18,33	0,013	-0,35	0,075	M	x	2
<i>Polytrichum commune</i> s.str.	22	5	-16,67	0,002	-1,48	0,001		2	
<i>Genista tinctoria</i>	33	17	-16,67	0,021	-0,12	0,188	M	6	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	72	58	-13,33	0,057	-5,12	0,004	K	2	3
<i>Succisa pratensis</i>	38	25	-13,33	0,039	-0,17	0,108	M	x	2
<i>Lophocolea bidentata</i>	17	5	-11,67	0,039	-0,27	0,078		5	
<i>Nardus stricta</i>	95	85	-10,00	0,070	-12,48	0,000	K	2	2
<i>Juncus squarrosus</i>	10	0	-10,00	0,031	-0,62	0,031	K	1	1
<i>Thymus pulegioides</i>	17	7	-10,00	0,070	-0,22	0,047	M	x	1
<i>Campanula rotundifolia</i>	58	48	-10,00	0,070	-0,17	0,028	M	x	2
<i>Alchemilla glaucescens</i>	15	7	-8,33	0,125	-0,20	0,031	M	4	3
							Ø	3,0	1,9
Zunahme									
<i>Festuca rubra</i> agg.	82	83	1,67	1,000	5,72	0,020	G	x	x
<i>Carex pilulifera</i>	60	67	6,67	0,455	1,47	0,007	K	3	3
<i>Agrostis capillaris</i>	83	92	8,33	0,227	4,43	0,007		4	4
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	0	10	10,00	0,031	0,15	0,031		x	8
<i>Rhinanthus minor</i>	15	27	11,67	0,016	0,65	0,002	M	x	3
<i>Picea abies</i> juv.	2	15	13,33	0,008	0,22	0,008	B	x	x
<i>Hypochaeris radicata</i>	8	22	13,33	0,022	0,38	0,029	M	4	3
<i>Holcus lanatus</i>	40	55	15,00	0,035	0,62	0,037	G	x	5
<i>Anemone nemorosa</i>	18	35	16,67	0,031	0,17	0,062		x	x
<i>Ceratodon purpureus</i>	0	17	16,67	0,002	0,60	0,002		x	
<i>Trifolium pratense</i>	7	25	18,33	0,001	1,55	0,000	G	x	x
<i>Trifolium repens</i>	3	22	18,33	0,001	1,75	0,001	G	6	6
<i>Vicia cracca</i>	7	27	20,00	0,001	0,42	0,001	G	x	x
<i>Stellaria graminea</i>	17	38	21,67	0,001	0,57	0,001		4	3
<i>Veronica chamaedrys</i>	27	48	21,67	0,001	1,65	0,000		x	x
<i>Rhynchospora squarrosus</i>	47	77	30,00	0,000	15,77	0,000		5	x
							Ø	4,3	4,4

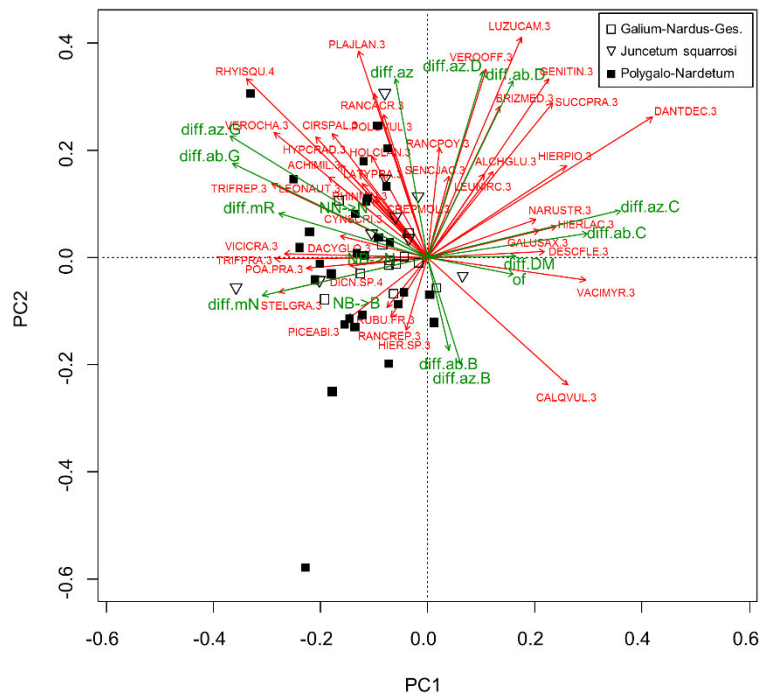


Abb. 3. Qualitative, nicht-zentrierte Hauptkomponentenanalyse der Artdifferenzen (Präsenz-Absenzdaten) 1986/87–2012. Die Zuordnung der Flächen zu den Pflanzengesellschaften bezieht sich auf 1986/87.

Einschlusskriterien für Arten: erklärte Varianz (Achse 1 und 2) > 0,15 und mehr als zwei Vorkommen. Die grünen Pfeile stellen die Korrelationen der einzelnen Variablen mit den ersten beiden Hauptkomponenten dar. Einschlusskriterium: signifikante Korrelation mit mind. einer Achse ($\alpha = 0,05$).

Zahlen hinter den Artabkürzungen kennzeichnen die Schicht (1: Baumschicht; 2: Strauchschicht; 3 Krautschicht; 4 Kryptogamenschicht). ph, of: pH-Wert und Mächtigkeit der Of-Auflage 1986/87; diff.ph, diff.of: Differenzen von pH-Wert und Mächtigkeit der Of-Horizont 1986/87–2012; diff.n.pa: Differenz der mittleren ungewichteten Stickstoffzahlen; diff.r.pa: Differenz der mittleren ungewichteten Reaktionszahlen; diff.ab.C, diff.ab.D, diff.ab.G, diff.ab.B: Differenzen der Gruppenmengen von Kennarten, Magerkeitszeigern, Grünlandarten und Verbrachungszeigern; diff.az: Differenz der Gesamtartenzahl, diff.az.C, diff.az.D, diff.az.G, diff.az.B: Differenz der Artenzahlen von Kennarten, Magerkeitszeigern, Grünlandarten und Verbrachungszeigern.

Fig. 3. Non-centered PCA of differences of species presence-absence values 1986/87–2012. Assignment to community types refers to 1986/87.

Inclusion rule for species: variance explained (axis 1 and 2) > 0.15 and more than two occurrences. Green arrows indicate correlations of variables with first two axes. Inclusion rule: variable significantly correlated with at least one of the axes ($\alpha = 0.05$).

Numbers following species codes indicate layer (1: tree layer; 2: shrub layer; 3 herb layer; 4 moss layer). ph, of: pH value and thickness of Of layer 1986/87; diff.ph, diff.of: Differences in pH values and thickness of Of layer 1986/87–2012; diff.n.pa: Differences in unweighted mean nitrogen indicator values; diff.r.pa: Differences in unweighted mean soil reaction indicator values; diff.ab.C, diff.ab.D, diff.ab.G, diff.ab.B: Differences in cover sums of diagnostic species (*Nardus* grassland), low nutrient indicators, grassland species and fallow indicators; diff.az: Differences in total species richness, diff.az.C, diff.az.D, diff.az.G, diff.az.B: Differences in species richness of diagnostic species, low nutrient indicators, grassland species and fallow indicators.

