

Einfluß phytophager Insekten auf die Struktur und Dynamik einer Ackerbrache

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

doktor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der
Mathematisch-Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät
(Fachbereich Biologie)
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von

Herrn Martin Schädler
geb. am 31.01.1972 in Halle

Gutachterin/Gutachter:

1. Prof. Dr. Isabell Hensen, Halle
2. Prof. Dr. Stefan Scheu, Darmstadt
3. Prof. Dr. Christian Wissel, Marburg

Halle (Saale), 24.04.2001 (Tag der öffentlichen Verteidigung)

„I marked all the seedlings of our native weeds as they came up, and out of 357 no less than 295 were destroyed, chiefly by slugs and insects“

Darwin, C. (The Origin of Species)

„Our hypotheses are judged by a jury of plants and animals, which does not care about persuasive arguments.“

Oksanen & Oksanen (2000)

„Unkraut vergeht nicht!“

Altes Sprichwort

Inhaltsverzeichnis

Tabellenverzeichnis

Abbildungsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis

A	Allgemeine Einleitung	1
----------	------------------------------	---

B	Untersuchungsgebiet und Untersuchungsfläche	4
----------	--	---

Kapitel 1 – Einfluß phytophager Insekten auf die Vegetationsdynamik einer Ackerbrache

1.1.	Einführung	6
1.2.	Material und Methoden	8
1.3.	Ergebnisse	17
1.4.	Diskussion	31

Kapitel 2 – Fraßpräferenzen generalistischer Herbivorer, funktionale Blattmerkmale und artspezifische Reaktionen auf den Insektenausschluß

2.1.	Einführung	37
2.2.	Material und Methoden	39
2.3.	Ergebnisse	43
2.4.	Diskussion	52

Kapitel 3 – Untersuchungen zum Einfluß des Insektenausschlusses auf Ressourcendynamik und Bodenparameter

3.1.	Einleitung	57
3.2.	Material und Methoden	59
3.3.	Ergebnisse	62
3.4.	Diskussion	72

Kapitel 4 – Zusammenhang zwischen Herbivoreneinfluß und Standortproduktivität – Ist das Fretwell-Oksanen-Modell auf Wirbellose anwendbar?

4.1.	Einleitung	77
4.2.	Material und Methoden	79
4.3.	Ergebnisse	80
4.4.	Diskussion	83
C	Allgemeine Diskussion	85
D	Zusammenfassung	90
E	Summary	95
F	Literatur	99

Danksagung

Tabellenübersicht

Tab. B.1: Bodenparameter der Untersuchungsfläche.	5
Tab. 1.1: Mittleres Individualgewicht der Pflanzen im Gewächshausversuch auf direkte Pestizidnebenwirkungen.	17
Tab. 1.2: Pflanzenarten der Untersuchungsfläche in den ersten zwei Jahren der Sukzession.	18
Tab. 1.3: Ergebnisse der jahrweisen Meßwiederholungs-ANOVA zum Einfluß der Behandlungen auf Vegetationsdichte, -deckung und Artenzahl.	21
Tab. 1.4.: Kumulative Artenzahlen in Abhängigkeit von der Behandlung.	21
Tab. 1.5: ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß der Behandlungen auf ober- und unterirdische Pflanzenbiomasse.	22
Tab. 1.6: ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß der Behandlungen auf den Blattflächenindex im ersten Jahr der Sukzession.	23
Tab. 1.7: F-Werte der jahrweisen Meßwiederholungs-ANOVA zum Einfluß der Behandlungen auf die Dichte einzelner Pflanzenarten und Lebensformen.	25
Tab. 1.8: Ergebnisse der hierarchischen ANOVA zum Einfluß der Behandlungen auf die Lebensformen.	25
Tab. 1.9: ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß der Behandlungen auf die Euklidische Distanz als Maß für die Vegetationsveränderung in den ersten zwei Jahren der Sukzession.	30
Tab. 2.1: Herbivorenspezifischer und mittlerer Fraß-Index der untersuchten Pflanzenarten.	44
Tab. 2.2: Funktionale Blatt- und Streumerkmale der untersuchten Pflanzenarten.	46
Tab. 2.3: Pearson'scher Korrelationskoeffizient des Zusammenhangs zwischen Fraß-Index und funktionalen Blattmerkmalen.	47
Tab. 2.4: Mittelwerte funktionaler Blattmerkmale der einzelnen Präferenzklassen und ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß dieser auf die Parameter.	47
Tab. 2.5: Korrelationen zwischen artspezifischer Streuabbaurate und funktionalen Blatt- und Streumerkmalen.	48
Tab. 2.6: Ergebnisse der linearen Regressionsanalyse zum Effekt des Insektausschlusses auf die Veränderung der Dichte einzelner Pflanzenarten in Abhängigkeit vom Fraß-Index.	49
Tab. 2.7: Vergleich der Ergebnisse der vergleichenden Methode und der Verwendung phylogenetischer Kontraste zur Ermittlung des Zusammenhangs zwischen funktionalen Blatt- und Streumerkmalen und dem Fraß-Index sowie der Streuabbaurate.	51
Tab. 3.1: ANCOVA-Resultate zum Einfluß der Behandlungen auf den Streuabbau auf der Ackerbrache.	63
Tab. 3.2: ANOVA-Resultate zum Einfluß der Behandlungen auf den Gesamtgehalt an Stick- und Kohlenstoff sowie das C/N-Verhältnis der Streu dreier häufiger Pflanzenarten der Ackerbrache.	65
Tab. 3.3: ANOVA-Resultate zum Einfluß der Behandlungen auf Stick- und Kohlenstoffgehalt der Wurzelbiomasse und den unterirdischen pflanzlichen Kohlenstoff- und Stickstoffpool.	66

Tab. 3.4: ANCOVA- und ANOVA-Resultate zum Einfluß der Behandlungen auf Bodenparameter der Ackerbrache.	68
Tab. 3.5: Pearson'scher Korrelationskoeffizient des Zusammenhanges zwischen mikrobieller Biomasse bzw. Aktivität und Vegetationsparametern der Ackerbrache.	72
Tab. 4.1: Ausgewertete Studien zum Einfluß phytophager Wirbelloser auf quantitative Parameter der Vegetation in grasig-krautigen Pflanzengemeinschaften.	82

Abbildungsumbersicht

Abb. B.1: Durchschnittstemperaturen und Niederschlagssummen für den Untersuchungszeitraum und langjährige Mittel.	5
Abb. 1.1: Schematische Darstellung der Untersuchungsfläche und Behandlungsplan.	9
Abb. 1.2: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Vegetationsdichte der Ackerbrache.	20
Abb. 1.3: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Artenzahlen der Ackerbrache.	20
Abb. 1.4: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Sproß- und Wurzelbiomasse der Vegetation der Ackerbrache.	22
Abb. 1.5: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf den Blattflächenindex der Ackerbrache im ersten Jahr der Sukzession.	23
Abb. 1.6: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Dichte von <i>Cirsium arvense</i> .	26
Abb. 1.7: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Dichte von <i>Chenopodium album</i> .	26
Abb. 1.8: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Dichte von <i>Epilobium adnatum</i> im zweiten Jahr der Sukzession.	27
Abb. 1.9: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Dominanzstruktur der Ackerbrache im zweiten Jahr der Sukzession.	27
Abb. 1.10: Verhältnis zwischen den Dichten von <i>Cirsium arvense</i> und <i>Epilobium adnatum</i> im zweiten Jahr der Sukzession.	29
Abb. 1.11: Diskriminanzanalyse der Dichtedaten der Pflanzenarten der Ackerbrache in Abhängigkeit von der Behandlung.	30
Abb. 1.12: Euklidische Distanz als Maß für die Vegetationsveränderung in den ersten zwei Jahren der Sukzession in Abhängigkeit von der Behandlung.	30
Abb. 2.1: Einteilung der untersuchten Pflanzenarten in Präferenzklassen.	44
Abb. 2.2: Artspezifische Streuabbauraten der untersuchten Pflanzenarten.	46
Abb. 2.3: Zusammenhang zwischen artspezifischer Streuabbaurate und Fraß-Index.	49
Abb. 2.4: Zusammenhang zwischen behandlungsspezifischer Veränderung der Dichte einzelner Pflanzenarten und ihrem Fraß-Index.	50
Abb. 3.1: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf den Streuabbau auf der Ackerbrache.	63
Abb. 3.2: Behandlungsmittelwerte des Gesamtgehaltes an Stick- und Kohlenstoff in der Streu dreier häufiger Pflanzenarten der Ackerbrache.	64
Abb. 3.3: Behandlungsmittelwerte des Gesamtgehaltes an Stick- und Kohlenstoff, das C/N-Verhältnis sowie des flächenbezogenen C- und N-Pool in der unterirdischen Pflanzenbiomasse.	66
Abb. 3.4: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf den Wassergehalt des Bodens.	67

Abb. 3.5: Behandlungsmittelwerte der Nährstoffkonzentrationen, des Gesamtgehaltes an Stick- und Kohlenstoff sowie des C/N-Verhältnisses im Boden.	69
Abb. 3.6: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf mikrobielle Biomasse und Aktivität.	71
Abb. 4.1: Hypothetischer Zusammenhang zwischen Standortproduktivität und Herbivoreneinfluß nach dem Fretwell-Oksanen-Modell.	78
Abb. 4.2: Ergebnisse der Literaturstudie zum Einfluß herbivorer Wirbelloser in Abhängigkeit von der Standortproduktivität gräser- und kräuterdominierter Pflanzengemeinschaften.	81

Abkürzungsverzeichnis

Behandlungsvarianten

K	Kontrolle (unbehandelt)
IO	Insektizidapplikation oberirdisch (Blattinsektizid Dimethoat)
IU	Insektizidapplikation unterirdisch (Bodeninsektizid Chlorpyrifos)
IO+IU	Kombinationsapplikation beider Insektizide
IO ⁺ /IO ⁻	mit Blattinsektizid/ohne Blattinsektizid
IU ⁺ /IU ⁻	mit Bodeninsektizid/ohne Bodeninsektizid

Statistik

ANOVA Varianzanalyse

ANCOVA	Kovarianzanalyse
r	Pearson'scher Korrelationskoeffizient
r ²	Bestimmtheitsmaß
F	F-Wert
FG	Freiheitsgrade
SF	Standardfehler
p	Signifikanzniveau
SQ	Summe der Abweichungsquadrate
MQ	Mittlere Abweichungsquadrate
*	Interaktion zwischen zwei Faktoren (z.B.: IO*IU)
n	Stichprobenumfang
\bar{x}	Mittelwert

sonstige

SLA	Spezifische Blattfläche (Blattfläche pro Masseeinheit)
LAI	Blattflächenindex
N _{min}	Gehalt an mineralischem Stickstoff
N	Gesamtgehalt an Stickstoff
C	Gesamtgehalt an Kohlenstoff
P	Gehalt an pflanzenverfügbarem Phosphor
K	Gehalt an pflanzenverfügbarem Kalium
C/N	Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnis

A. Allgemeine Einführung

Als Herbivorie bezeichnet man die Form einer trophischen Interaktion, bei der Tiere lebendes pflanzliches Gewebe konsumieren. Diese Definition umfaßt ein breites Spektrum an Herbivorietypen, so z.B. mehr oder weniger selektiv weidende Säugetiere, ektopophage Wirbellose, endophage und pflanzensaftsaugende Insekten sowie Samen- und Wurzelfresser. Die höchste taxonomische und funktionelle Vielfalt erreicht dieses Spektrum in der Gruppe der Insekten. So stellen die phytophagen Insekten rund ein Viertel aller bisher beschriebenen Organismen der Erde dar (Strong et al. 19984). In terrestrischen Ökosystemen ist diese Artengruppe in hohen Arten- und Individuenzahlen weit verbreitet, zusätzlich besitzen sie in der biologischen Unkrautbekämpfung und als Schädlinge in der Land- und Forstwirtschaft eine ökonomische Bedeutung. Dies verdeutlicht zugleich aber auch, daß die Phytophagenfauna nicht nur das Ergebnis der durch die Vegetation bereitgestellten Ressourcen ist, sondern diese offensichtlich auch regulieren kann.

Nach einer vor 40 Jahren von Hairstone et al. (1960) aufgestellten Hypothese seien aber Herbivore in natürlichen Dichten generell nicht in der Lage, die Zusammensetzung und Produktivität einer Pflanzengemeinschaft zu verändern. Die von den Autoren aufgestellte These der generellen Kontrolle von Herbivorenpopulationen durch Prädatoren und Parasitoide (*,top-down*-Kontrolle) wird in Bezug auf Wirbellose auch heute noch häufig als allgemeingültig erachtet. Alternativ dazu wurde das Konzept der Limitation von Herbivoredichten durch die verfügbaren Ressourcen, also vor allem die Pflanzenbiomasse (*,bottom-up*-Kontrolle, siehe Fretwell [1977], Fretwell [1987], Oksanen [1990], Oksanen & Oksanen [2000], Oksanen et al. [1981]) entwickelt. Diese *,bottom-up*-Kontrolle sei besonders bei geringer Standortproduktivität, die *,top-down*-Kontrolle durch Karnivore dagegen auf hochproduktiven Standorten von Bedeutung (Fretwell-Oksanen-Modell). Ein spürbarer Einfluß Herbivorer auf die Vegetation sei nur bei mittlerer Produktivität zu erwarten. Diese Theorie bezieht sich ausdrücklich nicht auf Wirbellose, für die generell hohe prädations- und besonders parasitoidenverursachte Mortalitätsraten angenommen werden (z.B. Strong et al. 1984, Schmitz 1994, Schmitz et al. 1997). Nach Ansicht anderer Autoren stellen Pflanzen aufgrund ihrer häufig nährstoffarmen und abwehrstoffreichen Gewebe relativ schwer ausbeutbare Ressourcen dar, weshalb vorrangig eine *,bottom-up*-Kontrolle der Herbivoredichten angenommen wird (Crawley 1989, Hartley & Jones 1997). Aus beiden Ansätzen kann letztlich ein nur geringer Einfluß phytophager Insekten auf Pflanzengemeinschaften abgeleitet werden.

Im Gegensatz dazu ist bekannt, daß phytophage Insekten Wachstum und Fitneß pflanzlicher Individuen beeinflussen und so in populationsdynamische Prozesse und interspezifische Interaktionen eingreifen können (Crawley 1989, Crawley 1997, Louda et al. 1990,

Tscharntke 1991). Jedoch nicht alle herbivoreverursachten Effekte an einzelnen Pflanzen beeinflussen zwingend die Dynamik von Pflanzenpopulationen (so z.B. eine herabgesetzte Fekundität bei nicht-samenlimitierter Etablierung der Art; siehe auch Crawley [1989]). Noch weniger vorhersehbar wird der Einfluß phytophager Insekten im komplexen Gefüge einer Pflanzengemeinschaft. Verschiedene Studien der letzten Jahre belegen diesen Einfluß (z.B. Brown 1982, Brown & Gange 1989 a, Carson & Root 1999), andere weisen dagegen auf vernachlässigbare Effekte hin (Crawley 1989, Gibson et al. 1990, Hulme 1996). Ausgehend vom aktuellen Wissenstand stellt sich daher nicht mehr die Frage nach der Existenz eines Einflusses phytophager Insekten auf Pflanzengemeinschaften, sondern eher nach den diesen Einfluß modifizierenden Faktoren. Zunehmend wird auch hier der Standortproduktivität eine zentrale Rolle in der Regulation dieser Effekte zugeschrieben (Fraser 1998, Fraser & Grime 1997). Entsprechende Studien beschränkten sich jedoch bisher auf niedrig- bis mittelpunktive Pflanzengemeinschaften und lassen daher diesbezüglich kaum Aussagen zu.

Offensichtlich manifestiert sich der Einfluß phytophager Insekten besonders in frühsukzessionalen Pflanzengemeinschaften mit hohem Arten-Turnover (Brown 1990, Mortimer et al. 1999). Brown (1990) und Davidson (1993) bezeichnen daher Insektenherbivorie gar als Schlüsselfaktor in der terrestrischen Sukzession. Dennoch wird dieser Einfluß bis heute in Konzepten und Betrachtungen zur Sukzession und Dynamik von Pflanzengemeinschaften häufig ignoriert (Bazzaz 1996, Pacala 1997), während andere Autoren entsprechende Aussagen auf Wirbeltiere beschränken (Luken 1990, Pacala & Crawley 1992). Ursache dafür mag auch sein, daß bisher längst nicht alle Facetten des Wirbelloseneinflusses untersucht wurden und so noch kein geschlossenes Bild darüber existiert, unter welchen Bedingungen und an welchen Standorten biologisch signifikante Effekte zu verzeichnen sind. Insbesondere trifft dies auf Mechanismen zu, die über den direkten Einfluß von Herbivorie auf populationsbiologische Parameter und deren Konsequenzen für die Dynamik von Pflanzengemeinschaften hinausgehen.

So unterscheiden sich Pflanzenarten bezüglich ihrer phänologischen und morphologischen Merkmale, ihrer Wachstumsraten, Nährstoff- und Assimilat-Allokationsmuster, Ressourcennutzung sowie Qualität und Quantität ihrer Streu. Es ist daher naheliegend, daß Herbivore, welche die Struktur einer Pflanzengemeinschaft beeinflussen, indirekt auch auf Ökosystemprozesse einwirken. Zudem beeinflußt Herbivorie häufig physiologische Vorgänge in Pflanzen und greift in die Interaktion zwischen Pflanzenarten und ihrer abiotischen Umwelt ein. Herbivoreverursachte Veränderungen von Gewebeeigenschaften und der Ressourcennutzung von Pflanzen sind vergleichsweise gut untersuchte Phänomene (Bardgett et al. 1998, Hartley & Jones 1997, Holland et al. 1992, Huntly 1995). Im Kontext des Herbivoreinflusses auf Ökosystemprozesse wurden sie bisher aber kaum studiert.

In der aktuellen ökologischen Forschung nimmt die Diskussion um die Bedeutung biotischer Interaktionen sowie funktionaler Zusammenhänge zwischen der Struktur von Lebensgemeinschaften und Ökosystemprozessen für die Dynamik natürlicher Systeme einen wichtigen Platz ein. Der zunehmende Verlust an Lebensräumen und Biodiversität sowie die drastischen Veränderungen von Artengemeinschaften als Folge des menschlichen Einflusses ließ

die Erkenntnis der Notwendigkeit eines wissenschaftlich fundierten Verständnisses der Vorgänge in der Natur wachsen. Davon ausgehend sind die Faktoren, für die eine Schlüsselrolle bei der Entwicklung von Brachflächen und die Erhaltung der Biodiversität auf diesen angenommen wird, ein zentrales Thema der Forschung am Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle (Klotz 1997, Klotz et al. 1997).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ergab sich die Möglichkeit, vor diesem Hintergrund den Einfluß phytophager Insekten auf die Struktur und Dynamik einer Ackerbrache zu untersuchen. Es sollten so Informationen gewonnen werden, die zur Entwicklung eines konzeptionellen Rahmens zur Bedeutung von Insekt-Pflanze-Interaktionen für die Dynamik von Brachflächen beitragen können. Schwerpunktmaßig wurden folgende Fragestellungen untersucht:

- (1) Sind phytophage Insekten in der Lage, Struktur und Dynamik einer hochproduktiven Pflanzengemeinschaft zu beeinflussen und verändert dieser Einfluß Muster und Geschwindigkeit der Sukzession? Wie unterscheiden sich hierbei die Effekte ober- und unterirdisch lebender Insekten?
- (2) Besteht ein Zusammenhang zwischen Präferenzverhalten generalistischer Herbivorer und ökologisch-funktionalen Pflanzenmerkmalen und korreliert es mit den pflanzenartspezifischen Effekten des Herbivorenausschlusses in einer natürlichen Pflanzengemeinschaft?
- (3) Welche Hinweise gibt es auf indirekte Effekte von Insektenherbivorie auf die Verfügbarkeit und Dynamik von Ressourcen in einer hochproduktiven Pflanzengemeinschaft?
- (4) Ergeben sich aus dem aktuellen Wissenstand Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen dem Einfluß phytophager Wirbelloser und der Produktivität eines Standortes?

Obwohl konzeptionell miteinander verknüpft, erfordert die Untersuchung dieser Aspekte der Pflanze-Insekt-Interaktionen verschiedene methodische Ansätze. Einer kompakten und übersichtlichen Präsentation wird mit einer Aufteilung der Arbeit in vier Kapitel Rechnung getragen. Über Querverweise zu den Inhalten der Kapitel untereinander und eine allgemeine Diskussion dieser am Ende der Arbeit wird der allgemeine Zusammenhang wieder hergestellt.

B. Untersuchungsgebiet und Untersuchungsfläche

1. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsfläche (110 m NN) befindet sich 15 km südsüdwestlich von Halle/Saale (Sachsen-Anhalt) im Bereich der Querfurter Platte. Das Gebiet ist geologisch durch eine mächtige Lössauflage meist auf Buntsandstein gekennzeichnet und Teil des Mitteldeutschen Trockengebietes. Dominierender Bodentyp ist Lößschwarzerde, der Nährstoffgehalt ist sehr hoch (Haase & Schmidt 1975). Entsprechend intensiv ist die im Gebiet betriebene Landwirtschaft, der Anteil naturnaher Landschaftselemente ist gering. Pflanzengeographisch gehört die Untersuchungsfläche zum Merseburger Ackerland (Weinert 1983) mit der potentiell natürlichen Vegetation eines Galio-Carpinetum (Oberd. 57) em. Th. Müller 1966 (winterlinden-reicher Traubeneichen-Hainbuchenwald). Übliche Kulturpflanzen im Gebiet sind Weizen, Gerste, Zuckerrüben, Mais und Sonnenblumen.

2. Klima und Witterungsverlauf

Das Klima des Untersuchungsgebietes ist charakterisiert durch einen geringen jährlichen Niederschlag von unter 500 mm, verursacht durch den Regenschatten des Harzes. Die Untersuchungsfläche liegt im Zentrum des Mitteldeutschen Trockengebietes, eine der niederschlagsärmsten Regionen Deutschlands. Nach Boer & Schmidt (1981) zählt es zum Klimagebiet „Binnenbecken und Binnenhügelland im Lee der Mittelgebirge“. Für den Standort Bad Lauchstädt liegen Klimadaten seit 1956 vor. Die mittlere Niederschlagsmenge beträgt dabei 484,7 mm im Jahr, die Jahresdurchschnittstemperatur 8,7 °C. Im Vergleich dazu war das Jahr 1998 mit 535,5 mm zu feucht, das Jahr 1999 mit 449,2 mm dagegen zu trocken (Abb. B.1). Beide Jahre waren im Vergleich zum langjährigen Mittel deutlich zu warm (1998: 10,1 °C, 1999: 11,5 °C).

Im Jahr 1998 kam es zu einer Häufung von Niederschlägen in den Zeiträumen Juli/August und September/Oktober, während sich der Winter und das Frühjahr (vor allem der Mai) als eher niederschlagsarm darstellten. Hohe sommerliche Niederschlagsmengen sind im Untersuchungsgebiet allerdings häufig das Ergebnis einer Häufung von Starkniederschlägen, die nur im begrenzten Maße vom Boden aufgenommen werden können. Die Abweichungen der Niederschlagsmenge vom langjährigen Mittel waren für den Witterungsverlauf im Jahr 1999 im Mittel weniger stark, sehr trockene Perioden waren hier dennoch im Zeitraum September/Oktober und Januar zu verzeichnen. Vor allem die Wintermonate waren im Untersuchungszeitraum deutlich

wärmer als die entsprechenden langjährigen Mittel (Abb. B.1). Eine sehr warme Phase war auch im Zeitraum Juli bis September 1999 zu verzeichnen, wodurch im Zusammenspiel der erhöhten Evaporation und der niedrigen Niederschläge ein besonderer Trockenstress in dieser Phase zu vermuten ist.

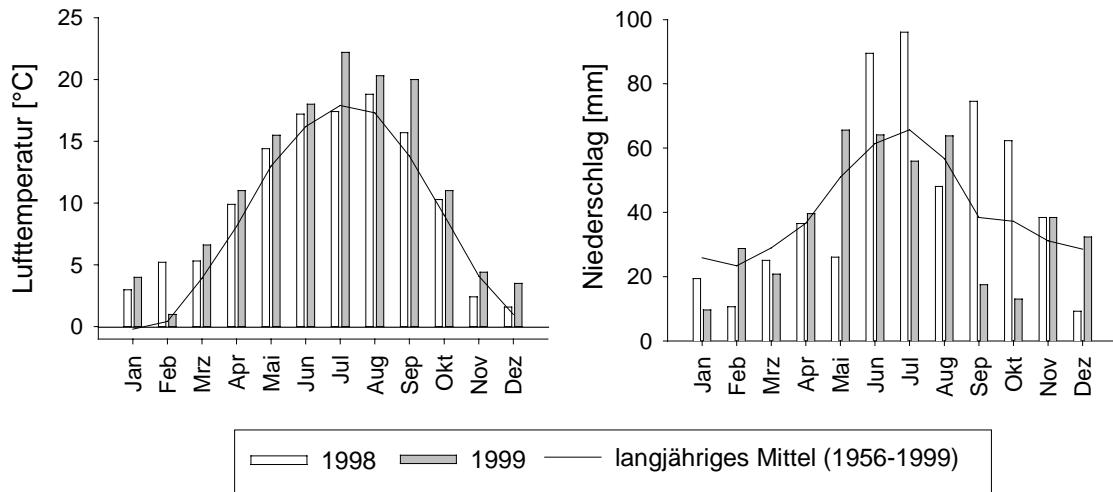


Abb. B.1: Durchschnittstemperaturen und Niederschlagssummen für den Untersuchungszeitraum und als langjähriges Mittel an der Meßstation Bad Lauchstädt. Datenbeschaffung durch das Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH (Sektion Bodenforschung).

3. Untersuchungsfläche

Die ca. 4300 m² große Untersuchungsfläche befindet sich auf den Versuchsfeldern des Umweltforschungszentrums in Bad Lauchstädt. In den Jahren vor Versuchsbeginn wurde die Fläche gleichförmig und ohne Düngergaben bewirtschaftet. Im Jahr 1997 stand auf der Fläche Gerste, im November 1997 wurde die Fläche gepflügt, im Februar 1998 geeggt. Weitere Bodenbearbeitung fand nicht statt.

Tab. B.1 gibt Aufschluß über die wichtigsten Bodenkenndaten der Versuchsfäche. KÖRSCHENS & MAHN (1995) geben darüber hinaus folgende gemittelte Kenndaten für die Bad Lauchstädtische Löß-Schwarzerde an: pH-Wert 7,0; Lagerungsdichte 1,35 g/cm³ und 31,2 Vol.% Feldkapazität.

Tab B.1: Bodenparameter der Untersuchungsfläche. Probennahme vor Versuchsbeginn im April 1998. Mittelwerte aus allen Versuchsparzellen (n=96) mit jeweils drei Proben pro Parzelle (Durchmesser 2cm, Tiefe 20 cm). Zur Methodik siehe auch Kap. 3.

	NO ₃ ⁻ [mg/100g]	NH ₄ ⁺ [mg/100g]	P ₂ O ₅ ³⁻ [mg/kg]	K ⁺ [mg/kg]	C _{total} [%]	N _{total} [%]
Mittelwert ± SD	1,09 ± 0,2	0,03 ± 0,02	46,75 ± 7,9	176,2 ± 25,4	1,89 ± 0,08	0,16 ± 0,01
Minimum	0,72	0,004	34,15	89,5	1,74	0,13
Maximum	2,18	0,144	63,02	264,0	2,13	0,19

Kapitel 1

Einfluß phytophager Insekten auf die Vegetationsdynamik einer Ackerbrache

1.1. Einleitung

Dynamische Prozesse in Lebensgemeinschaften standen stets im Mittelpunkt ökologischer Untersuchungen und Konzepte. Einer dieser am intensivsten diskutierten Prozesse ist die pflanzliche Sukzession. Die Veränderung des Artenspektrums und der Abundanz von Pflanzenarten im Verlauf der Sukzession wird von einer Vielzahl abiotischer und biotischer Faktoren bestimmt. Während erstere traditionell im Vordergrund geobotanischer Forschung stehen, wächst erst allmählich das Verständnis für das komplexe Wirken biotischer Faktoren auf die Struktur von Pflanzengemeinschaften. Vergleichsweise etabliert in den Konzepten zur pflanzlichen Sukzession ist dabei die Rolle der Samenbank, der inner- und zwischenartlichen Konkurrenz und der Einfluß assoziierter Organismen (z.B. Mykorrhiza). Trotz der sehr umfangreichen Literatur zum Einfluß phytophager Wirbelloser auf Wachstum und Reproduktion von Pflanzen (Crawley 1997) wurde dieser Effekt lange Zeit nicht als relevant im Kontext von Pflanzenpopulationen und –gemeinschaften erachtet (Harper 1977). Erst in den letzten zwei Jahrzehnten wuchs die Erkenntnis, daß Herbivore die Struktur und Dynamik und letztlich auch die Sukzession einer Pflanzengemeinschaft beeinflussen können (Crawley 1983, Crawley 1997, Edwards & Gillman 1987, Luken 1990, Olff & Ritchie 1998). Im Regelfall spielen wirbellose Herbivore in diesen Darstellungen nur eine untergeordnete Rolle oder bleiben gar vollkommen unerwähnt (Luken 1990). So wurde angenommen, daß der Einfluß wirbelloser Herbivorer im Vergleich zu dem der Wirbeltiere vernachlässigbar ist (Crawley 1989). Dabei fanden sich bereits in den Arbeiten von Barrett (1968), Brunsting (1982), Godan (1983), McBrien et al. (1983) und Shure (1971) Anhaltspunkte für einen Einfluß von Insekten und Mollusken auf die Zusammensetzung der Vegetation im Freiland. Wesentliche zugrundeliegende Mechanismen sind hierbei die erhöhte Mortalität besonders von Keimlingen (Crawley 1997, Hulme 1994, Brown & Gange 1989b), die geringere Konkurrenzkraft (z.B. Müller-Schärer 1991, Rees & Brown 1992, Tscharntke 1991) und eine verminderte Fekundität (z.B. Inouye et al. 1980, Maron 1998, Müller-Schärer 1991) in Folge von Herbivorie.

Erste systematische Untersuchungen zum Einfluß phytophager Insekten auf Pflanzengemeinschaften stammen von Brown und Mitarbeitern (unter anderem Brown 1982, Brown 1990, Brown & Gange 1989a, Brown et al. 1987, Brown et al. 1988, Gibson et al. 1987). Sie

zeigten, daß Insektenherbivorie sehr deutliche Auswirkungen auf Wachstum und Fitneß von Pflanzen in natürlichen Pflanzengemeinschaften haben kann und so Veränderungen im Konkurrenzgefüge der Arten (und damit in der Struktur und Dynamik der Pflanzengemeinschaft) verursachen können. In diesen Studien verringerten oberirdische Insekten die Vegetationsdichte und den Artenreichtum und beschleunigten die Ablösung annueller Kräuter durch mehrjährige Gräser im Verlauf der Sukzession. In weiteren Untersuchungen (Brown & Gange 1989a, 1989b) wurde nachgewiesen, daß Bodeninsekten bezüglich der Wirkung auf die Lebensformen¹ teilweise entgegengesetzt gerichtete Effekte hervorrufen können. Davidson (1993) bezeichnet daher wirbellose Herbivore als ‚keystone consumers‘ in terrestrischen Sukzessionen.

Die Aussagekraft dieser Experimente bleibt jedoch auf relativ niedrigproduktive Standorte (Sandböden, Kalkmagerrasen) beschränkt (siehe auch Gibson et al. 1987, Gibson et al. 1990). Gemeinsames Merkmal dieser Standorte ist der rasche Übergang von einer annuellen Kräuterflur in eine durch mehrjährige Gräser geprägte Pflanzengemeinschaft. Hendrix et al. (1988) und Gibson et al. (1990) fanden dagegen keine oder nur sehr schwache Effekte der Insektenherbivorie auf Graslandvegetation. Fraser & Grime (1997) stellten entlang eines Produktivitätsgradienten in einem Zechsteintal in Schottland nur in den pflanzenartenreichen Gemeinschaften mittlerer Produktivität signifikante Effekte phytophager Insekten und Mollusken fest. Gegensätzliche Ergebnisse existieren ebenfalls zum Einfluß phytophager Insekten auf die Etablierung von Gehölzen. Während McBrien et al. (1983) eine beschleunigte Etablierung von Gehölzen auf einer Ackerbrache durch Insektenherbivorie feststellten, fand Bach (1994) im Gegensatz dazu eine verstärkte Etablierung von *Salix cordata* auf einer Sanddüne bei Insektausschluß. Viele der genannten Untersuchungen behandeln jedoch nur kurze Zeiträume, die teilweise nicht einmal der Lebensdauer vieler annueller Pflanzen entsprechen. Informationen zur generellen Beeinflussung der Vegetationsdynamik lassen sich daher nur selten ableiten.

Die vorliegenden Ergebnisse der Studien zum Einfluß phytophager Wirbelloser lassen vermuten, daß der Effekt der Herbivorie über einen Gradienten an Standortbedingungen variiert. Fretwell (1977, 1987), Oksanen (1990) und Oksanen et al. (1981) entwickelten für Wirbeltier-Pflanzen-Systeme ein Modell (Fretwell-Oksanen-Modell), in dem die Abundanz Herbivorer auf hochproduktiven Standorten vorrangig durch Karnivore („top-down“-Effekt), in niedrigproduktiven Standorten dagegen vorrangig durch die Verfügbarkeit von Ressourcen („bottom-up“-Effekt) kontrolliert wird (Kap. 4). Auf Standorten mittlerer Produktivität gestatten die verfügbaren Ressourcen bei gleichzeitigem Erhalt hoher Herbivoredichten nicht die Herausbildung hoher Prädatorenendichten, so daß hier die „top-down“-Effekte Herbivorer auf die Vegetation am höchsten seien. Ob dieses vieldiskutierte Modell auch die Beziehungen zwischen phytophagen Wirbellosen und der Vegetation wiederspiegelt, kann mit dem derzeitigen Kenntnisstand nicht beantwortet werden (Oksanen & Oksanen 2000, Polis et al. 2000, Kap. 4).

Letztlich liegen zu wenig experimentelle Studien vor, um verallgemeinerungsfähige Aussagen herauszuarbeiten, wann und unter welchen Umständen phytophage Wirbellose die

¹ Der hier und im Folgenden verwendete Begriff „Lebensform“ bezieht sich im Gegensatz zur klassisch-morphologischen Definition auf die Unterscheidung von Gräsern und Kräutern hinsichtlich ihres potentiellen Lebensalters und Merkmalen ihres Reproduktionszyklusses.

Struktur und Dynamik von Pflanzengemeinschaften beeinflussen. Insbesondere fehlen Ergebnisse von hochproduktiven Standorten sowie Langzeituntersuchungen. Der potentiell unterschiedliche Einfluß ober- und unterirdisch lebender Insekten (Brown & Gange 1989a) war ebenfalls nie wieder Gegenstand gezielter Untersuchungen, hat aber wesentliche Folgen für die Interpretation der Effekte einzelner Studien, in denen nur eine der genannten Gilden ausgeschlossen wurde.

In vorliegender Arbeit wurde daher der Einfluß ober- und unterirdisch lebender phytophager Insekten auf die Struktur und Dynamik einer hochproduktiven Pflanzengemeinschaft untersucht. Dabei sollten folgende Fragen beantwortet werden:

- (1) Üben phytophage Insekten eine ‚top-down‘-Kontrolle auf Vegetationsdichte, Pflanzenbiomasse und Artenzahl auch auf einem hochproduktiven Standort aus?
- (2) Wird die Dominanzstruktur in der Pflanzengemeinschaft durch Insektenherbivorie verändert?
- (3) Ergibt sich durch den unterschiedlich starken Einfluß auf einzelne Arten und Lebensformen eine veränderte zeitliche Dynamik der Pflanzengesellschaft?
- (4) Wie unterscheiden sich ober- und unterirdisch lebende Insekten in ihren Effekten auf die Struktur und Dynamik der Pflanzengemeinschaft?

1.2. Material und Methoden

1.2.1. Versuchsdesign

Auf der Versuchsfläche (siehe Kap. B) wurde eine Fläche von 98 m x 28 m in 3 m x 3 m große Parzellen unterteilt. Diese Parzellen sind durch 2 m breite Wege voneinander getrennt. Der Ausschluß der Phytophagen auf den Versuchsparzellen erfolgte mittels Pestiziden. Nur diese Methode gewährleistet im Freiland einen weitgehend vollständigen Ausschluß der Herbivorengilden und übt bei sorgfältiger Auswahl der Chemikalien einen minimalen direkten Einfluß auf die Vegetation aus (siehe unten). Das Gesamtkonzept des Versuches verfolgt die Absicht, den Einfluß unterirdischer und oberirdischer Insekten, aber auch von Mollusken auf die Struktur und Dynamik einer Ackerbrache zu untersuchen. Voraussetzungen für die Besiedlung mit Mollusken ist die Etablierung einer reich strukturierten Vegetation und einer starken Streuauflage. Daher treten Mollusken in Form verschiedenster Gehäuse- und Nacktschnecken auf den Brachen bei Bad Lauchstädt erst in relativ späten Sukzessionsstadien auf. Herbivorie durch Mollusken war im Rahmen vorliegender Arbeit daher nicht Gegenstand der Untersuchung. Das Fehlen von Mollusken auf der Untersuchungsfläche während der ersten zwei Jahre der Sukzession wurde mittels ausgelegter Lockbretter überprüft. Erst am Ende des dritten Jahres konnten zwei Individuen des Netzschnegels (*Derocephalus reticulatum*) nachgewiesen werden.