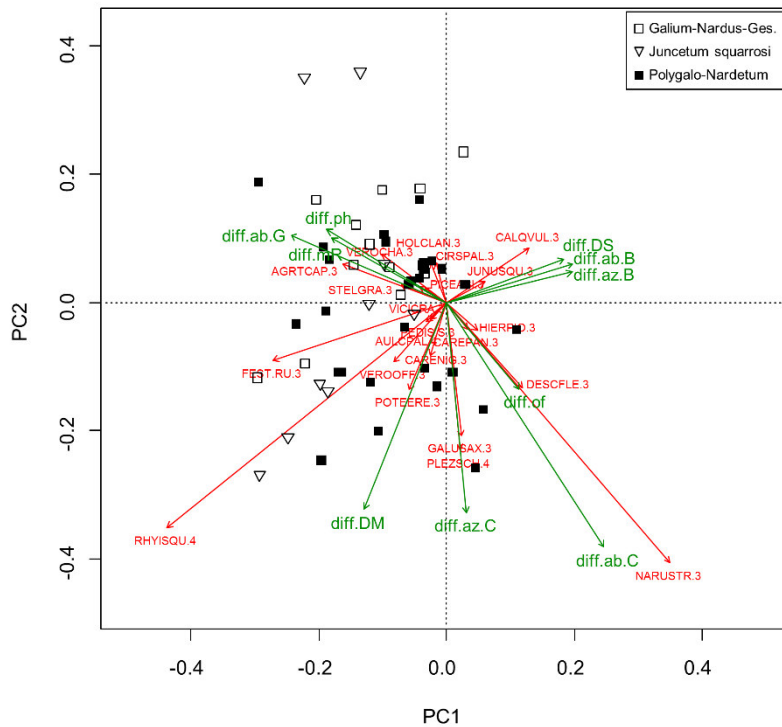


Abb. 4. Quantitative, nicht-zentrierte Hauptkomponentenanalyse der Art differenzen (Differenz der quadratwurzeltransformierten Deckungswerte) 1986/87–2012. Die Zuordnung der Flächen zu den Pflanzengesellschaften bezieht sich auf 1986/87. Detaillierte Erläuterung s. Abbildung 3.

Fig. 4. Non-centered PCA of differences of species cover values (sum of square-root transformed cover values) 1986/87–2012. Assignment to community types refers to 1986/87. For detailed explanation, see Figure 3.

Festuca rubra und *Veronica chamaedrys* gegenüber *Nardus stricta* und *Deschampsia flexuosa*). Dabei geht die Zunahme der Grünlandarten mit einer pH-Zunahme und einer Of-Abnahme einher. Der andere, davon weitgehend unabhängige, Gradient ist mit der Artenzahl- und Deckungszunahme von Verbruchszeigern bzw. der Deckungszunahme der Strauchschicht positiv korreliert und wird gleichzeitig von abnehmenden Deckungsgraden vor allem von *Rhytiadelphus squarrosus*, *Festuca rubra*, *Veronica officinalis* und *Potentilla erecta* verursacht. Die Rotation dieser beiden Gradienten in Relation zu den beiden Hauptkomponenten kommt dadurch zustande, dass die größte Variabilität der Deckungsgraddifferenzen nicht entlang eines dieser beiden Gradienten verläuft, sondern von wenig verbrachten Beständen mit gleichzeitig starker Zunahme von Grünlandarten zu Beständen, in denen sowohl Borstgrasrasenarten als auch Verbruchszeiger zugenommen (bzw. weniger stark abgenommen) haben. Die Deckungsgradveränderungen der Magerkeitszeiger spielen bei den ersten beiden Achsen der quantitativen PCA kaum eine Rolle.

Im Vergleich beider Hauptkomponentenanalysen ist zu erkennen, dass die floristischen Veränderungen je nach Ausgangsgesellschaft unterschiedlich ausgefallen sind. Bei der PCA der Präsenz/Absenz Daten sind die Differenzen bezogen auf die ersten beiden Achsen (Abstände der Punkte zum Ursprung im Ordinationsdiagramm) beim *Polygalo-Nardetum* ten-

denziell größer als bei den anderen beiden Ausgangsgesellschaften. Bei der quantitativen PCA ist es eher umgekehrt. Diese Unterschiede sind allerdings nur im ersten Fall signifikant (Kruskal-Wallis-Test, $p = 0,001$), bei der quantitativen PCA mit $p = 0,068$ knapp nicht.

6. Diskussion

6.1 Generelle Entwicklung der Borstgrasrasen

Im Allgemeinen ist die Entwicklung der 1986/87 aufgenommenen Borstgrasrasen bis 2012 deutlich positiver verlaufen als zunächst von uns erwartet. Auf nur wenigen Flächen ist das typische Arteninventar der Borstgrasrasen weitgehend oder völlig verschwunden. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass unser methodischer Ansatz ein „best-case“ Szenario verwendet, indem, mangels flächenscharfer Markierung, als Vergleichsfläche diejenige mit dem am wenigsten veränderten Artenbestand herangezogen wird. Trotzdem bleibt festzuhalten, dass im Werra-Meißner-Gebiet der Kennartenbestand der Borstgrasrasen in der jeweiligen Umgebung der 1986/87 untersuchten Flächen zu großen Teilen erhalten geblieben ist, auch wenn Einbußen zu verzeichnen sind.

Obwohl generelle Trends nachweisbar sind, ist die Entwicklung der einzelnen Bestände jedoch sehr individuell (Abb. 5, 6) und selbst bei nah benachbarten Flächen mit vergleichbarer Ausgangssituation mitunter deutlich unterschiedlich. Die Stärke der Korrelationen der Veränderungen, sowohl in standörtlicher als auch in floristischer Hinsicht, mit möglichen Treibervariablen ist dabei meist nicht sehr stark. Die von uns erhobenen Umweltparameter erlauben zwar Rückschlüsse auf generelle Trends zur Entwicklung der Artengruppen. Sie haben jedoch die Vegetationsdynamik der letzten 25 Jahre offenbar nur eingeschränkt determiniert, wie die relativ geringen r^2 -Werte der multiplen Regressionsmodelle zeigen. Man kann davon ausgehen, dass die Gründe für die Vegetationsveränderungen zu großen Teilen im Bereich der individuellen Bestandesgeschichte (Störung bzw. Nutzung) zu suchen sind. Diese sind jedoch oft kaum zu rekonstruieren bzw. schwer zu parametrisieren.

Über die flächenmäßige Entwicklung der Borstgrasrasenbestände können wir aus dieser Untersuchung leider keine Zahlen ableiten. Nach eigener subjektiver Anschauung während der Wiederholungsaufnahmen ist diesbezüglich die Situation in den einzelnen Gebieten sehr unterschiedlich. Durch stark ausgeweitete Managementmaßnahmen seit den neunziger Jahren haben sich vor allem auf der Meißner-Hochfläche die Bestände ausgedehnt (auf ehemaligen Brachen oder Wirtschaftsgrünlandflächen), während in anderen Gebieten, besonders bei Hübenthal, im Wengebachtal und auf den Flächen südlich von Reichenbach, nur noch kleine Restflächen von wenigen Quadratmetern Größe existieren, auf denen sich das Arteninventar der Borstgrasrasen halten konnte, teilweise (Hübenthal) sogar erstaunlich vollständig.

Hinsichtlich der qualitativen Veränderungen im Arteninventar der Flächen ist vor allem der Rückgang von Borstgrasrasen-Kennarten auf ca. zwei Drittel der Flächen Besorgnis erregend. Die Tatsache, dass es sich hier ausschließlich um Magerkeitszeiger und zum großen Teil auch säuretolerante Arten handelt, stimmt gut mit den festgestellten standörtlichen Veränderungen überein und weist auf zunehmend nährstoffreiche und gleichzeitig weniger saure Standortbedingungen hin (s. unten). Besonders dramatisch ist der Einbruch bei *Arnica montana*. Diese in vielen Ländern Europas gefährdete FFH-Art und die Ursachen ihres Rückgangs stehen schon seit längerem im besonderen Fokus der Forschung. Als wesentliche Rückgangsgründe werden Versauerung (inkl. Aluminium- und Ammonium-Toxizität)



Abb. 5. Borstgrasrasen (*Polygalo-Nardetum*) und Bergheiden (*Vaccinio-Callunetum*) auf dem Meißner (Hausener Hute), ca. 670 m ü.N.N. Die abgebildeten Borstgrasrasen haben sich in Hinblick auf die Anzahl von Kennarten bzw. Wirtschaftsgrünlandarten seit 1986 nur wenig verändert.