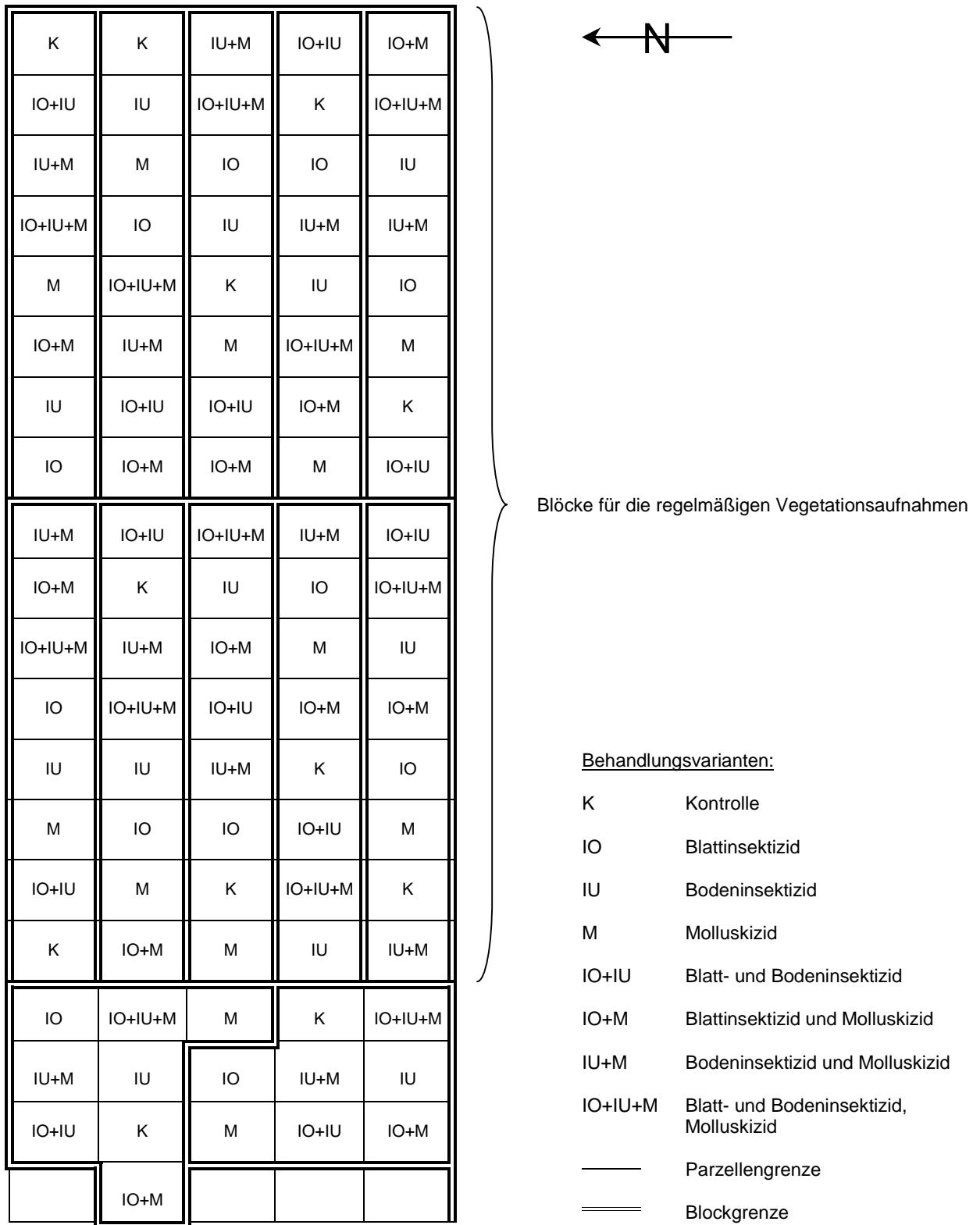


Abb. 1.1: Schematische Darstellung der Untersuchungsfläche und Behandlungsplan. Die landwirtschaftlichen Flächen südlich und nördlich der Untersuchungsfläche wurden unterschiedlich bewirtschaftet. Die Form und Ausrichtung der Blöcke trägt daher einem vermuteten Umweltgradienten Rechnung.

In einer vollständig randomisierten Blockanlage wurden je 12 Wiederholungen folgenden Behandlungen zugeordnet: (1) Kontrolle, (2) Blattinsektizid, (3) Bodeninsektizid, (4) Molluskizid, (5) Blatt- und Bodeninsektizid, (6) Blattinsektizid und Molluskizid, (7) Bodeninsektizid und Molluskizid und (8) Blatt- und Bodeninsektizid und Molluskizid. Jede Behandlungsvariante war pro Block einmal vertreten (entspricht 12 Blöcken mit insgesamt 96 Parzellen).

Da von keinerlei Einfluß der Molluskizidbehandlung auf die Vegetation auszugehen war (siehe Abschnitte 1.3.1 und 1.4), wurde dieser Faktor bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Die probeweise Einbeziehung dieser Behandlung in die Auswertung hatte nur minimale Effekte auf die ermittelten statistischen Parameter. Im Folgenden ist daher nur von vier Behandlungen mit jeweils zwei Wiederholungen pro Block die Rede.

Die Blockanlage wurde gewählt, um kleinräumigen Heterogenitäten in den Standortverhältnissen (z.B. Bodensamenvorrat, Bodenparameter) Rechnung zu tragen. Dabei sollte die Variabilität dieser Eigenschaften innerhalb der Blöcke geringer sein als zwischen den Blöcken. Der nicht erklärte Anteil der Varianz in den Daten (Fehlerterm) wird so reduziert (Underwood 1997, von Emde 1993).

1.2.2. Verwendete Pestizide

Aufgrund einer umfangreichen Recherche wurden folgende Pestizide mit hoher Wirkspezifität und gleichzeitig geringen Nebenwirkungen auf Pflanzen, Mikroflora und andere Tiergruppen ausgesucht:

(1) *Blattinsektizid*: Dimethoat ist ein quasi-systemisch und als Kontaktgift wirkendes Organophosphat, das bei Sprühapplikation von den oberirdischen Teilen der Pflanze aufgenommen, aber nicht in unterirdische Organe transportiert wird. Im Inneren der Pflanze wird es zum Teil in ein noch höher toxisches Derivat umgewandelt, welches auch für die anhaltende Toxizität des Gewebes verantwortlich ist (Tomlin 1994). Es weist ein ausgesprochen breites Wirkungsspektrum gegenüber Arthropoden auf (Tomlin 1994). Auf andere Tiergruppen wurden bisher keine Wirkungen festgestellt (Jackson 1952, Barrett & Darnell 1967, Barrett 1968, Dell'Omo & Shore 1996). Eventuell in den Boden gelangende Mengen haben keine Wirkungen auf die Mikroflora und sind nur sehr wenig beständig (Domsch 1992). Perfekthion (Wirkstoff Dimethoat 400g/l) (BASF) wurde als Blattinsektizid beginnend im Frühjahr 1998 in den Zeiträumen von jeweils April bis Anfang November alle 2 Wochen mittels Sprühgerät appliziert. Die Menge richtete sich nach den landwirtschaftlichen Vorgaben und betrug je nach Vegetationshöhe 400 – 900 ml/ha (entspricht 0,36 – 0,81 ml pro Parzelle). Um eine gleichmäßige Verteilung zu gewährleisten, wurde diese Menge in 180 ml Wasser pro Parzelle suspendiert. Alle anderen Versuchsparzellen wurden mit der selben Menge Wasser besprüht. Um die Drift des Insektizides auf benachbarte Parzellen zu vermeiden, erfolgte die Applikation in der sehr windstille Zeit vor Sonnenaufgang.

- (2) *Bodeninsektizid:* Chlorpyrifos ist ein Kontaktinsektizid, das nicht über die Wurzeln aufgenommen wird. Es wirkt nur im Boden sehr effektiv gegen Arthropoden aller Art (Tomlin 1994). Die Nebenwirkungen dieses sehr häufig verwendeten Insektizides sind in sehr umfangreichen Testreihen, in denen üblicherweise das 10-fache der üblichen Konzentrationen verwendet wird, untersucht worden. So konnten bisher keine Auswirkungen auf Mikroflora, Nematoden-, Enchyträen- und Regenwurmfauna im Boden nachgewiesen werden (Anonym 1985, Brown & Gange 1989b, Domsch 1992, Spokes et al. 1981). Dies trifft auch für sehr ähnlich wirkende Organophosphat-Insektizide zu (Parmelee et al. 1997, Stephenson et al. 1997). Als Bodeninsektizid kam einmal monatlich Hortex (Wirkstoff Chlorpyrifos 20g/kg) (Celaflor) in der Rate von 45 g pro Parzelle zum Einsatz. Die Applikation fand beginnend im Frühjahr 1998 jeweils im Zeitraum April bis November statt. Im Gegensatz zu den Studien unter anderem von Brown & Gange (1989) und Fraser & Grime (1997) wurde aufgrund der Niederschlagsarmut der Region auf die Applikation von Chlorpyrifos in Granulatform verzichtet. Statt dessen wurde die entsprechende Menge pro Parzelle in 1 l Wasser aufgeschlemmt und gegossen. Die Kontrollen wurden mit der selben Menge Wasser gegossen.
- (3) *Molluskizid:* Metaldehyd ist ein dehydrierend wirkendes Fraßgift, dessen Wirksamkeit vor allem auf der spezifischen Lockwirkung beruht. Nebenwirkungen auf andere Organismen sind bei der üblichen Applikationsform nicht bekannt (Herstellerangaben, Tomlin 1994). Als Molluskizid wurde Pro-Limax (Wirkstoff Metaldehyd 60g/kg) (Stähler Agrochemie) in der Dosis von 0,6 g/m² verwendet. Das Präparat wurde einmal monatlich (zeitgleich mit dem Bodeninsektizid) in Pelletform von Hand möglichst gleichmäßig auf den Parzellen verteilt.

1.2.3. Test auf Pestizidnebenwirkung

Bei der Verwendung von Pestiziden in experimentellen Studien muß immer die Möglichkeit phytostimulatorischer oder phytotoxischer Effekte auf das Pflanzenwachstum in Betracht gezogen werden (Brown et al. 1987). Für den Test auf Nebenwirkungen wurden häufige und sich über Keimung etablierende Arten der Untersuchungsfläche ausgewählt. Es wurden die Samen zweier Arten verwendet, von denen eine (*Fallopia convolvulus*) im Feldversuch eine tendenziell negative Reaktion auf die Applikation beider Insektizide zeigte, während die andere Art (*Chenopodium album*) im Untersuchungszeitraum positiv auf die Behandlungen reagierte (siehe unten). Die Samen der Arten wurden in steriler Aussaaterde zum Keimen gebracht. Pro Art wurden 60 Töpfe (11,5 cm Durchmesser, 9 cm Tiefe) mit sterilisierter Erde der Ackerbrache gefüllt und jeweils ein Keimling in die Mitte des Topfes pikiert. Jeweils 15 zufällig ausgewählte Töpfe wurden der Behandlung mit Dimethoat, Chlorpyrifos und Metaldehyd zugeordnet. Jeder Topf wurde durch einen Pflanzkäfig (30 cm Durchmesser, 100 cm Höhe) aus Klarsichtkunststoff mit Gaze-Deckel und gaze-versiegelten Belüftungslöchern gegen Herbivorenbefall geschützt. Die Töpfe wurden artweise zufällig auf einer Pflanzbank im Gewächshaus angeordnet. Seitenscheiben und Dach des

Gewächshauses schließen nur bei Regen oder starken Wind, so daß auch mikroklimatisch nahezu natürliche Bedingungen gewährleistet waren. Die verwendeten Pestizid-Dosierungen und die Applikationsabstände leiteten sich aus dem Freilandexperiment ab. Die Kontrollen wurden jeweils wieder mit der entsprechenden Menge Wasser behandelt. Die Wasserapplikation erfolgte alle 2 Tage durch eine Bewässerungsanlage mit 100% der Bodenkapazität. Nach 8 Wochen (zur Beginn der Blüte) wurden die Pflanzen geerntet, bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.

1.2.4. Vegetationsaufnahmen

Zur Untersuchung der Vegetationsdynamik wurden jährlich im Zeitraum April bis November auf den Parzellen von 10 Blöcken (Abb. 1.1) in regelmäßigen Abständen Messungen durchgeführt ($n = 80$; 20 Wiederholungen je Behandlung). Die Messungen fanden im ersten Jahr (1998) alle 2 bis 3 Wochen, im zweiten Jahr (1999) alle 3 bis 4 Wochen statt (kürzere Abstände jeweils im Frühjahr und Frühsommer). Zur Anwendung kam dabei die Punkt-Quadrat-Methode (= vertikaler Vegetationszählrahmen). Diese nicht-destructive Methode mißt Berührungen durch lebende Pflanzenteile an senkrecht in die Vegetation eingeführten Meßnadeln und liefert so objektive Daten zu Vegetationsdichte, Deckungsgrad einzelner Arten sowie Vegetationsstruktur und Artenreichtum (Greig-Smith 1983). Die durch diese Methode erzielten Ergebnisse werden aber auch durch zwei Dinge wesentlich beeinflußt:

(1) *Nadeldurchmesser*: Je größer der Nadeldurchmesser, um so stärkere Überschätzungen ergeben sich für die erhobenen quantitativen Parameter (Goodall 1952). Das ist besonders stark bei Pflanzenarten der Fall, die sich durch eine Vielzahl feingliedriger und aufgefiederter Strukturen (z.B. Fiederblätter) auszeichnen. Da dieser Effekt artweise konstant ist, ergeben sich aber keine Einschränkungen im intraspezifischen Vergleich zwischen den Behandlungen.

In der vorliegenden Untersuchung wurden Stahlnadeln mit einem Durchmesser von 3 mm benutzt, was bei dem verwendeten Material die unterste Grenze darstellt, um einen gleichzeitigen Erhalt einer ausreichenden Festigkeit der langen Nadeln und deren Sichtbarkeit in der Vegetation zu gewährleisten.

(2) *Zufallsprinzip*: Da das zufällige Setzen und Bemessen einzelner Nadeln kaum praktikabel und sehr zeitaufwendig ist, werden diese üblicherweise mittels Vegetationszählrahmen in mehr oder weniger systematischer Weise angeordnet (häufig z.B. 10 Nadeln in einer Reihe). Aufgrund der meist geklumpten Verteilung der Vegetation ist zu erwarten, daß eine hohe Abhängigkeit der Werte benachbarter Nadeln besteht. Eine Unabhängigkeit der Meßpunkte ist so nicht mehr gegeben. Zudem ergibt sich so eine sehr hohe Anzahl sehr niedriger oder sehr hoher Werte, was zu einer Erhöhung der Varianz führt. Besonders nachteilig wird das Ergebnis von Interaktionen des regelmäßigen Meßmusters mit periodischer Variation der Vegetation beeinflußt (Greig-Smith 1983).

Zur Anwendung kam daher das Prinzip des ‚stratified random samplings‘: Unterteilt man die zu bemessende Fläche in mehrere Teilflächen (Straten) und bemäßt innerhalb dieser Teilflächen einen zufällig auszuwählenden Punkt, vereint man die Vorzüge einer systematischen Messung (Zeitaufwand, Meßpunkte gleichmäßig über gesamte Fläche verteilt) mit der Voraussetzung, daß jeder Punkt der Fläche *a priori* die gleiche Chance hat, bemessen zu werden (Greig-Smith 1983, Smartt & Grainger 1974). Die erhöhte Präzision dieser Meßmethode gegenüber des vollkommen randomisierten Ansatzes wurde mehrfach für unterschiedliche Vegetationscharakteristika nachgewiesen (Zusammenfassung in Greig-Smith [1983]).

Die Vegetationsaufnahmen in vorliegender Studie fanden im inneren Quadratmeter der Versuchsparzellen statt. Dazu wurde ein Vegetationszählrahmen entworfen und gebaut, der die zu bemessende Fläche in 7 x 7 gleichgroße Quadrate unterteilt und das zufällige Platzieren der Meßnadeln ($n=49$) anhand von Zufallszahlen in diesen Quadranten ermöglicht. Für jede Pflanzenart wurden die Berührungen an jeder Nadel erfaßt. Als Vegetationsdichte wurde die Gesamtzahl aller Berührungen durch lebende Pflanzenteile pro Parzelle gewertet, entsprechend wurde die Dichte einzelner Arten definiert. Die Vegetationsdeckung wurde als Anteil der Meßnadeln pro Parzelle definiert, an denen mindestens eine Berührung durch lebende Pflanzenteile festgestellt werden konnten (Greig-Smith 1983). Die Bestimmung und Nomenklatur der Arten richtet sich nach Rothmaler (1996).

1.2.5. Biomasse

Die Erfassung der pflanzlichen Biomasse ist relativ zeitaufwendig und destruktiv. Sie stellt jedoch den am häufigsten erhobenen Parameter ökologischer Feldversuche mit Pflanzengemeinschaften dar und wurde daher einmal jährlich auf einem Teil der Versuchsparzellen ermittelt, um so eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten und ein Maß für die Produktivität des Standortes zu erhalten.

Mitte August des ersten und Mitte Juli des zweiten Jahres (1999) wurde auf 0,25 m² großen Quadranten auf den Parzellen der zwei nicht mittels Punktquadratmethode bemessenen Blöcke und je 3 weiteren zufällig ausgewählten Blöcken eine Biomasseernte durchgeführt ($n = 40$ bei 5 Wiederholungen). Die äußeren Kanten dieser Erntequadranten wurden in 30 cm Abstand von denen der Versuchsparzellen eingemessen. Um die wiederholte Ernte des selben Erntequadrates zu vermeiden, wurde diese Flächen jahrweise in unterschiedlichen Ecken der Versuchparzelle eingemessen. Alle innerhalb des Quadrates befindlichen oberirdischen Sproßteile wurden geerntet und bei 50°C im Trockenschrank bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und artweise gewogen.

Zur Erfassung der unterirdischen Biomasse wurden auf jedem Erntequadrat wurden im zweiten Jahr drei zufällig platzierte Bodenkerne (6 cm Durchmesser und 20 cm Tiefe) entnommen.

Die Wurzeln wurden aus den parzellenweise zusammengefaßten Proben auf einem Metallsieb (2 mm Maschenweite) unter fließenden Wasser ausgewaschen. Anhaftende organische Partikel und kleine Steine wurden mittels Pinzette entfernt, das verbleibende Wurzelmaterial bei 50°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.

1.2.6. Blattflächenindex

Der Blattflächenindex kennzeichnet das Verhältnis der Blattfläche der gesamten Vegetation zur Bodenfläche. Er ist ein Strukturparameter, der als Maß für die oberirdische Pflanzenbiomasse und die durch den Bestand absorbierte photosynthetisch aktive Strahlung gilt (Welles & Norman 1991).

Der Blattflächenindex wurde auf allen Versuchsparzellen im Juli des ersten Versuchsjahrs (1998) mit einem Fischaugensensor und zusätzlicher Steuereinheit (Fa. LI-COR, LAI 2000) gemessen. Das Gerät verrechnet die unter 5 verschiedenen Winkeln einfallende Strahlung am Boden mit dem vorher über der Pflanzendecke gemessenen Wert zu einem Blattflächenindex. Der Sensor wurde je einmal von der Mitte jeder Parzellenkante 50 cm in die Parzelle hinein positioniert. Das Sensorsichtfeld wurde halbkreisförmig mittels mitgelieferter Plastikkappe eingeengt, so daß die Messung nur in die Parzelle hinein erfolgte. Die 4 Werte pro Parzelle wurden gemittelt.

Die Messung wurde bei bedecktem Himmel durchgeführt, da direkte Sonneneinstrahlung den relativen Fehler der Messung gegenüber dem tatsächlichen, durch Ernte der Blätter bestimmten Wert erhöht (Welles & Norman 1991). Aufgrund der hohen Meßgenauigkeit des Gerätes empfehlen z.B. Hunt et al. (1999) den LAI-2000 zur Quantifizierung des Insektenfrasses z.B. auf Soja-Feldern.

1.2.7. Statistische Auswertung

Univariate Analyse

Da während der Messungen mittels Punkt-Quadrat-Methode jeweils identische Versuchsparzellen zu den verschiedenen Aufnahmeterminen kontinuierlich bemessen wurden, war die Auswertung der Vegetationsaufnahmen mittels Meßwiederholungs-Varianzanalyse notwendig. Die Anwendbarkeit der traditionellen (univariaten) Form dieser Varianzanalyse (ANOVA) ist abhängig von den Voraussetzungen der Sphärizität bzw. Zirkularität der Kovarianzmatrix (z.B. Keselman et al. 1999). Dies bedeutet für z.B. ein J (Zwischensubjektfaktoren) $\times K$ (Innersubjektfaktoren) – Design, daß $F_K = MS_K / MS_{K \times S/J}$ und $F_{JK} = MS_{JK} / MS_{K+S/J}$ nur wirklich F-verteilt sein werden, wenn (zusätzlich zur Normalverteilung und Unabhängigkeit der Daten) die Varianzen für alle möglichen Differenzen zwischen den Stufen der Meßwiederholungsvariablen gleich sind (Sphärizität) und diese Konstanz für jede Stufe der Zwischensubjektfaktoren Bestand hat („*multisample sphericity*“; siehe Mendoza 1980). Tatsächlich entspricht die Struktur der Daten wohl nur in den wenigsten Fällen dieser Annahme, d.h. die Daten benachbarter Messungen sind fast immer stärker

miteinander korreliert als die weiter auseinanderliegender Aufnahmedaten. Daher wird vielfach die Verwendung der Greenhouse-Geisser- oder Huynh-Field-Korrektur der Freiheitsgrade bzw. die Anwendung multivariater ANOVAs empfohlen (z.B. von Ende 1993). Diese Form der Analyse macht weniger Annahmen bezüglich der Struktur der Daten, liefert aber gleichzeitig weniger scharfe Teststatistiken, vor allem bezüglich des Faktors Zeit und dessen Interaktionen. Daher setzt sich für Meßwiederholungsdaten zunehmend die Auswertung mittels gemischter genereller linearer Modelle durch (Little et al. 1998). Deren Vorteil ist, daß nicht von einer bestimmten Kovarianzstruktur ausgegangen wird. Diese wird statt dessen modelliert, wobei verschiedene Strukturen angenommen werden können. Es wurde verschiedentlich gezeigt, daß diese Modelle eine bessere Kontrolle von Typ-I-Fehlern gestattet als die herkömmlichen univariaten oder multivariaten Modelle (Zusammenfassung in Keselmann et al. 1999). Voraussetzung dafür ist jedoch die Wahl der zutreffenden Kovarianzstruktur der Ausgangsdaten. Kriterien, die diese Anpassungsgüte objektiv beurteilen sind Akaikes-Informations-Kriterium oder das Schwarz-Bayesian-Kriterium. Im vorliegenden Fall legten beide Kriterien in allen Datensätzen das Vorhandensein einer autoregressiven Kovarianzstruktur erster Ordnung nahe, d.h. aufeinander folgende Messungen waren stärker miteinander korreliert.

Zur Berechnung des Einflusses der Faktoren mittels eines gemischten generellen linearen Modells kam die Prozedur MIXED des Programmpaketes SAS 8.0 zum Einsatz. Die Berechnung folgte Little et al. (1998), es wurde eine autoregressive Kovarianzstruktur 1. Ordnung festgelegt. Es wurde eine 3-faktorielle Varianzanalyse durchgeführt mit den Faktoren IO (= Insektizid oberirdisch, Blattinsektizid), IU (= Insektizid unterirdisch, Bodeninsektizid) und Block. Der Faktor Block wird generell als zufällig angesehen, unter Berücksichtigung der Argumente von Newman et al. (1997) wurden jedoch die Interaktionen mit dem Faktor Block dem Fehlerterm zugerechnet, gegen den alle festen Faktoren getestet wurden. Die Prozedur MIXED produziert keine Schätzung herkömmlicher Varianzkomponenten, sondern paßt die ausgewählte Datenstruktur mittels einer REML-(‘restricted maximum likelihood’)-Methode an. Es erfolgt daher lediglich die Angabe der F-Statistik für die Faktoren, die Angabe der mittleren Fehlerquadrate entfällt in diesen Fällen.

Die Auswertung von Daten, die zu einem einzelnen Zeitpunkt erhoben wurden (z.B. Biomasse, Blattflächenindex), erfolgte als herkömmliche Varianzanalyse im Modul GLM des Programmpaketes SAS 8.0.

Es sollte weiterhin geklärt werden, welchen Einfluß Herbivorie auf die einzelnen Lebensformen der Pflanzengemeinschaft hat. Die häufig in der Literatur zu findende Einteilung in annuelle und mehrjährige Pflanzenarten erwies sich im vorliegendem Falle als wenig tauglich. Viele der Pflanzenarten der Untersuchungsfläche besitzen die Fähigkeit, fakultativ einen ein-, zwei- oder gar mehrjährigen Lebenszyklus zu durchlaufen. Die Pflanzen werden daher in monokarpische (hapaxanthe) und polykarpische (pollakanthe, perenne) Arten eingeteilt. Die unter anderem von Brown & Gange (1989) verwendeten Vegetationsdichten einer Lebensform als Summe der Werte der dazugehörigen Arten (z.B. Summe der Berührungen aller Perennen) birgt die Gefahr einer Mißinterpretation. Bei einer sehr starken Reaktion einzelner dominanter Arten würden dabei

Rückschlüsse auf die gesamte Artengruppe gezogen, selbst wenn die Mehrzahl der Arten gegensätzlich reagiert. Dieses Problem kann mit einer hierarchischen ANOVA umgangen werden, bei der die Daten der einzelnen Arten dem Faktor "Lebensform" zugeordnet werden. Da die Art hier als zufälliger Faktor zu werten ist, ergeben sich als Fehlerterm für den Faktor "Lebensform" die mittleren Abweichungsquadrate des Faktors "Art", für die Interaktion von Lebensform und einer Behandlung die jeweiligen mittleren Abweichungsquadrate für die Interaktion zwischen "Art" und der Behandlung. Eine signifikante Interaktion zwischen Lebensform und einer Behandlung würde einen spezifischen, innerhalb der Artengruppe konsistenten Effekt der Pestizidapplikation indizieren. Da der zeitliche Trend für diese Fragestellung keine Rolle spielt, wurde auf eine Meßwiederholungs-ANOVA verzichtet. Daher gingen für jede Art die in einem Jahr ermittelten Mittelwerte der gemessenen Anzahl an Berührungen pro Parzelle in die Analyse ein.

In der textlichen Darstellung werden alle Effekte mit einem Signifikanzniveau von $p \leq 0,1$ als marginal signifikant, bei $p \leq 0,05$ als signifikant und $p \leq 0,01$ als hochsignifikant bezeichnet. Die detaillierte Angabe der Signifikanzen erfolgt in Tabellen bis zu einem Niveau von $p = 0,3$.

Multivariate Analyse

Da die Betrachtung einzelner Arten und Parameter nur begrenzt geeignet ist, Veränderungen einer Pflanzengemeinschaft zu verdeutlichen, wurde die Vegetationsentwicklung in Abhängigkeit von den Behandlungen zusätzlich mittels multivariater Verfahren untersucht.

Mittels einer Diskriminanzanalyse wurde die unterschiedliche Entwicklung der Behandlungsvarianten bezüglich der Zusammensetzung ihrer Vegetation in den ersten zwei Jahren der Studie untersucht. Als Variablen gingen die logarithmierten Parzellenmittelwerte der Anzahl der Berührungen für jede Pflanzenart in die Diskriminanzanalyse ein. Die Datensätze aus den einzelnen Jahren wurden simultan ausgewertet, um die unterschiedliche Entwicklung der Behandlungsvarianten darzustellen. Die Diskriminanzanalyse wurde mit dem Programm Statistica Version 5.5 durchgeführt.

Mittels einer multivariaten Quantifizierung der Änderung der Vegetationszusammensetzung zwischen den Jahren wurde ein Maß für die Vegetationsdynamik ermittelt. Eine hohe Dynamik liegt vor, wenn die Unähnlichkeit zwischen der Zusammensetzung im ersten und zweiten Jahr groß ist. Diese Unähnlichkeit lässt sich als Distanzmaß ausdrücken. Das einfachste, weil rein geometrische Distanzmaß ist die Euklidische Distanz. Sie beschreibt die Entfernung zweier Punkte in einem multidimensionalen Raum. Im vorliegenden Fall werden diese Dimensionen durch die Pflanzenarten repräsentiert. Für jede Parzelle wurde die Euklidische Distanz zwischen den parzellenweisen Werten des ersten und zweiten Jahres berechnet. Eine hohe Euklidische Distanz kennzeichnet demnach eine besonders starke Veränderung der Vegetationszusammensetzung auf einer Parzelle von Jahr 1 zu Jahr 2. Als Grundlage dienten wiederum die logarithmierten Jahresmittelwerte für die einzelnen Pflanzenarten pro Parzelle. Der Einfluß der Behandlung auf dieses Maß einer zeitlichen Dynamik wurde mittels ANOVA (Prozedur GLM) ermittelt.

1.3. Ergebnisse

1.3.1. Test auf Pestizidnebenwirkung

Das im Gewächshausversuch ermittelte mittlere Trockengewicht pro Pflanze ist für die untersuchten Pflanzenarten und die verwendeten Pestizide aus Tab. 1.1 ersichtlich. Es ergaben sich niedrigere Biomassen für die mit Insektiziden behandelten Individuen, allerdings mit hohen Standardfehlern. Die einfaktorielle ANOVA ergab keine signifikanten Mittelwertsunterschiede für die Behandlungen (alle $p > 0,1$).

Tab. 1.1: Mittleres Individualgewicht (in g \pm Standardfehler; jeweils $n = 15$) der Pflanzen im Gewächshausversuch auf direkte Wirkungen der verwendeten Pestizide auf das Pflanzenwachstum. Behandlungsabhängige Unterschiede nicht signifikant (ANOVA, $p > 0,1$).

Behandlung	<i>Fallopia convolvulus</i>	<i>Chenopodium album</i>
Kontrolle	$1,91 \pm 0,11$	$1,09 \pm 0,05$
Dimethoat	$1,79 \pm 0,09$	$0,99 \pm 0,07$
Chlorpyrifos	$1,62 \pm 0,11$	$0,97 \pm 0,08$
Metaldehyd	$1,86 \pm 0,12$	$1,19 \pm 0,04$

1.3.2. Generelle Merkmale und Zusammensetzung der Vegetation

Insgesamt wurden über 70 Pflanzenarten in den ersten zwei Jahren der Sekundärsukzession auf der Untersuchungsfläche festgestellt. Davon konnten 61 Arten mittels Nadelmessung erfaßt werden (Tab. 1.2). Bei den weitaus meisten Arten handelte es sich um monokarpische Kräuter (40), von denen *Chenopodium album*, *Fallopia convolvulus*, *Galium aparine* und *Polygonum aviculare* im ersten Jahr und außer diesen noch *Lactuca serriola*, *Conyza canadensis*, *Sonchus asper*, *Sonchus oleraceus* und *Tripleurospermum maritimum* im zweiten Jahr diese Gruppe dominierten. Die häufigste Art der Pflanzengemeinschaft im ersten Jahr war *Chenopodium album*. Wesentlich weniger Arten waren den perennenden Kräutern zuzuordnen. Von denen stellte *Cirsium arvense* im ersten Jahr insgesamt die zweithäufigste Art der Brache dar. Diese Art rekrutierte sich zumindest im ersten Jahr offensichtlich vollständig über Wurzelsprosse, während im zweiten Jahr vermehrt auch Keimlingsauflauf eine Rolle spielte. Im zweiten Jahr dominierten die beiden perennenden und klonalen Pflanzen *Cirsium arvense* und *Epilobium adnatum* in Abhängigkeit von der Behandlung (siehe unten) die Brache. Alle weiteren perennenden Kräuter waren weit weniger häufig. Gräser waren extrem selten auf der Untersuchungsfläche, lediglich *Echinochloa crus-galli* und *Hordeum vulgare* konnten wenigstens im ersten Jahr noch regelmäßig gefunden werden. Von den Gehölzen erlangte nur *Sambucus nigra* eine gewisse Bedeutung in der Pflanzengemeinschaft.

Da die letzte Bodenbearbeitung im Februar 1998 stattgefunden hat, kamen im ersten Jahr kaum winterannuelle Arten zur Entwicklung. Stattdessen dominierten Sommerannuelle (z.B. *Chenopodium album*) bzw. Arten mit variablen Auflaufzeitpunkt.

Mit *Acer negundo*, *Solidago canadensis* und *Conyza canadensis* waren auf der Untersuchungsfläche drei neophytische Pflanzenarten vertreten, von denen bisher allerdings nur letztere nennenswerte Abundanzen erreichte. Ausgehend von den Beobachtungen am Anfang des dritten Jahres und weiteren Brachflächen im Untersuchungsgebiet ist jedoch von einer zunehmenden Besiedlung der Fläche durch *S. canadensis* auszugehen. Trends in der Entwicklung der Pflanzengemeinschaft oder einzelner Arten werden in Abhängigkeit von der Behandlung weiter unten besprochen.

Tab. 1.2: Pflanzenarten der Untersuchungsfläche in den ersten zwei Jahren der Sekundärsukzession (alphabetische Sortierung) und Einteilung in die Lebensformen nach Rothmaler (1996).

Monokarpische Kräuter	Monokarpische Gräser	Polykarpische Kräuter	Polykarpische Gräser	Gehölze
<i>Amaranthus blitoides</i>	<i>Apera spica-venti</i>	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Lolium perenne</i>	<i>Acer campestre</i>
<i>Amaranthus retroflexus</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Artemisia vulgaris</i>		<i>Acer negundo</i>
<i>Anagallis arvensis</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Cirsium arvense</i>		<i>Sambucus nigra</i>
<i>Atriplex nitens</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Epilobium adnatum</i>		
<i>Atriplex patula</i>		<i>Epilobium parviflorum</i>		
<i>Capsella bursa-pastoris</i>		<i>Picris hieracioides</i>		
<i>Carduus acanthoides</i>		<i>Rumex crispus</i>		
<i>Chaenorhinum minus</i>		<i>Solidago canadensis</i>		
<i>Chenopodium album</i>		<i>Sonchus arvensis</i>		
<i>Chenopodium hybridum</i>		<i>Taraxacum officinale</i>		
<i>Cirsium vulgare</i>		<i>Trifolium repens</i>		
<i>Conyza canadensis</i>				
<i>Descurainia sophia</i>				
<i>Euphorbia exigua</i>				
<i>Euphorbia helioscopia</i>				
<i>Euphorbia peplus</i>				
<i>Fallopia convolvulus</i>				
<i>Fumaria officinalis</i>				
<i>Galium aparine</i>				
<i>Helianthus annuus</i>				
<i>Lactuca serriola</i>				
<i>Lamium amplexicaule</i>				
<i>Lamium purpureum</i>				
<i>Mercurialis annua</i>				
<i>Papaver rhoeas</i>				
<i>Plantago major</i>				
<i>Polygonum aviculare</i>				
<i>Polygonum lapathifolium</i>				
<i>Senecio vulgaris</i>				
<i>Silene noctiflora</i>				
<i>Sisymbrium loeselii</i>				
<i>Sisymbrium officinale</i>				
<i>Solanum nigrum</i>				
<i>Sonchus asper</i>				
<i>Sonchus oleraceus</i>				
<i>Stellaria media</i>				
<i>Thlaspi arvense</i>				
<i>Trifolium campestre</i>				
<i>Tripleurospermum maritimum</i>				
<i>Urtica urens</i>				
<i>Veronica hederifolia</i>				
<i>Viola arvensis</i>				

1.3.3. Einfluß der Behandlungen auf quantitative und qualitative Merkmale der Pflanzengemeinschaft

Vegetationsdichte und -deckung

Die Entwicklung der Vegetationsdichte (Anzahl der Berührungen lebender Pflanzenteile an den Meßnadeln) (Abb. 1.2) zeigte in beiden Jahren einen relativ steilen Anstieg im Verlauf des Frühjahrs und Frühsommers und einem flacheren Abfall im Verlauf des Sommers und Herbstanfangs. Sowohl die Applikation des Blattinsektizides (ANOVA, $p = 0,04$; Tab. 1.3) als auch des Bodeninsektizides (ANOVA, $p = 0,02$; Tab. 1.3) führte im ersten Jahr der Sukzession zu einer signifikant höheren Vegetationsdichte. Dieser Effekt war allerdings mit 5-10% zur Saisonmitte relativ gering. Dagegen war im zweiten Jahr kein signifikanter Einfluß beider Insektizide (ANOVA, Blattinsektizid: $p > 0,3$; Bodeninsektizid: $p = 0,16$, Tab. 1.3) nachzuweisen.

Erwartungsgemäß hatten die Faktoren Block und Zeit (Aufnahmezeitpunkt) den deutlichsten Einfluß auf die Vegetationsdichte. Fehlende signifikante Interaktionen des Aufnahmezeitpunktes mit der Insektizidbehandlung legen einen zeitlich konsistenten Effekt der Insektenherbivorie im ersten Jahr nahe. Im zweiten Jahr ergab sich dagegen eine hochsignifikante Interaktion des Bodeninsektizides mit dem Aufnahmezeitpunkt. Verglichen mit dem behandlungsabhängigen Trend der Vegetationsentwicklung (Abb. 1.2) schien dafür die zeitweise geringere Vegetationsdichte der bodeninsektizidbehandelten Parzellen zu einem Aufnahmetermin im Hochsommer ausschlaggebend zu sein. Obwohl im zweiten Jahr die Differenz der Vegetationsdichtewerte zwischen Bodeninsektizidbehandlung und Kontrolle zum Teil etwas größer war als im ersten Jahr, war der generelle Einfluß dieser Behandlung aufgrund des zeitlich inkonsistenten Effektes und der höheren Varianz im zweiten Jahr nicht als signifikant nachzuweisen.

Die Entwicklung der Gesamtdeckung durch die Vegetation (Anteil der berührten Meßnadeln) folgte dem dargestellten Trend für die Vegetationsdichte erwartungsgemäß. So ließ sich im ersten Jahr eine signifikante generelle Erhöhung der Deckung durch die Applikation beider Insektizide nachweisen (ANOVA, Blattinsektizid: $p = 0,02$; Bodeninsektizid: $p = 0,04$, Tab. 1.3). Keine Anhaltspunkte ergaben sich dafür auch hier im zweiten Jahr (ANOVA, Blattinsektizid: $p > 0,3$; Bodeninsektizid: $p = 0,20$, Tab. 1.3), aber auch hier war eine hochsignifikante Interaktion des Aufnahmezeitpunktes mit dem Bodeninsektizid nachweisbar.

Artenzahl

Die mittlere, zu den jeweiligen Aufnahmedaten mit der Punkt-Quadrat-Methode ermittelte Artenzahl (Abb. 1.3) wurde im ersten Jahr durch die Applikation des Blattinsektizides marginal signifikant erhöht (ANOVA, $p = 0,08$, Tab. 1.3). Dieser Effekt resultierte offensichtlich aus der erhöhten Rekrutierung und Etablierung von Pflanzenarten zu den Hauptphasen des Keimplingsauflaufes im Frühjahr und Herbst. Im Gegensatz dazu konnten bei dieser Behandlung im zweiten Jahr tendenziell weniger Arten während der Messungen aufgenommen werden (ANOVA, $p = 0,11$). Für

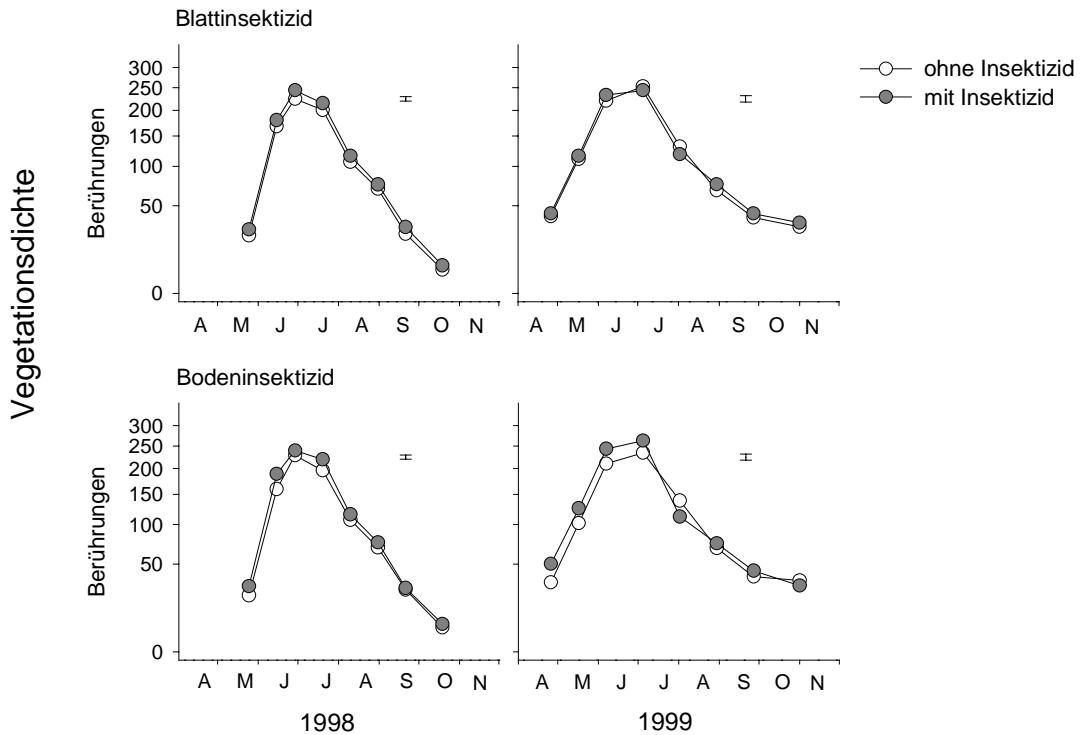


Abb. 1.2: Einfluß der Insektizidbehandlung auf die Vegetationsdichte der Ackerbrache in den ersten zwei Jahren der Sukzession. Der dargestellte Standardfehler ergibt sich aus dem Fehlerterm des Innersubjekt-Faktoren-Modells der Meßwiederholungs-ANOVA. Die Ordinate ist quadratwurzel-skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar

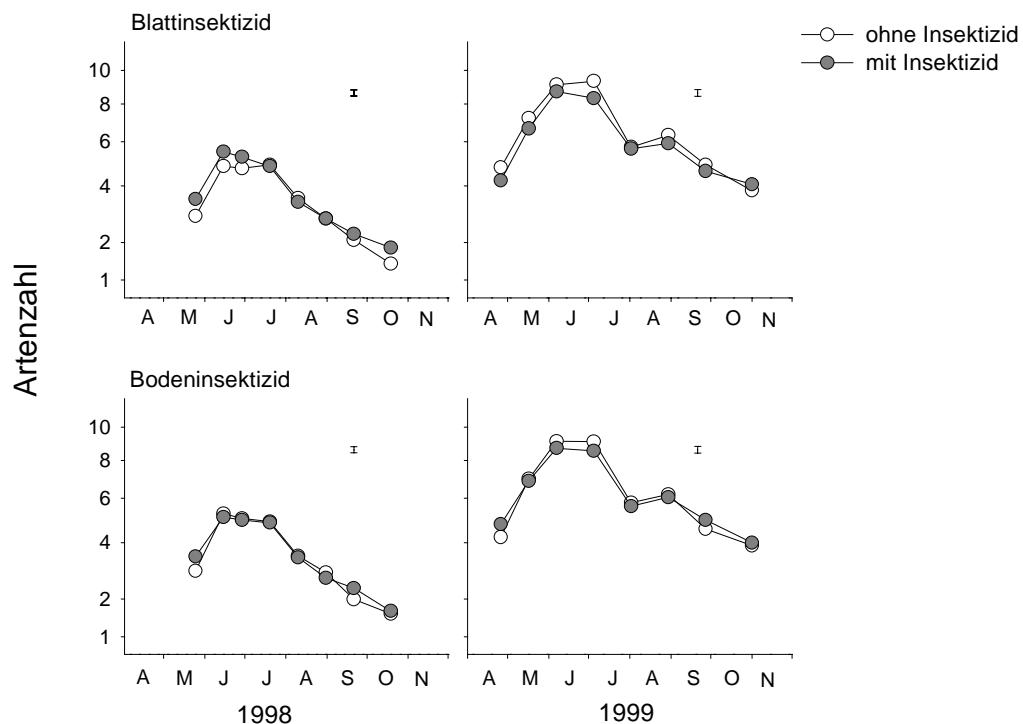


Abb. 1.3: Einfluß der Insektizidbehandlung auf die bei den Messungen ermittelte Artenzahlen der Ackerbrache in den ersten zwei Jahren der Sukzession. Der dargestellte Standardfehler ergibt sich aus dem Fehlerterm des Innersubjekt-Faktoren-Modells der Meßwiederholungs-ANOVA. Die Ordinate ist quadratwurzel-skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

die Applikation des Bodeninsektizides ergab sich diesbezüglich kein nachweisbarer Einfluß (ANOVA, beide Jahre jeweils $p > 0,3$; Tab. 1.3). Interaktionen mit dem Faktor Zeit waren nicht nachweisbar. Ebenfalls kein Einfluß der Behandlungen war auf die kumulative Artenzahl pro Parzelle, also die im Verlauf des jeweiligen Jahres bzw. des gesamten Untersuchungszeitraumes insgesamt festgestellte Artenzahl, nachweisbar (ANOVA, alle $p > 0,3$, Tab. 1.4).

Dies wird unterstrichen durch die Anzahl der Pflanzenarten, deren Auftreten exklusiv bei einer der Behandlungen festzustellen war. Insgesamt waren 7 Arten nur unter den Bedingungen der Blattinsektizidapplikation feststellbar, 6 Arten betraf dies bezüglich des Bodeninsektizides. Ausschließlich in den Kontrollparzellen konnten 4 Arten nachgewiesen werden. Dabei handelte es sich durchweg um sehr seltene Arten, die nur auf einzelnen Parzellen auftraten.

Tab. 1.3: Jahrweise Meßwiederholungs-ANOVA der Werte für die Vegetationsdichte (Gesamtanzahl an Berührungen durch lebende Pflanzenteile), Vegetationsdeckung (Gesamtanteil Meßnadeln mit Berührungen) und Artenzahl (Pflanzenarten mit Berührungen) pro Aufnahmezeitpunkt. Signifikanzniveaus sind angegeben mit (*) für $p < 0,1$; * für $p < 0,05$; ** für $p < 0,01$ und *** für $p < 0,001$.

FG	F-Werte 1998			F-Werte 1999		
	Vegetations-dichte	Vegetations-deckung	Artenzahl	Vegetations-dichte	Vegetations-deckung	Artenzahl
IO	1;67	4,35*	5,29*	3,19(*)	0,21	0,50
IU	1;67	5,76*	4,41*	0,20	2,06	1,64
IO*IU	1;67	0,01	0,06	0,51	0,48	0,40
Zeit	7;532	532,5***	366,8***	73,55***	175,7***	127,8***
Zeit*IO	7;532	0,17	0,30	0,94	0,87	0,53
Zeit*IU	7;532	1,04	0,59	1,29	3,58***	3,72***
Zeit*IO*IU	7;532	1,23	0,54	0,76	0,28	0,21

Tab. 1.4: Ermittelte mittlere kumulative Pflanzenartenzahlen pro Plot in Abhängigkeit von der Behandlung. Behandlungsabhängige Unterschiede nicht signifikant (ANOVA; alle $p > 0,3$).

Behandlung	1998		1999		gesamt	
	\bar{x}	$\pm SF$	\bar{x}	$\pm SF$	\bar{x}	$\pm SF$
Kontrolle	8,4	0,49	15,1	0,74	17,80	0,79
Blattinsektizid	8,6	0,60	15,0	0,71	17,95	0,83
Bodeninsektizid	8,5	0,53	15,1	0,58	17,85	0,74
beide Insektizide	8,5	0,57	14,8	0,97	17,65	1,05

Tab. 1.5: ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die ober- und unterirdische Pflanzenbiomasse der Ackerbrache.

		FG	SQ	F	p
1998:					
Biomasse					
Sprossbiomasse					
IO	1	0,11	1,52	0,23	
IU	1	0,17	2,25	0,14	
IO*IU	1	0,07	0,91	> 0,30	
Block	4	0,33	1,09	> 0,30	
Fehler	32	2,41			
1999:					
Biomasse					
gesamt (Spross+Wurzel)					
IO	1	0,11	2,18	0,15	
IU	1	0,001	0,03	> 0,30	
IO*IU	1	0,01	0,20	> 0,30	
Block	4	0,04	0,2	> 0,30	
Fehler	32	1,56			
Sprossbiomasse					
IO	1	0,23	2,56	0,12	
IU	1	0,005	0,05	> 0,30	
IO*IU	1	0,02	0,25	> 0,30	
Block	4	0,05	0,13	> 0,30	
Fehler	32	2,90			
Wurzelbiomasse					
IO	1	0,002	0,04	> 0,30	
IU	1	0,20	3,06	0,09	
IO*IU	1	0,05	0,81	> 0,30	
Block	4	0,16	0,60	> 0,30	
Fehler	32	2,12			
Spross/Wurzel-Quotient					
IO	1	11,58	0,88	> 0,30	
IU	1	60,06	4,55	0,04	
IO*IU	1	22,73	1,72	0,20	
Block	4	44,96	0,85	> 0,30	
Fehler	32	422,39			

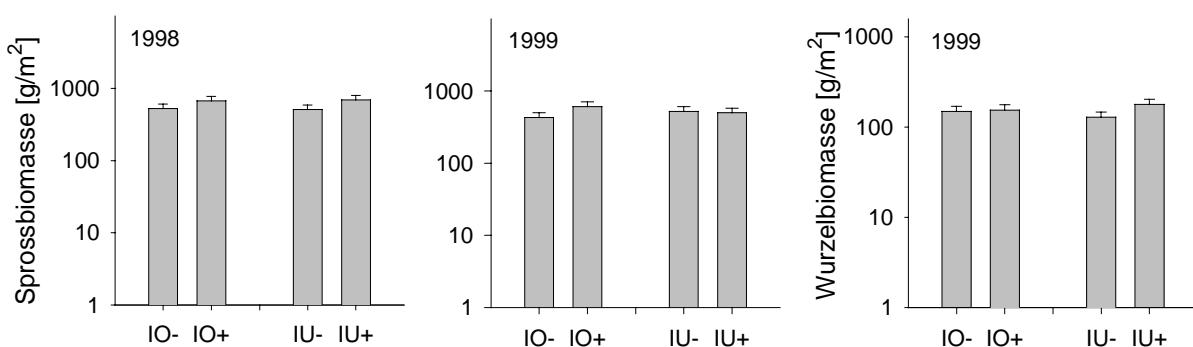


Abb. 1.4: Spross- und Wurzelbiomasse der Vegetation der Ackerbrache in Abhängigkeit von der Applikation der Insektizide. Gegeben sind Mittelwert und Standardfehler. Die Ordinate ist logarithmisch skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

Biomasse und Blattflächenindex

Die Werte für die ermittelte Trockenmasse der Vegetation auf den geernteten Teilparzellen sind aus Abb. 1.4 ersichtlich. Im ersten Jahr ergaben sich für die oberirdische Phytomasse hohe Mittelwertunterschiede, die nahezu in einer Verdoppelung der Werte für die kombinierte Applikation beider Insektizide resultierten (Kontrolle: 539 g/m²; Blattinsektizid: 722 g/m²; Bodeninsektizid: 803 g/m²; beide Insektizide: 1026 g/m²). Diese Mittelwertunterschiede waren allerdings aufgrund der starken Streuung der Einzelwerte statistisch nicht abzusichern (Tab. 1.5). Ein ähnliches Bild ergab sich beim Vergleich der Werte des zweiten Jahres. Hier war vor allem bei der Applikation des Blattinsektizides und der kombinierten Applikation beider Insektizide eine deutlich höhere oberirdische Biomasse festzustellen (Kontrolle: 509 g/m²; Blattinsektizid: 712 g/m²; Bodeninsektizid: 534 g/m²; beide Insektizide: 659 g/m²). Dieser Effekt ist jedoch für beide Insektizide nicht signifikant. Die Wurzelbiomasse wurde nur im zweiten Jahr erhoben. Die Applikation des Bodeninsektizides erhöhte diese auf den Teilparzellen marginal signifikant (ohne 153 g/m², mit: 205 g/m²; Tab. 1.5). Entsprechend ergab sich für die Applikation des Bodeninsektizides eine signifikante Abnahme des Spross/Wurzel-Verhältnisses. Auf die pro Flächeneinheit ermittelte Gesamtphytomasse (Spross + Wurzel) hatte keine der Behandlungen einen nachweisbaren Einfluß (jeweils p > 0,2).

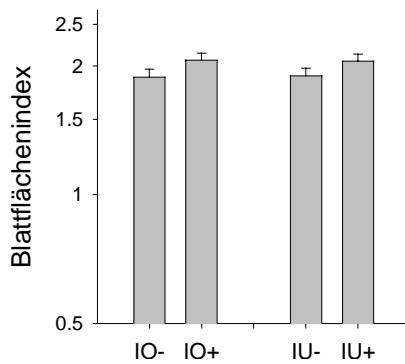


Abb. 1.5: Blattflächenindex der Ackerbrache in Abhängigkeit von der Insektizidapplikation. Gegeben sind Mittelwert und Standardfehler. Die Ordinate ist logarithmisch skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

Die Applikation beider Insektizide verursachte jeweils einen marginal signifikanten Anstieg des ermittelten Blattflächenindexes (LAI, Abb. 1.5, Tab. 1.6). Es ist daher auf den Kontrollparzellen von einer geringeren Phytomasse und einem höheren Anteil der den Boden erreichenden Lichtmenge auszugehen.

Verglichen mit der mittels Punkt-Quadrat-Methode ermittelten Vegetationsdichte, ergibt sich ein enger, positiv linearer Zusammenhang zwischen dieser und dem gemessenen Blattflächenindex ($r = 0,82$, $p < 0,001$; siehe auch Jung et al. 1999). Die in dieser indirekten Methode zur Ermittlung des Blattflächenindexes enthaltenen Informationen können folglich auch aus den Nadelmessungen abgeleitet werden, weshalb in den Folgejahren auf die LAI-Messung verzichtet wurde.

Tab. 1.6: ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß der Insektizidbehandlung auf den parzellenweise ermittelten Blattflächenindex im ersten Jahr der Sukzession.

	FG	SQ	F - Wert	p
IO	1	0,09	3,47	0,07
IU	1	0,07	2,72	0,10
IO*IU	1	0,06	2,47	0,12
Block	11	1,87	6,41	< 0,001
Fehler	81	2,14		

Lebensformen und Arten

Sukzessionen sind durch die zunehmende Ablösung eher kurzlebiger, monokarpischer durch langlebige, polykarpische Pflanzenarten gekennzeichnet. Lediglich mono- bzw. polykarpische Kräuter trugen im nennenswerten Umfang zur Zusammensetzung der Ackerbrache bei (siehe auch Kap. 2.1).

Gemessen an der Summe der Einzelwerte zugehöriger Arten reagierten die Lebensformen unterschiedlich auf die Behandlung mit Insektiziden. Im ersten Jahr führte die Applikation von Bodeninsektizid zu einer marginal signifikanten Zunahme der Gesamtdichte polykarpischer Kräuter (ANOVA, $p = 0,08$, Tab. 1.7). Im zweiten Jahr führte die Applikation des Bodeninsektizides zu einer hochsignifikanten Zunahme der Gesamtdichte (ANOVA, $p = 0,004$, Tab. 1.7) monokarpischer Kräuter und einer hochsignifikant geringeren Gesamtdichte (ANOVA, $p = 0,007$, Tab. 1.7) polykarpischer Kräuter.

Anhand der Reaktionen einzelner Pflanzenarten (siehe unten) wird deutlich, daß diese Effekte zu einem großen Teil durch einzelne, dominante Arten getragen werden. So zeigen einige häufige Arten einen starken Anstieg der mittleren Dichtewerte bei Bodeninsektizidapplikation (*Chenopodium album*: + 191%, *Tripleurospermum maritimum*: + 165%, *Galium aparine*: + 21%). Diese drei Arten stellten weit über die Hälfte der ermittelten Gesamtdichte monokarpischer Kräuter dar. Andere Arten zeigten dagegen eine starke Abnahme ihrer Dichten (*Sonchus asper*: - 77%, *Lactuca serriola*: -15%), waren insgesamt aber weit weniger abundant. Eine vergleichbare Situation ergab sich bei den polykarpischen Kräutern. Die signifikant niedrigere Gesamtdichte dieser Lebensform ist darauf zurückzuführen, daß von den beiden häufigen Arten *Epilobium adnatum* seine Dichte bei Bodeninsektizidapplikation um 80 % verringerte, während die entsprechende Zunahme bei *Cirsium arvense* mit 44% vergleichsweise schwach ausfiel. Ob sich ein für die Lebensformen konsistenter Effekt ergibt, wurde mittels hierarchischer ANOVA überprüft. Nur für das zweite Jahr ergab sich eine für die entsprechende Analyse ausreichende Anzahl von 10 Arten, die im Verlaufe des Jahres mindestens in einem Drittel der Parzellen nachgewiesen wurden und die Voraussetzungen der Normalverteilung und Varianzhomogenität erfüllten. Von diesen Arten gehörten 8 (*Chenopodium album*, *Conyza canadensis*, *Fallopia convolvulus*, *Galium aparine*, *Lactuca serriola*, *Tripleurospermum maritimum*, *Stellaria media*, *Sonchus asper*) zu den monokarpischen Arten, lediglich 2 (*Cirsium arvense*, *Epilobium adnatum*) zu den polykarpischen Arten. Die hierarchische ANOVA wies keine signifikante Interaktionen des Faktors Lebensform mit den Behandlungen nach (Tab. 1.8), weshalb nicht von einem konsistenten Einfluß von Insektenherbivorie innerhalb dieser Artengruppen ausgegangen werden kann. Daß der Ausschluß von Bodeninsekten die Dichte einzelner Arten entscheidend beeinflußt, belegt die hochsignifikante Interaktion zwischen den Faktoren Art und Bodeninsektizid.

Nur wenige Arten wurden regelmäßig genug in den Nadelmessungen erfaßt, daß eine statistische Analyse der zu den Aufnahmedaten ermittelten Werte durchgeführt werden konnte. Einbezogen wurden bei jeder Art nur Datenaufnahmen, bei denen die Art in mindestens einem Drittel der Versuchsparzellen erfaßt wurde. In Kombination mit den allgemeinen Voraussetzungen einer

Tab. 1.7: F-Werte der jahrweisen Meßwiederholungs-ANOVA der Dichte (Anzahl an Berührungen durch lebende Pflanzenteile) für einzelne Arten und Lebensformen (Summen der Werte zugehöriger Arten). Signifikanzniveaus sind angegeben mit (*) für $p < 0,1$; * für $p < 0,05$; ** für $p < 0,01$ und *** für $p < 0,001$. Freiheitsgrade für IO, IU und IO*IU immer 1;67. FG_i = Freiheitsgrade des Innersubjektmodells (abhängig von Anzahl einbezogener Messungen).

	F-Werte							
	IO	IU	IO*IU	Zeit	Zeit*IO	Zeit*IU	Zeit*IO*IU	FG _i
<u>1998:</u>								
Monokarpische Kräuter	1,94	0,20	0,12	384,3***	0,87	1,60	1,35	7;532
<i>Chenopodium album</i>	0,76	0,01	3,54(*)	221,7***	1,33	0,86	2,26*	6;456
<i>Fallopia convolvulus</i>	0,95	1,14	0,20	74,85***	1,29	1,18	0,47	3;228
Polykarpische Kräuter	0,29	3,18(*)	0,01	56,46***	0,66	0,62	0,88	7;532
<i>Cirsium arvense</i>	0,35	3,19(*)	0,01	60,12***	0,48	0,69	0,81	7;532
<u>1999:</u>								
Monokarpische Kräuter	0,01	9,06***	2,09	126,4***	1,75(*)	0,77	0,34	7;532
<i>Chenopodium album</i>	0,06	60,76***	0,04	58,60***	0,79	14,71***	0,58	4;304
<i>Lactuca serriola</i>	7,00**	0,63	1,85	23,14***	2,3(*)	0,18	0,83	4;304
<i>Stellaria media</i>	0,37	6,85*	1,38	47,65***	2,11(*)	2,26(*)	3,60**	4;304
<i>Sonchus asper</i>	0,86	14,34***	0,62	20,21***	2,49(*)	3,44*	0,80	2;152
<i>Conyza canadensis</i>	5,74*	0,80	2,33	17,13***	0,71	1,17	0,15	5;380
Polykarpische Kräuter	0,67	7,64**	1,57	93,97***	0,52	5,32***	0,25	7;532
<i>Cirsium arvense</i>	1,08	15,61***	0,69	80,90***	1,67	0,68	0,5	7;532
<i>Epilobium adnatum</i>	0,35	117,7***	0,43	45,20***	0,64	12,73***	0,38	7;532

Tab. 1.8: Ergebnisse der hierarchischen ANOVA zum Einfluß der Insektizidbehandlung auf die Vegetationsdichte der Lebensformen.

	FG	SQ	F	p
IO	1	0,13	0,04	> 0,3
IU	1	5,64	1,77	0,18
IO*IU	1	0,16	0,05	> 0,3
Block	9	25,78	0,90	> 0,3
Lebensform	1	632,73	13,51	0,006
IO*Lebensform	1	0,45	0,20	> 0,3
IU*Lebensform	1	35,40	0,67	> 0,3
IO*IU*Lebensform	1	2,30	2,23	0,17
Art	8	374,72	14,69	< 0,001
IO*Art	8	17,92	0,70	> 0,3
IU*Art	8	176,13	6,90	< 0,001
IO*IU*Art	8	8,24	0,32	> 0,3
Fehler	751	2394		

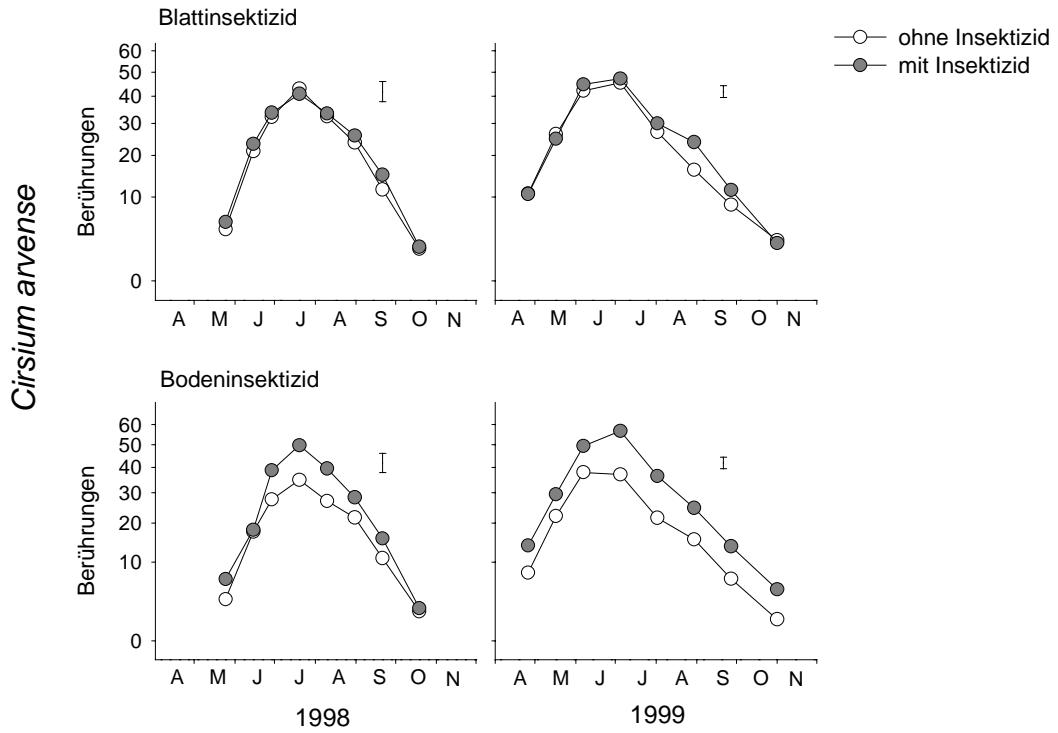


Abb. 1.6: Einfluß der Insektizidbehandlung auf die Deichte von *Cirsium arvense* in den ersten zwei Jahren der Sukzession. Der dargestellte Standardfehler ergibt sich aus dem Fehlerterm des Innersubjekt-Faktoren-Modells der Meßwiederholungs-ANOVA. Die Ordinate ist quadratwurzel-skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

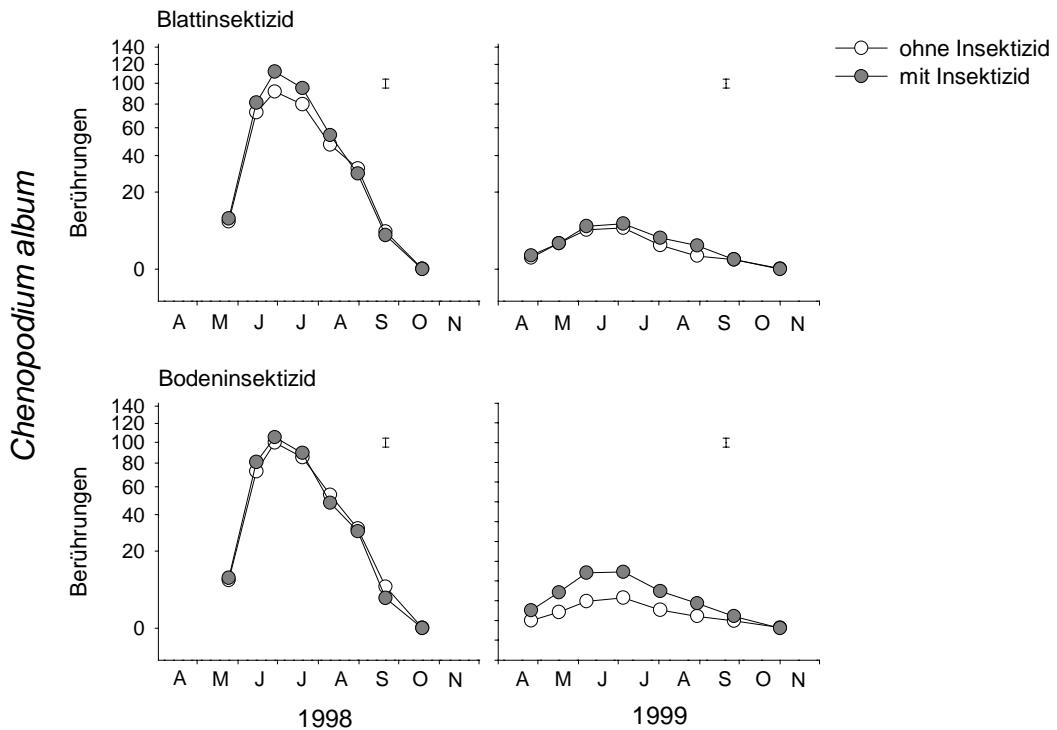


Abb. 1.7: Einfluß der Insektizidbehandlung auf die Dichte von *Chenopodium album* in den ersten zwei Jahren der Sukzession. Der dargestellte Standardfehler ergibt sich aus dem Fehlerterm des Innersubjekt-Faktoren-Modells der Meßwiederholungs-ANOVA. Die Ordinate ist quadratwurzel-skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

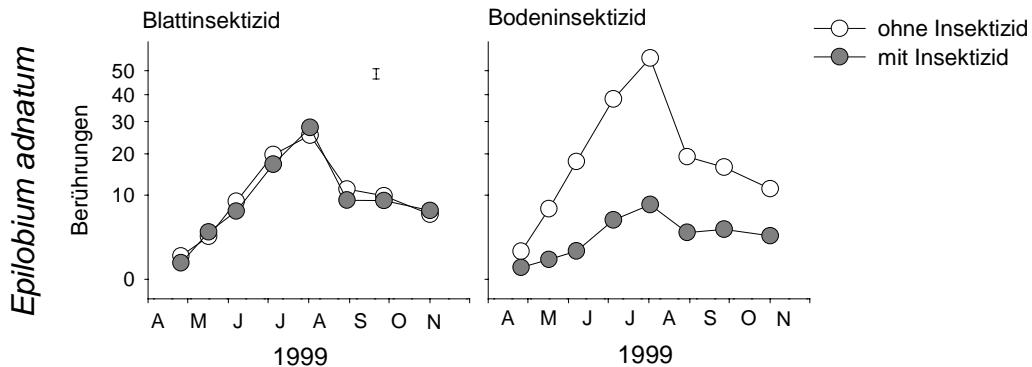


Abb. 1.8: Einfluß der Insektizidbehandlung auf die Dichte von *Epilobium adnatum* im zweiten Jahr der Sukzession. Der dargestellte Standardfehler ergibt sich aus dem Fehlerterm des Innersubjekt-Faktoren-Modells der Meßwiederholungs-ANOVA. Die Ordinate ist quadratwurzel-skaliert. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen nachweisbar waren.

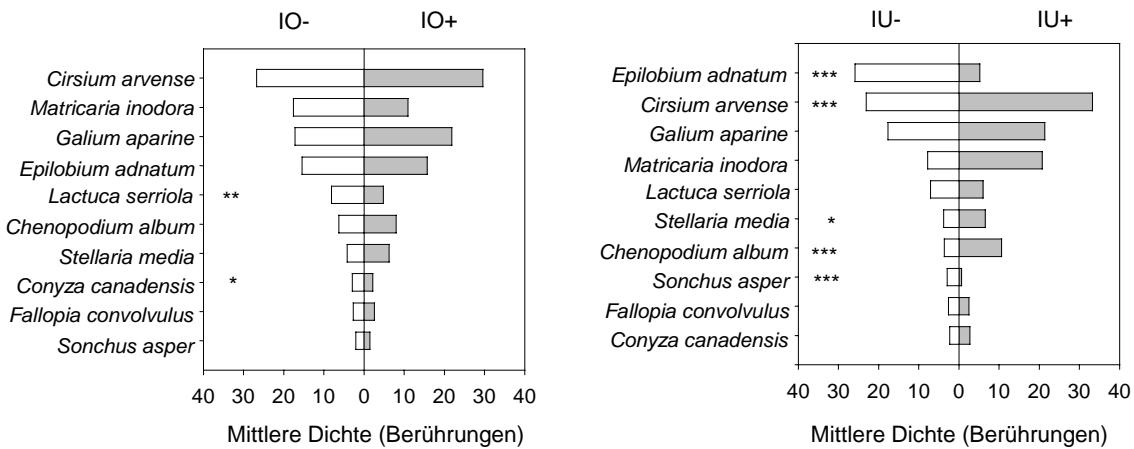


Abb. 1.9: Einfluß der Insektizidbehandlungen auf die Dominanzstruktur der Ackerbrache im zweiten Jahr der Sukzession. Dargestellt sind die ermittelten Parzellenmittelwerte der Dichte der zehn häufigsten Arten. Signifikante Effekte sind gekennzeichnet mit * für $p < 0,05$, ** für $p < 0,01$ und *** für $p < 0,001$ (Meßwiederholungs-ANOVA; siehe Tab. 1.7). Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

ANOVA (Normalverteilung, Varianzhomogenität) resultierte dies in einer relativ geringen Anzahl auswertbarer Arten.

Tab. 1.7 zeigt die Zusammenfassung der ANOVA-Resultate für die artweise Auswertung des Einflusses der Insektizidapplikationen. Im ersten Jahr war demnach lediglich eine marginal signifikante Zunahme der Dichte von *Cirsium arvense* als Folge der Applikation des Bodeninsektizides zu verzeichnen (ANOVA, $p = 0,08$, Tab. 1.7, Abb. 1.6). Dabei war immerhin ein um etwa 30% höhere Dichte dieser Art zu verzeichnen. Dieser Trend setzte sich im zweiten Jahr fort, so daß der Ausschluß von Bodeninsekten zu einer hochsignifikant höheren Dichte dieser Art im zweiten Jahr führte (ANOVA, $p = 0,0002$, Tab. 1.7). Im Gegensatz dazu erreichte *Epilobium*

adnatum auf diesen Parzellen im zweiten Jahr hochsignifikant geringere Dichten, die nur etwa 15% der entsprechenden Kontrollen erreichte (ANOVA, $p < 0,0001$, Tab. 1.7, Abb. 1.8). Dies führte dazu, daß die Behandlungsvarianten mit Bodeninsektizid (Bodeninsektizid und Kombination beider Insektizide) im Sommer des zweiten Jahres durch *Cirsium arvense*, die Behandlungsvarianten ohne Bodeninsektizid (Blattinsektizid und Kontrolle) durch *Epilobium adnatum* dominiert wurden. *Epilobium adnatum* erreichte sein Dichtemaximum Anfang August, *Cirsium arvense* dagegen bereits einen Monat eher. Diese Verschiebung in der Dynamik der jeweils dominanten Art führte daher zu der kurzzeitigen Umkehr in der Gesamtvegetationsdichte im Verlaufe des Sommers des zweiten Jahres (Abb. 1.2) mit einer kurzfristigen Zunahme dieser in den Versuchsparzellen ohne Bodeninsektizid und erklärt damit die signifikante Interaktion des Faktors Bodeninsektizid mit dem Faktor Zeit (Tab. 1.3).

Die Applikation des Blattinsektizides führte im zweiten Jahr zu einer signifikanten Abnahme der Dichte von *Lactuca serriola* (ANOVA, $p = 0,01$, Tab. 1.7) und *Conyza canadensis* (ANOVA, $p = 0,02$, Tab. 1.7). Das Bodeninsektizid hatte neben den erwähnten Effekten auf *Cirsium arvense* und *Epilobium adnatum* zusätzlich eine hochsignifikante bzw. signifikante Zunahme der Dichten von *Chenopodium album* (die dominierende Art des ersten Jahres; ANOVA, $p < 0,0001$, Tab. 1.7, Abb. 1.7) und *Stellaria media* (ANOVA, $p = 0,01$, Tab. 1.7) und eine hochsignifikante Abnahme der Dichte von *Sonchus asper* (ANOVA, $p = 0,0003$, Tab. 1.7) zur Folge. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang scheint, daß im zweiten Jahr durch die Applikation beider Insektizide lediglich Arten negativ beeinflußt waren, die im ersten Jahr noch nicht oder sehr selten als adulte Pflanzen auftraten und sich erst im zweiten Jahr (bzw. als Sämlinge im Herbst des ersten Jahres) im nennenswerten Umfang etablierten. Eine Übersicht über die artspezifischen Effekte der Insektizidapplikation im zweiten Jahr der Sukzession gibt Abb. 1.9. Die Applikation des Bodeninsektizides führte zu starken Veränderungen in der Dominanzstruktur der Brache, die für die Applikation des Blattinsektizides vergleichsweise gering sind.

Einige weitere Arten reagierten zum Teil scheinbar stark auf die Behandlungen, waren aber für eine statistisch absicherbare Analyse zu selten oder zu ungleichmäßig verteilt. Gleichwohl stellten sie einen nicht zu vernachlässigen Anteil der Pflanzengemeinschaft dar und sollen daher kurz diskutiert werden:

Tripleurospermum maritimum zeigte eine sehr stark erhöhte Dichte (bis zu 150% mehr) bei der Applikation des Bodeninsektizides, eine geringere jedoch bei Applikation des Blattinsektizides. *Galium aparine* schien in beiden Jahren positiv auf die Applikation beider Insektizide zu reagieren, was zu einer Verdoppelung der Dichte dieser Art in den behandelten Parzellen führte. Schließlich zeigte *Fallopia convolvulus*, eine Art, die als vorwiegend auf der Bodenoberfläche kriechende Kletterpflanze auf durchfallendes Licht angewiesen ist, bei Applikation beider Insektizide im ersten Jahr eine verringerte Dichte, ähnlich wie auch *Epilobium adnatum* im zweiten Jahr.

Die generell negative Korrelation ($r = -0,53$; $p < 0,001$) zwischen den Dichten (Jahresparzellenmittelwert) der beiden, die jeweiligen Behandlungsvarianten dominierenden Arten

C. arvense und *E. adnatum* kann als Hinweis auf einen möglichen gegenseitigen Konkurrenzaußschluß gewertet werden. Interessanterweise findet sich diese Korrelation aber lediglich in den nicht mit Bodeninsektizid behandelten Behandlungsvarianten wieder (Abb. 1.10, Tab. 1.9), so daß die Verschiebung in der Dominanz beider Arten nicht als das einfache Ergebnis der Umkehr des Konkurrenzverhältnisses zwischen beiden Arten durch Insektenherbivorie ist.