Fig. 5. *Nardus* swards (*Polygalo-Nardetum*) and montane heaths (*Vaccinio-Callunetum*) at the Meißner mountain (Hausener Hute), ca. 670 m a.s.l. The swards shown in the picture did not significantly change with respect to numbers of diagnostic species (*Nardetalia*) and grassland (*Molinio-Arrhenatheretea*) species between 1986 and 2012.



Abb. 6. Borstgrasrasen (*Polygalo-Nardetum*), Tiefenbachwiesen bei Rommerode, ca. 500 m ü. NN. Die Flächen hier wiesen bei wenig verändertem Kennartenbestand seit 1986 vor allem eine deutliche Zunahme von Wirtschaftsgrünland-Arten auf.

Fig. 6. *Nardus* sward (*Polygalo-Nardetum*), Tiefenbachwiesen near Rommerode, ca. 500 m a.s.l. This site showed a significant increase in grassland species, whereas the number of diagnostic species remained nearly constant.

(FENNEMA 1992, KLEIJN et al. 2008, DE GRAAF et al. 2009), Eutrophierung bzw. Düngung (WEGENER 2009, MAURICE et al. 2012), veränderte Nutzung (SCHWABE 1990, RICHTER 2014), Klimaveränderung (BUSE et al. 2015) bzw. klimaabhängige Prädation durch Schnecken (SCHEIDEL & BRUELHEIDE 1999, BRUELHEIDE 2003) angeführt.

Vor dem Hintergrund der festgestellten Veränderungen der Bodenparameter ist es unwahrscheinlich, dass Schwefel- und Stickstoffdepositionen für den Rückgang von *Arnica* im Werra-Meißner-Gebiet seit 1986/87 eine Schlüsselrolle gespielt haben. Es wäre angesichts der angestiegenen pH-Werte eher zu erwarten gewesen, dass eine dadurch verminderte Belastung durch Ammonium oder auch z. B. Aluminium zu einer Erholung der Bestände geführt hätte. Dies würde auch auf andere entsprechend versauerungsempfindliche Arten zutreffen, wie z. B. *Thymus pulegioides*, *Succisa pratensis*, *Hieracium pilosella*, *Viola canina* oder *Antennaria dioica* (BOBBINK et al. 1998, KLEIJN et al. 2008), die aber meist ebenso wie *Arnica* im Untersuchungszeitraum abgenommen haben. Die anhaltend rückläufige Verbreitung von *Arnica* könnte auch nutzungsbedingte bzw. strukturelle Gründe haben. Geländebeobachtungen legen die Vermutung nahe, dass die zunehmende Deckung der Moosschicht für die Art eventuell ein Problem darstellt. *Arnica* ist zur generativen Vermehrung auf offene Bodenstellen angewiesen (RICHTER 2014), die durch die erhöhte Moosdeckung und auch eine insgesamt zu extensive Nutzung immer weniger zur Verfügung stehen. Dies könnte zu einer allmählichen Ausdünnung der Populationen führen. Hinzu kommt vermutlich eine eutrophierungsbedingte bzw. ebenfalls durch eine zu späte Nutzung verschärfte Konkurrenzsituation mit höherwüchsigen Arten. Ein allgemeiner Rückgang von *Arnica* durch weiter anhaltende Brachesukzession hat in unserem Fall keine größere Rolle gespielt: Nur zwei von 14 Flächen, auf denen *Arnica* verschwunden ist, waren anhaltend brachliegende Flächen.

Unsere Ergebnisse geben allerdings weder Hinweise auf spezifische Auswirkungen der zunehmenden Mooschichtdeckung noch auf die kausalen Hintergründe dieser Zunahme. Ein generell negativer Effekt auf die Arten der Borstgrasrasen ist nicht erkennbar, hier besteht im Gegenteil sogar eine positive Korrelation mit der Zunahme der Moosdeckung (Artenzahl Kennarten: Spearman's $\rho = 0,37$; $p = 0,003$, Gruppenmenge Kennarten: $\rho = 0,6$; $p = 0,005$). Darüber hinaus ist die Zunahme der Mooschicht, wie die Ergebnisse der PCAs zeigen, offenbar weitgehend unabhängig von der allgemeinen Eutrophierungstendenz und zeigt keinen Zusammenhang mit den gemessenen Bodenfaktoren bzw. den mittleren Zeigerwerten. Bryophyten gelten generell als empfindlich gegenüber hohen N-Depositionen, vor allem gegenüber der damit verbunden Bodenversauerung (LEE & CAPORN 1998, MASKELL et al. 2010), können allerdings bei mittleren Stickstoffmengen durchaus positiv reagieren (PHOENIX et al. 2012). Ein weiterer Grund für die Zunahme der Mooschicht könnte das häufigere Auftreten milder Winter sein (FRAHM & KLAUS 2000).

6.2 Entwicklung der Flächen in Hinblick auf die hypothetischen Gefährdungsszenarien

6.2.1 Verbrachung

Im Unterschied zu den in den letzten Jahrzehnten oft beobachteten drastischen Flächenverlusten von *Nardetalia*-Gesellschaften durch Brachfallen (HOBOHM & SCHWABE 1985, PEPLER 1992), hat die Verdrängung von Borstgrasrasen-Arten durch Sekundärsukzession in dem hier untersuchten Zeitraum nur eine untergeordnete Rolle gespielt. Die Gehölz-Sukzession ist auf den unverändert brachliegenden Flächen zwar weiter vorangeschritten und Kennarten und Magerkeitszeiger sind stärker zurückgegangen als auf den (wieder) genutzten Flächen. Ein wirklich dramatischer Rückgang des Kennarteninventars hat jedoch nur

selten stattgefunden (vor allem bei Reichenbach). Auf diesen Befund hat jedoch sicherlich wieder die hier angewendete „best case“-Vorgehensweise einen großen Einfluss, weil die ähnlichsten Wiederholungsaufnahmen oft von den z. T. kleinen Restflächen stammen, während der deutliche Flächenrückgang durch Gehölz-Sukzession nicht abgebildet wird. Brachebedingte Veränderungen sind aber insgesamt nur bei einem relativ kleinen Teil der Flächen ein Problem und betreffen vor allem isolierte, kleine Borstgrasrasenvorkommen außerhalb der bestehenden FFH-Gebiete (Hübenthal, Reichenbach). Es ist insbesondere der naturschutzfachlichen Pflege in vielen Gebieten zu verdanken, dass der Prozess der Brachesukzession gegenwärtig zu einer nachrangigen Gefährdungsursache für die Borstgrasrasen im Gebiet geworden ist.

Verbrachungszeiger haben jedoch in allen Nutzungsvarianten im Mittel zugenommen, auch wenn diese Zunahme auf den alten Brachflächen signifikant stärker ausfällt als auf den genutzten Flächen. Anscheinend kann jedoch die Pflege/Nutzung in der gegenwärtigen Form die Ausbreitung von Verbrachungszeigern nicht völlig verhindern, was auf eine sehr extensive bzw. in einigen Fällen auch zu extensive Pflege/Nutzung schließen lässt. Das Problem gerade extensiver Beweidung liegt in der häufig zu geringen Effektivität (SCHEIDEL & BRUELHEIDE 2004) und kann teilweise sogar zu einer Förderung der Verbrachung führen (SCHIEFER 1982). Auch ein zu später Mahdtermin kann oft das Aufkommen von Verbrachungszeigern nicht völlig unterbinden. Außerdem sind nach einer mehrjährigen Brachephase etwa 4–6 Jahre Pflege/Nutzung für eine erfolgreiche Regeneration von Borstgrasrasen nötig (ARENS & NEFF 1997, HACHMÖLLER 2000), so dass auf den erst vor wenigen Jahren in Nutzung genommenen Flächen der Brachecharakter bis heute noch nicht vollständig zurückgedrängt worden ist, wie z. B. auf einigen Flächen bei Großalmerode.