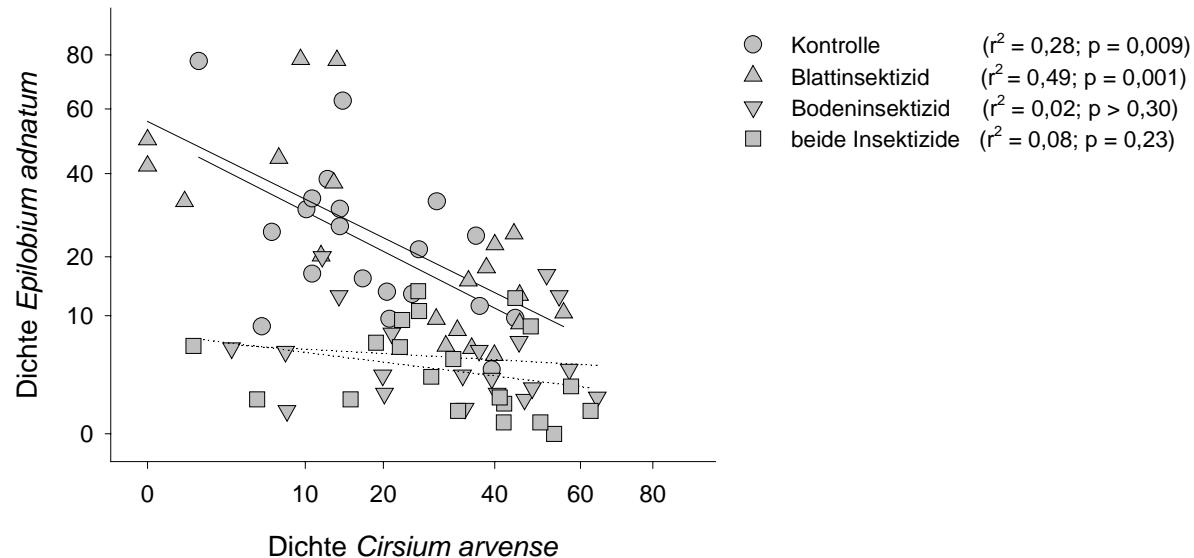


Abb. 1.10: Das Verhältnis zwischen der Dichte von *Cirsium arvense* und *Epilobium adnatum* im zweiten Jahr der Sukzession in den Versuchsparzellen in Abhängigkeit von der Behandlungsvariante (Jahresparzellenmittelwerte). Die Linien präsentieren die Korrelationen zwischen den Dichten beider Arten („reduced major axis-correlation“), gepunktete Linien beschreiben nicht signifikante Zusammenhänge (siehe Legende). Achsen sind quadratwurzel-skaliert.

Multivariate Auswertung

Die multivariate Auswertung unterstreicht die mittels univariater Betrachtungen gewonnenen Ergebnisse. Die Ordination der Parzellen auf einer zweidimensionalen Ebene (Abb. 1.11) zeigt, daß die schon im ersten Jahr vorhandenen leichten Unterschiede zwischen den Behandlungen im Verlaufe des zweiten Jahres verstärkt werden. Dabei ist eine deutliche Auf trennung in die Behandlungsvarianten mit Bodeninsektizid einerseits (Bodeninsektizid und Kombination) und ohne Bodeninsektizid (Blattinsektizid und Kontrolle) andererseits festzustellen. Die Diskriminanzfunktion 1 dokumentiert vor allem die Vegetationsänderung zwischen den Jahren, stellt also im Wesentlichen eine Zeitachse dar. Für die Parzellen mit Bodeninsektizidapplikation ergeben sich generell geringere Werte für diese Funktion, was eine zeitliche Verzögerung der Vegetationsentwicklung andeutet.

Die Euklidische Distanz als Maß für die Veränderung der Vegetationszusammensetzung zwischen den Jahren ist für die Behandlungsstufen in Abb. 1.12 wiedergegeben. Die hochsignifikant niedrigeren Werte bei Applikation des Bodeninsektizides (Tab. 1.9) indizieren eine

Verlangsamung der Dynamik auf den entsprechenden Versuchsparzellen. Der tendenziell ebenfalls negative Einfluß des Blattinsektizides ist deutlich geringer und nicht signifikant.

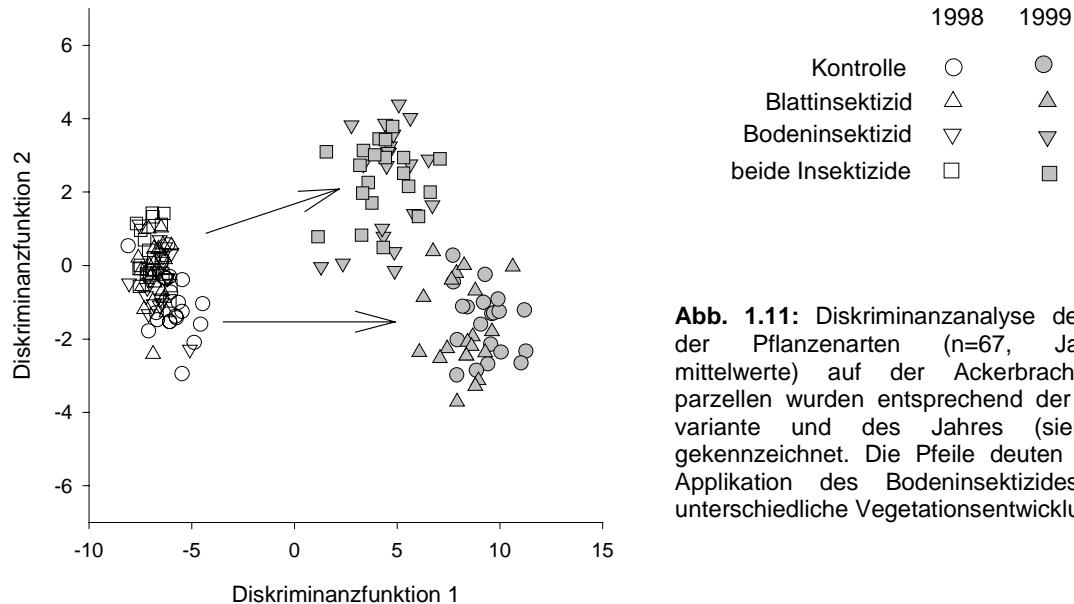


Abb. 1.11: Diskriminanzanalyse der Dichtedaten der Pflanzenarten ($n=67$, Jahresparzellenmittelwerte) auf der Ackerbrache. Versuchsparzellen wurden entsprechend der Behandlungsvariante und des Jahres (siehe Legende) gekennzeichnet. Die Pfeile deuten die durch die Applikation des Bodeninsektizides verursachte unterschiedliche Vegetationsentwicklung an.

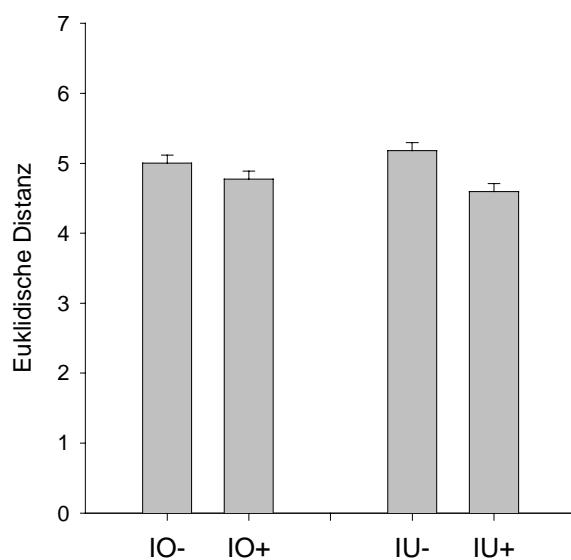


Abb. 1.12: Euklidische Distanz als Maß für die Vegetationsveränderung vom ersten zum zweiten Jahr der Sukzession in Abhängigkeit von der Behandlung. Dargestellt sind Mittelwert und Standardfehler. Darstellung erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen nachweisbar waren.

	FG	SQ	F	p
IO	1	1,04	2,17	0,14
IU	1	6,88	14,35	< 0,001
IO*IU	1	0,11	0,24	> 0,30
Block	9	19,14	4,44	< 0,001
Fehler	67	32,11		

Tab. 1.9: ANOVA-Ergebnisse zum Einfluß der Behandlungen auf die Euklidische Distanz als Maß für die Vegetationsveränderung vom ersten zum zweiten Jahr auf den Versuchsparzellen.

1.4. Diskussion

Charakteristik der Pestizide

Die epigäische Insektenfauna der Brachen in Bad Lauchstädt ist besonders durch individuenreiche Bestände der Phytophagen-Ordnungen Auchenorrhyncha (Zikaden), Aphidina (Blattläuse) und der Familie Curculionidae (Rüsselkäfer) gekennzeichnet. Daneben erreichen andere Artengruppen, die sich wenigstens teilweise phytophag ernähren, sehr hohe Abundanzen. Dazu zählen vor allem die Wanzen (Heteroptera), Zweiflügler (Diptera), Hautflügler (Hymenoptera) und Laufkäfer (Carabidae) (Witsack et al. 1995). Es ist davon auszugehen, daß die Applikation von Pestiziden in keinem Falle einen hundertprozentigen Ausschluß von Insekten verursacht. Die Wirkung beider verwendeter Insektizide ist diesbezüglich aber sehr hoch (Brown & Gange 1989). Jagers op Akkerhuis et al. (1999) demonstrierten einen nahezu vollständigen Ausschluß der an der Blattunterseite von *Fallopia convolvulus* lebenden Larven des (auch auf der Untersuchungsfläche regelmäßig zu findenden) Blattkäfers *Gastrophysa polygoni* durch die Applikation von Dimethoat. Das sehr ähnlich wirkende Insektizid Fenvalerate verursachte auf *Solidago altissima*-dominierten Brachen einen fast kompletten Ausschluß oberirdischer Insekten (Carson & Root 1999). Clements et al. (1986) und Frampton (1999) fanden eine sehr starke Reduktion der Abundanzen verschiedener Bodeninsekten bei Applikation von Chlorpyrifos. Nach Salt (unpubl., in Brown & Gange 1989) verursacht dieses Insektizid eine 400-fache Reduktion der Abundanz bodenbewohnender Collembolen. Beide Insektizide wirken (innerhalb der Arthropoden) unspezifisch und verursachen so direkt keine Verschiebungen im Artenspektrum der Phytophagen. Die quasi-systemische Wirkung von Dimethoat garantiert dabei auch den Ausschluß von Endophagen bzw. Phytophagen, die sich durch das Aufsuchen von Verstecken einem direkten Gifteinfluß entziehen.

Für beide Insektizide konnten in der Normal- und Überdosierung bisher weder phytotoxische noch phytostimulatorische Effekte nachgewiesen werden (Brown & Gange 1989, Fraser & Grime 1997, Ganade & Brown 1997, Gange et al. 1992, Hector 1996, Kommedahl & Windels 1986, Tomlin 1994). Unter Berücksichtigung dieser Angaben und der negativen Ergebnisse des durchgeföhrten Tests auf Nebenwirkungen an zwei häufigen Pflanzenarten der Ackerbrache braucht daher nicht von phytotoxischen oder phytostimulatorischen Wirkungen ausgegangen zu werden.

Die fehlenden Nebenwirkungen auf Pflanzen und andere Organismengruppen ließen diese Insektizide inzwischen zu Standardchemikalien für die Untersuchung vergleichbarer Fragestellungen werden (z.B. Brown et al. 1988, Edwards et al. 2000, Fraser 1998, Fraser & Grime 1997, Gange & Brown 1989, Hulme 1996).

Effekte von Insektenherbivorie auf Vegetationsdichte und -biomasse

Sowohl der Ausschluß oberirdischer als auch unterirdischer Insekten im frühen Stadium der Sekundärsukzession einer Ackerbrache führte im ersten Jahr zu einer geringen Erhöhung der Vegetationsdichte auf den Versuchsparzellen. Unterstrichen wurde dieser schwache Effekt durch die Messung des Blattflächenindexes. Stärkere Unterschiede ergaben sich hinsichtlich der ermittelten Pflanzenbiomasse, die allerdings aufgrund der starken Streuung der Werte statistisch

nicht abzusichern waren. Bereits im zweiten Jahr waren diese Effekte nicht mehr nachweisbar. Lediglich die Applikation des Bodeninsektizides führte zu einer Erhöhung der Wurzelbiomasse und des Spross/Wurzel-Verhältnisses. Dieser sehr schwache ‚top-down‘-Effekt von Insektenherbivorie auf einem hochproduktiven Standort entspricht den Vorhersagen des Fretwell-Oksanen-Modells. Danach werden Herbivore hier vorrangig durch Karnivore kontrolliert und üben nur einen geringen Einfluß auf die Vegetation aus. Die Produktivität bestimmt jedoch auch zu einem hohen Maße die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft aus Arten mit bestimmten ökologischen Merkmalen (Grime 1979). So dominieren auf hochproduktiven Standorten Pflanzenarten mit hohen relativen Wachstumsraten. In Verbindung mit dem Ressourcenreichtum ist hier daher ein starkes kompensatorisches Wachstum als Reaktion auf Herbivorenfraß möglich.

Die Biomassedaten kennzeichnen die untersuchte Ackerbrache als hochproduktiven Standort. Ausgehend von der oberirdischen Pflanzenbiomasse bei Totalausschluß von Insekten überstieg die Produktivität die der Sandrasengemeinschaft in der Studie von Brown & Gange (1989) etwa um den Faktor 4, die der von Uriarte & Schmitz (1998) untersuchten Ackerbrachen in Nordamerika um das Doppelte.

Tendenziell ergab sich im ersten Jahr der Sukzession ein etwas stärkerer Effekt von Bodeninsekten auf Vegetationsdichte und Pflanzenbiomasse. Während Fraßschäden an den Sproßteilen auf nährstoffreichen Böden kompensiert werden können, beeinträchtigt Wurzelherbivorie die Fähigkeit der Pflanze, Ressourcen zu akquirieren, direkt. Das wird durch die höhere Wurzelbiomasse der Vegetation im zweiten Jahr der Sukzession bei Bodeninsektizidapplikation unterstrichen. Daß der Einfluß von Wurzelherbivorie auf Wachstum und Fitneß von Pflanzen den der oberirdischen Herbivorie übertreffen kann, zeigen unter anderem die Untersuchungen von Prins et al. (1992) und Reichman & Smith (1991). Kompensatorisches Wurzelwachstum vermag dabei auf Kosten oberirdischer Sproßteile stattfinden und daher die Vegetationsdichte stärker beeinflussen als Blattherbivorie (Schmid et al. 1990, Steinger & Müller-Schärer 1992).

Einfluß des Insektausschlusses auf Artenreichtum und Dominanzhierarchie der Pflanzengemeinschaft

Lediglich bei Applikation des Blattinsektizides erhöhte sich im ersten Jahr die Anzahl der pro Messung erfaßten Pflanzenarten leicht. Insgesamt zeigte die Anzahl der kumulativ pro Parzelle in den einzelnen Jahren bzw. im gesamten Untersuchungszeitraum festgestellten Arten allerdings keinerlei Veränderungen. Nach Brown & Gange (1989) reduziert Insektenherbivorie den Artenreichtum vorwiegend im Keimplingstadium der Pflanzenarten. Das kann anhand der Daten des ersten Jahres nachvollzogen werden, wo die Applikation des Blattinsektizides die Anzahl der ermittelten Arten vor allem in den Phasen des Keimplingsauflaufes (Frühjahr, Herbst) erhöhte. Brown & Gange (1999) untersuchten den Einfluß der Herbivorie oberirdischer Insekten auf verschieden alte Ackerbrachen und fanden einen Anstieg der Artenzahl nur im ersten Jahr der Insektizidapplikation auf einer frisch umgebrochenen Brache. Auf den spätersukzessionalen Standorten und in den Folgejahren war zumindest tendenziell eine Abnahme der Artenzahl zu

verzeichnen. Auch im vorliegenden Experiment konnten im zweiten Jahr bei Blattinsektizidapplikation tendenziell weniger Arten pro Messung nachgewiesen werden. Statistisch absichern ließ sich dieser Effekt jedoch nicht. Ebenfalls eine Abnahme der Artenzahl bei Insektizidapplikation in bereits etablierten Pflanzengemeinschaften fanden Bach (1994) und Carson & Root (1999). Durch negative Effekte auf konkurrenzstarke Pflanzenarten schaffen Herbivore Regenerationsnischen, die von konkurrenzschwächeren Arten besiedelt werden können („competitor release-model“, Pacala & Crawley 1992). Auch eine Beeinflussung der anfallenden Streumenge durch Herbivorie ist denkbar. Eine dichte Streuauflage führt dabei in der Regel zu einer verminderten Keimlingsetablierung und einem niedrigeren Artenreichtum (Foster & Gross 1998, Nilsson et al. 1999, Xiong & Nilsson 1999). Die durch Herbivorie verminderte Pflanzenbiomasse mag also auch auf diesem Wege zu einem erhöhten Artenreichtum führen.

Der Ausschluß von Bodeninsekten verursachte im zweiten Jahr eine deutliche Verschiebung des Dominanzspektrums auf den Versuchsparzellen. So erreichte *Epilobium adnatum* in dieser Behandlungsvariante nur sehr geringe Dichten, ersetzte aber dagegen auf den Kontrollparzellen und bei Blattinsektizidapplikation im Verlaufe der zweiten Vegetationsperiode *C. arvense* als häufigste Art. Die negativ miteinander korrelierten Dichten von *C. arvense* und *E. adnatum* auf den Kontrollparzellen und in der Blattinsektizidbehandlung geben einen Hinweis auf eine Konkurrenzsituation zwischen diesen Arten. Die beobachteten starken Veränderungen der Dominanzhierarchie bei Bodeninsektizidapplikation heben diese direkte Beziehung möglicherweise als Resultat komplexerer Interaktionen auf. Ein Verständnis für die zugrundeliegenden Mechanismen lässt sich mit diesem Freilandexperiment nur sehr begrenzt erzielen und kann nur durch gezielte experimentelle Studien und Modellierungen vertieft werden. Festzuhalten bleibt, daß der Ausschluß von Bodeninsekten auf der untersuchten Ackerbrache das Dominanzverhältnis zwischen den beiden häufigsten Arten der Pflanzengemeinschaft umkehrte.

Der unterschiedliche Einfluß von Wurzelherbivoren auf diese beiden Pflanzen lässt sich zumindest in Teilen auch über die verschiedene Strategie der klonalen Reproduktion erklären. Während sich *Cirsium arvense* durch lange Horizontalwurzeln über die Fläche ausbreitet („Guerrilla-Strategie“; siehe Lovett-Doust [1981]), vermehrt sich der „Phalanx-Strategie“ *Epilobium adnatum* vegetativ durch oberirdisch entstehende Innovationsrosetten (Hegi 1990-1995). Diese sind dem Fraß durch Wurzelherbivoren während ihrer Etablierung entzogen. Diese vegetative Vermehrung von *E. adnatum* trat auf der Untersuchungsfläche jedoch vorwiegend erst am Ende des zweiten Jahres auf. Die Etablierung der Art am Ende des ersten Jahres erfolgte zudem ausschließlich über Keimlinge. Im Gegensatz dazu rekrutierte sich *Cirsium arvense* im Frühjahr des ersten Jahres nahezu ausschließlich durch Wurzelsprosse. Diese unterschiedlichen Strategien erklären allerdings für sich genommen nicht abschließend die generell geringere Dichte von *E. adnatum* bei Bodeninsektizidapplikation.

Daß selektive Insektenherbivorie das Konkurrenzverhältnis zwischen zwei Pflanzenarten umzukehren und die Identität der dominierenden Art zu beeinflussen vermag, zeigen die Studien von Bentley (1979), Clay (1993) und Louda et al. (1990). Crutchfield & Potter (1995) und Potter et al. (1992) zeigten, daß auch Wurzelfraß durch ausgesprochene Generalisten das

Konkurrenzgleichgewicht zwischen koexistierenden Pflanzenarten zu beeinflussen vermag. Der spezifische Herbivorendruck auf die konkurrenzstärkere Pflanzenart produziert dabei einen indirekten positiven Effekt auf die konkurrenzschwächere Pflanze. Nach Ritchie & Olff (1999) ist dies am ehesten zu erwarten, wenn der dominante Einfluß von einer einzelnen spezialisierten Herbivorenart ausgeht, da multiple Herbivorie in ihrer Summe aufgrund kompensatorischer Effekte oft nur einen relativ geringen Netto-Effekt auf das Artengefüge ausübt. Studien auf Brachen zeigten indes, daß Spezialisten die Fläche zeitlich meist deutlich nach ihrer jeweiligen Wirtspflanze besiedeln (Brown 1986, Mortimer et al. 1998). Das Vorhandensein eines spezialisierten Wurzelphytophagen an *Cirsium arvense* auf der in dieser Studie untersuchten Ackerbrache bereits seit Beginn der Behandlung ist indes durchaus denkbar, da diese Pflanze auch in den vorher vorhandenen landwirtschaftlichen Kulturen als Unkraut weit verbreitet ist und ihre unterirdisch permanent vorhanden Wurzeln eine in ihrem Auftreten räumlich und zeitlich konstant vorhandene Ressource darstellt. Auf den Versuchsflächen in Bad Lauchstädt konnten neben den reichlich vorhandenen generalistischen Wurzelherbivoren (z.B. Coleoptera: Scarabaeidae, Carabidae; Collembola) an *Cirsium arvense* zusätzlich einige Spezialisten festgestellt werden (z.B. *Cleonus piger* SCOPOLI 1763 [Coleoptera: Curculionidae], pers. Mitt. Jung). Auf welche dieser Gruppen der beobachtete Effekt hauptsächlich zurückzuführen ist, muß dahingestellt bleiben. Nicht zu vernachlässigen sind sicherlich auch indirekte Effekte, wie z.B. die erhöhte Infektionsgefahr verletzter Wurzeln durch Pathogene.

Generell bleibt festzustellen, daß die Applikation beider Insektizide sich negativ auf die Dichte der Pflanzenarten auswirkte, deren Bestände sich (zum großen Teil über Sämlingsauflauf im Herbst des ersten Jahres) erst im zweiten Jahr der Sukzession etablierten. Auch hier ist ein negativer Effekt der Streuakkumulation denkbar. Gerade *C. arvense* bildet mit einem Gemisch aus Blättern und Pappi eine sehr dichte Streuauflage Eine höhere Vegetationsdichte verringert darüber hinaus die Verfügbarkeit von Ressourcen, wie Licht (Kap. 1.3), Wasser und Nährstoffe (Kap. 3), die für die Keimung und Etablierung ebenfalls von essentieller Bedeutung sind. Letztlich deutet dies auf eine, die „Platzhaltereffekte“ („inhibition model“ im Sinne von Connell & Slatyer 1977) der etablierten Vegetation aufbrechende Wirkung besonders unterirdischer Herbivorer in vorliegender Untersuchung hin.

Einfluß von Insektenherbivorie auf die zeitliche Dynamik der Pflanzengemeinschaft

Auf der untersuchten Ackerbrache führte das Vorhandensein von Bodeninsekten zu einer raschen Etablierung einer *Epilobium adnatum*-dominierten Pflanzengemeinschaft im zweiten Jahr der Sukzession. Die noch zu Beginn des zweiten Jahres vorherrschende Dominanz von *Cirsium arvense* auf den Versuchsparzellen blieb lediglich bei Applikation des Bodeninsektizides erhalten. Die multivariate Auswertung der Vegetationszusammensetzung deutete zudem auf eine geringere zeitliche Dynamik bei Ausschluß von Bodeninsekten hin, d.h. die Vegetationszusammensetzung im zweiten Jahr ähnelte der des ersten Jahres hier stärker als in den Kontrollparzellen bzw. bei Blattinsektizidapplikation. Ob dieses *E. adnatum*-dominierte Stadium bei Bodeninsektizidapplikation jedoch nur später oder nie erreicht wird, kann zum gegenwärtigen

Zeitpunkt nicht beantwortet werden, weshalb eine Kennzeichnung der Wurzelherbivoren als „sukzessionsbeschleunigend“ problematisch erscheint.

Der spezifische Herbivorendruck auf einzelne Arten bzw. Artengruppen mag die Etablierung eines bestimmten Stadiums der Vegetation erschweren, gleichzeitig aber auch dessen Ablösung erleichtern (z.B. in Carson & Root 1999) und darüber hinaus mit Veränderungen von Ökosystemeigenschaften und der Ressourcenverfügbarkeit im Verlauf der Sukzession interagieren (Davidson 1993, Schowalter 1981). Generelles Merkmal für alle durch Insektenherbivorie verursachten Änderungen in der Dynamik und Struktur von Pflanzengemeinschaften scheint aber der vermehrte Herbivorendruck auf dominante Pflanzenarten zu sein, während bei Wirbeltieren häufig eine Selektivität bezüglich seltener, sich u.U. frisch etablierender Arten (z.B. Gehölze) festgestellt werden kann (Crawley 1989).

Die generelle Charakterisierung des Einflusses von Herbivoren oder einer Herbivorengilde als „sukzessionsbeschleunigend“ oder „sukzessionsverlangsamt“ (Crawley 1989, Bach 1994, Brown & Gange 1989, McBrien et al. 1983) erscheint problematisch, wenn auch die meisten Studien auf eine sukzessionsbeschleunigende Wirkung von Insekten durch Verringerung der Abundanz dominierender Pflanzenarten und der schnelleren Etablierung spätersukzessionaler Arten hindeuten (Crawley 1989; siehe aber auch Bach 1994, Brown et al. 1988, Brown & Gange 1998). Nahezu alle Studien beziehen sich auf relativ kurze Zeiträume und Standorte früher Sukzessionsstadien, so daß Aussagen zu Langzeitwirkungen kaum getroffen werden können.

Brown & Gange (1989) deuten den Einfluß von Insektenherbivorie auf die Sukzessionsdynamik vorrangig über das Verhältnis der Vegetationsdichte einjähriger zu mehrjährigen Pflanzenarten. Es konnte in vorliegender Arbeit aber gezeigt werden, daß diese Effekte durch die Reaktion einzelner, häufiger Pflanzenarten getragen werden können und durchaus nicht innerhalb der Lebensform konsistent sind. Annuelle Pflanzen werden häufig bevorzugt von generalistischen Herbivoren gefressen (Briner & Frank 1998, Cates & Orians 1975). Dies kann durch die unterschiedlichen Anti-Herbivoren-Strategien annueller und mehrjähriger Pflanzen erklärt werden. Annuelle Arten investieren vorrangig in hohe Wachstums- und Reproduktionsraten und sind dem potentiellen Fraß durch Herbivore nur eine kurze Zeit ausgesetzt. Mehrjährige Arten produzieren dagegen Sekundärstoffe, die als Fraßinhibitoren wirken (Davidson 1993). Viele Insekten zeigen aber spezifische Anpassungsmechanismen an diese Sekundärstoffe. Der Anteil dieser Spezialisten an der Insektenfauna einer Pflanzengemeinschaft steigt deutlich mit zunehmenden Alter der Fläche und höherem Anteil der entsprechenden Wirtspflanzen (Brown & Southwood 1987). Daher kann auch von einem sich ändernden Einfluß der phytophagen Insektenfauna auf die Lebensformen ausgegangen werden.

Generell wird angenommen, daß langlebige, klonale Pflanzen verstärkt in der Lage seien, Herbivorie durch kompensatorisches Wachstum auszugleichen (Mortimer et al. 1999). Die unterschiedliche Reaktion der klonalen Arten *Cirsium arvense* und *Epilobium adnatum* in vorliegender Studie auf den Ausschluß von Bodeninsekten belegt, daß die Relevanz derartiger Faustregeln für die Dynamik in natürlichen Pflanzengemeinschaften begrenzt bleibt. Letztlich wird die Reaktion einer Pflanzenart auf den Herbivoreausschluß immer von der jeweiligen

Konkurrenzsituation, in der die Art lebt, bestimmt. So fand Müller-Schärer (1991) einen besonders starken Einfluß von Wurzelherbivorie, wenn die Wirtspflanze unter Bedingungen interspezifischer Konkurrenz wuchs.

Vergleich des Einflusses ober- und unterirdischer Insekten

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, daß beide Insektengilden (zwischen denen sich natürlich eine Vielzahl an taxonomischen Überschneidungen und funktionalen Interaktionen ergeben) spezifische Einflüsse auf die Viegationsdynamik haben. Während oberirdische Insekten nur im ersten Jahr einen schwachen positiven Einfluß auf Artenzahl und Vegetationsdichte hatten, ergaben sich im zweiten Jahr im Vergleich zur Bodeninsektizidapplikation nur sehr geringe Veränderungen in der Dichte einzelner Arten. Das konsistente Fehlen signifikanter Interaktionen zwischen beiden Behandlungen deuten, wie auch bei Brown & Gange (1989), auf eine Additivität der Effekte beider Herbivorengilden hin.

Ein allgemeines Muster des Einflusses oberirdischer Insekten auf Pflanzengemeinschaften ist nach Carson & Root (1999) der tendenziell negative Effekt auf dominante Pflanzenarten. Nach den Ergebnissen vorliegender Arbeit scheint diese Aussage hier eher auf Wurzelherbivore zuzutreffen. Im weitaus größten Teil der veröffentlichten Arbeiten gründet sich dieser Effekt auf den Einfluß von Blattherbivoren auf Gräser (unter anderem Brown et al. 1988, Clements & Henderson 1979, Danell & Ericson 1990, Gange & Brown 1989, Gibson et al. 1987), seltener scheint er von dikotylen Pflanzen auszugehen (Carson & Root 1999, McBrien et al. 1983). Ob darin die Ursache für den vernachlässigbaren Einfluß oberiridischer Insekten auf der sehr grasarmen Ackerbrache in dieser Studie zu suchen ist, könnten Ergebnisse einer eventuellen Fortführung des Versuches bis in die Phase zunehmender Etablierung mehrjähriger Gräser (in Bad Lauchstädt etwa ab 4. –5. Jahr) zeigen. Studien, die Insekten in ihrer Gesamtheit ausschließen (siehe Zusammenstellung in Kap. 4), untersuchen letztlich das Ergebnis zweier verschiedener Mechanismen. Dieser Aspekt gewinnt an Bedeutung, wenn man Ergebnisse verschiedener Studien mit unterschiedlichen Ausschlußtechniken vergleicht (siehe Kap. 4).

Die Ergebnisse vorliegender Arbeit belegen, daß Bodeninsekten entscheidend die Pflanzengemeinschaften auch hochproduktiver Standorte beeinflussen können. Trotz der vergleichsweise geringen Anzahl an Studien zum Einfluß phytophager Wirbelloser auf die Dynamik und Struktur von Pflanzengemeinschaften, stellen sich die bisherigen Ergebnisse als sehr vielfältig und (verglichen mit den Kenntnissen zum Einfluß herbivorer Wirbeltiere) weniger vorhersehbar dar. Besonders aber in der Ökologie trophischer Interaktionen wird seit langem die Notwendigkeit betont, zu einer höheren Vorhersagbarkeit der zu beobachtenden Effekte zu gelangen (Paine 1980). Es besteht daher Bedarf an weiteren vergleichbaren Langzeitexperimenten unter den verschiedensten Standortbedingungen. Diese und weitergehende Untersuchungen zur mechanistischen Basis der beobachteten Effekte können erheblich zum Verständnis allgemeiner Zusammenhänge beitragen.

Kapitel 2

Fraßpräferenzen generalistischer Herbivorer, funktionale Blattmerkmale und artspezifische Reaktionen auf den Insektausschluß

2.1. Einleitung

Untersucht man die Interaktion zwischen phytophagen Insekten und Pflanzen, so stellt sich die Frage nach dem funktionalen Hintergrund der beobachteten Muster und Effekte sowie nach ihren Konsequenzen für die Entwicklung der betrachteten Lebensgemeinschaft. Verbindungen zwischen den beobachteten Zusammenhängen und ökologischen Merkmalen der Arten aufzuzeigen und daraus eine Relevanz für die Dynamik und Struktur einer Artengemeinschaft bzw. eines Ökosystems abzuleiten, ist daher von besonderem Interesse. Viele Prozesse, die vordergründig nicht unmittelbar miteinander in Verbindung stehen, lassen sich so auf einige Parameter mit einer Schlüsselfunktion zurückführen (Weiher et al. 1999). Das trifft insbesondere zu, wenn Qualität und Quantität einer Ressource von einzelnen Kompartimenten des Ökosystems nachhaltig verändert werden (Bardgett et al. 1998).

Pflanzenarten unterscheiden sich bezüglich vieler ökologischer Merkmale wie Wachstumsraten, Allokationsmuster, Nährstoffaufnahme und -retention sowie hinsichtlich der Menge und Qualität der produzierten Streu. Viele mit diesen Merkmalen in Verbindung stehende Parameter werden als wesentliche Faktoren für den selektiven Fraß pflanzlichen Gewebes durch Herbivore gewertet. Demnach bevorzugen Phytophage Pflanzen mit hohen Wachstumsraten, niedrigem Kohlenstoff- und hohem Stickstoffgehalt (Griffin et al. 1998, Hartley & Jones 1997, Mattson 1980, Strong et al. 1984). Ähnlich wie der Fraß an lebenden Blättern wird auch der Streuabbau zu einem großen Maße von funktionalen Eigenschaften der Pflanzenart bestimmt. Ein Einfluß auf Streuabbauraten wird ebenfalls dem Gehalt an Kohlenstoff (z.B. Stohlgren 1988) und Stickstoff in den Blättern (z.B. Cornelissen & Thompson 1997, Berg et al. 1996, Gallardo & Merino 1999) bzw. dem Verhältnis beider Elemente zueinander (z.B. Melillo et al. 1982, Swift et. al. 1979) zugesprochen. Dabei beschleunigt ein höherer Anteil an Nährstoffen und ein niedrigerer Anteil an Kohlenstoffverbindungen im seneszenten Gewebe den Abbau. Ein Zusammenhang zwischen Herbivorenpräferenz und der Zersetzungsraten der Streu der entsprechenden Pflanzenarten ist daher naheliegend, auch wenn einzelne Parameter zwischen seneszenten und lebenden Gewebe stark variieren können, z.B. durch artspezifische Nährstoffresorptionsraten (z.B. Aerts 1996). Grime et al. (1996) zeigten experimentell, daß die Streuabbaurate und die Präferenz generalistischer

Herbivore für eine bestimmte Pflanzenart über ein breites Spektrum an Gefäßpflanzen eng miteinander verknüpft sind. Herbivorie-Abwehrmechanismen im Pflanzenreich mögen daher von hoher Bedeutung für den Ressourcencyklus in Ökosystemen sein.

Herbivore können die Artenzusammensetzung und die Dominanzstruktur von Pflanzengemeinschaften verändern (siehe Kap. 1). Eine einfache Erklärung für die in vorliegender Untersuchung (Kap. 1) beobachteten Veränderungen im Artengefüge der Pflanzengemeinschaft der Ackerbrache ist, daß sich die Verschiebung der Abundanzen einzelner Pflanzenarten mit einem unterschiedlichen starken Herbivorendruck erklären läßt (z.B. Fraser & Grime 1997, 1999b). Dieser Herbivorendruck sollte das Resultat mehrerer, die Eignung der Pflanze als Nahrung bestimmender Merkmale sein, die sich in einer unterschiedlich starken Präferenz durch generalistische Herbivoren ausdrücken. Bei einem möglichen Zusammenhang zwischen Herbivorenpräferenz und Streuabbau mag also Herbivorie in einer Pflanzengemeinschaft zu einem höheren Anteil wenig konsumierter Pflanzen und damit einer Akkumulation schwerer abbaubarer Biomasse führen (Pastor & Cohen 1997). Da der Streuabbau einen wichtigen Schlüsselprozeß des Nährstoffzyklusses darstellt, erlangten potentielle Folgen dieses Zusammenhangs in den letzten Jahren vermehrt Beachtung (Bardgett et al. 1998, Pastor & Cohen 1997).

Die wenigen Untersuchungen zu Herbivorenpräferenz, Streuabbauraten und Änderung der Artenzusammensetzung aufgrund eines Herbivoreneinflusses liefern bisher weitgehend unabhängig voneinander ab. Der direkte Nachweis einer Relevanz für eine natürliche Pflanzengemeinschaft ist daher bisher nicht gegeben. Auch die jeweilige Beziehung zu funktionalen Artmerkmalen ergab sich immer aus separaten Untersuchungen. Dabei sind Parameter wie die spezifische Blattfläche, der Wassergehalt des lebenden Gewebes und der Gehalt an Stick- und Kohlenstoff relativ gut untersuchte Merkmale, nicht zuletzt wegen der angenommenen bzw. nachgewiesenen Verbindung zu physiologischen (siehe Quellenangaben in Garnier et al. [1997]) und ökologisch bedeutsamen Artmerkmalen der Pflanzen (Weiher et al. 1999). Insbesondere besteht eine enge Beziehung zur relativen Wachstumsrate. Ähnlich wie bei Studien über den Zusammenhang verschiedener Gewebemerkmale (Quellen in Garnier et al.[1997]) besteht aber auch hier die Möglichkeit, daß die ermittelten Zusammenhänge besonders stark oder überhaupt erst nachweisbar werden, wenn Vergleiche über ein breites taxonomisches bzw. funktionelles Spektrum an Arten angestellt werden (z.B. Cornelissen 1996, Cornelissen et al. 1999, Grime et al. 1996, Pérez-Harguindeguy et al. 2000). Eine Pflanzengemeinschaft zeichnet sich jedoch häufig durch einen großen Anteil ökologisch und funktionell recht ähnlicher Arten aus. Im Mittelpunkt vorliegender Untersuchung stand daher die Frage, ob die genannten Zusammenhänge in einem Artenspektrum einer Pflanzengemeinschaft nachvollziehbar sind und ob ein unterschiedlicher Herbivorendruck auf die einzelnen Pflanzenarten zu einer vorhersehbaren Veränderung dieser Pflanzengemeinschaft führt, die ebenso Folgen für die Ressourcendynamik im Ökosystem haben mag. Es sollten daher folgende Fragen geklärt werden:

- (1) Bestehen zwischen den Pflanzenarten der Ackerbrache deutliche Unterschiede bezüglich Ihrer Präferenz durch generalistische Herbivore?