6.2.2 Versauerung und Eutrophierung

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zeigen, dass zwischen 1986 und 2012 sowohl eine Reduzierung der Bodenazidität als auch eine Verbesserung der Nährstoffversorgung eingetreten ist. Darauf deuten der Anstieg der pH-Werte, die Abnahme des C/N-Verhältnisses und der Humusaufgabe (Of), die Zunahme von mittleren Reaktions- und Stickstoffzahlen sowie die Zunahme von *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten bei gleichzeitiger Abnahme von Arten der *Calluno-Ulicetea* bzw. *Nardetalia*. Beide Tendenzen sind nicht auf bestimmte Flächen (z. B. entsprechend der Nutzung bzw. Nutzungsänderung oder und der standörtlichen Ausgangssituation) beschränkt, sondern in unterschiedlichem Ausmaß nahezu überall festzustellen. Es liegt daher nahe, als wesentliche Ursache großräumige, mehr oder weniger alle Flächen betreffende Einwirkungen atmosphärischer Schwefel- oder Stickstoff-Depositionen zu vermuten. Atmosphärische Stickstoff-Depositionen gehen in der Regel mit einer Versauerung der Böden einher, entweder durch direkte Protonen-Einträge oder durch nachfolgende Prozesse im Boden, insbesondere die Nitrifikation von Ammonium (BOBBINK et al. 1998, NAGEL et al. 2014). Die hier festgestellte Verringerung der Bodenazidität kann daher nicht mit atmosphärischen Stickstoff-Depositionen erklärt werden. Als Grund bzw. Auslöser für das Nachlassen der Bodenversauerung bzw. sogar eine gewisse Umkehrung kommt vor allem die erhebliche Reduktion schwefelhaltiger Säureeinträge (SO_x) in Frage. Die schwefelhaltigen Einträge sind im Untersuchungsgebiet seit den 1980er Jahren drastisch zurückgegangen. Während TEUFEL et al. (1994) für den Meißner im Messzeitraum 1984–1988 Gesamt-Schwefel-Depositionsraten von 19,4 bis 23,5 $\text{kg S ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ angeben, liegen neuere Zahlen für die Region (2005) bei ca. 5–7 $\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (GAUGER et al. 2013). Hinsichtlich der Immissionen von SO_2 erwähnen TEUFEL et al. (1994) für 1984–88 noch

Werte von 35–48 $\mu\text{g m}^{-3}$, was vermutlich den Höhenpunkt der Schwefel-bedingten Bodenversauerung im Untersuchungsgebiet markiert. Im Jahr 2012 lagen die Werte in der Region dagegen schon bei unter 2 $\mu\text{g m}^{-3}$ (HESSISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT UND GEOLOGIE 2012). Dieser Rückgang der schwefelbedingten Säurebelastung hat in ganz Deutschland vor allem im Laufe der 1990er Jahre stattgefunden. Gegenwärtig wird davon ausgegangen, dass nur noch auf einer geringen Fläche mit einer Überschreitung der „critical loads“ für natürliche und halbnatürliche Biotoptypen durch schwefelbedingte Säureinträge zu rechnen ist (NAGEL et al. 2014). Untersuchungen von MORECROFT et al. (2009) und MCGOVERN et al. (2011) führten Anstiege im Boden-pH ebenfalls auf nachlassende Schwefel-Depositionen zurück, konnten aber keine Auswirkung auf die Vegetation, z. B. über mittlere Reaktionszahlen, feststellen und begründen dies mit einer verzögerten Reaktion der Vegetation auf Umweltveränderungen. Auch TEUFEL et al. (1994) fanden schon 1994 einen allgemeinen Trend zu höheren pH-Werten in Böden von Borstgrasrasen, der sich allerdings noch nicht in höheren mittleren Reaktionszahlen widerspiegelte. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass der Zeitraum für eine deutliche Reaktion der Artenzusammensetzung mittlerweile anscheinend groß genug gewesen ist.

Die nach wie vor relativ hohen Stickstoff-Depositionsraten, die immer noch über den „critical loads“ für Borstgrasrasen bzw. halbnatürliches Grasland ($10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) liegen dürften (BOBBINK & HETTELINGH 2011, NAGEL et al. 2014), sind an der beobachteten Veränderung des Arteninventars in Richtung Wirtschaftsgrünland vermutlich maßgeblich beteiligt. Sie reichen aber nicht aus, das im Werra-Meißner-Gebiet festgestellte Syndrom aus pH-Wert-Erhöpfung und gleichzeitiger Eutrophierung schlüssig zu erklären. Ein möglicher Ansatz, dieses Muster zu deuten, liegt in der kombinierten Betrachtung der Dynamik von Schwefel- und Stickstoffimmissionen während der letzten Jahrzehnte. Sie erlaubt, ein hypothetisches Kausalmodell für die innerhalb der letzten 25 Jahre abgelaufenen Veränderungen zu formulieren (Abb. 7). Dieses Modell geht davon aus, dass die starke Verringerung der Säurebelastung durch SO_x -Einträge dabei vermutlich der Hauptauslöser ist. Dies ermöglicht offenbar eine Regeneration des Puffervermögens, welche sich in ansteigenden pH-Werten äußert. Gleichzeitig führt der pH-Anstieg dazu, dass sich die Gefahr der Ammonium-Toxizität verringert (STEVENS et al. 2011b, VAN DEN BERG et al. 2016). In Folge dessen macht sich die Eutrophierung durch Stickstoffeinträge deutlicher bemerkbar, weil auch säure- und Ammonium-sensitive Arten, zu denen viele Wirtschaftsgrünlandarten zu rechnen sind, wieder zunehmen. Umgekehrt entfällt der Konkurrenzvorteil für säure- und ammoniumtolerante Arten, die gleichzeitig seltener werden bzw. geringere Deckungsgrade aufweisen. Dieses Szenario wird von STEVENS et al. (2011b) detailliert beschrieben bzw. begründet und kann durch diese Untersuchung bestätigt werden.

Betrachtet man den Verlauf anthropogener atmosphärischer Belastungen im 20. Jahrhundert, liegt die Vermutung nahe, dass insbesondere die 1986/87 auf dem Höhepunkt der sauren Depositionen aufgenommenen Bestände der *Galium saxatile-Nardus stricta*-Gesellschaft mit ihrer rohhumusartigen Auflage besonders stark durch Ammonium-Toxizität belastet waren, so wie von DE GRAAF et al. (2009) für durch Versauerung degradierte Borstgrasrasen dargestellt. Der Rückgang der Protoneneinträge seit Ende des 20. Jahrhunderts hat sich möglicherweise deshalb hier besonders deutlich in den bodenchemischen Werten niedergeschlagen, z. B. durch eine ausgeprägte Abnahme von Of-Mächtigkeit und C/N-Verhältnis. DE GRAAF et al. (2009) weisen darauf hin, dass gerade bei hohen Humusgehalten die Mineralisationsraten besonders hoch sind. Gleichzeitig waren die Dominanzveränderungen auf den stark sauren Standorten am stärksten, nicht jedoch die Zunahme der Artenzahl

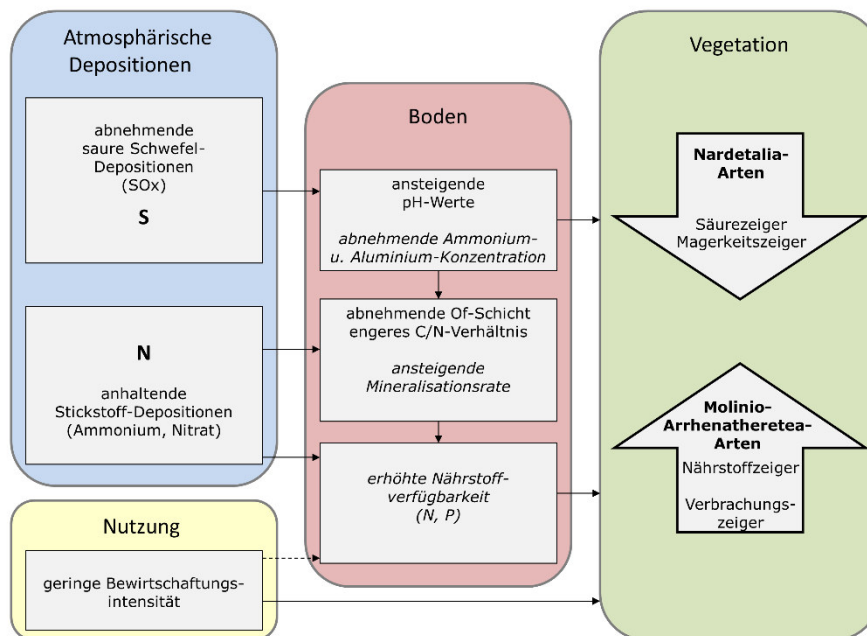


Abb. 7. Hypothetische Kausalbeziehungen zur Erklärung der floristischen Veränderungen in den Borsgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes. *Kursiv:* hypothetische Prozesse.

Fig. 7. Hypothetical causal relationships to explain floristic changes in *Nardus* grassland of the Werra-Meissner region. *In italics:* hypothetical processes.

von Grünlandarten. Grundlage dafür ist vermutlich ein species-pool-Effekt, da die vorwiegend in den Buntsandsteingebieten gelegenen Bestände der *Galium-Nardus*-Gesellschaft insgesamt in weniger artenreiche Grünlandkomplexe eingebettet sind als die vorwiegend auf Basaltverwitterungsböden befindlichen Flächen des *Polygalo-Nardetum*.

Es ist hierbei denkbar, dass bei der festgestellten Eutrophierung nicht nur Stickstoff, sondern auch Phosphor eine Rolle spielt, in dem z. B. ein ansteigender pH-Wert in sauren Böden zu einem Anstieg der P-Verfügbarkeit führt (HINSINGER 2001, CEULEMANS et al. 2014). Da wir zur Phosphorversorgung unserer Probeflächen keine detaillierten Informationen haben, muss diese Annahme vorerst spekulativ bleiben. Dies betrifft auch generell die Frage, ob Phosphor-Depositionen die Flächen in nennenswertem Umfang betroffen haben. Da Phosphor vorwiegend aus (mehr oder weniger nah gelegenen) landwirtschaftlich genutzten und gedüngten Flächen eingetragen wird (CEULEMANS et al. 2014), muss man bei den meisten Gebieten eher von geringen Mengen ausgehen, da sich, bis auf wenige Ausnahmen (z. B. Hübenthal, Reichenbach), keine größeren intensiv genutzten Flächen in der Nachbarschaft befinden.

6.2.3 Thermophilisierung

Aussagen darüber, ob sich die allgemeine Klimaerwärmung bereits in der Artenzusammensetzung der Borsgrasrasen äußert, können wir nur indirekt über einen Vergleich der phytogeographischen Signatur der Bestände ableiten, konkret über die Entwicklung der

Zeigerwerte für Temperatur und Kontinentalität. In beiden Fällen sind die Ergebnisse nicht signifikant, d. h. die Entwicklung der Zeigerwerte lassen keinen allgemeinen Trend erkennen. Es wird weiter zu beobachten sein, ob die für Teile Mitteleuropas prognostizierten Veränderungen (BITTNER & BEIERKUHNLEIN 2014) in längeren Zeiträumen eintreten werden. Offenbleiben muss auch zunächst die Frage, ob der Klimawandel bereits indirekt über erhöhte Mineralisationsraten und Humusabbau zu einer Eutrophierung beigetragen hat, wie von BEHRENS et al. (2009) angenommen. GAUDNIK et al. (2011) weisen auf die zahlreichen Wechselwirkungen klimatischer Faktoren mit Stickstoffdepositionen hin und gehen auch auf lokaler Ebene von einem mittelbaren Einfluss des Klimawandels (neben Temperaturerhöhung auch verringerte Niederschlagsmengen) auf Vegetationsveränderungen in bodensauren Magerrasen aus. Für die hier untersuchten Bestände legen allerdings weitgehend unveränderte klimatische Zeigerwerte und die fehlende Korrelation mit Nährstoffparametern den Schluss nahe, dass die Klimaerwärmung zumindest bisher noch kein wesentlicher Auslöser für die festgestellten Vegetationsveränderungen gewesen ist. Ob, wie erwähnt, die stärkere Deckung der Moosschicht ein Indikator für mildere Winter und damit von Klimaveränderungen ist (FRAHM & KLAUS 2000), kann im Rahmen dieser Untersuchung ebenfalls nicht geklärt werden.

7. Ausblick

Die vorliegende Untersuchung zeigt, dass Wiederholungsuntersuchungen auf quasi-Dauerflächen interessante Einblicke in die Dynamik von Grünlandgesellschaften unter sich verändernden Umweltbedingungen liefern können. Selbst bei Einbeziehung von Messungen einzelner Umweltparameter bleiben bei dieser Form der Musteranalyse allerdings viele Fragen nach den zugrundeliegenden Prozessen offen. In diesem Fall ergeben sich einige unerwartete neue Fragen nach der genauen Kausalkette von Veränderungen in Borstgrasrasen. Insbesondere wäre zu klären, was genau die durch die Vegetationsveränderungen deutlich angezeigte Eutrophierung in den letzten Jahrzehnten verursacht hat bzw. welche Rolle dabei der Rückgang der Schwefeldepositionen und damit der Bodenversauerung spielt bzw. gespielt hat. Dabei müsste vor allem betrachtet werden, welche Prozesse im Boden bei nachlassenden Schwefeldepositionen ablaufen bzw. abgelaufen sind und wie die Wechselwirkungen mit wichtigen Größen des Stickstoff- und Phosphorhaushaltes aussehen.

Was dem Thema eine besondere naturschutzfachliche Relevanz verleiht ist die Frage, ob gerade der weitgehende Wegfall einer für viele Ökosysteme nachteiligen Umweltbelastung wie des „Sauren Regens“ für einen prioritären FFH-Lebensraumtyp möglicherweise eine spezifische Gefährdungsursache darstellt. Ein interessanter Aspekt ist dabei, dass der Rückgang der Schwefelbelastung einerseits nun zu verstärkten Auswirkungen von Stickstoffdepositionen andererseits geführt haben könnte. Die dadurch vermehrte Tendenz zur Ausbreitung von Wirtschaftsgrünlandarten bei gleichzeitigem Rückgang des typischen Inventars der Borstgrasrasen dürfte mit zusätzlichen Herausforderungen an das Management der Flächen verbunden sein, z. B. im Hinblick auf Bewirtschaftungsintensität und -zeitpunkt.

Danksagung

Für detaillierte Informationen zur Nutzung bzw. Pflege der Bestände danken wir G. Groß, M. Lenarduzzi und C. Hotze (Forstamt Hess.-Lichtenau bzw. Naturpark Meißner-Kaufunger Wald) sowie H. Eggers und B. Preuschhof (Landkreis Göttingen). Unser Dank gilt ferner den Gutachtern für ihre Hinweise und Korrekturen zum Manuskript.

Anhänge

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Zusätzliche unterstützende Information ist in der Online-Version dieses Artikels zu finden.

Anhang E1. Differenzen von Strukturparametern, Umweltparametern, Diversitätsmaßen und Zeigerwerten 1986/87–2012.

Supplement E1. Differences in vegetation structure parameters, environmental parameters, diversity measures and mean indicator values 1986/87–2012.