-
- (2) Besteht auch im ökologisch und funktionell ähnlichen Pflanzenartenspektrum eines Standortes ein Zusammenhang zwischen der Präferenz durch Generalisten und der Streuabbaurate?
 - (3) Welche Pflanzen- und Blatteigenschaften stellen die Basis für die Variabilität von Zersetzbarkeit und Herbivorenfraß dar?
 - (4) Ist die in der Folge des Herbivorenausschlusses beobachtete Verschiebung im Artengefüge der Pflanzengemeinschaft (Kap. 1) eine einfache Funktion des selektiven Frasses generalistischer Herbivoren an den Pflanzenarten?

Nach Felsenstein (1985), Harvey & Pagel (1991) und Silvertown & Dodd (1996) mag der Zusammenhang zwischen funktionalen Artmerkmalen eher durch phylogenetische als ökologische Faktoren bestimmt sein. In Bezug auf Blattmerkmale von Pflanzen wie Zersetzbarkeit und Herbivorenpräferenz kann dies auf die relativ hohe Einheitlichkeit spezifischer Sekundärstoffe in Pflanzentaxa zurückzuführen sein (Hegnauer & Hegnauer 1962-1992). Unterstrichen wird dies durch die Tatsache, daß verwandte Insektenarten häufig ebenfalls verwandte Pflanzentaxa als Wirtspflanzen nutzen (Futuyama & Mitter 1996, Ward et al. 1995). Der Einfluß phylogenetischer Effekte auf die unter den Fragestellungen 1 bis 4 ermittelten Zusammenhänge sollte daher untersucht werden.

2.2. Material und Methoden

2.2.1. Fraßtests

Experimentelles Design

Um ein generelles Maß für den selektiven Fraß generalistischer Herbivorer an den Pflanzenarten zu erhalten, wurden zwei unabhängige Versuchsreihen mit taxonomisch weit auseinander stehenden Arten als Konsumenten durchgeführt. Der Netzschnegel (*Deroceras reticulatum* [O.F. MÜLLER, 1774] [Mollusca: Agriolimacidae]) ist ein generalistischer Herbivorer und in Mitteleuropa weit verbreitet. Adulti dieser Art wurden auf Altbrachen des Versuchsgeländes in Bad Lauchstädt unter eigens ausgelegten Kartons gesammelt. Larven des omnivoren Heimchens (*Acheta domesticus* [L., 1758] [Ensifera: Gryllidae]) wurden bei einem kommerziellen Züchter erworben.

Voll entfaltete, nicht-seneszente Blätter adulter Pflanzen wurden Anfang Juli 1999 im unmittelbaren Bereich des Untersuchungsfeldes gesammelt. Einbezogen wurden 20 der häufigsten Pflanzenarten der Ackerbrache (Tab. 2.1). Die Blätter wurden leicht mit destillierten Wasser befeuchtet und in geschlossenen Polyethylen-Beuteln für wenige Stunden im Kühlschrank gelagert.

Für die Dauer des Versuches und der einwöchigen Vorbereitungszeit waren die eher nachtaktiven Tiere in Klimaschränken unter Kurztagbedingungen (Licht-/Dunkelrhythmus 8h/16h mit 22°C/25°C [Heimchen] bzw. 18°C/20°C [Netzschnegel]) untergebracht. Die Schnecken erhielten eine Woche vor Versuchsbeginn Kopfsalat, die Heimchen zusätzlich Haferflocken. Nach einer Hungerphase von 24 Stunden wurden die Individuen gewogen und in Petrischalen (9 cm Durchmesser) gesetzt. Pro Blatt wurde eine Blattscheibe von 20 mm Durchmesser herausgestanzt und unter feuchte-gesättigter Atmosphäre bei 5-7 °C für höchstens 2 Stunden aufbewahrt. Bei Pflanzenarten mit kleinen oder gefiederten Blättern wurde die Anzahl an Blättern zugegeben, die etwa der selben Fläche entsprach. Je 20 - 25 Blattscheiben wurden zur Ermittlung des mittleren artspezifischen Wassergehaltes bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Je zwei Blattscheiben einer Pflanzenart wurden eingewogen und pro Petrischale hinzugegeben. Pro Pflanzenart und Herbivore wurden 10 Petrischalen bestückt ($n = 400$). Zur Aufrechterhaltung der Aktivität der Nacktschnecken wurden die Deckel der Petrischalen bei dieser Art leicht mit Wasser besprüht.

Ermittlung des Fraß-Indexes

Nach 24 Stunden wurden die verbleibenden Blattstückchen aus den Petrischalen entfernt und bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Zur Ermittlung des Lebendgewicht-Trockengewichtverhältnisses der Herbivoren wurden je Art 25 Tiere durch Einfrieren abgetötet und anschließend bei 50 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Beide Größen waren hochsignifikant linear korreliert (*Deroceras reticulatum*: $r^2 = 0,97$; $p < 0,001$; *Acheta domesticus*: $r^2 = 0,86$; $p < 0,001$), so daß für weitere Berechnungen das jeweilige Lebendgewicht der Tiere verwendet werden konnte. Die Berechnung des Fraß-Index (FI) erfolgte durch die einfache Verhältnisgleichung:

$$FI = \frac{F}{H} \times 1000$$

mit:

F = Fraß-Index

F = Trockenmasse gefressenes Pflanzengewebe [mg]

H = Herbivoren-Lebendmasse [mg].

Aus den artspezifischen Indizes wurde ein mittlerer Fraß-Index errechnet. Es wird angenommen, daß die Berechnung der konsumierten Trockenmasse über eine Eichung der Frischmasse am Versuchsbeginn mittels eines pflanzenartspezifischen Umrechnungsfaktors geringere Fehlerquellen in sich birgt als die Bestimmung des Herbivorenfrasses über die Veränderung der Blattfläche (z.B. Hendriks et al. 1999) oder gar nur deren visuelle Schätzung (Grime et al. 1996). In Vorversuchen wurden bei jeweils 20 bis 25 Blattscheiben pro Pflanzenart das Verhältnis Frischmasse/Trockenmasse und Blattfläche/Trockenmasse bestimmt. Während ersteres lediglich um 5% schwankte, waren bei gleicher Blattfläche Trockenmasseunterschiede bis zu 30% meßbar. Noch stärker dürften sich bei letzterem Verhältnis die artspezifischen Unterschiede auswirken

(nicht untersucht). Vor allem die Schnecken fraßen im Versuch häufig eher schichtweise als ganze Stücke des Blattes, so daß eine Festlegung der konsumierten Blattfläche (visuell oder gemessen) als ungeeignet erschien.

2.2.2. Streuabbau

Allgemeine Methodik

Für alle Zersetzungsversuche mit pflanzlichen Materialien wurde die sogenannte Streubeutelmethode („*litter bags*“) angewandt. Die Streubeutelmethode ist die am weitesten verbreitete Methode zur Untersuchung der Abbaudynamik in Ökosystemen, berücksichtigt alle an der Zersetzung beteiligten Faktoren, ist methodisch sehr leicht nachvollziehbar und gewährleistet so eine gute Vergleichbarkeit der Ergebnisse verschiedener Studien Gupta & Malik 1999).

Aus Nylongewebe wurden mit Hilfe einer Klebpistole flache taschenförmige Beutel mit einem etwa 12 cm x 8 cm großen Innenraum geklebt. Die Maschenweite des Gewebes betrug 1,55 mm. In Abhängigkeit von der Maschenweite eines Streubeutels können selektiv bestimmte Organismengruppen ausgeschlossen werden und so deren Anteil am Abbauprozeß untersucht werden (Dunger & Fiedler 1997). Die Rankordnung der Abbaugeschwindigkeiten für die einzelnen Pflanzenarten untereinander wird aber durch die Maschenweite nicht beeinflußt (Cornelissen 1996). Die gewählte Weite von 1,55 mm bietet den Vorteil, daß Verluste durch abbrechende Streubestandteile oder kleine Blätter (z.B. *Galium aparine*) weitgehend ausgeschlossen werden, aber auch dem Großteil der Makrofauna Zugang zu dem Material gewährleistet wird. Lediglich für sehr große Regenwürmer oder Asseln dürfte dies nicht zutreffen. Besonders letztere Gruppe konnte auf der Brache bisher nicht nachgewiesen werden.

Artspezifische Streuabbauraten

Die pflanzenartspezifischen Streuabbauraten wurden an seneszenten Blättern von 19 der auf dem Versuchsfeld bzw. benachbarten Brachflächen häufigsten Arten in unmittelbarer Umgebung des Versuchsfeldes weitgehend nach der Methode von Cornelissen (1996) bestimmt. Im Zeitraum Juni bis September 1999 wurden in unmittelbarer Umgebung des Versuchsfeldes frisch senescente Blätter adulter Pflanzen gesammelt. Diese wurden vom Boden aufgelesen oder durch leichtes Schütteln der Pflanzen gewonnen. Von *Galium aparine* wurden mehrere abgestorbene Pflanzen eingesammelt und die Blätter im Labor durch Schütteln und Absammeln gewonnen. Es wurde keine Auswahl bezüglich Form, Farbe oder Größe der Blätter getroffen. Lediglich Blätter mit Anzeichen starker Herbivorie oder Pilzbefalls wurden nicht gesammelt. Es wurden nur vollständige Blätter, also inklusive Petiole bzw. Rhachis verwendet.

Die Streu wurde unmittelbar nach dem Einsammeln im Trockenschrank bei 50°C getrocknet und in offenen Papiertüten bei Raumtemperatur gelagert. Jeweils 6 Teilproben pro Art wurden eingewogen ($1,0 \pm 0,1$ g). Um Verluste durch Bruch zu vermeiden, wurden die einzelnen

Proben mit destillierten Wasser übersprüht. Nach etwa 30 Minuten konnte das nunmehr wieder geschmeidige Blattmaterial verlustfrei in den Streubeuteln verpackt werden.

Im unmittelbaren Umfeld des Versuchsfeldes (Kap. B) wurde Anfang September 1999 eine Teilfläche der Brache gemulcht. Ein 2 m x 10 m großes Versuchsbeet wurde abgesteckt und mit einer etwa 20 cm hohen Schicht aus gehäckselten Mulchmaterial bedeckt. Nach zwei Wochen wurden die wenigen unter dieser Schicht keimenden Pflanzen entfernt und die Streuproben in einer vollständig randomisierten Anordnung auf den Boden des Beetes ausgebracht und wieder von der Mulchschicht bedeckt.

Nach 8 Wochen wurden die Proben eingesammelt und im Trockenschrank bei 60 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Anheftende Bodenpartikel und Tiere wurde mittels eines weichen Pinsels entfernt. Die Makrofauna in den Streuproben bestand ganz überwiegend aus Collembolen und Milben. Weniger häufig waren Käferlarven oder Oligochaeten zu finden.

Die Streuabbaurate wurde als prozentualer Verlust an Trockenmasse nach 8 Wochen Zersetzung im Freiland definiert.

2.2.3. Funktionale Blattmerkmale

Ebenso wie für die Fraßversuche wurden für die folgenden Untersuchungen nur voll entfaltete, nicht seneszente Blätter normaler Wuchsform verwendet.

Der spezifische Wassergehalt wurde an jeweils 20 bis 25 Blattproben pro Art ermittelt und als prozentualer Gewichtsverlust nach dem Trocknen bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz errechnet. Alle Blattproben wurden zuvor mit destillierten Wasser besprüht, um eine vollständige Rehydrierung nach wenigen Stunden zu erreichen (Weiher et al. 1999).

Die spezifische Blattfläche (‘*specific leaf area*’ – SLA) wurde als Quotient aus Blattfläche und Trockengewicht errechnet und an jeweils 10 bis 12 Blättern pro Art ermittelt. Die Blattfläche wurde dabei mit Hilfe des LI-3000 Area Meters (LI-COR inc., Lincoln, Nebraska, USA) ausgemessen. Die Ermittlung der Blattfläche beschränkten sich dabei auf eine Seite der Blätter (siehe Diskussion in Weiher et al. [1999]).

Lebende Blätter und Streuproben wurden bei 60°C getrocknet und in einer Mühle staubfein gemahlen. An jeweils drei Teilproben der artweise zusammengefaßten Proben wurden die Gesamtgehalte an Stick- und Kohlenstoff mit einem Elementar Vario EL element analyser (elementar Analysengeräte GmbH, Hanau, BRD) ermittelt.

2.2.4. Statistische Auswertung

Alle Daten wurden auf Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnoff-Test) und Varianzhomogenität (Levene-Test) getestet (SPSS 10.0.6). Die Fraß-Indizes und errechnete Verhältniswerte erfüllten

die Bedingung der Varianzhomogenität besser als log-transformierte Daten und gingen untransformiert in die Analyse ein. Alle Prozentwerte wurden winkeltransformiert ($\arcsin\sqrt{x}$).

Der Zusammenhang zwischen Fraß-Index, Streuabbauraten und Blattmerkmalen wurde als Pearson'scher Korrelationskoeffizient ermittelt. Der Einfluß der Pflanzenart auf die Konsumtion wurde herbivorenspezifisch mittels einfaktorieller ANOVA getestet, ebenso der Vergleich der gebildeten Präferenzgruppen bezüglich ihrer Streuabbauraten. Als Post-hoc-Test bezüglich der Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzenarten bzw. Artengruppen kam der Newman-Keuls-Test zur Anwendung (Underwood 1997).

Die Beziehung zwischen den Behandlungseffekten im Feldexperiment (Jahresmittelwerte der gemessenen Berührungen pro Pflanzenart und Parzelle [siehe Kap. 1]) und Fraß-Index wurde mittels linearer Regressionsanalyse getestet. Nur sehr selten im jeweiligen Jahr mittels Nadelmessung erfaßte Pflanzenarten wurden nicht berücksichtigt.

2.2.5. Phylogenetische Korrektur

Mögliche Einflüsse der Phylogenie auf die Zusammenhänge zwischen Herbivorenpräferenz, Streuabbau und Blattmerkmalen wurde nach der Methode der phylogenetisch unabhängigen Kontraste (Harvey & Pagel 1991) und mittels des CAIC-Algorithmus (Purvis & Rambaut 1995) getestet. Die verwendete Phylogenie beruht zu möglichst großen Teilen auf molekularen Informationen (Dodd et al. 1999). Innerhalb der Pflanzenfamilien mit mehreren Arten im Experiment wurde der molekulare Stammbaum der Autoren Jansen et al. (1990) und Bremer (1994) für die Asteraceae sowie Warwick & Black (1997) für die Brassicaceae verwendet. Waren keine molekularen Daten verfügbar, wurde die traditionelle Taxonomie auf den Ebenen von Tribus, Subtribus, Gattung, Untergattung, Sektionen, Untersektionen, Serie und Aggregat verwendet (Tutin et al. 1964, Hegi 1939).

Die phylogenetischen Kontraste wurden mittels Regression durch den Nullpunkt (Harvey & Pagel 1991, Silvertown & Dodd 1996) getestet.

2.2. Ergebnisse

2.3.1. Fraßtest

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse des Fraßexperimentes findet sich in Tab. 3.1. Im Präferenzverhalten der Arten *Deroceras reticulatum* und *Acheta domesticus* bestehen zum Teil recht deutliche Differenzen, besonders in Hinsicht auf die bevorzugten Pflanzenarten. Dennoch lassen sich unter anderem die Arten der Gattung *Sonchus* als generell „schmackhaft“ bezeichnen, während die Arten *Solidago canadensis*, *Epilobium adnatum* und *Conyza canadensis* als generell „unschmackhaft“ gelten können. Entsprechend korrelieren die Fraß-Indizes der beiden

Tab. 2.1: Herbivorenspezifischer Fraß-Index (FI; Mittelwert ± Standardfehler) und mittlerer Fraß-Index (FI-gesamt) der untersuchten Pflanzenarten (Rangfolge).

<i>Acheta domesticus</i>			<i>Deroceras reticulatum</i>			gesamt	
Art	FI	± SF	Art	FI	± SF	Art	FI
<i>Fallopia convolvulus</i>	5,16	1,19	<i>Sonchus asper</i>	1,71	0,36	<i>Fallopia convolvulus</i>	2,84
<i>Sonchus oleraceus</i>	4,28	1,08	<i>Polygonum lapathifolium</i>	1,52	0,34	<i>Sonchus asper</i>	2,65
<i>Sonchus asper</i>	3,59	1,06	<i>Descurainia sophia</i>	1,49	0,20	<i>Sonchus oleraceus</i>	2,60
<i>Taraxicum officinalis</i>	3,46	0,68	<i>Cirsium arvense</i>	1,49	0,23	<i>Taraxicum officinalis</i>	2,40
<i>Atriplex nitens</i>	2,59	0,43	<i>Sisymbrium loeselii</i>	1,39	0,35	<i>Descurainia sophia</i>	1,83
<i>Descurainia sophia</i>	2,17	0,20	<i>Taraxicum officinalis</i>	1,35	0,25	<i>Atriplex nitens</i>	1,72
<i>Galium aparine</i>	2,17	0,47	<i>Sonchus oleraceus</i>	0,92	0,35	<i>Cirsium arvense</i>	1,59
<i>Lactuca serriola</i>	2,12	1,14	<i>Atriplex nitens</i>	0,84	0,15	<i>Sisymbrium loeselii</i>	1,56
<i>Polygonum lapathifolium</i>	2,12	0,47	<i>Polygonum aviculare</i>	0,84	0,32	<i>Lactuca serriola</i>	1,41
<i>Sisymbrium loeselii</i>	1,74	0,63	<i>Lactuca serriola</i>	0,70	0,39	<i>Stellaria media</i>	1,13
<i>Cirsium arvense</i>	1,70	0,57	<i>Amaranthus retroflexus</i>	0,66	0,49	<i>Polygonum lapathifolium</i>	1,03
<i>Stellaria media</i>	1,63	0,38	<i>Stellaria media</i>	0,62	0,61	<i>Galium aparine</i>	1,00
<i>Chenopodium album</i>	1,47	0,44	<i>Fallopia convolvulus</i>	0,53	0,42	<i>Amaranthus retroflexus</i>	0,97
<i>Conyza canadensis</i>	1,30	0,12	<i>Fumaria officinale</i>	0,48	0,19	<i>Chenopodium album</i>	0,95
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1,28	0,27	<i>Chenopodium album</i>	0,42	0,20	<i>Fumaria officinale</i>	0,79
<i>Polygonum aviculare</i>	1,22	0,62	<i>Tripleurosp. maritimum</i>	0,36	0,07	<i>Polygonum aviculare</i>	0,49
<i>Fumaria officinale</i>	1,10	0,91	<i>Solidago canadensis</i>	-0,15	0,43	<i>Tripleurosp. maritimum</i>	0,27
<i>Epilobium adnatum</i>	0,22	0,32	<i>Galium aparine</i>	-0,17	1,04	<i>Conyza canadensis</i>	0,04
<i>Tripleurosp. maritimum</i>	0,17	0,46	<i>Epilobium adnatum</i>	-0,39	0,21	<i>Epilobium adnatum</i>	-0,08
<i>Solidago canadensis</i>	-0,02	0,11	<i>Conyza canadensis</i>	-1,21	0,12	<i>Solidago canadensis</i>	-0,09

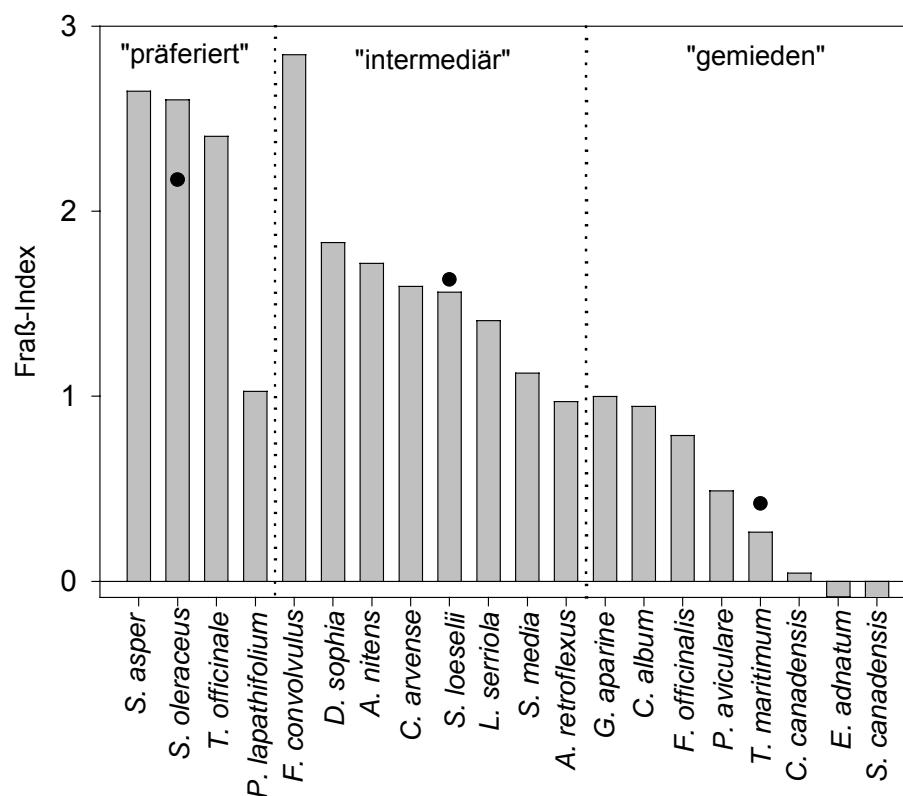


Abb. 2.1: Einteilung der untersuchten Pflanzenarten in Präferenzklassen entsprechend ihrer Fraß-Indizes (Einteilung in homogene Gruppen mittels Newman-Keuls-Test; siehe Text). Schwarze Punkte markieren die Klassenmittelwerte.

Herbivorenarten miteinander ($r^2 = 0,21$, $p = 0,04$). Andere Präferenzen waren eher artspezifisch ausgeprägt. So zeigte *Acheta domesticus* im Gegensatz zu *Deroceras reticulatum* eine ausgeprägte Bevorzugung von *Fallopia convolvulus*. Mittels dieser Resultate können die Pflanzenarten in Anlehnung an Hendriks et al. (1999) in drei Präferenzgruppen eingeteilt werden. Danach wird eine Art generell als „präferiert“ bezeichnet, wenn sie bei beiden Herbivoren zu der Gruppe der am stärksten präferierten Pflanzenarten (Newman-Keuls-Test; $p > 0,05$) zählte. Eine Art wird generell als „gemieden“ bezeichnet, wenn sie bei beiden Herbivoren zu der Gruppe der am stärksten gemiedenen Pflanzenarten zählte. Arten, die sich keiner dieser beiden Gruppen zuordnen lassen, werden als hinsichtlich ihrer Bevorzugung durch Herbivore „intermediär“ bezeichnet. Die Zuordnung der Arten zu diesen Gruppen ist aus Abb. 2.1 ersichtlich. Die überproportional starke Bevorzugung einer Pflanzenart durch einen Herbivoren bei gleichzeitig wenig starken Fraß durch die andere Art resultiert allerdings z.B. in der Einordnung einer Art in die „intermediäre“ Gruppe trotz hohem mittleren Fraß-Index (*Fallopia convolvulus*).

2.3.2. Streuabbau

Die mittleren Streuabbauraten finden sich als prozentualer Verlust an Trockenmasse für alle Arten in Abb. 3.2 dargestellt. Die Einbeziehung der Ausgangstrockenmasse der Wiederholungen als Kovariable leistete hier keinen signifikanten Beitrag zur Erklärung der beobachteten Varianz und wurde in der Analyse nicht berücksichtigt (ANCOVA; $p > 0,3$). Die Spannbreite der beobachteten Werte für die einzelnen Arten ist sehr hoch. Der größter Trockenmasseverlust nach 8 Wochen war bei *Sonchus asper* und *Capsella bursa-pastoris* zu verzeichnen (ca. 62 %), während für *Polygonum lapathifolium* und *Solidago canadensis* nur Verluste von 12 bzw. 6 % zu ermitteln waren. Die Abbauraten der weitaus meisten Arten finden sich staffeln sich vergleichsweise dicht im Bereich von 25 bis etwa 40 % der Ausgangstrockenmasse.

2.3..3 Blattmerkmale und Fraß-Index

Die artspezifischen Blattmerkmale sind in Tab. 3.2 wiedergegeben. Es fällt auf, daß der Gehalt an Stickstoff lediglich um den Faktor 2 variiert (Minimum: 2,06 %, Maximum: 4,26%) und der Kohlenstoffgehalt ebenfalls nur um relativ wenig Prozentpunkte schwankt (Minimum: 35,5 %, Maximum: 43,8 %). Dennoch sind im Verhältnis der beiden Elemente zueinander deutliche Unterschiede auszumachen. So weist *Solidago canadensis* gleichzeitig den niedrigsten N- und den höchsten C-gehalt auf, woraus ein C/N-Verhältnis von 21,3 resultiert. Die Blätter von *Atriplex nitens* dagegen liefern den Minimalwert von 8,7. Die Werte des Wassergehaltes bewegen sich im relativ engen Bereich von 66,9 % (*Solidago canadensis*) bis 89,5 % (*Stellaria media*). Deutlicher sind die Unterschiede im Bezug auf die spezifische Blattfläche (*Tripleurospermum maritimum*: 6,87 mm²/mg; *Sonchus asper* 29,0 mm²/mg). Für alle untersuchten Parametern bestehen wenigstens marginal signifikante Beziehungen zum Fraß-Index (Tab. 2.3). Diese Zusammenhänge stimmen mit der

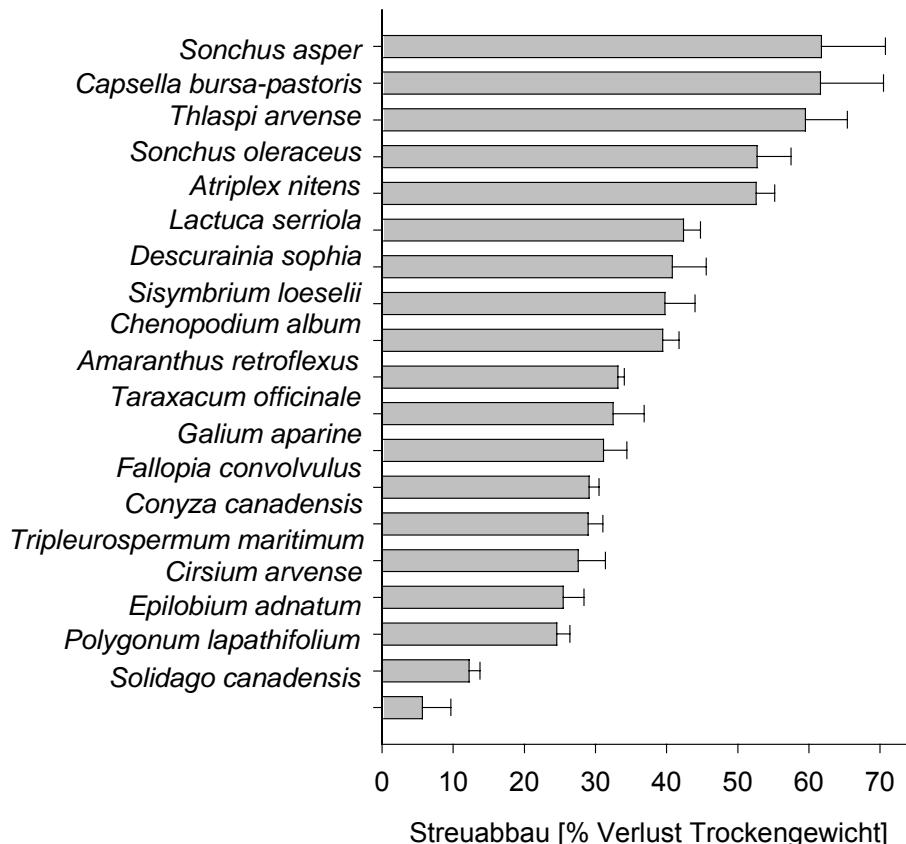


Abb. 2.2: Artspezifische Streuabbauraten für Pflanzenarten der Ackerbrache dargestellt als Trockenmasseverlust (Mittelwert ± Standardfehler) nach 8 Wochen im Freiland.

Tab. 2.2: Funktionale Blatt- und Streumerkmale der untersuchten Pflanzenarten. Gegeben sind die Mittelwerte (n=20-25) für den Blattwassergehalt, die spezifische Blattfläche (SLA), der Stickstoff- (N) und Kohlenstoffgehalt (C) sowie das Verhältnis beider Elemente (C/N). - = nicht ermittelt.

Art	Wassergehalt [%]	SLA [mg/mm ²]	Blatt N [%]	C [%]	C/N	Streu N[%]	C [%]	C/N
Amaranthus retroflexus	79,6	12,8	3,44	37,7	11,0	1,48	33,8	22,8
Atriplex nitens	79,2	14,9	4,75	41,3	8,7	1,45	35,8	24,7
Capsella bursa-pastoris	-	22,1	3,89	37,0	9,5	1,54	49,1	31,9
Chenopodium album	78,0	13,2	3,78	37,6	9,9	1,42	42,8	30,1
Cirsium arvense	82,4	9,39	2,92	38,8	13,3	1,63	36,9	22,6
Conyza canadensis	74,9	18,1	3,28	43,6	13,3	1,35	38,2	28,3
Descurainia sophia	73,7	14,0	4,26	41,9	9,8	1,21	39,2	32,4
Epilobium adnatum	75,2	16,8	2,48	42,2	17,0	1,70	33,2	19,5
Fallopia convolvulus	79,8	14,7	3,63	38,0	10,5	1,24	34,5	27,8
Fumaria officinale	84,3	11,1	3,22	39,8	12,4	-	-	-
Galium aparine	73,8	10,7	2,51	39,2	15,6	1,91	39,9	20,9
Lactuca serriola	83,1	18,3	2,80	41,4	14,8	1,71	39,8	23,3
Tripleurosperm. maritimum	81,9	6,87	2,22	43,0	19,4	1,37	43,2	31,5
Polygonum aviculare	73,9	17,4	3,91	41,9	10,7	1,51	39,5	26,2
Polygonum lapathifolium	78,2	19,7	3,31	40,5	12,2	1,41	37,3	26,5
Sisymbrium loeselii	80,2	23,5	3,59	40,2	11,2	1,24	32,7	26,4
Solidago canadensis	66,9	13,3	2,06	43,8	21,3	0,67	42,9	64,0
Sonchus asper	85,8	29,0	3,29	40,0	12,2	1,84	38,5	20,9
Sonchus oleraceus	86,2	19,8	3,43	42,6	12,4	1,7	41,6	24,5
Stellaria media	89,5	7,15	4,11	37,6	9,1	-	-	-
Taraxacum officinale	79,0	25,4	2,77	35,5	12,8	0,96	36,8	38,3
Thlaspi arvense	-	9,39	3,42	36,5	10,7	1,55	33,6	21,7

Tab. 2.3: Pearson'scher Korrelationskoeffizient (r) des Zusammenhangs des mittleren und herbivoren spezifischen Fraß-Indexes mit funktionalen Blattmerkmalen. SLA = spezifische Blattfläche.

	gesamt		<i>A. domesticus</i>		<i>D. reticulatum</i>	
	r	p	r	p	r	p
N [%] - Blatt	0,39	0,08	0,38	0,10	0,28	0,23
C [%] – Blatt	-0,45	0,04	-0,38	0,10	-0,40	0,08
C/N – Blatt	-0,52	0,02	-0,49	0,03	-0,38	0,10
SLA [mm ² / mg]	0,45	0,05	0,46	0,04	0,33	0,16
Wasser [%]	0,48	0,03	0,37	0,11	0,46	0,04

Tab. 2.4: Mittelwerte (\bar{x}) der funktionalen Blattmerkmale in Abhängigkeit der Zugehörigkeit zu den einzelnen Präferenzklassen (siehe Abb. 2.1). Unterschiedliche Buchstaben einer Zeile bezeichnen signifikant unterschiedliche Werte (ANOVA; Newman-Keuls-Test, $p < 0,05$). SLA = spezifische Blattfläche.

	„präferiert“		„intermediär“		„gemieden“		$F_{2:14}$	p
Parameter	\bar{x}		\bar{x}		\bar{x}			
N [%] – Blatt	3,2	a	3,6	a	2,7	a	3,66	0,05
C [%] – Blatt	39,9	a	39,8	a	41,6	a	1,08	> 0,30
C/N – Blatt	12,5	a	11,3	a	16,1	b	4,88	0,02
SLA [mm ² / mg]	23,5	a	15,4	b	13,1	b	7,14	0,007
Wasser [%]	82,3	a	79,7	ab	75,1	b	4,13	0,04

Ausgangserwartung überein, daß diese Merkmale Rückschlüsse auf das Herbivoren-Abwehrpotential der Pflanzenarten zulassen. Besonders deutlich sind die beobachteten Beziehungen für den mittleren Fraß-Index. Die Richtung des Einflusses stimmt bei den einzelnen Herbivoren-Arten überein, allerdings reichen hier die funktionalen Blattmerkmale seltener zur Erklärung eines signifikanten Anteils der Gesamtvarianz aus (Tab. 2.2). Negative Korrelationen wurden mit dem artspezifischen Gehalt an Kohlenstoff und dem C/N-Verhältnis gefunden, positive dagegen mit dem Stickstoffgehalt (marginal signifikant), der spezifischen Blattfläche und dem Wassergehalt der lebenden Blätter.

Vergleicht man die Mittelwerte für die aus den Fraßexperimenten abgeleiteten drei Präferenzklassen (Tab. 2.4), ergibt sich ein grundsätzlich ähnliches Bild. Für die Parameter C/N-Verhältnis, spezifische Blattfläche und Wassergehalt konnten signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Klassen festgestellt werden. Für die Anteile an Stick- und Kohlenstoff war dies (wohl auch zurückzuführen auf den geringen Stichprobenumfang) nicht der Fall. Letztlich ist aber zumindest am Verhältnis der beiden Elemente zueinander ein Effekt ablesbar. Für den Stickstoffgehalt ergibt sich in der einfaktoriellen ANOVA ein signifikanter Effekt der Kategorien, der sich nicht in einer signifikanten Abgrenzung der Gruppen untereinander ausdrückt. Aufgrund der gegenüber Varianzanalysen geringeren statistischen „Power“ multipler Post-hoc-Mittelwertsvergleiche, ist jedoch von einem signifikanten Unterschied zumindest zwischen dem höchsten und niedrigsten Wert auszugehen (Underwood 1997).

2.3.4 Blatt- und Streuparameter und Streuabbau

Der Stickstoffgehalt der Streu betrug artspezifisch zwischen 28 und 69 % der Werte der lebenden Blätter (Tab.2.2). Als ausgesprochen stickstoffarm kann die Streu von *Solidago canadensis* bezeichnet werden (0,67%). Der Kohlenstoffgehalt der Streu konnte dagegen bis auf Werte von 79 % absinken oder bis auf 133 % der Werte der lebenden Blätter ansteigen. Für die Streu von *Solidago canadensis* ergibt sich ein sehr hohes C/N-Verhältnis von 64,0 (zweithöchster Wert *Taraxacum officinale*: 38,3). Ein enger positiver Zusammenhang ergab sich zwischen der Abbaurate der Streu und dem Wassergehalt lebender Blätter einer Pflanzenart sowie zum Stickstoffgehalt (und damit auch eine negative Beziehung zum C/N-Verhältnis) der Streu (Tab. 2.5). Zur spezifischen Blattfläche ergab sich zudem eine marginal signifikant positive Beziehung. Kein Zusammenhang war zwischen der Streuabbaurate und dem Kohlenstoffgehalt der Streu nachweisbar.

Tab. 2.5: Pearson'scher Korrelationskoeffizient des Zusammenhangs zwischen artspezifischer Streuabbaurate und funktionalen Blatt- und Streumerkmalen.

	% Trockenmasseverlust	
	r	p
N [%] – Streu	0,53	0,02
C [%] – Streu	0,19	> 0,30
C/N – Streu	-0,49	0,03
SLA [mm ² / mg]	0,43	0,06
Wasser [%]	0,67	0,003

2.3.5 Zusammenhang zwischen Fraß-Index und Streuabbau

Zwischen dem artspezifischen Fraß-Index und den Abbauraten der untersuchten Pflanzenarten konnte ein enger, hochsignifikant positiver Zusammenhang ($r = 0,62$; $p = 0,008$) nachgewiesen werden (Abb. 3.5). Bemerkenswerterweise war auch dieser Zusammenhang für den mittleren Fraß-Index deutlicher ausgeprägt als für die einzelnen Herbivorenarten (*Acheta domesticus*: $r = 0,52$; $p = 0,03$; *Deroceras reticulatum*: $r = 0,17$; $p = 0,16$).

Obwohl sich bei Betrachtung der Präferenzgruppenmittelwerte der Abbauraten der beobachtete Trend widerspiegelt (präferiert: 39,8 %, intermediär: 37,6 %, gemieden: 26,2 %), ergibt sich hier jedoch kein signifikanter Effekt der Kategorien ($F_{2,14} = 1,5$; $p = 0,26$). Ein Grund dafür ist die Einbeziehung des relativ niedrigen Fraß-Indexes von *Polygonum aviculare* in die Gruppe der präferierten Arten (aufgrund keiner statistisch nachweisbaren Bevorzugung einer anderen Pflanzenart bei einem der beiden untersuchten Herbivoren) bei gleichzeitig sehr niedriger Streuabbaurate.