Anhang E2. Korrelationsmatrix der Bodenvariablen.

Supplement E2. Correlation matrix of soil variables.

Anhang E3. Differenzen von Artenzahlen a) und kumulierten Artmächtigkeiten b) 1986/87–2012.

Supplement E3. Differences in species richness a) and cover sums b) of species groups 1986/87–2012.

Literatur

- ARENS, R. & NEFF, R. (1997): Versuche zur Erhaltung von Extensivgrünland: Aus dem wissenschaftlichen Begleitprogramm zum E+E-Vorhaben des Bundesamtes für Naturschutz Renaturierung des NSG Rotes Moor/Hohe Rhön. – *Angew. Landschaftsökol.* 13: 1–176.
- BECKER, P., JACOB, D., DEUTSCHLÄNDER, T., IMBERY, F., NAMYSLO, J., MÜLLER-WESTERMEIER, G. & ROOS, M. (2014): Klimawandel in Deutschland. – In: MOSBRUGGER, V., BRASSEUR, G., SCHALLER, M. & STRIBRNY, B. (Eds.): Klimawandel und Biodiversität: 23–37. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- BEHRENS, M., FARTMANN, T. & HÖLZEL, N. (2009): Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Biologische Vielfalt: Pilotstudie zu den voraussichtlichen Auswirkungen des Klimawandels auf ausgewählte Tier- und Pflanzenarten in Nordrhein-Westfalen Teil 1: Fragestellung, Klimaszenario, erster Schritt der Empfindlichkeitsanalyse – Kurzprognose. – Ministerium für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz des Landes Nordrhein-Westfalen (MUNLV NRW): 288 pp.
- BITTNER, T. & BEIERKUHNEIN, C. (2014): Entwicklung von Szenarien zur Beeinflussung und Veränderung von Lebensräumen durch den Klimawandel. – In: BEIERKUHNEIN, C., JENTSCH, A., REINIKING, B., SCHLUMPRECHT, H. & ELLWANGER, G. (Eds.): Auswirkungen des Klimawandels auf Fauna, Flora und Lebensräume sowie Anpassungsstrategien des Naturschutzes: 274–367.
- BOBBINK, R. & HETTELINGH, J.-P. (2011): Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships. Proceedings of and expert workshop, Noordwijkerhout. – URL: <http://www.shepway.gov.uk/webapp/lydd-airport/Proofs%20and%20Inquiry%20docs/NE/NE3%20%20Dear/NE.3.B/Appendix%2011%20Review%20and%20Revision%20of%20EmpiricalCL.pdf> [Zugriff am 04.02.2016].
- BOBBINK, R., HICKS, K., GALLOWAY, J. et al. (2010): Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. – *Ecol. Appl.* 20: 30–59.
- BOBBINK, R., HORNING, M. & ROELOFS, J.G.M. (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. – *J. Ecol.* 86: 717–738.
- BORTZ, J., LIENERT, G.A. & BOEHNKE, K. (2000): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. 2. Aufl. – Springer, Berlin: 939 pp.
- BRUELHEIDE, H. (2003): Translocation of a montane meadow to simulate the potential impact of climate change. – *Appl. Veg. Sci.* 6: 23–34.
- BUSE, J., BOCH, S., HILGERSD, J. & GRIEBELER, E.M. (2015): Conservation of threatened habitat types under future climate change - Lessons from plant-distribution models and current extinction trends in southern Germany. – *J. Nat. Conserv.* 27: 18–25.
- CALLAUCH, R. (1986): Borstgrasrasen im Kaufunger Wald - eine verschwindende Pflanzengesellschaft. – *Naturschutz Nordhess.* 9: 67–72.

- CEULEMANS, T., STEVENS, C.J., DUCHATEAU, L. et al. (2014): Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands. – *Glob. Change Biol.* 20: 3814–3822.
- DE GRAAF, M.C.C., BOBBINK, R., SMITS, N.A.C., VAN DIGGELEN, R. & ROELOFS, J.G.M. (2009): Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. – *Biol. Conserv.* 142: 2191–2201.
- DE MENDIBURU, F. (2014): *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. – URL: <http://CRAN.R-project.org/package=agricolae> [Zugriff am 13.10.2014].
- DEUTSCHER WETTERDIENST (2015): Langjährige Mittelwerte 1981–2010 Klimastation Kassel (Temperatur). – URL: http://www.dwd.de/DE/leistungen/klimadatendeutschland/mittelwerte/temp_8110_fest_html.html?view=nasPublication&nn=16102. [Zugriff am 14.09.2015].
- DEUTSCHER WETTERDIENST IN DER US-ZONE (1950): *Klima-Atlas von Hessen*. – Selbstverlag, Bad Kissingen: 20 pp.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. – Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- DIERSCHKE, H. & BRIEMLE, G. (2002): *Kulturgrasland. Wiesen Weiden und verwandte Staudenfluren*. – Ulmer, Stuttgart: 239 pp.
- DUPRÉ, C., STEVENS, C.J., RANKE, T., BLEEKER, A., PEPLER-LISBACH, C., GOWING, D.J.G., DISE, N.B., DORLAND, E., BOBBINK, R. & DIEKMANN, M. (2010): Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. – *Glob. Change Biol.* 16: 344–357.
- ELLENBERG, H. (1992): *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. – Goltze, Göttingen: 258 pp.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1333 pp.
- FENNEMA, F. (1992): SO₂ and NH₃ Deposition as possible causes for the extinction of *Arnica montana* L. – *Water Air Soil Pollut.* 62: 325–336.
- FRAHM, J.-P. & KLAUS, D. (2000): Moose als Indikatoren von rezenten und früheren Klimafluktuationen in Mitteleuropa. – *NNA-Berichte* 13: 69–75.
- GAUDNIK, C., CORCKET, E., CLEMENT, B., DELMAS, C.E.L., GOMBERT-COURVOISIER, S., MULLER, S., STEVENS, C.J. & ALARD, D. (2011): Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. – *Glob. Change Biol.* 17: 3351–3365.
- GAUGER, T., NAGEL, H.-D., SCHLUTOW, A. & SCHEUCHNER, T. (2013): Erstellung einer methodenkonsistenten Zeitreihe von Stoffeinträgen und Ihren Wirkungen in Deutschland Teil 2 Abschlussbericht. – URL: <http://www.uba.de/uba-info-medien/4444.html> [Zugriff am 08.03.2016].
- GOTTFRIED, M., PAULI, H., FUTSCHIK, A. et al. (2012): Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. – *Nat. Clim. Change* 2: 111–115.
- HACHMÖLLER, B. (2000): *Vegetation, Schutz und Regeneration von Bergwiesen im Osterzgebirge - eine Fallstudie zur Entwicklung und Dynamik montaner Grünlandgesellschaften*. – *Diss. Bot.* 338: 1–300.
- HANSSON, M. & FOGELFORS, H. (2000): Management of a semi-natural grassland; results from a 15-year-old experiment in southern Sweden. – *J. Veg. Sci.* 11: 31–38.
- HEDDERICH, J. & SACHS, L. (2012): *Angewandte Statistik* 14. Aufl. – Springer, Berlin: 881 pp.
- HENNEKENS, S.M. & SCHAMINEE, J.H.J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. – *J. Veg. Sci.* 12: 589–591.
- HESSISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT UND GEOLOGIE (2012): *Luftqualität in Hessen Schwefeldioxid-Konzentrationen Jahresmittelwerte 2012*. – URL: http://atlas.umwelt.hessen.de/atlas/java/pdf/lay_c_2_1_2.pdf [Zugriff am 08.03.2016].
- HINSINGER, P. (2001): Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. – *Plant Soil* 237: 173–195.
- HOBOHM, C. & SCHWABE, A. (1985): Bestandsaufnahme von Feuchtvegetation und Borstgrasrasen bei Freiburg i. Br. - ein Vergleich mit dem Zustand von 1954/55. – *Ber. Naturf. Ges. Freiburg* 75: 5–51.
- HOPKINS, A. & HOLZ, B. (2006): *Grasland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality*. – *Agron. Res.* 4: 2–30.
- HOTHORN, T. & HORNIK, K. (2015): *exactRankTests: Exact Distributions for Rank and Permutation Tests*. R package version 0.8–28. – URL: <http://CRAN.R-project.org/package=exactRankTests> [Zugriff am 13.08.2015].

- JANSEN, F. & DENGLER, J. (2008): GermanSL – Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – *Tuexenia* 28: 239–253.
- JANSEN, F. & DENGLER, J. (2010): Plant names in vegetation databases - a neglected source of bias. – *J. Veg. Sci.* 21: 1179–1186.
- KAHMEN, S. & POSCHLOD, P. (2008): Effects of grassland management on plant functional trait composition. – *Agric. Ecos. Environ.* 128: 137–145.
- KLEIJN, D., BEKKER, R.M., BOBBINK, R., DE GRAAF, M.C.C. & ROELOFS, J.G.M. (2008): In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. – *J. Appl. Ecol.* 45: 680–687.
- KLINK, H.-J. (1969): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 112 Kassel. Geographische Landesaufnahme 1 : 200000. – Bundesforschungsanstalt für Landeskunde und Raumordnung, Bonn, Bad Godesberg: 108 pp.
- KLOTZ, S., BAESSLER, C., KLUSSMANN-KOLB & MUELLNER-RIEHL (2014): Biodiversitätswandel in Deutschland. – In: MOSBRUGGER, V., BRASSEUR, G., SCHALLER, M. & STRIBRNY, B. (Eds.): Klimawandel und Biodiversität Folgen für Deutschland. 2. Aufl.: 38–56. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- KORNECK, D. & SUKOPP, H. (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 19: 1–210.
- LEE, J.A. & CAPORN, S.J.M. (1998): Ecological effects of atmospheric reactive nitrogen deposition on semi-natural terrestrial ecosystems. – *New Phytol.* 139: 127–134.
- LENARDUZZI, M. (1999): Naturschutzfachliche Bewirtschaftung eines Biotopverbundes in stationärer Hütelhaltung im Werra-Meißner-Kreis - Ein Naturschutzkonzept schlägt Wurzeln. – *Jahrb. Naturschutz in Hess.* 4: 43–47.
- LEYER, I. & WESCHE, K. (2007): *Multivariate Statistik in der Ökologie.* – Springer, Berlin: 221 pp.
- MASKELL, L.C., SMART, S.M., BULLOCK, J.M., THOMPSON, K. & STEVENS, C.J. (2010): Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. – *Glob. Change Biol.* 16: 671–679.
- MAURER, B.A. & MCGILL, B.J. (2011): Measurement of species diversity. – In: MAGURRAN, A.E. & MCGILL, B.J. (Eds.): *Biological Diversity - Frontiers in Measurement and Assessment:* 55–65. Oxford University Press, Oxford.
- MAURICE, T., COLLING, G., MULLER, S. & MATTHIES, D. (2012): Habitat characteristics, stage structure and reproduction of colline and montane populations of the threatened species *Arnica montana*. – *Plant Ecol.* 213: 831–842.
- MCGOVERN, S., EVANS, C.D., DENNIS, P., WALMSLEY, C. & McDONALD, M.A. (2011): Identifying drivers of species compositional change in a semi-natural upland grassland over a 40-year period. – *J. Veg. Sci.* 22: 346–356.
- MORECROFT, M.D., BEALEY, C.E., BEAUMONT, D.A. et al. (2009): The UK Environmental Change Network: Emerging trends in the composition of plant and animal communities and the physical environment. – *Biol. Conserv.* 142: 2814–2832.
- NAGEL, H.-D., SCHLUTOW, A. & SCHEUCHNER, T. (2014): Modellierung und Kartierung atmosphärischer Stoffeinträge und kritischer Belastungsschwellen zur kontinuierlichen Bewertung der ökosystemspezifischen Gefährdung der Biodiversität in Deutschland - PINETI (Pollutant INput and Ecosystem Impact) Teilbericht 4 Critical Load, Exceedance und Belastungsbewertung. – URL: http://www.umweltbundesamt.de/sites/default/files/medien/378/publikationen/texte_63_2014_modellierung_und_kartierung_atmosphaerischer_stoffeintraege_teil_4.pdf [Zugriff am 08.03.2016].
- NITSCHKE, L., NITSCHKE, S. & SCHMIDT, M. (2005): Naturschutzgebiete in Hessen - schützen - erleben - pflegen, Band 3 Werra-Meißner-Kreis und Kreis Hersfeld-Rotenburg. – *Cognitio, Niedenstein:* 256 pp.
- NOYMEIR, I. (1973): Data transformations in ecological ordination I. Some advantages of on-centering. – *J. Ecol.* 61: 329–341.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. (2015): *Vegan: Community Ecology Package.* R package version 2.3-1. – URL: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> [Zugriff am 01.10.2015].
- PEPPLER, C. (1987): *Nardetalia*-Gesellschaften im Werra-Meißner-Gebiet. – *Tuexenia* 7: 245–265.

- PEPPLER, C. (1992): Die Borstgrasrasen (*Nardetalia*) Westdeutschlands. – Diss. Bot. 193: 1–404.
- PEPPLER-LISBACH, C. & PETERSEN, J. (2001): *Calluno-Ulicetea* (G3). Teil 1: *Nardetalia strictae*. – Synop. Pflanzenges. Dtschl. 8: 1–116.
- PFALZGRAF, H. (1934): Die Vegetation des Meißners und seine Waldgeschichte. – Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beih. 75: 1–80.
- PHOENIX, G.K., EMMETT, B.A., BRITTON, A.J. et al. (2012): Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. – Glob. Change Biol. 18: 1197–1215.
- PREISING, E., VAHLE, H.-C. & TÜXEN, J. (2012): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme Teil 3: Heide Moor- und Quellgesellschaften. – Naturschutz Landespl. Niedersachs. 20/3: 1–104.
- R CORE TEAM (2015): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationkd. 35: 1–800.
- RICHTER, F. (2014): Umweltwandel in der sächsischen Lausitz am Beispiel von *Arnica montana* und *Gladiolus imbricatus*. – Peckiana 9: 107–117.
- RIECKEN, U., FINCK, P., RATHS, U., SCHRÖDER, E. & SSYMANK, A. (2006): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands Zweite fortgeschriebene Fassung 2006. – Naturschutz Biol. Vielfalt 34: 1–318.
- SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J. et al. (2000): Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. – Science 287: 1770–1774.
- SCHUIDEL, U. & BRUELHEIDE, H. (1999): The influence of slug herbivory on the large- and small-scale distribution patterns of *Arnica montana* L. – Verh. Ges. Ökologie 29: 309–316.
- SCHUIDEL, U. & BRUELHEIDE, H. (2004): Versuche zur Beweidung von Bergwiesen im Harz. – Hercynia N.F. 37: 87–101.
- SCHIEFER, J. (1982): Einfluß der Streuzersetzung auf die Vegetationsentwicklung brachliegender Rasengesellschaften. – Tuexenia 2: 209–218.
- SCHMIDT, M. & BECKER, C. (2001): Erhaltung und Regeneration einer Hutelandschaft im Kaufunger Wald - Sieben Jahre Dauerflächen-Monitoring im NSG "Hühnerfeld". – Jahrb. Naturschutz Hess. 6: 108–120.
- SCHWABE, A. (1990): Syndynamische Prozesse in Borstgrasrasen: Reaktionsmuster von Brachen nach erneuter Rinderbeweidung und Lebensrhythmus von *Arnica montana* L. – Carolea 48: 45–68.
- SSYMANK, A., HAUKE, U., RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E. (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. – Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz 53: 1–560.
- STEVENS, C.J., DISE, N.B., MOUNTFORD, J.O. & GOWING, D.J. (2004): Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. – Science 303: 1876–1879.
- STEVENS, C.J., GOWING, D.J.G., WOTHERSPOON, K.A. et al. (2011a): Addressing the Impact of Atmospheric Nitrogen Deposition on Western European Grasslands. – Environ. Manag. 48: 885–894.
- STEVENS, C.J., MANNING, P., VAN DEN BERG, L.J.L. et al. (2011b): Ecosystem responses to reduced and oxidised nitrogen inputs in European terrestrial habitats. – Environ. Poll. 159: 665–676.
- STEVENS, C.J., THOMPSON, K., GRIME, J.P., LONG, C.J. & GOWING, D.J.G. (2010): Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. – Funct. Ecol. 24: 478–484.
- STREITBERGER, M., JEDICKE, E. & FARTMANN, T. (2016): Auswirkungen des rezenten Klimawandels auf die Biodiversität in Mittelgebirgen. – Naturschutz und Landschaftsplan. 48: 37–45.
- TEUFEL, J., GAUGER, T. & BRAUN, B. (1994): Einfluß von Immissionen und Depositionen von Luftverunreinigungen auf Borstgrasrasen in der Bundesrepublik Deutschland (Abschlußbericht FE-Vorhaben Nr. 108 02 101). – Stuttgart: 173 pp.
- TRIVEDI, M.R., MORECROFT, M.D., BERRY, P.M. & DAWSON, T.P. (2008): Potential effects of climate change on plant communities in three montane nature reserves in Scotland, UK. – Biol. Conserv. 141: 1665–1675.
- Umweltbundesamt (2014): Hintergrundbelastungsdaten Stickstoff, Bezugsjahr 2007. – URL: <http://gis.uba.de/website/depo1/>. [Zugriff am 13.03.2014].