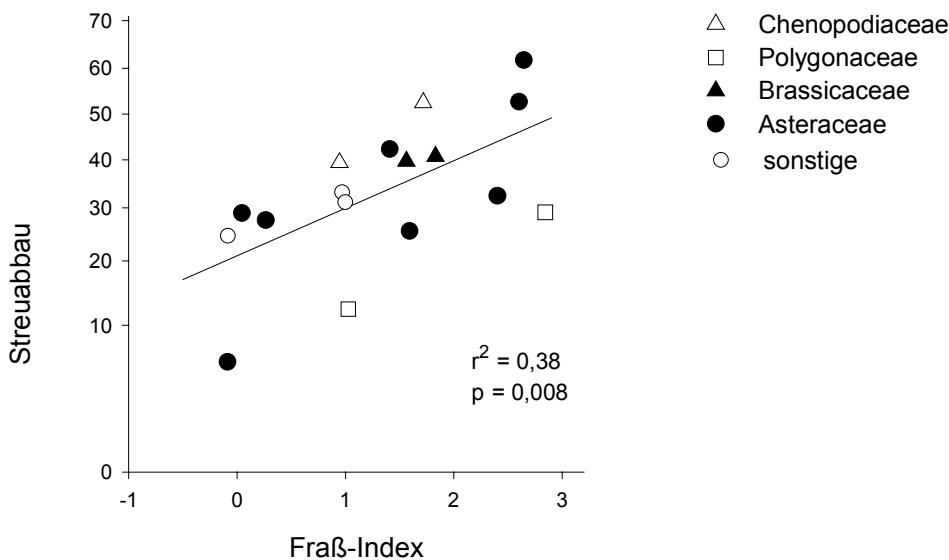


Abb. 2.3: Zusammenhang zwischen artspezifischer Streuabbaurate (winkeltransformierte Skala) und Fraß-Index. Die unterschiedlichen Symbole kennzeichnen die Familienzugehörigkeit der einzelnen Pflanzenarten (siehe Legende). Deren Verteilung gibt keine Hinweise auf phylogenetische Effekte, d.h. näher verwandte Arten zeigen keine grundsätzlich ähnlicheren Werte.

Tab. 2.6: Ergebnisse der linearen Regressionsanalyse zum Einfluß des Herbivorenausschlusses auf die Veränderung der Dichte (mittlere Anzahl Berührungen pro Parzelle) einzelner Pflanzenarten in Abhängigkeit vom Fraß-Index (siehe Abb. 2.5).

1998 (n=11):

Behandlung:		SQ	FG	MQ	F-Wert	p
Blattinsektizid r ² = 0,002	Regression	95,58	1	95,58	0,02	> 0,30
	Residuen	43664,58	9	4851,62		
Bodeninsektizid r ² = 0,024	Regression	1985,89	1	1985,89	0,22	> 0,30
	Residuen	80451, 91	9	8939,10		
beide Insektizide r ² = 0,196	Regression	11087,17	1	11087,17	1,95	0,200
	Residuen	45454,35	9	5681,79		

1999 (n=17):

Behandlung:		SQ	FG	MQ	F-Wert	p
Blattinsektizid r ² = 0,045	Regression	2734,09	1	2734,09	0,70	> 0,30
	Residuen	58569,70	15	3904,65		
Bodeninsektizid r ² = 0,056	Regression	5996,70	1	5996,70	0,89	> 0,30
	Residuen	100714,90	15	6714,33		
beide Insektizide r ² = 0,064	Regression	12085,06	1	12085,06	1,03	> 0,30
	Residuen	176395,44	15	11759,70		

2.3.6 Fraß-Index und Effekte des Herbivorenausschlusses

Die Regressionsanalyse der vom Herbivorenausschluß verursachten durchschnittlichen Veränderung der Anzahl der Berührungen in Abhängigkeit vom Fraß-Index der einzelnen Pflanzenarten erbrachte für keine der Behandlungen in keinem Jahr signifikante Resultate (Abb. 3.4 und 3.5; Tab. 3.6). Lediglich ein leicht negativer Trend in der Beziehung läßt sich mit Ausnahme der Applikation von Blattinsektizid im ersten Jahr ableiten. Vor allem die Streuung der relativen Veränderungen der Dichte der im Fraßversuch wenig konsumierten Pflanzenarten ist sehr stark.

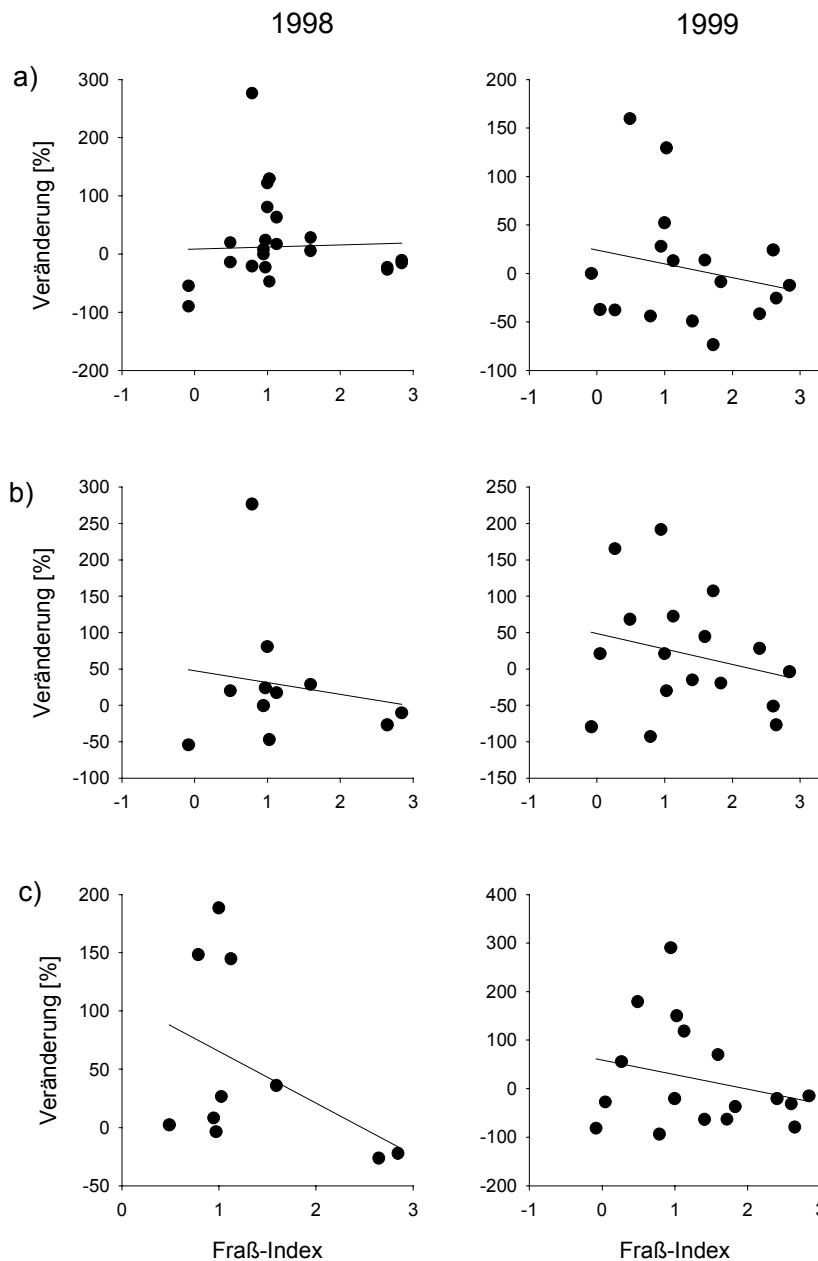


Abb. 2.5: Zusammenhang zwischen der Veränderung der gemessenen Anzahl der Berührungen einzelner Pflanzenarten (Jahresmittelwert pro Parzelle; siehe Kap. 1) und ihren Fraß-Indizes bei der Applikation von **a)** Blattinsektizid, **b)** Bodeninsektizid und **c)** beiden Insektiziden in den ersten zwei Jahren der Sekundärsukzession einer Ackerbrache (siehe Tab. 2.6).

2.3.7. Phylogenetische Aspekte

Aus Abb. 3.5 wird ersichtlich, daß die Merkmale Herbivorenpräferenz und Abbaurate von der Familienzugehörigkeit der Pflanzenarten innerhalb des untersuchten Spektrums weitgehend unabhängig ist. Lediglich in einzelnen Fällen (Brassicaceae) liegen die Werte für die sehr wenigen Arten dicht beieinander. Der Zusammenhang zwischen diesen beiden Parametern blieb daher auch nach phylogenetischer Korrektur hochsignifikant ($F_{1;14} = 9,71$; $p = 0,007$). Dies war auch bei Einzelbetrachtung der funktionalen Blattmerkmale der Fall. Nach der phylogenetischen Korrektur der ermittelten Zusammenhänge ergaben sich daher kaum Veränderungen gegenüber der vergleichenden Methode (Tab. 2.7). Lediglich für die spezifische Blattfläche ergab sich dagegen weder eine signifikante Beziehung zum Fraß-Index noch zur Streuabbaurate.

Tab. 2.7: Vergleich der Ergebnisse zum Zusammenhang zwischen Fraß-Index sowie Streuabbau und Blatt- und Streumerkmalen ausgedrückt als Pearson'scher Korrelationskoeffizient (r) (siehe auch Tab. 2.3) und F-Wert des Tests der phylogenetischen Kontraste mittels Regression durch den Nullpunkt. Signifikanzniveaus sind mit (*) für $p < 0,1$; * für $p < 0,05$ und ** für $p < 0,01$ angegeben. SLA = spezifische Blattfläche.

		Streuabbaurate	Fraß-Index
Wassergehalt [%]	r $F_{1;15}$	0,67* 9,07**	0,48* 3,31*
SLA [mm^2/mg]	r $F_{1;17}$	0,43(*) 2,84	0,45* 0,13
Stickstoffgehalt [%] (Blatt)	r $F_{1;17}$	-	0,39(*) 3,57(*)
Kohlenstoffgehalt [%] (Blatt)	r $F_{1;17}$	-	-0,45* 3,32(*)
C/N-Verhältnis (Blatt)	r $F_{1;17}$	-	-0,52* 6,12*
Stickstoffgehalt [%] (Streu)	r $F_{1;17}$	0,53* 5,74*	-
Kohlenstoffgehalt [%] (Streu)	r $F_{1;17}$	-0,19 0,20	-
C/N-Verhältnis (Streu)	r $F_{1;17}$	-0,49* 5,24*	-

2.4. Diskussion

Einfluß funktionaler Blattmerkmale auf Herbivorenfraß und Streuabbau

In der vorliegenden Untersuchung sollten Verbindungen vom potentiellen Herbivorendruck zu ökosystemrelevanten Eigenschaften und ökologischen Parametern der Pflanzenarten aufgezeigt werden. Dabei war es wichtig, diese Zusammenhänge innerhalb des Artenspektrums einer bestimmten sukzessionalen Stufe herauszustellen. Dadurch sollten Vergleiche über ein breites Spektrum an Lebensformen und anderer funktionaler Klassifikationen vermieden werden, um eine Relevanz für ein bestimmtes Entwicklungsstadium der Vegetation (in diesem Falle eine frühe Ackerbrache) in den Mittelpunkt zu stellen.

Die Fraßintensität zweier generalistischer Herbivorer variierte sehr stark innerhalb des untersuchten Pflanzenartenspektrum und deutet auf eine unterschiedlich stark ausgeprägte Eignung der Art als Nahrungspflanze hin. Das Investment einer Pflanze in morphologische und chemische Abwehrmechanismen ist mit Intensität und Dauer, mit der eine Art potentiell der Herbivorie ausgesetzt ist, eng verbunden (Reader & Southwood 1981). Dieses räumliche und zeitliche „Fenster“ ist bei frühsukzessionalen annuellen Arten besonders klein. Diese Arten weisen daher in der Regel nur wenig Abwehrmechanismen auf und werden generell von generalistischen Herbivoren präferiert (Briner & Frank 1998, Cates & Orians 1975, Feeny 1976, Reader & Southwood 1981, Rhoades & Gates 1976). Ähnlich allerdings wie in der Studie von Reader & Southwood (1981) zeigen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, daß dieser Fraßdruck auch innerhalb der Arten einer sukzessionalen Stufe bzw. Lebensform erheblich variieren kann.

In den frühen Phasen der Sukzession überwiegen innerhalb der phytophagen Insektengemeinschaften die Generalisten (Brown 1986, Brown & Southwood 1987, Mortimer et al. 1998, Siemann et al. 1999), so daß für die von diesen präferierten Pflanzen von einem erhöhten Herbivorendruck im Freiland ausgegangen werden kann. Jede generalistische Herbivorenart ist in ihrem Fraßverhalten aber immer mehr oder weniger selektiv, so daß die Einbeziehung mehrerer, sich taxonomisch möglichst fern stehender Arten dazu beitragen kann, die beobachteten Muster zu entzerrn und verlässlichere Rückschlüsse auf den Fraßdruck im Freiland zu ziehen (Grime et al. 1996). Die visuelle Schätzung des artspezifischen Herbivorendruckes anhand von Fraßschäden im Freiland erwies sich dagegen als wenig tauglich (eigene Erfahrungen, Carson & Root 1999, Southwood et al. 1986).

Die Tatsache, daß selbst ausgesprochen polyphage Konsumenten sehr stark zwischen den angebotenen Pflanzenarten diskriminieren, unterstreicht die Bedeutung von Präferenz- und Fraßindizes als Maß für pflanzenartspezifische Abwehrmechanismen. Im untersuchten Pflanzenartenspektrum bedingen diese offensichtlich auch die Abbaubarkeit des Pflanzengewebes. So waren Fraß-Index und Streuabbaurate miteinander korreliert und zeigten prinzipiell gleichgerichtete Abhängigkeiten von funktionalen Blattmerkmalen.

Der Abbau pflanzlicher Streu wird hauptsächlich durch drei Faktoren kontrolliert: Streuqualität, Klima sowie Abundanz und Zusammensetzung der Zersetzungsgemeinschaft. Diese Komponenten

wirken auf räumlich und zeitlich unterschiedlichen Skalen, wobei das Klima vor allem auf regionaler und die Streuqualität auf lokaler Basis den dominierenden Einfluß ausübt (Peréz-Harguindeguy et al. [2000] und Referenzen darin). Ein Teil der Variabilität des Gehaltes an Stick- und Kohlenstoff kann auch auf Umwelteinflüsse zurückgeführt werden, so z.B. Bodenfruchtbarkeit, CO₂-Gehalt der Atmosphäre und Temperatur (Cotrufo et al. 1998, Couteaux 1999, Dury et al. 1998, Holland et al. 1992, Murray et al. 1996, Vitousek 1998, Wait et al. 1998). Sowohl die Herbivorenpräferenz als auch die Streuabbaurate beinhalten daher eine standortspezifische Komponente. Es wird also deutlich, daß die Parameter, die häufig als „Artmerkmale“ interpretiert werden, als Kombination endogener Effekte und dem Einfluß der Umwelt gewertet werden müssen. Eine hohe Verfügbarkeit von Nährstoffen führt so z.B. zu einem hohen Stickstoffgehalt in den Blättern einer Art. Es erscheint zumindest möglich, daß eben solche Effekte Untersuchungen zu „Schmackhaftigkeit“ und Streuabbaurate einer regionalen Flora, bei denen Blatt- und Streuproben der Arten oft an separaten Standorten gesammelt wurden (z.B. Grime et al. 1996), nachhaltig beeinflussen können.

In vorliegender Arbeit konnte der positive Einfluß des Stickstoffgehaltes auf den Fraß-Index als auch auf den Streuabbau nachgewiesen werden. Der Kohlenstoffgehalt scheint für den Herbivorenfraß sogar noch eine vergleichsweise wichtigere Rolle zu spielen, wogegen der Streuabbau von diesem unbeeinflußt blieb. Das Verhältnis beider Stoffe zueinander ist für beide untersuchten Parameter eine wichtige Einflußgröße. Tatsächlich ist ein niedriger Stickstoffgehalt häufig mit einem hohen Lignin-Gehalt korreliert (Waring et al. 1985), so daß es hier schwer ist, die Effekte der einzelnen Variablen zu trennen. Im untersuchten Pflanzenspektrum ist dies (geht man von Kohlenstoff als Maß für eine Lignifizierung aus) allerdings nicht der Fall ($r = -0,28$; $p = 0,21$), so daß von einer Limitation des Herbivorenfrasses sowohl durch einen niedrigen Stickstoff-, als auch einen hohen Kohlenstoffgehalt ausgegangen werden kann. Generell haben langsam wachsende Pflanzen nährstoffarme Standorte höhere Gehalte an kohlenstoffbasierten Sekundärstoffen (Coley et al. 1985, Hartley & Jones 1997) und gelten daher als besser gegen Herbivore geschützt. Offensichtlich wirkt sich aber die Variabilität des Kohlenstoffgehaltes im Gewebe von Pflanzen eines Standortes ebenso modifizierend auf das Fraßverhalten aus.

Die Korrelation zwischen dem Initialgehalt der Streu an Stickstoff und der Abbaurate erlaubt es, Rückschlüsse auf die Zersetzungsgemeinschaft zu ziehen. Die grundsätzliche Abhängigkeit vom C- und N-Gehalt läßt auf einen höheren Einfluß von Bakterien bzw. Pilzen schließen. Während dies in humideren Ökosystemen die Regel darstellt, wird der Streuabbau in ariden Systemen nach Murphy et al. (1998) und Schaefer et al. (1985) von Mikrovertebraten dominiert, und die genannten Zusammenhänge sind nicht nachweisbar. Möglicherweise kann weiterhin die Nichtabhängigkeit des Streuabbaus vom Kohlenstoffgehalt mit einer hohen Aktivität lignin-zersetzender Pilze erklärt werden (Berg et al. 1996).

Pflanzen zeigen ein breites Spektrum an ‚trade-offs‘ und Korrelationen zwischen bestimmten Merkmalen. Daher können aus einer geringen Anzahl an Parametern relativ viele Informationen zu funktionalen Eigenschaften einer Art abgeleitet werden. Viele dieser Eigenschaften sind nur sehr zeit- und kostenaufwendig zu messen („Schmackhaftigkeit“, Wachstumsraten, Konkurrenzfähigkeit), so daß die Suche nach leicht erfassbaren Equivalentmaßen

von großer Bedeutung für die Pflanzenökologie ist (Weiher et al. 1999). Die spezifische Blattfläche und der mittlere Blattwassergehalt sind im Pflanzenreich eng mit der relativen Wachstumsrate und der maximalen Photosyntheserate pro Gewichtseinheit Blatttrockenmasse korreliert (siehe Referenzen in Weiher et al. [1999]). Diese relative Wachstumsrate ist eng verknüpft mit einem breiten Spektrum an Artmerkmalen, wie der Sämlingsetablierung (Grime & Hunt 1975, Poorter & Remkes 1990, van der Werf et al. 1993), der Konkurrenzkraft (Keddy et al. 1994) und der ökologischen Plastizität der Arten (Weiher et al. 1999). Grime et al. (1988), MacGillivray & Grime (1995), Ryser (1996) und Poorter & Garnier (1999) fanden darüber hinaus einen engen Zusammenhang zwischen der spezifischen Blattfläche und dem Blatt-Wassergehalt einerseits und einer Reihe von streßtoleranzkennzeichnenden Merkmalen andererseits. Aufgrund methodischer Überlegungen halten Weiher et al. (1999) den Blatt-Wassergehalt für den besseren Indikator in Bezug auf die genannten Pflanzenmerkmale. Obwohl in der vorliegenden Studie keine Korrelation zwischen Wassergehalt der Blätter und spezifischer Blattfläche nachgewiesen werden konnte (im Gegensatz zu den Ergebnissen von Shipley 1995), zeigt die pflanzenartspezifische Konsumtionsrate eine ähnlich enge Beziehung zu beiden Parametern. Für die Streuabbaurate fällt diese in Bezug auf den Wassergehalt noch deutlicher aus.

Der Zusammenhang zwischen Herbivorenpräferenz und Streuabbau konnte in vorliegender Untersuchung auch innerhalb des Artenspektrums einer Pflanzengemeinschaft nachgewiesen werden. Er fällt allerdings weniger deutlich aus als die Ergebnisse von Grime et al. (1996) bezüglich eines wesentlich breiter gefächerten Artenspektrums. Das entspricht den Ergebnissen von Wardle et al. (1998), wo bei 20 krautigen Pflanzenarten (ökologisch ähnlich einheitlich wie in vorliegender Untersuchung) nur ein schwach signifikant positiver Zusammenhang des Streuabbaus mit der Präferenz durch den Netzschnegel bzw. keine Korrelation mit der Präferenz durch einen Rüsselkäfer gefunden wurde. Zukünftige Studien sollten klären, wie unterschiedlich sich die verschiedenen Abwehrmechanismen auf die Variabilität der spezifischen Streuabbauraten auswirken und ob sich standort- und umweltabhängige Faktoren (Stress, Ressourcen) auf die ermittelten Zusammenhänge auswirken können. Unabhängig von den zugrundeliegenden Mechanismen vermag aber jeder Zusammenhang zwischen Herbivorenfraß und Streuabbau indirekt auf Nährstoffzyklus und Produktivität einer Pflanzengemeinschaft einzuwirken, wenn eine herbivoriebedingte Abnahme leicht abbaubarer Pflanzenarten zu einer Hemmung von Stoffflüssen führt (Pastor & Cohen 1997). Dies würde einer Beschleunigung des üblichen Musters einer Sekundärsukzession von einer Pflanzengemeinschaft mit höheren Wachstumsraten und wenigen Abwehrmechanismen hin zu Arten mit geringeren Wachstumsraten und ausgeprägten Fraß- und Streßschutzmerkmalen entsprechen (Grime 1979, Coley 1980).

Fraß-Index und Reaktion der Arten auf Herbivoreausschluß

Sekundärsukzessionen sind durch das schrittweise Ersetzen schnellwüchsiger, kaum mit Abwehrstoffen versehener Pflanzenarten durch langsam-wüchsige und besser geschützte Arten gekennzeichnet (Coley 1980, Grime 1979). Bevorzugter Fraß an sekundärstoffarmen, frühsukzessionalen Pflanzen mag diesen Prozeß beschleunigen und zu einer generellen Abnahme

von Streuqualität und Streuabbauraten in der Pflanzengemeinschaft führen. So kann selektive Herbivorie die Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft so verändern, daß sich aufgrund unterschiedlicher ökosystemrelevanter Eigenschaften (Zersetzbarkeit, Ressourcennutzung) der Pflanzenarten vorhersehbare Veränderungen im Stoffkreislauf ergeben (z.B. Bardgett et al. 1998, Cornelissen et al. 1999, Pastor & Cohen 1997). Ein Zusammenhang zwischen herbivoriebedingter Veränderung der Abundanz der Arten und ihrer Fraß-Indizes konnte in vorliegender Studie in einer natürlichen Pflanzengemeinschaft nicht nachgewiesen werden. Aus den gewonnenen Erkenntnissen über den Zusammenhang von Herbivorenpräferenz und ökologischen Merkmalen von Pflanzen lassen sich aber auch Erklärungen für den in der vorliegenden Untersuchung tendenziell positiven Einfluß des Herbivoreausschlusses gerade auf die im Labor wenig konsumierten Arten ableiten. So läßt der positive Zusammenhang zwischen Fraß-Index und den die relative Wachstumsrate beschreibenden Merkmalen (spezifische Blattfläche, Wassergehalt, Stickstoffgehalt) auf eine starke Fähigkeit zum kompensatorischen Wachstum bei den präferierten Arten schließen. Dieser Effekt sollte vor allem bei ausreichendem Ressourcenangebot (also hoher Bodenfruchtbarkeit) gegeben sein. Bei langsamwüchsigen Arten ist dagegen die überproportionale Akkumulation von Fraßschäden denkbar (Southwood et al. 1986). Van der Meijden et al. (1988) gehen sogar von einer Selektion auf größere Kompensationsfähigkeit durch häufigen Herbivorenfraß aus (siehe auch de Jong & van der Meijden [2000]). Es paßt in das Bild eines eher subtilen Einflusses chronischer Insektenherbivorie auf natürliche Pflanzengemeinschaften, daß die beobachteten Änderungen nicht eine einfache Funktion des Fraß-Indexes der einzelnen Pflanzenarten ist. Im Gegensatz dazu konnte Diaz (2000) einen engen Zusammenhang zwischen der Präferenz von Kaninchen für Wildkräuter und der Veränderung der Abundanz dieser Pflanzenarten bei Schutz vor diesen Herbivoren finden. Der Anteil der konsumierten Primärproduktion durch Insekten mag in nicht-ausbruchartigen Situationen vergleichsweise gering sein, so daß es Pflanzen leichter fallen sollte, Verluste zum Teil auch durch ökophysiologische ‚trade-offs‘ (Ressourcenallokation usw.) auszugleichen. Die Ergebnisse aus Kap. 1 zeigen, daß Effekte, die vor allem an dominierenden Arten der Lebensgemeinschaften ansetzen, die Lebensgemeinschaft über eine Vielzahl von Interaktionen auf eine nur sehr schwer vorhersehbare Weise beeinflussen.

Phylogenetische Korrektur

Das Verhältnis zwischen Herbivorenpräferenz und Streuabbaurate bzw. zwischen diesen beiden Parametern und den untersuchten Blattmerkmalen blieb zum großen Teil auch nach der phylogenetischen Korrektur der Ergebnisse nachweisbar. Lediglich die Zusammenhänge mit der spezifischen Blattfläche konnten nicht bestätigt werden. Die spezifische Blattfläche ist ein durch morphologische Parameter bestimmtes Merkmal. Die Morphologie der Arten mag stärker durch phylogenetische Aspekte beeinflußt zu sein als chemische Parameter, wie z.B. die Konzentration eines bestimmten Elementes im Blattgewebe. Beim Vergleich der Präferenzen generalistischer Herbivorer für 15 mehrjährige Kräuter fanden Hendriks et al. (1999) signifikante Zusammenhänge mit verschiedenen Blattmerkmalen, die Hinweise auf Abwehrstrategien und Wachstumsraten

geben. Nach der phylogenetischen Korrektur der Ergebnisse ließ sich bei diesen Autoren keine der vorher getroffenen Aussagen bestätigen. In der Arbeit von Hendriks et al. (1999) wurden jedoch eine größere Anzahl sehr nahe miteinander verwandter Arten untersucht. Zudem fand die Anzucht der Arten unter standardisierten, nicht ressourcenlimitierten Bedingungen statt. Die Ergebnisse mögen also dahingehend beeinflußt sein, daß sowohl Wachstum als auch das Investment in die Herbivorenabwehr nicht den entsprechenden Werten im Feld entspricht. Nur weitere Experimente können klären, ob sich diese Befunde aus einem „kontextabhängigen Investment“ (Hendriks et al. 1999) in die Abwehr erklären.

Kapitel 3

Untersuchungen zum Einfluß des Insektenausschlusses auf Ressourcendynamik und Bodenparameter

3.1. Einleitung

Durch ihren Einfluß auf qualitative und quantitative Merkmale von Pflanzengemeinschaften sind Herbivore in der Lage, die Ressourcendynamik in Ökosystemen zu beeinflussen. Besonders die Ressourcennutzung durch die Vegetation und der Abbau der entstehenden organischen Substanz stellen Schnittstellen zwischen Herbivorenaktivität und Nährstoffzyklus in terrestrischen Systemen dar (Pastor et al. 1993, Holland 1995, Wardle & Nicholson 1996). So wurden bisher sowohl den Nährstoffzyklus beschleunigende (z.B. Frank & Evans 1997, Holland & Detling 1990, McKendrick et al. 1980, Ruess & McNaughton 1987), aber auch hemmende (z.B. Pastor et al. 1988, Ritchie et al. 1998) Effekte von Herbivorie gefunden. Diese unterschiedlichen Netto-Effekte ergeben sich dabei hauptsächlich durch zwei Mechanismen: Herbivore können direkt die Verfügbarkeit von Nährstoffen erhöhen, indem sie die organische Substanz vergleichsweise schnell umsetzen und in leichter abbaubare Stoffwechselprodukte umwandeln (z.B. Holland & Detling 1990, McNaughton et al. 1988, Pastor et al. 1993, Ruess & McNaughton 1987). Im Gegensatz dazu kann der selektive Fraß zu Verschiebungen in der Pflanzengemeinschaft führen, die den Nährstoffzyklus indirekt beeinflussen. Herbivore bevorzugen häufig Pflanzenarten mit nährstoffreichen und sekundärstoffarmen Gewebe (Mattson 1980, Strong et al. 1984, Kap.2). Diese Eigenschaften beeinflussen ebenfalls den Abbau des Gewebes durch Destruenten (Kap. 2). Die Fraßpräferenzen Herbivorer können so zu einem höheren Anteil schwer abbaubarer Arten in der Pflanzengemeinschaft und damit letztlich zu einer verringerten Mineralisationsrate der Nährstoffe führen (McInnes et al. 1992, Pastor & Cohen 1997, Pastor et al. 1988, Pastor et al. 1993, Ritchie et al. 1998). Zudem führt Herbivorie häufig zu einem veränderten C/N-Verhältnis im pflanzlichen Gewebe, sei es durch Veränderungen in der Ressourcenallokation oder durch Einlagerungen kohlenstoffbasierter Sekundärstoffe (Sirotnak & Huntly 2000). Nicht zuletzt dadurch lassen sich Veränderungen im Abbau der organischen Substanz und im Nährstoffzyklus erwarten (siehe Kap. 2). Diese direkten und indirekten Effekte können gleichzeitig auftreten, wobei ihre relative Bedeutung (und der resultierende Netto-Effekt) räumlich und zeitlich variieren kann (Sirotnak & Huntly 2000).

Durch Herbivorie verursachte physiologische Reaktionen der Pflanzen können ebenfalls die Ressourcendynamik von Ökosystemen zumindest kurzfristig beeinflussen, so z.B. über einen

erhöhten Stickstoffbedarf in Folge chronischer Insektenherbivorie (Swank et al. 1981). Ebenso kann Blattherbivorie eine erhöhte Translokation und Exudation von niedrigmolekularen Kohlenstoffverbindungen über die Wurzel in den Boden verursachen (Bardgett et al. 1998). Ähnliches ist auch bei schwacher Herbivorie durch bodenlebende Nematoden beobachtet wurden (Bardgett et al. 1999a). Durch diese Wurzelexudate und ihre Streu stimulieren Pflanzen Wachstum und Aktivität der Mikroflora (Bardgett et al. 1998, Holland 1995, Holland et al. 1996, Mawdsley & Bardgett 1997), mit der sie aber auch um Nährstoffe konkurrieren können (Clarholm 1985, van Veen et al. 1989). Die Bedeutung des unterirdischen pflanzlichen Pools an Stickstoff und Kohlenstoff für Ökosystemprozesse und der Wurzelbiomasse als Stoff- und Energiequelle für Mikroorganismen ist aktuell verstärkt Gegenstand der Diskussion (Bardgett et al. 1998).

Unmittelbar verantwortlich für die Dynamik der Nährstoffe im Ökosystem ist der Umsatz der organischen Substanz durch Mikroorganismen. Deren Biomasse und Aktivität ist ein empfindliches Maß für Veränderungen abiotischer und biotischer Parameter und zeigt starke Abhängigkeiten von strukturellen und funktionalen Eigenschaften von Pflanzengemeinschaften (Bardgett & Shine 1999, Bardgett et al. 1998, Bardgett et al. 1999b, Wardle & Barker 1997, Wardle & Nicholson 1996, Wardle et al. 1999, Wardle et al. 2000). Veränderungen der Mikroflora haben umgekehrt entscheidende Auswirkungen auf die Ressourcendynamik in Ökosystem.

Letztlich ist zu erwarten, daß sich über eine veränderte Struktur und zeitliche Dynamik der Pflanzengemeinschaft Veränderungen in der Ressourcennutzung der Vegetation sowie in der Qualität und Quantität der abzubauenden organischen Substanz ergeben. Veränderungen der Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft können entscheidende Einflüsse auf Produktivität und Ressourcennutzung einer Pflanzengemeinschaft haben (Aerts et al. 1999, Chen & Stark 2000, Gill & Burke 1999, Hobbie 1992, Hooper & Vitousek 1998, Steltzer & Bowman 1998, Wardle & Nicholson 1996, Wardle et al. 1999, Wilsey & Potvin 2000).

All diese unter dem Oberbegriff „Ökosystemeffekte“ zusammenfaßbaren möglichen Auswirkungen von Herbivorie sind für Freilandsituationen bisher fast ausschließlich für den Einfluß phytophager Wirbeltiere beschrieben. Nahezu keine diesbezüglichen Untersuchungen existieren für wirbellose Herbivore. Ritchie et al. (1998) schlossen Insekten (vor allem Heuschrecken) in Kombination mit Wirbeltieren aus, so daß sich auch hier keine Hinweise auf spezifische Effekte Wirbelloser ergeben. Brown (1994) und Brunsting & Heil (1985) zeigten, daß eine herbivorieverursachte Abnahme der Vegetationsdichte und Pflanzenbiomasse zumindest bei ausbruchartig erhöhten Populationsdichten von Insekten zu einer erhöhten Verfügbarkeit von Nährstoffen führen kann. In einer aktuellen Veröffentlichung zeigte Uriarte (2000), daß ein Langzeitausschluß (17 Jahre!) herbivorer Insekten in einem *Solidago altissima*-Bestand zu einer erhöhten Streuqualität und Stickstoffverfügbarkeit im Boden führte. Auf einer kürzeren zeitlichen Skala war aber auch, wahrscheinlich verursacht durch die Reduktion der Phytomasse, der entgegengesetzte Trend zu beobachten. Auch hier war der Effekt ganz überwiegend auf ausbruchartig erhöhte Abundanzen eines spezialisierten Herbivoren zurückzuführen.

Die wenigen für phytophage Insekten verfügbaren Angaben beziehen sich also weitgehend auf den Einfluß spezialisierter Herbivorer in monodominanten Pflanzengesellschaften. Im Rahmen

der vorliegenden Arbeit wurde daher die Bedeutung phytophager Wirbelloser auf möglichst vielen für die Pflanzengemeinschaft relevanten Ebenen untersucht. Im Vordergrund stand die Frage nach einer bereits im frühen Stadium der Sukzession zu beobachtenden Verschiebung der Ressourcendynamik in Abhängigkeit vom Herbivoreausschluß. Daneben sollten Anhaltspunkte für mechanistische Zusammenhänge einer solchen Veränderung gefunden werden.

3.2. Material und Methoden

3.2.1. Untersuchungen zum Einfluß des Insektenausschlusses auf den Streuabbau

Da Arthropoden unterschiedlich stark am Abbau der organischen Substanz und damit am Nährstoffzyklus direkt beteiligt sind (Seastedt 1984), sollte ermittelt werden, ob sich durch die Applikation der Insektizide Veränderungen im Streuabbau ergeben. Effekte der Behandlungen auf den Ressourcenhaushalt können so differenzierter beurteilt werden.

Als standardisiertes Material wurde Anfang Juni 1999 außerhalb der Experimentalfläche Streu der zu dieser Zeit auf allen Parzellen vorhanden Art *Cirsium arvense* gesammelt, bei 60°C getrocknet und jeweils 1 g ($\pm 0,1$ g) in Streubeuteln auf den Insektizidbehandlungen bzw. der Kontrolle aller Blöcke (n=48) ausgebracht. Diese Streubeutel mit den Innenraummaßen 12 cm x 8 cm wurden aus Nylongewebe mit einer Maschenweite von 1,55 mm angefertigt (siehe Kap. 2). Bei allen nachfolgenden Insektizidapplikationen wurde darauf geachtet, die Streubeutel nicht in direkten Kontakt mit den Pestiziden zu bringen, um so das den Abbauprozess regulierende C/N-Verhältnis (Swift et al. 1979) nicht direkt zu beeinflussen.

Die Streubeutel wurden Mitte Juni ausgebracht. Nach 8 Wochen wurden die verbleibenden Streureste bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Anhaftende Bodenpartikel und Tiere wurden mittels eines weichen Pinsels entfernt, anschließend wurden die Proben gewogen. Die Abbaurate wurde für jede Parzelle als Trockenmasseverlust der Streu nach 8 Wochen definiert.

3.2.2. Untersuchungen zur Streuqualität

Drei Pflanzenarten (*Cirsium arvense*, *Lactuca serriola*, *Epilobium adnatum*) waren häufig genug, daß in jeweils jeder Behandlungsvariante auf 6 Blöcken (n=48) im September 1999 mindestens etwa 1 g Streu gesammelt werden konnte. Die Streu wurde mittels eines weichen Pinsels von anhaftenden Partikeln befreit und bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Proben wurden staubfein gemahlen. An jeweils drei Teilproben der parzellen- und artweise zusammengefaßten Proben wurden die Gesamtgehalte an Stick- und Kohlenstoff mit einem Elementar Vario EL element analyser (elementar Analysengeräte GmbH, Hanau, BRD) ermittelt. Die Werte der Teilproben wurden zu einem Parzellen-Wert gemittelt.

3.2.3. Untersuchungen zum pflanzlichen C- und N-Pool im Boden

Die Mitte Juli des zweiten Jahres entnommenen Proben zur unterirdischen Biomasse auf den Versuchsparzellen (Kap. 1) wurden in einer Mühle staubfein gemahlen und für jede Parzelle zu einer Mischprobe vereint. An jeweils drei Teilproben der Mischproben wurden die Gesamtgehalte an Stick- und Kohlenstoff mit einem Elementar Vario EL element analyser (elementar Analysengeräte GmbH, Hanau, BRD) ermittelt. Die Werte der Teilproben wurden zu einem Parzellen-Wert gemittelt. Der flächenbezogene, in der unterirdischen Pflanzenbiomasse festgesetzte N- bzw. C-Pool wurde durch Multiplikation mit den Biomassewerten (Kap. 1) ermittelt.

3.2.4. Bodenuntersuchungen

Vor Versuchsbeginn Anfang April 1998 sowie Anfang Juni 1999 und Mitte August 1999 wurden auf allen Versuchsparzellen ($n=96$) Bodenproben entnommen. Die Termine des zweiten Jahres wurden so gewählt, daß mit der Juni-Messung der Zeitpunkt des Biomasse-Maximums und der höchsten Blühaktivität erfaßt wurde, während die August-Messung den Zeitpunkt nach dem ersten starken Rückgang der Vegetation repräsentierte. Aufgrund der unterschiedlichen phänologischen Entwicklung der dominierenden Pflanzenarten fiel dieser Rückgang in Abhängigkeit von der Behandlung unterschiedlich stark aus (siehe Kap. 1). Es wurden daher zu diesem Zeitpunkt deutlichere behandlungsspezifische Unterschiede der Bodenparameter erwartet. Die Probennahme fand jeweils mindestens 4 Tage und höchstens eine Woche nach dem letzten Regen statt. Pro Parzelle wurden drei zufällig plazierte Bodenkerne (2 cm Durchmesser, 20 cm Tiefe) entnommen und gemischt. Größere Steine und Wurzeln wurden manuell aus der Probe entfernt. Bis zur weiteren Aufbereitung wurden die Proben in luftdicht verschlossenen Polyethylen-Beuteln bei -20°C gelagert.

Der Gehalt an Wasser im Boden wurde gravimetrisch bestimmt. Dafür wurde die gesamte Probe (abzüglich der Menge für die Bestimmung des mineralischen Stickstoffs) gewogen, bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und wieder gewogen. Der Masseverlust wurde als Wassergehalt der Probe definiert. Bei weitgehend gleicher Bodentextur eignet sich die gravimetrische Bodenfeuchtebestimmung sehr gut als Maß für das pflanzenverfügbare Wasser (z.B. Goldberg & Miller 1990).

Zur Ermittlung des anorganischen Stickstoff-Pools wurde ein Teil der Probe (ca. 50 g) feldfeucht auf eine Korngröße von 2 mm gesiebt. Die Bestimmung des Gehaltes an Nitrat (NO_3^-) und Ammonium (NH_4^+) erfolgte kolorimetrisch nach Extraktion in 0,0125 M CaCl_2 -Lösung. Der pflanzenverfügbare Stickstoff wurde als $\text{N}_{\min} = \text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ errechnet. Nettomineralisationsraten über einen bestimmten Zeitraum wurden als Differenz zwischen den entsprechenden Terminen berechnet.

Die lufttrockene Probe wurde in einer Bodenmühle staubfein gemahlen. Die Extraktion des austauschbaren (pflanzenverfügbaren) Phosphors und Kaliums erfolgte mittels Doppel-

Lactatmethode in Kalziumlactatlösung ($C_6H_{12}CaO_6$). P- und K-Gehalt im Extrakt wurden über ICP-AES („*Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectrometry*“) ermittelt.

An jeweils drei Teilproben der parzellenweise gemischten und staubfein gemahlenen Proben wurden die Gesamtgehalte an Stick- und Kohlenstoff mit einem Elementar Vario EL element analyser (elementar Analysengeräte GmbH, Hanau, BRD) ermittelt. Die Werte der Teilproben wurden zu einem Parzellen-Wert gemittelt. Der Kohlenstoffgehalt gilt als verlässliches Maß für die organische Substanz in weitgehend karbonatfreien Böden (Körschens et al. 1997). Auf den Schwarzerdeböden von Bad Lauchstädt treten Spuren von Karbonat erst in Tiefen von etwa einem Meter auf (Schulz, mdl.).

3.2.5. Mikroflora¹

Die Untersuchungen zur Mikroflora fanden pro Block auf je einer Parzelle der Behandlungsvarianten Kontrolle, Blattinsektizid, Bodeninsektizid und Kombination beider Insektizide statt (n=48). Um eine unterschiedliche Beeinflussung der Vegetation zu vermeiden, wurden auf den übrigen Parzellen in gleicher Weise Proben genommen, diese jedoch anschließend verworfen. Die Probennahme fand zweimal im Frühjahr 2000 statt. Die erste Probennahme erfolgte vor Beginn der ersten Insektizidapplikation des Jahres in der 14. Kalenderwoche (Anfang April). Die zweite Probennahme erfolgte 6 Wochen später (Mitte Mai), also nach zweimaliger Applikation des Bodeninsektizides und nach dreimaliger Applikation des Blattinsektizides. Neben den Ergebnissen zum Einfluß des Insektenausschlusses auf die Mikroflora sollten so auch Anhaltspunkte für direkte Effekte der Pestizide gefunden werden.

Aus jeder Parzelle wurden mit einem Stechzylinder (Durchmesser 5 cm) drei Bodenproben entnommen, in die Horizonte 0-3 cm und 3-6 cm geteilt und horizontweise zu je einer Mischprobe vereint. Nach dem manuellen Entfernen von Wurzeln und Makrofauna wurden die Proben auf 4 mm gesiebt und anschließend in Polyethylen-Beuteln bei 5 °C gelagert. Vor den Untersuchungen zur Bodenatmung wurden die Proben für drei Tage bei Raumtemperatur im Dunkeln gelagert.

Die Ermittlung der Bodenatmung erfolgte mittels eines automatisierten Respirometers basierend auf elektrolytischer Sauerstoff-Mikrokompensation (Scheu 1992). Dabei wurde die mittlere Sauerstoffkonsumtion im Zeitraum zwischen 10 und 20 Stunden für feldfeuchte Bodenproben (entsprechend 4 g Trockengewicht) ermittelt. Als Index für die mikrobielle Biomasse wurde die substratinduzierte Atmung („*substrate-induced respiration*“, SIR) ermittelt (Anderson & Domsch 1978). Die mikrobielle Biomasse wurde berechnet als das 38-fache (Anderson & Domsch 1978, Beck et al. 1997) der maximalen initialen Atmungsrate („*maximum initial respiratory response*“, MIRR [$\mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1}$]; Mittelwert des Zeitraumes 3 bis 5 Stunden). Die Messung fand nach

¹ Die Entnahme und Aufbereitung der Bodenproben zur Untersuchung der Mikroflora fand in Zusammenarbeit mit der Abteilung Ökologie des Institutes für Zoologie und Anthropologie der Universität Göttingen und der Arbeitsgruppe Tierökologie des Zoologischen Institutes der TU Darmstadt statt. Die Ermittlung der mikrobiellen Parameter erfolgte in der Abteilung Ökologie der Universität Göttingen.

Zugabe von 8000 µg Glukose pro Gramm Boden (Trockengewicht) statt. Die Zugabe von Glukose erfolgte in Lösung, wobei der Wassergehalt der Bodenproben auf die maximale Wasserhaltekapazität erhöht wurde.

3.2.6. Auswertung

Die Werte des prozentualen Trockenmasseverlustes im Streuabbauversuch wurden winkeltransformiert und der Einfluß der Behandlung mittels Kovarianzanalyse (ANCOVA) inklusive Blockeffekt ermittelt (Prozedur GLM in SAS 8.0). Ein modifizierender Einfluß auf die Ergebnisse des Versuches war in Bezug auf zwei Parameter denkbar. Trotz der relativ geringen Spannbreite des Ausgangsgewichtes des verwendeten Materials sind unter Umständen durch höhere Packungsdichten und höhere Anteile an verholzten und lignifizierten Blattmaterials (Verhältnis Blattrippe-Lamina) geringere Abbauraten der schwereren Proben zu erwarten. Weiterhin scheint es möglich, daß Veränderungen der mikroklimatischen Bedingungen (verursacht durch eine veränderte Vegetationsstruktur) die Ergebnisse beeinflussen (Swift et al. 1979). Der Einfluß des Ausgangstrockengewichtes und der Vegetationsdichte (Juli-Werte) wurde daher als Kovariable geprüft.

Die Prozentwerte für den Gehalt an Stickstoff, Kohlenstoff und Wasser wurden winkeltransformiert. Die Werte der Konzentrationen verfügbarer Nährstoffe wurden vor der Analyse logarithmiert. Die Werte für die mikrobielle Aktivität und Biomasse sowie alle C/N-Werte erfüllten die ANOVA-Voraussetzungen am besten als nicht-transformierte Daten. Der Test auf Normalverteilung erfolgte mittels Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest, der Test auf Varianzhomogenität mittels Levene-Test (SPSS für Windows 10.0.5). Der Einfluß der Behandlung auf die Werte der Bodenparameter der Messungen von 1999 wurde mittels 2-faktorieller Meßwiederholungs-ANCOVA inklusive Blockeffekt ermittelt (Prozedur GLM in SAS 8.0). Interaktionen der Behandlungen mit dem Faktor Block gingen in den Fehlerterm ein (siehe Kap. 1). Die vor Beginn der Behandlung im Frühjahr 1998 ermittelten Ausgangswerte der Bodenparameter (nicht erhoben für Wasser) gingen als Kovariablen in die Analysen ein.

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Streuabbau

Die Applikation des Blattinsektizides führte zu einem signifikant stärkeren Abbau des verwendeten Blattmaterials (Abb. 3.1., Tab. 3.1, mit Blattinsektizid: 60,0 %, ohne: 57,11 %) auf den Versuchsparzellen. Dieser Unterschied betrug jedoch lediglich 2,9% der Anfangstrockenmasse in 8 Wochen. Dagegen war für die Applikation des Bodeninsektizides kein signifikanter Einfluß nachzuweisen (mit: 58,6 %, ohne: 58,5 %). Sowohl die Ausgangstrockenmasse der Probe als auch die auf der Parzelle herrschende Vegetationsdichte hatten einen hochsignifikant negativen Einfluß

auf die Streuabbaurate. Über die Einbeziehung der Vegetationsdichte als Kovariable wird ein indirekter Effekte der Insektizidbehandlungen über die Vegetationsstruktur als Erklärung für die gefundenen Mittelwertsunterschiede ausgeschlossen.

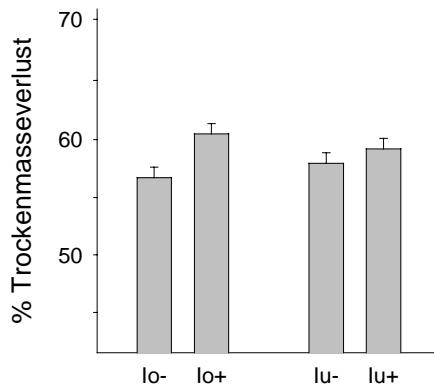


Abb. 3.1: Einfluß der Behandlungen auf den Streuabbau von *Cirsium arvense*-Blättern nach 8 Wochen Abbau auf den Versuchsparzellen im Sommer 1999. Darstellung der Mittelwerte (\pm Standardfehler) erfolgt nur für die Haupteffekte, da zwischen diesen keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

Tab. 3.1: ANCOVA-Resultate zum Einfluß der Insektizidbehandlung und der Kovariablen Ausgangstrockenmasse (= Trockenmasse) der Streuproben und Vegetationsdichte auf den Streuabbau auf den Versuchsparzellen.

	df	MQ	F	p
IO	1	0,0136	8,51	0,007
IU	1	0,0014	0,86	> 0,30
IO*IU	1	0,0020	1,28	0,27
Block	9	0,0021	1,31	0,28
Trockenmasse	1	0,0082	5,08	0,03
Vegetationsdichte	1	0,0120	7,50	0,01
Fehler	25	0,0016		

3.3.2. Streuqualität

Die ANOVA-Resultate (Tab. 3.2, Abb. 3.2) geben keinen Hinweis auf eine verstärkte Einlagerung kohlenstoffbasierter Verbindungen in den Blättern oder einer veränderten Nährstoffallokation in Folge von Insektenherbivorie an den oberirdischen Sproßteilen der untersuchten Pflanzenarten. Dagegen wurde bei Applikation des Bodeninsektizides in der Streu von *Epilobium adnatum* signifikant weniger Kohlenstoff festgestellt (Tab. 3.2, Abb. 3.2). Bei Kombinationsapplikation beider Insektizide war dagegen kein Unterschied zur Kontrollvariante feststellbar (hochsignifikante Interaktion beider Insektizide, Tab. 3.2). In *Cirsium arvense* nahm ebenfalls bei Bodeninsektizidapplikation der Stickstoffgehalt in der Streu signifikant ab (Abb. 3.2, Tab. 3.2). Es liegt die Annahme nahe, daß *Epilobium adnatum* unter den Bedingungen einer erhöhten

Lichtkonkurrenz durch *C. arvense* auf den bodeninsektizidbehandelten Parzellen einem photosynthetischen Stress unterlag, was zu einer verminderten Einlagerung der entsprechenden Assimilate führte. Gleichzeitig mag die erhöhte Abundanz von *C. arvense* zu einer erhöhten intraspezifischen Konkurrenz um den artspezifisch ausgebeuteten Anteil des verfügbaren Stickstoffes und so zu einem geringeren Anteil dieses Elementes in der Streu der Art geführt haben. Weder der Kohlenstoffgehalt der *E. adnatum*-Streu, noch der Stickstoffgehalt der *C. arvense*-Streu zeigten allerdings eine Abhängigkeit von der Abundanz von *C. arvense* (jeweils $p > 0,3$). Dagegen war der Stickstoffgehalt in *E. adnatum* signifikant negativ ($r = -0,42$, $p = 0,016$) mit der Dichte von *C. arvense* korreliert, so daß möglicherweise eine zwischenartliche Konkurrenz um mineralischen Stickstoff vorliegt.

Die Abnahme des Kohlenstoffgehaltes bei *E. adnatum* war (obwohl statistisch signifikant) vernachlässigbar gering (-1,5% des Kontrollwertes), die Abnahme des Stickstoffgehaltes in der Streu von *Cirsium arvense* fiel dagegen mit -12% wesentlich deutlicher aus.

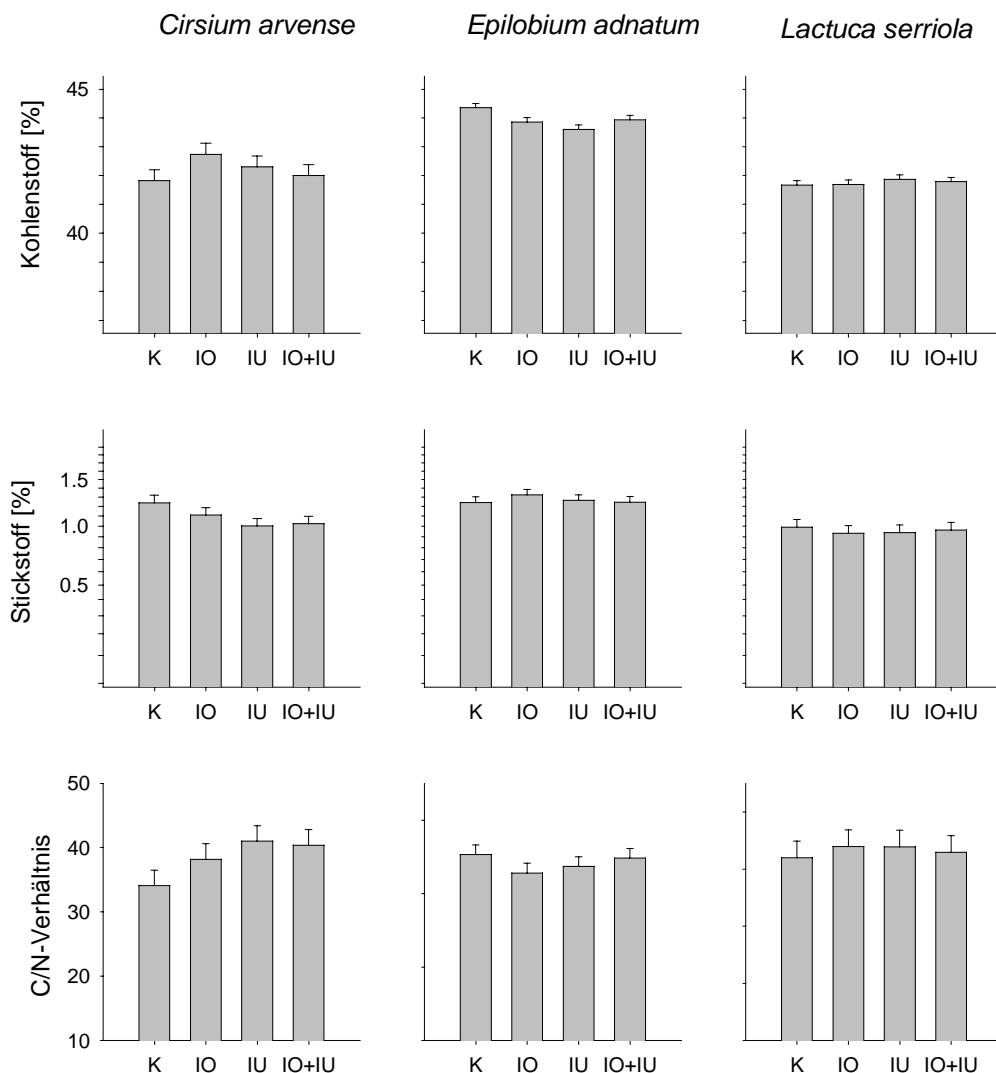


Abb. 3.2: Behandlungsmittelwerte (\pm Standardfehler) des Gesamtgehaltes an Stickstoff, Kohlenstoff und des C/N-Verhältnisses der Streu dreier häufiger Pflanzenarten der Ackerbrache im zweiten Jahr der Sekundärsukzession. Die Ordinaten des Stick- und Kohlenstoffgehaltes sind winkeltransformiert.

Tab. 3.2: ANOVA-Resultate zum Einfluß der Insektizidbehandlungen auf den Gesamtgehalt an Stickstoff, Kohlenstoff und das C/N-Verhältnis in der Streu dreier häufiger Arten der Ackerbrache im zweiten Jahr der Sukzession.

	Stickstoff			Kohlenstoff			C/N-Verhältnis			
	FG	MQ	F	p	MQ	F	p	MQ	F	p
<i>Lactuca serriola</i>										
IO	1	$7,73 \cdot 10^{-6}$	0,05	> 0,30	$1,13 \cdot 10^{-6}$	0,04	> 0,30	3,47	0,03	> 0,30
IU	1	$3,35 \cdot 10^{-6}$	0,02	> 0,30	$2,79 \cdot 10^{-5}$	1,01	> 0,30	2,21	0,02	> 0,30
IO*IU	1	$5,04 \cdot 10^{-5}$	0,33	> 0,30	$3,23 \cdot 10^{-6}$	0,12	> 0,30	25,32	0,25	> 0,30
Block	5	$2,26 \cdot 10^{-4}$	1,47	0,22	$2,00 \cdot 10^{-4}$	7,22	< 0,001	140,84	1,38	0,25
Fehler	39	$1,54 \cdot 10^{-4}$			$2,78 \cdot 10^{-5}$			101,8		
<i>Cirsium arvense</i>										
IO	1	$6,79 \cdot 10^{-5}$	0,45	> 0,30	$1,17 \cdot 10^{-4}$	0,66	> 0,30	37,20	0,54	> 0,30
IU	1	$6,61 \cdot 10^{-4}$	4,38	0,04	$21,4 \cdot 10^{-5}$	0,12	> 0,30	248,26	3,60	0,06
IO*IU	1	$1,36 \cdot 10^{-4}$	0,90	> 0,30	$4,47 \cdot 10^{-4}$	2,52	0,12	67,00	0,97	> 0,30
Block	5	$4,77 \cdot 10^{-5}$	0,32	> 0,30	$1,46 \cdot 10^{-4}$	0,82	> 0,30	30,23	0,44	> 0,30
Fehler	39	$1,51 \cdot 10^{-4}$			$1,77 \cdot 10^{-4}$			68,92		
<i>Epilobium adnatum</i>										
IO	1	$2,26 \cdot 10^{-5}$	0,29	> 0,30	$8,24 \cdot 10^{-6}$	0,29	> 0,30	5,65	0,27	> 0,30
IU	1	$1,73 \cdot 10^{-5}$	0,22	> 0,30	$1,38 \cdot 10^{-4}$	4,90	0,03	0,46	0,02	> 0,30
IO*IU	1	$5,70 \cdot 10^{-5}$	0,72	> 0,30	$2,06 \cdot 10^{-4}$	7,32	0,01	40,20	1,91	0,17
Block	5	$2,41 \cdot 10^{-4}$	3,04	0,02	$7,33 \cdot 10^{-4}$	5,20	< 0,001	78,53	3,74	0,007
Fehler	39	$7,92 \cdot 10^{-5}$			$2,82 \cdot 10^{-5}$			21,00		

3.3.3. Pflanzlicher C- und N-Pool im Boden

Die Applikation des Bodeninsektizides erhöhte die Wurzelbiomasse der untersuchten Pflanzengemeinschaft leicht signifikant (Kap. 1). Ein ähnlicher Trend war bezüglich des Elementgehaltes der Wurzelmasse zu verzeichnen (Abb. 3.3, Tab. 3.3). Die Applikation des Bodeninsektizides verursachte eine marginal signifikante geringe Erhöhung des Kohlenstoffgehaltes in den unterirdischen Pflanzenteilen. Für den Stickstoffgehalt war dieser Effekt (aufgrund der größeren Streuung der Werte) ebenso wie für die Blattinsektizidapplikation nicht nachweisbar. Dennoch ergab sich hier eine Tendenz zu einem höheren Stickstoffgehalt bei Applikation vor allem des Bodeninsektizides. Bei Kombinationsapplikation beider Insektizide war dieser Trend nicht mehr festzustellen (signifikante Interaktion). Dieses Muster spiegelt sich in den Werten des C/N-Verhältnisses wider und resultierte in einer Abnahme dieses Parameters um 25% in der Bodeninsektizidbehandlung. Aufgrund der recht hohen Streuung der Werte war der Einfluß dieses Faktors jedoch lediglich als marginal signifikant nachzuweisen.

In Kombination mit der flächenbezogenen Wurzelbiomasse (siehe Kap. 1) ergeben sich Veränderungen des insgesamt zur Verfügung stehenden pflanzlichen Kohlenstoff- und Stickstoffpools im Boden (Abb. 3.3, Tab. 3.3). Diese erhöhen sich marginal signifikant bzw. signifikant bei Bodeninsektizidapplikation. Kein statistisch absicherbarer Effekt ergab sich auch hier für die Applikation des Blattinsektizides.

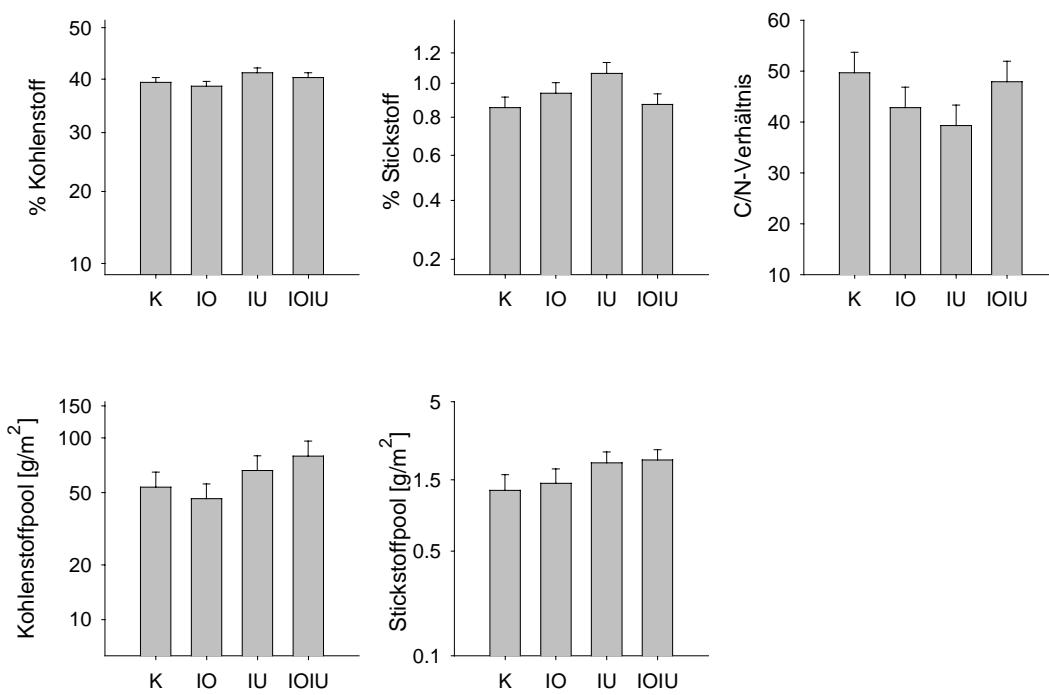


Abb. 3.3: Behandlungsmittelwerte (\pm Standardfehler) des Gesamtgehaltes an Stickstoff und Kohlenstoff, des C/N-Verhältnisses sowie der flächenbezogene Kohlenstoff- und Stickstoffpool in der unterirdischen Pflanzenbiomasse auf den Versuchsparzellen. Die Ordinaten des Stick- und Kohlenstoffgehaltes sind winkeltransformiert, die Ordinaten des Stick- und Kohlenstoffpools sind logarithmisch skaliert.

Tab. 3.3: ANOVA-Resultate zum Einfluß der Behandlungen auf Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt in der unterirdischen Pflanzenbiomasse und den unterirdischen pflanzlichen Kohlenstoff- und Stickstoffpool. Alle MQ sind mit 10^3 zu multiplizieren (außer C/N-Verhältnis).

	FG	MQ	F	p
% Kohlenstoff				
IO	1	0,73	0,83	> 0,30
IU	1	3,26	3,66	0,06
IO*IU	1	0,01	0,01	> 0,30
Block	4	3,25	3,65	0,01
Fehler	32	0,89		
% Stickstoff				
IO	1	0,07	0,63	> 0,30
IU	1	0,13	1,16	0,29
IO*IU	1	0,52	4,56	0,04
Block	4	0,08	0,71	> 0,30
Fehler	32	0,11		
C/N-Verhältnis				
IO	1	7,77	0,05	> 0,30
IU	1	68,8	0,42	> 0,30
IO*IU	1	597,1	3,67	0,06
Block	4	286,6	1,76	0,16
Fehler	32	162,5		
C-Pool (g/m²)				
IO	1	0,60	0,01	> 0,30
IU	1	263,9	3,91	0,06
IO*IU	1	51,7	0,77	> 0,30
Block	4	46,9	0,70	> 0,30
Fehler	32			
N-Pool (g/m²)				
IO	1	0,44	0,01	> 0,30
IU	1	314,0	3,99	0,05
IO*IU	1	0,48	0,01	> 0,30
Block	4	43,0	0,55	> 0,30
Fehler	32	78,7		

3.3.4. Bodenparameter

3.3.4.1. Bodenwasser

Der gravimetrisch ermittelte Gehalt an Bodenwasser auf den einzelnen Parzellen wies im Juni 1999 nur relativ geringe Schwankungen (Minimum: 12,2%, Maximum: 15,5%) auf. Auch zwischen den Behandlungen ergaben sich keine nachweisbaren Unterschiede (Abb. 3.4, Tab. 3.4). Im August 1999 waren dagegen insgesamt größere Unterschiede feststellbar (Minimum: 10,4%, Maximum: 16,5%). Die Applikation des Bodeninsektizides verursachte zu diesem Zeitpunkt einen leichten, aber signifikanten Anstieg (von 13,9 auf 14,3%) der Bodenfeuchte. Der Bodenwassergehalt zeigte eine starke negative Abhängigkeit von der auf den Parzellen zum Meßzeitpunkt ermittelten Vegetationsdichte ($r = -0,66$, $p < 0,001$). Diese war Mitte August (als einziger Aufnahmepunkt im Jahr) aufgrund der unterschiedlichen Dynamik der jeweils dominierenden Pflanzenarten (siehe Kap. 1) für die mit Bodeninsektizid behandelten Parzellen etwa 20% geringer als in den entsprechenden Kontrollen. Für die Juni-Werte konnte der Zusammenhang zwischen Vegetationsdichte und Bodenfeuchte nicht nachgewiesen werden ($r = -0,10$, $p = 0,37$). Im August sind daher aufgrund der höheren Lufttemperatur (Kap. B) stärkere Evapotranspirationseffekte zu erwarten als im Juli.

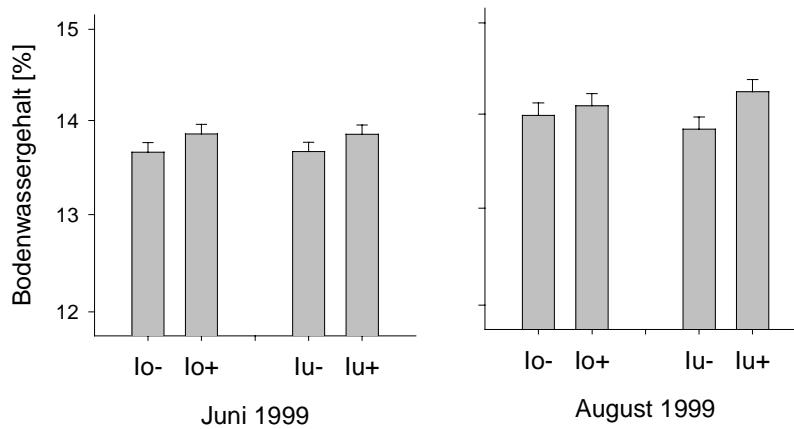


Abb. 3.4: Einfluß der Behandlungen auf den Bodenwassergehalt auf den Versuchsparzellen im Sommer des zweiten Jahres der Sekundärsukzession einer Ackerbrache. Darstellung der Mittelwerte (\pm Standardfehler) erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

3.3.4.2. C- und N-Pool im Boden

Der in den ersten zwei Brachejahren zu beobachtenden Anstieg des Gehaltes an Stickstoff und Kohlenstoff (Abb. 3.5) gibt einen Hinweis auf die Akkumulation organischer Substanz im Verlauf der Sukzession im Boden. Entsprechend sind beide Parameter zu den jeweiligen Aufnahmedaten immer hochsignifikant (jeweils $p < 0,001$) miteinander korreliert. Dennoch wurde bis zur Frühjahrsmessung des zweiten Jahres in den mit Bodeninsektizid behandelten Parzellen (Tab. 3.4) weniger Kohlenstoff akkumuliert, was in einer signifikanten Interaktion mit dem Faktor Zeit resultiert. Insgesamt unterschieden sich die Mittelwerte des Kohlenstoffgehaltes im Boden der

Behandlungsvarianten nur um etwa 2%, lediglich im Vergleich zu den Ausgangswerten ist der Anstieg in der Kontrolle doppelt so hoch. Bereits in der Augustmessung des zweiten Jahres war der sich auf diese geringen Unterschiede gründende Effekt nicht mehr nachweisbar.

Der Gesamtgehalt an Stickstoff wurde durch die Insektizidbehandlung zu keinem der Zeitpunkte verändert. Letztlich blieb auch das Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnis im Boden der Versuchsparzellen von den Behandlungen unbeeinflußt.

Tab. 3.4: ANCOVA- bzw. ANOVA- (Wassergehalt) Resultate zum Einfluß der Behandlungen auf Bodenparameter in den Versuchsparzellen. Kovar. = 1. Messung (April 1998) vor Versuchsbeginn als Kovariable in der Analyse.¹ Für Faktor Block immer 11 Freiheitsgrade im Nenner.

	Bodenwasser		Nitrat		Ammonium		N_{\min}	
	F _{1:81}	p	F _{1:80}	p	F _{1:80}	p	F _{1:80}	p
IO	1,52	0,22	0,88	> 0,30	0,20	> 0,30	1,10	0,30
IU	6,03	0,02	30,18	< 0,001	0,39	> 0,30	30,84	< 0,001
IO*IU	2,87	0,09	7,26	0,001	0,43	> 0,30	7,47	0,01
Block ¹	2,53	0,01	22,34	< 0,001	5,35	< 0,001	23,79	< 0,001
Kovar.	-	-	2,16	0,14	2,02	0,16	2,13	0,15
	F _{1:92}	p	F _{1:91}	p	F _{1:91}	p	F _{1:91}	p
Zeit	5,31	0,02	54,46	< 0,001	15,40	< 0,001	52,96	< 0,001
Zeit*IO	0,15	> 0,30	0,10	> 0,30	0,71	> 0,03	0,12	> 0,30
Zeit*IU	0,80	> 0,30	6,81	0,01	1,66	0,20	6,93	0,01
Zeit*IO*IU	1,47	0,23	1,55	0,22	0,04	> 0,30	1,58	0,21
Zeit*Kovar.			2,00	0,16	3,78	> 0,30	2,09	0,15

	Phosphor		Kalium		Kohlenstoff		Stickstoff		C/N-Verhältnis	
	F _{1:80}	p	F _{1:80}	p	F _{1:80}	p	F _{1:80}	p	F _{1:80}	p
IO	0,01	> 0,30	2,84	0,10	0,01	> 0,30	0,83	> 0,30	1,21	0,27
IU	2,29	0,13	3,82	0,05	0,47	> 0,30	0,01	> 0,30	0,02	> 0,30
IO*IU	0,04	> 0,30	0,75	> 0,30	0,57	> 0,30	0,68	> 0,30	0,01	> 0,30
Block ¹	10,28	< 0,001	4,30	< 0,001	3,32	0,001	9,84	< 0,001	6,79	< 0,001
Kovar.	225,58	< 0,001	16,47	< 0,001	8,00	0,006	0,01	> 0,30	0,74	> 0,30
	F _{1:91}	p	F _{1:91}	p	F _{1:91}	p	F _{1:91}	p	F _{1:91}	p
Zeit	2,66	0,11	2,27	0,14	0,58	> 0,30	0,52	> 0,30	3,79	0,008
Zeit*IO	0,97	> 0,30	0,08	> 0,30	0,11	> 0,30	0,23	> 0,30	0,27	> 0,30
Zeit*IU	0,07	> 0,30	0,83	> 0,30	5,00	0,03	0,17	> 0,30	0,21	> 0,30
Zeit*IO*IU	0,14	> 0,30	0,84	> 0,30	0,65	> 0,30	0,01	> 0,30	0,38	> 0,30
Zeit*Kovar.	2,41	0,12	2,92	0,09	0,41	> 0,30	1,54	0,22	1,66	0,08

3.3.4.3. Verfügbare Nährstoffe

Für die Konzentrationen von Nitrat und Ammonium (und die Summe dieser Parameter als Maß für den insgesamt verfügbaren Stickstoff N_{\min}) wird deutlich, daß die Akkumulation lebender Phytomasse im Frühsommer zu einer recht starken Ausbeutung dieser Ressource auf der Untersuchungsfläche führt (Abb. 3.5). Nach Rückgang der Vegetationsdichte nur 10 Wochen später war unter anderem die Nitratkonzentration im Boden bereits wieder etwa doppelt so hoch. Für den mineralischen Stickstoff zeigten sich auch deutliche Abhängigkeiten von den Behandlungen auf den Parzellen. Bereits im Juni des zweiten Jahres war eine hochsignifikant höhere Nitrat- und damit auch Gesamtkonzentration an mineralischen Stickstoff bei Applikation des

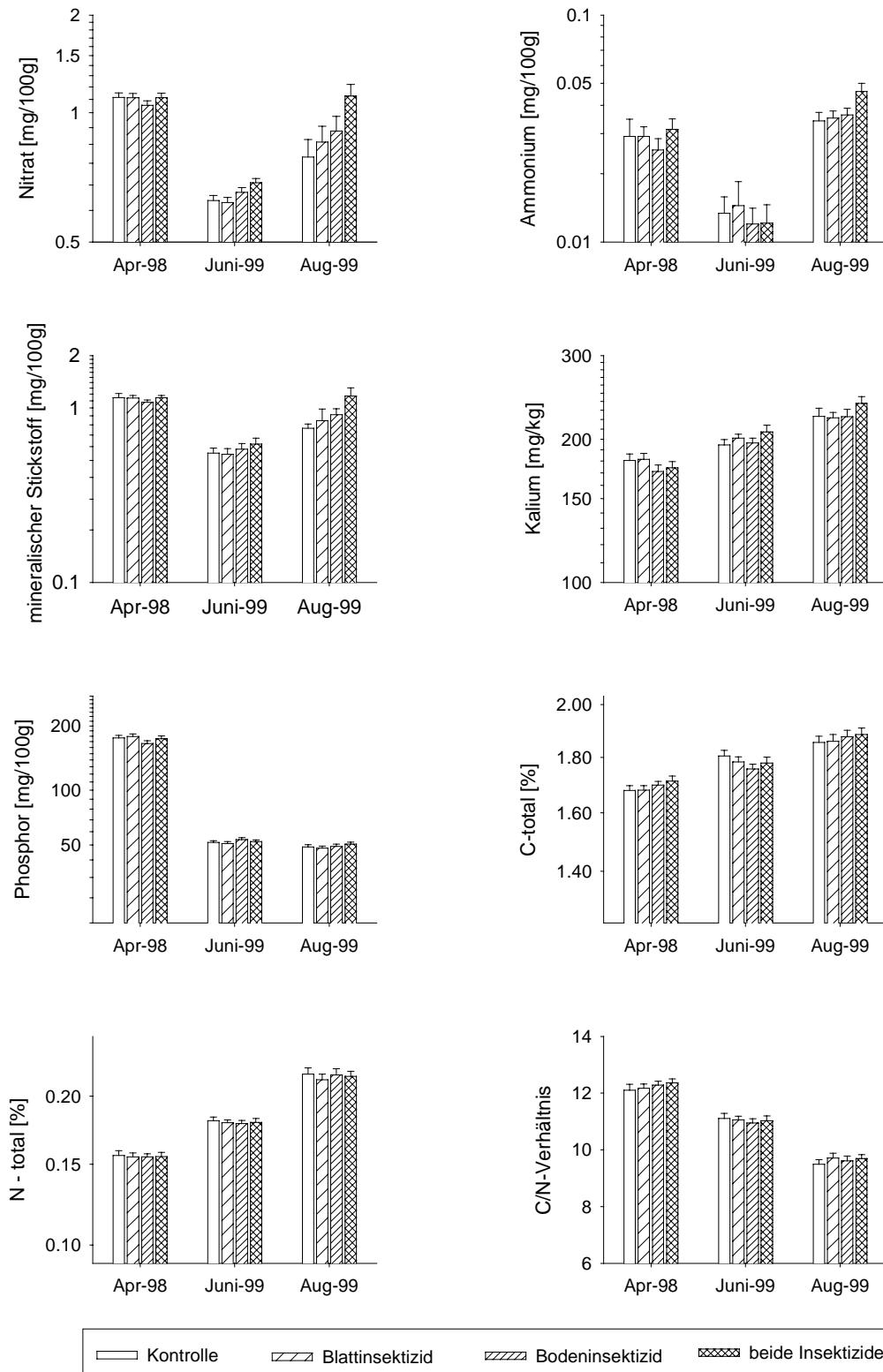


Abb. 3.5: Behandlungsmittelwerte (\pm Standardfehler) der Nährstoffkonzentrationen und des Gesamtgehaltes an Stick- und Kohlenstoff sowie des C/N-Verhältnisses im Boden der Versuchsparzellen. Die Angaben von April 1998 kennzeichnen die Ausgangswerte unmittelbar vor Versuchsbeginn. Die Ordinaten der Nährstoffkonzentrationen sind logarithmisch skaliert, die Ordinaten des Stick- und Kohlenstoffgehaltes sind winkeltransformiert.