- UMWELTBUNDESAMT (2015): Hintergrundbelastungsdaten Stickstoffdeposition Ergebnisse und Daten des PINETI-Projekts. – URL: http://gis.uba.de/website/depo1/download/Erlaeuterungen_DepoKartendienst_UBA.pdf [Zugriff am 05.02.2016].
- UMWELTBUNDESAMT (2016): Hintergrundbelastungsdaten Stickstoff, Bezugsjahr 2009. – URL: <http://gis.uba.de/website/depo1/>. [Zugriff am 05/02/2016].
- VAN DEN BERG, L.J.L., JONES, L., SHEPPARD, L.J., SMART, S.M., BOBBINK, R., DISE, N.B. & ASHMORE, M.R. (2016): Evidence for differential effects of reduced and oxidised nitrogen deposition on vegetation independent of nitrogen load. – *Environ. Pollut.* 208: 890–897.
- VAN DER WAL, R., PEARCE, I., BROOKER, R., SCOTT, D., WELCH, D. & WOODIN, S. (2003): Interplay between nitrogen deposition and grazing causes habitat degradation. – *Ecol. Lett.* 6: 141–146.
- WEGENER, U. (2009): Arnika – eine Leitart der bewegten Naturschutzgeschichte – Ergebnisse eines Pflanzversuches im Harz. – *Naturschutz im Land Sachsen-Anhalt* 46 (1): 32–42.
- WESCHE, K., KRAUSE, B., CULMSEE, H. & LEUSCHNER, C. (2012): Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. – *Biol. Conserv.* 150: 76–85.

Peppler-Lisbach & Könitz: Vegetationsveränderungen in Borstgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes

Anhang E1. Differenzen von Strukturparametern, Umweltparametern, Diversitätsmaßen und Zeigerwerten 1986/87-2012. *P*-Wert: Ergebnisse des Wilcoxon-Paarvergleichstests

Supplement E1. Differences in vegetation structure parameters, environmental parameters, diversity measures and mean indicator values 1986/87-2012. *P*-Wert: *P*-value of Wilcoxon test.

	Minimum	Maximum	Mittel	Median	<i>P</i> -Wert	n
<u>Bodenparameter</u>						
Mächtigkeit Of (cm)	-5,00	3,00	-0,94	-1,00	0,000	57
Mächtigkeit Oh (cm)	-3,30	3,00	0,09	0,00	0,565	57
pH-Wert	-0,70	1,70	0,30	0,30	0,000	58
C/N-Verhältnis	-4,60	3,90	-0,84	-1,05	0,005	50
<u>Zeigerwerte</u>						
Mittlere Lichtzahl	-0,88	0,46	-0,07	-0,09	0,062	60
Mittlere Temperaturzahl	-1,35	0,78	-0,01	0,06	0,968	60
Mittlere Kontinentalitätszahl	-0,58	0,54	-0,01	-0,01	0,757	60
Mittlere Feuchtezahl	-1,29	0,88	0,01	0,04	0,198	60
Mittlere Reaktionszahl	-0,77	1,16	0,13	0,16	0,009	60
Mittlere Stickstoffzahl	-0,34	1,06	0,28	0,25	0,000	60
<u>Strukturparameter</u>						
Deckung Strauchschicht (%)	0,00	55,00	2,45	0,00	0,000	60
Deckung Krautschicht (%)	-25,00	40,00	2,95	5,00	0,021	60
Deckung Moosschicht (%)	-70,00	75,00	16,97	17,50	0,000	60
Shannon-Index	-1,24	1,18	0,02	0,01	0,735	60
Evenness	-0,33	0,21	0,00	-0,01	0,982	60

Peppler-Lisbach & Könitz: Vegetationsveränderungen in Borstgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes

Anhang E2. Korrelationsmatrix der Bodenvariablen. Rechtes oberes Dreieck: Spearman's *Rho* , signifikante Werte fett. Linkes unteres Dreieck: *P*- Werte.

Supplement E2. Correlation matrix of soil variables. Upper triangle: Spearman's *rho* , significant values bold. Lower triangle: *P*-values.

	pH 1986	Δ pH	C/N 1986	Δ C/N	Of 1986	Δ Of
pH 1986		-0,49	-0,20	-0,08	-0,53	0,52
Δ pH	0,000		-0,12	-0,08	0,18	-0,40
C/N 1986	0,174	0,408		-0,32	0,19	-0,25
Δ C/N	0,563	0,593	0,023		0,02	0,12
Of 1986	0,000	0,212	0,196	0,874		-0,75
Δ Of	0,000	0,004	0,076	0,397	0,000	

Peppler-Lisbach & Könitz: Vegetationsveränderungen in Borstgrasrasen des Werra-Meißner-Gebietes

Anhang E3. Differenzen von Artenzahlen (a) und Gruppenmengen (b) der Artengruppen 1986/87-2012. *P*-Wert: Ergebnisse des Wilcoxon-Paarvergleichstests.

Supplement E3. Differences in species richness (a) and cover sums (b) of species groups 1986/87-2012. *P*-Wert: *P*-value of Wilcoxon test.

a) Artenzahlen	Minimum	Maximum	Mittel	Median	<i>P</i> -Wert	n
Artenzahl gesamt	-13,00	21,00	0,47	0,50	0,651	60
Kennarten	-9,00	5,00	-1,45	-1,00	0,000	60
Magerkeitszeiger	-14,00	6,00	-1,17	-1,00	0,005	60
Grünlandarten	-7,00	11,00	1,50	1,00	0,000	60
Verbrachungszeiger	-3,00	9,00	0,95	1,00	0,000	60
b) Gruppenmengen	Minimum	Maximum	Mittel	Median	p-Wert	n
Kennarten	-24,90	14,93	-3,45	-3,69	0,003	60
Magerkeitszeiger	-24,63	10,99	-0,96	-0,64	0,278	60
Grünlandarten	-11,49	19,48	3,82	3,61	0,000	60
Verbrachungszeiger	-4,56	17,33	1,67	1,00	0,000	60