Bodeninsektizides zu ermitteln (Tab. 3.4, Abb. 3.5). Dieser Effekt verstärkte sich im Verlaufe der zweiten Vegetationsperiode (hochsignifikante Interaktion mit der Zeit), so daß im Hochsommer des zweiten Jahres auf dieser Behandlungsvariante hochsignifikant mehr Nitrat und verfügbarer Stickstoff festgestellt wurde. Für diese Parameter ergab sich zusätzlich eine hochsignifikante Interaktion zwischen den beiden Faktoren Blatt- und Bodeninsektizid, was sich in einem überproportionalen Anstieg von N_{min} und Nitrat bei Kombinationsapplikation beider Pestizide äußerte. Ein leichter Anstieg des Ammoniumgehaltes nur in der Augustmessung konnte schließlich auch bei der Applikation des Blattinsektizides festgestellt werden (signifikante Interaktion mit dem Aufnahmezeitpunkt). Sowohl bezogen auf Nitrat als auch auf den mineralischen Stickstoff verursachte die Applikation des Bodeninsektizides einen Anstieg der Werte im Hochsommer um etwa 30%.

Die Applikation des Bodeninsektizides verursachte zudem eine signifikant höhere Kaliumkonzentration im Boden (Tab. 3.4, Abb. 3.5). Dieser Effekt betrug jedoch lediglich 4% im August. Ein marginal signikanter Anstieg (ca. +2%) war auch bei Blattinsektizidapplikation zu ermitteln. Auf die Konzentrationen des pflanzenverfügbaren Phosphors hatten die Behandlungen keinen Einfluß.

Vor allem die Werte für Nitrat und den verfügbaren Gesamtstickstoff im Hochsommer des zweiten Jahres wurden deutlich von Strukturparametern der Brache beeinflußt. Die Konzentration des verfügbaren Stickstoffes im Boden korrelierte hochsignifikant positiv ($r = 0,31, p = 0,005$) mit der Vegetationsdichte im Frühjahr, gleichzeitig aber hochsignifikant negativ ($r = -0,29, p = 0,01$) mit der Vegetationsdichte zum Zeitpunkt der Probennahme selbst. Folgerichtig war die Zunahme des verfügbaren Stickstoffes signifikant positiv ($r = 0,27, p = 0,02$) mit der Abnahme der Vegetationsdichte im Zeitraum zwischen den Probennahmen korreliert. Der Gehalt an mineralischen Stickstoff (auch als Nettomineralisationsrate) zeigte weiterhin eine deutlich negative Abhängigkeit von der Dichte an *Epilobium adnatum* ($r = -0,37, p = 0,001$).

Die Stickstoffnettomineralisationsrate der Vegetationsperiode im 2. Jahr korrelierte ebenfalls hochsignifikant positiv mit der Menge des in der unterirdischen Phytomasse gebundenen Stickstoff ($r = 0,43, p = 0,006$) bzw. dem damit eng verbundenen Kohlenstoffpool ($r = 0,42, p = 0,006$) auf den Versuchsparzellen.

3.3.4.4. Mikroflora

Die im Frühjahr 2000 ermittelten Werte der Bodenatmung und der mikrobiellen Biomasse stellten sich als zeitlich relativ konstant dar und unterschieden sich nur wenig zwischen den Terminen (Abb. 3.6). Sehr starke Unterschiede fanden sich dagegen erwartungsgemäß zwischen den Horizonten. Hier lagen die Werte für die tiefere Bodenschicht in Bezug auf beide Parameter deutlich unter denen des oberen Horizontes.

Die Applikation der Insektizide hatte keinen nachweisbaren Effekt auf Aktivität und Biomasse der Mikroflora auf den Parzellen. Auf eine detaillierte Darstellung der ANOVA-Ergebnisse (alle $p > 0,3$) wird daher an dieser Stelle verzichtet. Da die zweite Probenahme nur

wenige Tage nach einer Insektizidapplikation erfolgte, existieren also auch ausgehend von diesen Ergebnissen keinerlei Hinweise auf eine direkte Beeinflussung der Mikroflora durch die Behandlungen.

Dennoch zeigten sowohl die (miteinander hochkorrelierten) Werte für mikrobielle Aktivität (Bodenatmung) und mikrobielle Biomasse eine Abhängigkeit von den im Vorjahr erhobenen Strukturparametern der Vegetation. Zum Zeitpunkt der ersten Probennahme waren beide Werte signifikant oder marginal signifikant mit der Sproß- und der Gesamtbiomasse im Juli des Vorjahres auf den Parzellen korreliert (Tab. 3.5). Ebenfalls signifikant bzw. hochsignifikant positiv korreliert waren beide mikrobiellen Parameter mit der im Vorjahr erhobenen mittleren Vegetationsdichte auf den Versuchsparzellen. Dieser Effekt war auch noch zum Zeitpunkt der 2. Probennahme im 3. Jahr nachweisbar. Diese Zusammenhänge ließen sich allerdings nur für den oberen Horizont feststellen, während die Werte des unteren Horizontes keinerlei Abhängigkeiten von den Vegetationsparametern zeigten. Das stimmt mit der Tatsache überein, daß die ermittelte Wurzelbiomasse pro Parzelle keinen nachweisbaren Einfluß auf die Daten zur Mikroflora aufwies (Tab. 3.5).

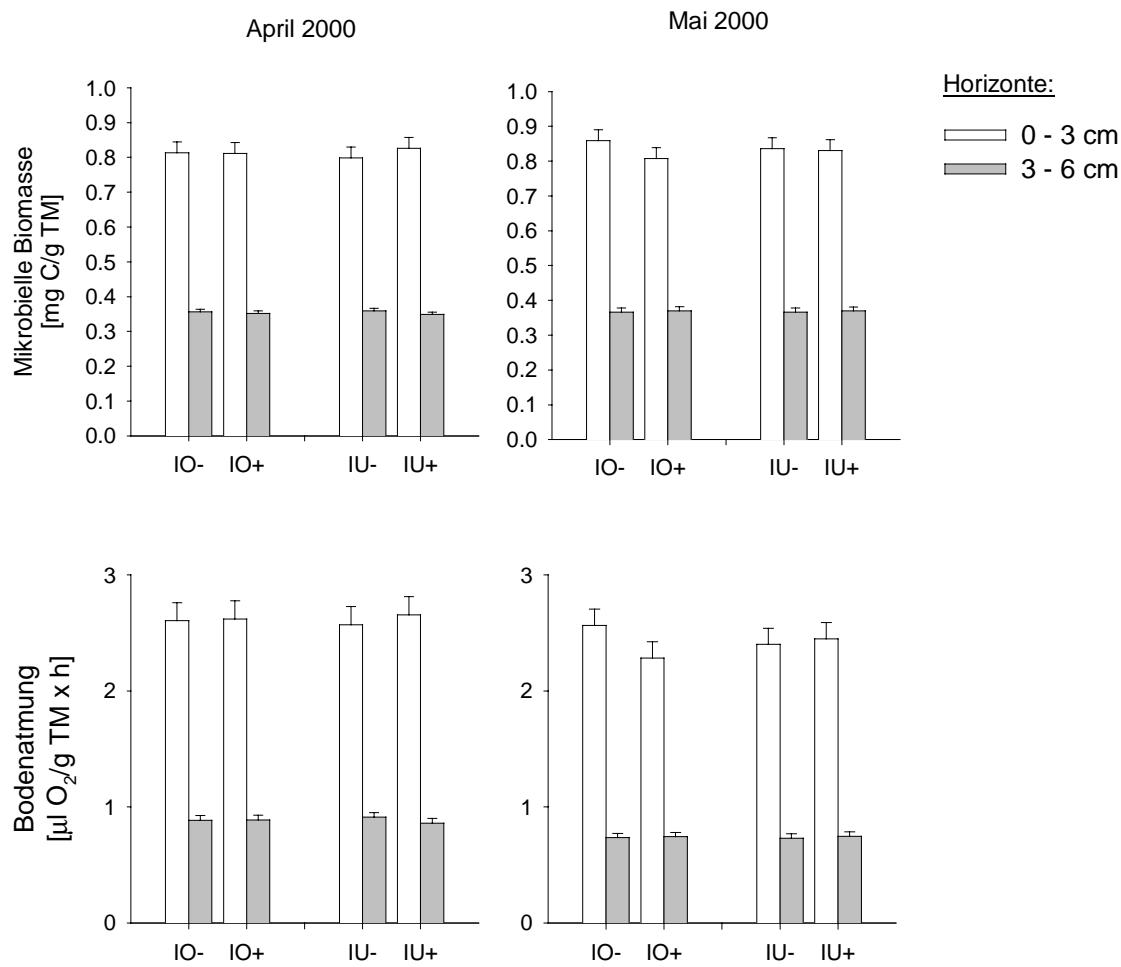


Abb. 3.6: Einfluß der Behandlungen auf mikrobielle Biomasse und mikrobielle Aktivität (Bodenatmung) in der oberen Bodenschicht der Versuchsparzellen im Frühjahr des dritten Jahres der Sekundärsukzession einer Ackerbrache. Darstellung der Mittelwerte (\pm Standardfehler) erfolgt nur für die Haupteffekte, da keine Interaktionen zwischen diesen nachweisbar waren.

Tab. 4.5: Pearson's Korrelationskoeffizient des Zusammenhangs zwischen Bodenatmung bzw. SIR und Merkmalen der Vegetation auf den Parzellen des Vorjahres. Unterschiedliche Stichprobenumfänge erklären sich durch die unterschiedlich große Anzahl gemeinsamer Parzellen in den jeweiligen Messungen. Signifikanzniveaus sind angegeben mit (*) für $p < 0,1$, mit * für $p < 0,05$ und mit ** für $p < 0,01$.

Horizont:	April 2000				Mai 2000				
	0 – 3 cm		3 – 6 cm		0 – 3 cm		3 – 6 cm		
	Vegetationsparameter 1999	n	Boden- atmung	SIR	Boden- atmung	SIR	Boden- atmung	SIR	
Wurzelbiomasse	20	0,25	0,27	0,23	0,10	0,07	-0,04	-0,02	0,03
Sprossbiomasse	20	0,47*	0,38 ^(*)	-0,05	-0,01	-0,07	-0,26	0,33	0,07
Gesamtbiomasse	20	0,50*	0,45*	0,03	0,04	-0,05	-0,24	0,34	0,12
Vegetationsdichte	40	0,34*	0,42**	-0,15	0,02	0,32*	0,31*	-0,05	0,02

3.4. Diskussion

Einfluß des Insektenausschlusses auf den Streuabbau

Die Ergebnisse vorliegender Studie zeigen, daß der Einsatz von Insektiziden zum Ausschluß phytophager Arthropoden teilweise auch Abbauprozesse beeinflußte. Arthropoden sind in terrestrischen Systemen zu einem unterschiedlich starken Maße am Umsatz organischer Substanz und damit am Nährstoffzyklus beteiligt (unter anderem Bonkowski et al. 1998, Edsberg 2000, Heneghan et al. 1998, Seastedt 1984, Swift et al. 1979). Häufig wird dabei von einer abbaubeschleunigenden Wirkung von Mikroarthropoden ausgegangen. Dabei wird weniger die tote organische Substanz selbst konsumiert, vielmehr geht der Einfluß häufig von Interaktionen mit der Mikroflora eines Standortes aus. In vorliegender Studie war eine erhöhte Abbaugeschwindigkeit bei Applikation des Blattinsektizides zu verzeichnen. Es ist denkbar, daß die kohlenstoffbasierten Pestizide das C/N-Verhältnis der Streu erhöhen können. In diesem Falle wäre allerdings eine Verlangsamung des Abbaus zu erwarten (Swift et al. 1979). Ein indirekter Einfluß über die veränderte Vegetationsstruktur und den damit verbundenen mikroklimatischen Bedingungen konnte durch die Einbeziehung der Vegetationsdichte als Kovariable in die Auswertung ausgeschlossen werden. Andren & Schnürer (1985) fanden, daß dabei die Feuchtigkeit im Gegensatz zur Temperatur eine untergeordnete Rolle spielen kann, was die negative Abhängigkeit von der Vegetationsdichte in vorliegender Studie erklärt.

Ursache für die in vorliegender Untersuchung ermittelte höhere Abbaurate bei Ausschluß oberirdischer Insekten mag die Reduktion mikrobieller Aktivität in Folge von „top-down“-Effekten von Arthropoden sein (Friebe [1992], siehe auch Angaben in Seastedt [1984] und Verhoef & Brussard [1990]). Kajak (1997) und Lawrence & Wise (2000) stellten fest, daß der Ausschluß epigäischer Raubarthropoden die Abundanz der Destruenten und damit den Streuabbau erhöhen kann. Möglicherweise sind letztere durch ihre Lebensweise in und unter der Streu gegenüber dem Insektizid weniger exponiert. Es bleibt festzuhalten, daß es sich insgesamt um einen sehr schwachen Effekt handelte und auch im Hinblick auf nachfolgende Ergebnisse zum Einfluß des

Blattinsektizides auf die Ressourcenverfügbarkeit vernachlässigbar scheint. Vergleichende Studien zeigten, daß der Einfluß von Mikroarthropoden auf den Streuabbau unter gemäßigten klimatischen Bedingungen relativ gering ist (Heneghan et al. 1998). In künstlichen Pflanzengemeinschaften unterschiedlicher Artenzahl fanden Mulder et al. (1999) einen positiven Zusammenhang zwischen Pflanzendiversität und Abbaurate von Baumwollstreifen. Bei Ausschluß von Insekten war zwischen beiden Parametern überraschenderweise ein negativer Zusammenhang feststellbar. Dieses bisher kaum erklärbare Ergebnis mag die Komplexität der zugrunde liegenden Interaktionen unterstreichen. Ein Zusammenhang zwischen Pflanzenartenzahl und Streuabbau konnte in vorliegender Untersuchung nicht gefunden werden.

Einfluß von Herbivorie auf die Streuqualität

Die organische Bodensubstanz und ihr Umsatz durch Arthropoden und Mikroflora stellt einen wesentlichen Bindeglied zwischen Herbivorenaktivität und Ressourcenverfügbarkeit im Ökosystem dar. Die Beeinflussung durch Herbivore erfolgt durch Deposition von Stoffwechselprodukten, Veränderungen im Wachstum und der Ressourcenallokation der Pflanzen und die indirekte Einflußnahme auf den Streuabbau. Ersterer Punkt dürfte vorwiegend in Bezug auf Wirbeltiere eine Rolle spielen und direkt mit der Herbivorenbiomasse pro Fläche verbunden sein.

Der weitaus größte Teil des pflanzlichen Gewebes geht in terrestrischen Systemen in Form von Streu wieder in den Stoffkreislauf ein. Jede herbivorieverursachte Änderung der Qualität und Quantität dieser Ressource vermag also den Nährstoffzyklus potentiell zu modifizieren. Qualitative Veränderungen der Streu sind vorwiegend über physiologische Reaktionen der Pflanzenarten oder durch Verschiebungen im Artenspektrum der Pflanzengemeinschaft möglich. Generalistische Herbivoren zeigen zwar Fraßpräferenzen für die Blätter besonders stickstoffhaltiger Arten (Kap. 2), der Ausschluß phytophager Insekten führte aber dennoch nicht zu einer überproportionalen Zunahme dieser Arten, so daß sich hier keine Anhaltspunkte für einen vermehrten Anfall leicht abbaubarer Streu ergab.

Herbivorie an oberirdischen Sproßteilen kann über physiologische Reaktionen der Pflanze Veränderungen von Gewebeeigenschaften verursachen. So stellt Herbivorie einen zusätzlichen „sink“ dar und kann die Wirtspflanze zu einer entsprechenden kompensatorischen Reaktion veranlassen sowie zu einer erhöhten Mobilisierung von Nährstoffen oder photosynthetischen Leistung führen (Zitate in Bardgett et al. [1998]). Alternativ dazu kann diese Form der Herbivorie ebenso zu einer Abnahme des Stickstoffgehaltes in Blättern führen (z.B. Gange & Brown 1989, Masters & Brown 1992). Häufig verursacht Herbivorie auch die verstärkte Bildung sekundärer Inhaltsstoffe im Pflanzengewebe. Diese zumeist kohlenstoffbasierten Verbindungen wirken als Abwehrstoffe gegen nachfolgenden Fraß (z.B. Karban & Myers 1989), wirken sich aber auch negativ auf den Abbau der organischen Substanz aus. Bei den in dieser Studie untersuchten drei häufigen Pflanzenarten der Ackerbrache konnte kein Einfluß oberiridischer Herbivorie auf den Elementgehalt der Streu gefunden werden. Vielmehr war in den Blättern von *Epilobium adnatum* ein niedrigerer Kohlenstoffgehalt und von *Cirsium arvense* ein niedrigerer Stickstoffgehalt bei Applikation des Bodeninsektizides nachzuweisen. Die Auswirkungen unterirdischer Herbivorie auf den Ressourcenhaushalt von Pflanzen ist vergleichsweise schlecht untersucht. Wurzelherbivorie

vermag den Gehalt der Blätter an Nährstoffen und Kohlehydraten herabzusetzen, sei es als Folge einer vermehrten Allokation dieser zur Wurzel (Dunn & Frommelt 1998) oder der herabgesetzten Fähigkeit zur Ressourcenakquisition (Brown & Gange 1990, Masters et al. 1993, Murray et al. 1996). Besonders aber bei chronischem Stress reagieren Pflanzen auch mit einer erhöhten Translokation von Nährstoffen von der Wurzel in die Blätter (Gange & Brown 1989, Masters 1995). Chronische Wurzelherbivorie auf der Untersuchungsfläche mag der Grund für die beobachtete Veränderung im Elementgehalt bei den zwei Arten in vorliegender Studie sein. Die Tatsache, daß *Cirsium arvense* als einzige der drei untersuchten Arten auf den Ausschluß der Wurzelherbivoren sowohl mit erhöhter Dichte (siehe Kap. 1) als auch mit einem deutlich niedrigeren Stickstoffgehalt der Streu reagiert, kann als Hinweis auf derartige Effekte verstanden werden. Daß die beobachteten Muster lediglich Resultat veränderter Pflanze-Pflanze-Interaktionen aufgrund veränderter Dominanz- und Dichteverhältnisse darstellen, erscheint jedoch ebenso plausibel.

Einfluß von Herbivorie auf die Ressourcendynamik

Mit einer erhöhten Translokation der Nährstoffe in die Blätter würden auch die Daten zum unterirdischen pflanzlichen Elemente-Pool übereinstimmen. Hier fand sich ein Anstieg des Kohlenstoffgehaltes in den unterirdischen Pflanzenteilen bei Bodeninsektizidapplikation. In Verbindung mit der erhöhten Wurzelbiomasse war ein flächenbezogen erhöhter unterirdischer pflanzlicher Kohlenstoff- aber auch Stickstoffpool zu verzeichnen. Dagegen zeigte der Kohlen- und Stickstoffgehalt des (wurzelfreien) Bodens keinerlei Reaktion auf die Applikation der Insektizide. Das bestätigt, daß auch das verwendete Bodeninsektizid (welches ja nicht durch die Wurzel aufgenommen wird) offensichtlich nicht direkt auf Bodeneigenschaften einwirkt.

Die Applikation des Bodeninsektizides führte im Verlauf der zweiten Vegetationsperiode zu einer erhöhten Verfügbarkeit einiger Ressourcen (Wasser, mineralischer Stickstoff). Diese Veränderungen wiesen Abhängigkeiten von der Vegetationsdynamik auf. So kam es auf den Parzellen aufgrund der unterschiedlichen jahreszeitlichen Dynamik der jeweils dominierenden Pflanzenarten auch zu einer unterschiedlichen Verfügbarkeit von Nährstoffen. Die Verfügbarkeit von Wasser im Hochsommer zeigt dabei eine besonders deutliche negative Abhängigkeit von der Vegetationsdichte. Erklärlich wird dies mit dem erhöhten Wasserbedarf einer größeren Phytomasse, Interzeptionsverlusten und stärkerer Evapotranspiration, die gerade im Hochsommer an Bedeutung gewinnen sollten. Die von *Cirsium arvense* dominierten Parzellen der Bodeninsektizidbehandlungen zeigten nun aufgrund des früheren Absterbens dieser Art im August im Vergleich zu den von *Epilobium adnatum* dominierten Parzellen eine kurzzeitig verringerte Vegetationsdichte (siehe Kap. 1) und somit auch eine erhöhte Wasserverfügbarkeit. Ähnliches ließ sich auch für die Konzentration an mineralischen Stickstoff festhalten. Diese war im August positiv mit der Vegetationsdichte zum Zeitpunkt des Biomassemaximums im Frühsommer und negativ mit der Vegetationsdichte zum Zeitpunkt der Probennahme korreliert. Entsprechend war die Zunahme des mineralischen Stickstoffes (besonders Nitrat) mit der Abnahme der Vegetationsdichte positiv korreliert. Eine weitere Eigenschaft der dominierenden Pflanzenarten mag diesen Effekt zusätzlich verstärkt haben: die Blätter von *Cirsium arvense* (und der meisten anderen Arten der Ackerbrache)

fallen nahezu unmittelbar nach Erreichen der Seneszenz zu Boden und gehen in den Nährstoffzyklus wieder ein. Vor allem Stickstoff wird sehr schnell durch mikrobielle Prozesse freigesetzt, der größte Teil in den ersten 1 bis 2 Wochen nach dem Streufall (Schaffers et al. 1998, Swift et al. 1979). Die sehr stickstoffhaltige Streu von *Epilobium adnatum* (vierthöchster Wert der 20 untersuchten Arten der Ackerbrache) verbleibt im Gegensatz zu den weitaus meisten Arten der Ackerbrache auch nach Eintreten der Seneszenz am Spross und löst sich sehr schwer, größtenteils erst im Winter von diesem. Ähnliches trifft auf die sehr widerstandsfähigen Sprosse der Art selbst zu. Auf den *E. adnatum*-dominierten Parzellen (die vorwiegend der Kontrolle oder Blattinsektizidbehandlung zuzuordnen sind; siehe Kap. 1) ist also ein großer Anteil des Stickstoffs im pflanzlichen Gewebe längere Zeit gebunden und kann so nicht mineralisiert werden. Ob diese Tatsache für den Stickstoffhaushalt der Fläche relevant ist, kann aus den vorliegenden Daten jedoch nicht abgeleitet werden. Daneben produziert *Cirsium arvense* im Frühsommer große Mengen an Blüten-Streu, was zu einer dichten Pappus-Schicht auf den Parzellen führt. Die sehr schnell abbaubare Blüten-Streu kann jedoch einen sehr starken Einfluß auf die Stickstoffdynamik eines Standortes haben (Zagt 1997). Daneben stellen Wurzeln eine bedeutende Kohlenstoffquelle für Mikroorganismen im Boden dar (Coleman et al. 1983). So zeigte auch der in den Wurzeln auf den Versuchsparzellen gebundene Kohlenstoff- und Stickstoffpool einen engen positiven Zusammenhang zur Stickstoffnettomineralisationsrate im Sommer des 2. Jahres. Da die Applikation des Bodeninsektizides eine Erhöhung dieser Pools verursachte, ist die gleichzeitige Erhöhung der Konzentration an verfügbaren Stickstoff möglicherweise zumindest teilweise auch darauf zurückzuführen.

Zusätzliche Düngeffekte der verwendeten Insektizide sind nicht zu erwarten. Der in den Insektiziden enthaltene Phosphor wird im Boden bzw. in der Pflanze nicht in eine mineralische Form umgewandelt (Domsch 1992, Tomlin 1994). Auch bei Verwendung eines sehr ähnlichen Präparates (Chlorfenvinphos) konnten McGonigle & Fitter (1988) keine Dungewirkung auf Pflanzen feststellen. In Übereinstimmung damit zeigte sich der Phosphatgehalt auf den Versuchsparzellen in vorliegender Untersuchung von der Behandlung unbeeinflußt.

Wie oben erwähnt, beziehen sich die Studien zum Einfluß phytophager Wirbelloser auf die Ressourcendynamik bisher auf monodominante Pflanzengemeinschaften und ausbruchartige Abundanzen der entsprechenden phytophagen Spezialisten. Der reduzierte Verbrauch der Ressourcen führte dabei zu deren erhöhten Verfügbarkeit (Brown 1994, Brunsting & Heil 1985, Uriarte 2000). In einer langfristigen Perspektive können diese Effekte offensichtlich ausgeglichen oder sogar umgedreht werden, indem chronische Insektenherbivorie zur Produktion schlechter abbaubarer Pflanzenmaterials führt und so den Anteil der in organischer Substanz festgesetzten Ressourcen erhöht (Uriarte 2000).

Etablierung, Fitneß und Interaktionen von Pflanzen werden entscheidend von der Verfügbarkeit der einzelnen Ressourcen beeinflußt. Veränderungen der Struktur und Dynamik von Pflanzengemeinschaften können also das Ergebnis einer Veränderung des Ressourcenhaushaltes des Ökosystems sein, andererseits solche Veränderungen aber auch verursachen. Dieser Aspekt

sollte daher zunehmend Bestandteil von Studien zum Einfluß wirbelloser Herbivorer auf Ökosysteme sein.

Die vorliegenden Ergebnisse geben Hinweise auf nur leichte Veränderungen der Qualität der pflanzlichen organischen Substanz im betrachteten Ökosystem. Treibende Kraft der (zum Teil recht deutlichen) Unterschiede in der Verfügbarkeit einzelner Ressourcen schienen bisher vielmehr vorwiegend quantitative Merkmale der Pflanzengemeinschaft zu sein, die von Insekten in vorliegender Untersuchung weniger vorhersehbar beeinflußt werden als in den Untersuchungen von Brown (1994), Brunsting & Heil (1985) und Uriarte (2000). Ein negativer Einfluß phytophager Insekten auf die Vegetationsdichte war in vorliegender Untersuchung nur im ersten Jahr der Sukzession nachweisbar (Kap. 1). Im zweiten Jahr führten dagegen entscheidende Veränderungen in der Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften eher zu zeitlichen Verschiebungen der Ressourcennutzung und –dynamik (siehe auch Hooper & Vitousek 1998).

Die verwendeten Insektizide zeigten weiterhin keinen Einfluß auf die mikrobielle Biomasse oder Aktivität. Verglichen über alle Behandlungen hinweg, zeigten beide Parameter dennoch eine deutliche Abhängigkeit von dem im Vorjahr ermittelten Daten zur Pflanzenbiomasse und Vegetationsdichte auf den Parzellen. Auch Wardle (1992), Wardle & Barker (1997) und Zak et al. (1994) weisen auf eine hauptsächliche Beeinflussung der Bodenmikroflora durch die Gesamtproduktion an Phytomasse hin. Dieser Effekt beschränkte sich in vorliegender Untersuchung auf die oberste Bodenschicht von 0 bis 3 cm. Dies verdeutlicht die Notwendigkeit, in zukünftigen Studien horizontweise Untersuchungen vorzunehmen, um detailliertere Informationen zur Beeinflussung der Ressourcendynamik zu erhalten. Artenreichtum und Diversität von Pflanzengemeinschaften scheinen, zumindest oberhalb eines gewöhnlich recht niedrigen Schwellenwertes, mikrobielle Parameter kaum zu beeinflussen (Wardle & Barker 1997, Wardle & Nicholson 1996). Auch in dieser Studie war kein solcher Zusammenhang nachweisbar. Andere Studien belegen weiter, daß der kritische Wert für die Aufrechterhaltung der maximalen mikrobiellen Aktivität in Bezug auf den Artenreichtum der streuproduzierenden Pflanzengemeinschaft (Wardle et al. 1997) und der an der Zersetzung beteiligten Fauna (Andrén et al. 1995) relativ gering ist. Es erscheint daher, daß Herbivorie durch Wirbellose vergleichsweise selten in der Lage ist, die Pflanzendiversität unter einen kritischen Wert zu drücken. Eine Beeinflussung der auf Unterschiede in der Produktivität sensibel reagierenden Mikroflora durch die teilweise nur geringen Effekte phytophager Insekten auf die Vegetationsdichte bzw. Pflanzenbiomasse scheint dagegen häufiger möglich.

Kapitel 4

Zusammenhang zwischen Herbivoreneinfluß und Standortproduktivität

Ist das Fretwell-Oksanen-Modell auf Wirbellose anwendbar?

4.1. Einleitung

Jede trophische Interaktion kann einer Kontrolle durch die Ressourcenverfügbarkeit des Ökosystems ('bottom-up'-Kräfte) bzw. durch die Konsumtion durch höhere trophische Stufen ('top-down'-Kräfte) unterliegen. Beide Mechanismen sind in der Natur nachzuweisen (Power 1992). Sie variieren aber in ihrer relativen Bedeutung von Standort zu Standort (White 1993). Muster und Ursachen dieser Variabilität werden bis heute rege diskutiert (Polis et al. 2000, Oksanen & Oksanen 2000, Schmitz et al. 2000). Der Einfluß der Konsumtion Herbivorer auf Pflanzengemeinschaften ist dabei immer als Netto-Effekt beider Mechanismen zu verstehen.

'Top-down'-Effekte phytophager Wirbellosen auf Pflanzengemeinschaften waren bisher nur selten Gegenstand gezielter Untersuchungen. Einige Studien konnten sehr starke Effekte besonders von Insektenherbivorie nachweisen (Brown et al. 1988, Brown & Gange 1989). In anderen Arbeiten wurden nur schwache oder keine Effekte gefunden (Gibson et al. 1990, Hulme 1996). Eine weitgehend akzeptierte Erklärung für die starke Variabilität des Einflusses Herbivorer ist ein als Fretwell-Oksanen-Modell (im Folgenden FOM genannt) bekanntes Konzept. Nach Fretwell (1977, 1987), Oksanen (1990) und Oksanen et al. (1981) setzt die Produktivität eines Standortes eine obere Grenze für die in einem Ökosystem möglichen Populationsdichten von Herbivoren und Karnivoren. Bei geringer Produktivität können nur sehr niedrige Herbivoredichten ausgebildet werden, die keinen spürbaren Einfluß auf die Pflanzengemeinschaft haben. Bei mittlerer Produktivität erreichen Herbivore hohe Dichten und werden durch eine nur sehr schwach ausgebildete Prädatorenengemeinschaft nicht beeinflußt. Daher können Herbivore hier sehr starke 'top-down'-Effekte auf die Vegetation ausüben. Die Herausbildung hoher Prädatorenabundanzen, welche die Aktivität Herbivorer wirkungsvoll kontrollieren, sei erst bei sehr hoher Produktivität möglich. Die Anzahl und Ausprägung der trophischen Stufen einer Nahrungskette sollte daher von der Produktivität bestimmt sein. Oksanen (1990) betonte, daß das FOM weitestgehend auf Wirbeltiere beschränkt ist, während Populationsdichten Wirbelloser aufgrund spezifischer Eigenschaften wie die geringe Mobilität der Herbivoren, der hohe Spezialisierungsgrad vieler Insekten und die geringen energetischen Kosten vieler möglicher Dormanzformen nur sehr unwahrscheinlich auf Veränderungen der Produktivität reagieren. Ob das FOM dennoch auf

Wirbellose übertragen werden kann, ist gegenwärtig eher Gegenstand wissenschaftlicher Diskussionen als gezielter Untersuchungen (Oksanen & Oksanen 2000, Polis et al. 2000). Lediglich Fraser & Grime (1997) untersuchten den Einfluß wirbelloser Phytophager (Insekten und Mollusken) entlang eines lokalen Produktivitätsgradienten und fanden in Übereinstimmung mit dem FOM starke Effekte nur auf den Standorten mittlerer Produktivität. Hinsichtlich der Spannweite der Pflanzenbiomasse müssen aber im Vergleich mit anderen Untersuchungen alle Standorte von Fraser & Grime (1997) als eher niedrigproduktiv eingestuft werden. Standortvergleiche über einen weiten lokalen oder regionalen Produktivitätsgradienten fehlen bisher. Der zeitliche und materielle Aufwand einer solchen Untersuchung wäre sehr hoch. Eine Meta-Analyse der bereits vorliegenden Resultate bietet dagegen die Möglichkeit, zu untersuchen, ob sich der hypothetische Zusammenhang zwischen Produktivität und Herbivoreneinfluß in dem zum jetzigen Zeitpunkt verfügbaren Datenmaterial widerspiegelt.

Meta-Analysen sind ein vergleichsweise neuer Ansatz in der Ökologie und benutzen quantitative Verfahren zur Integration der Resultate voneinander unabhängiger Studien in allgemeine Fragestellungen (Gurevitch & Hedges 1993). Vorteile der Meta-Analyse im Vergleich mit herkömmlichen Abhandlungen sind (1) die nicht-selektive Auswahl der Studien, (2) die objektive Gewichtung der Studien, (3) die Aufdeckung konsistenter, in den Einzeluntersuchungen aber nicht unbedingt signifikanter Effekte und (4) die Ableitung von Studienbedingungen (im vorliegendem Falle die Standortproduktivität), welche die Variabilität der Effekte erklären (Wolf 1986).

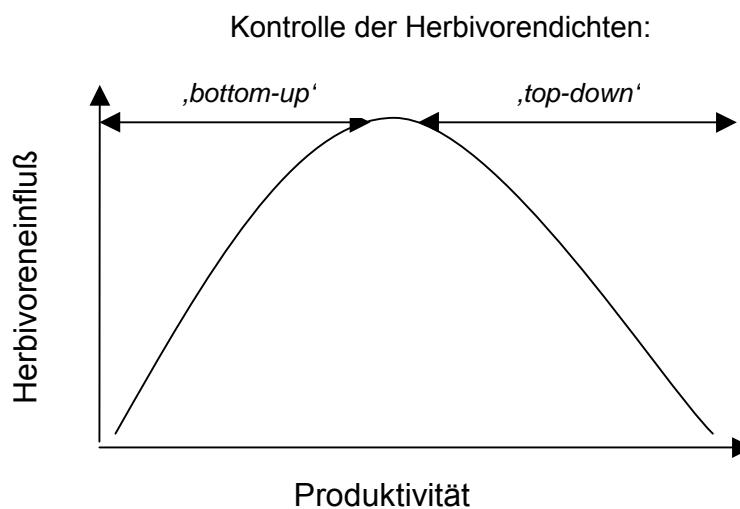


Abb. 4.1: Hypothetischer Zusammenhang zwischen Produktivität eines Standortes und Herbivoreneinfluß nach dem Fretwell-Oksanen-Modell. Erläuterungen siehe Text.

4.2. Material und Methoden

4.2.1. Auswahl der Studien

Auf der Basis einer Literaturrecherche wurden alle verfügbaren Veröffentlichungen zum Einfluß phytophager Insekten oder Mollusken auf gras- und kräuterdominierte Pflanzengemeinschaften berücksichtigt (Stand Oktober 2000). Da in keiner Studie direkte Angaben zur Primärproduktion des jeweiligen Standortes enthalten waren, war zunächst ein Maß für diese zu definieren. Mit Hinblick auf den engen Zusammenhang zwischen Primärproduktion und oberirdischer Pflanzenbiomasse in funktionell und strukturell ähnlichen Gemeinschaften (Begon et al. 1996), wurde die gemessene Phytomasse (Trockengewicht) der jeweils herbivorenfreien Behandlungsvariante als Maß für die Primärproduktion verwendet.

Die Kriterien zur Auswahl der Studien waren:

- die Pflanzengemeinschaft des Standortes hat sich aus dem regionalen Artenspektrum selbstständig entwickelt,
- es wurden die natürlicherweise auf diesem Standort vorkommenden Herbivorengilden in ihren natürlichen Abundanzen ausgeschlossen,
- es war ein Wert für die oberirdische Pflanzentrockenmasse der herbivorenfreien Pflanzengemeinschaft verfügbar bzw. durch Anfrage bei den Autoren erhältlich (Brown et al. 1988, Brown & Gange 1989).

Da sich die weitaus meisten Studien auf Kurzzeitexperimente beziehen, wurden in den wenigen Langzeitstudien nur die Daten des ersten Jahres berücksichtigt.

4.2.2. Analyse

Für jede Studie wurde die Effektstärke des Einflusses von Herbivorie auf die Vegetation errechnet. Die Effektstärke ist ein vom Stichprobenumfang und Maßskale unabhängiges Maß für den Unterschied zwischen den Behandlungsvarianten eines Experiments bzw. für die Stärke eines Zusammenhangs zwischen zwei Variablen. Die Effektstärke bildet die Grundlage für meta-analytische Studien. Bei Effektstärken der sogenannten "d-Familie" handelt es sich um Differenzen zwischen Behandlungsmittelwerten, welche anhand der jeweiligen Standardabweichung standardisiert werden. Die Berechnung der Effektstärke (d) erfolgte nach Gurevitch & Hedges (1993):

$$d = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{s} \times J, \quad (\text{Gleichung 1})$$

dabei sind \bar{x}_1 und \bar{x}_2 die Mittelwerte der jeweiligen Gruppen und s die zusammengefaßte Standardabweichung beider Gruppen. s berechnet sich wie folgt:

$$s = \sqrt{\frac{(N_1 - 1)(s_1)^2 + (N_2 - 1)(s_2)^2}{N_1 + N_2 - 2}}, \quad (\text{Gleichung 2})$$

mit N_1 und N_2 als der Anzahl der experimentellen Einheiten (z.B. Parzellen) und s_1 und s_2 den entsprechenden Standardabweichungen der einzelnen Gruppen. Der Term J in Gleichung 1 korrigiert die Effektstärken auf unterschiedliche Stichprobenumfänge (Hedges & Olkin 1985) und nähert sich mit zunehmenden Stichprobenumfang an 1 an:

$$J = 1 - \frac{3}{4(N_1 + N_2 - 2) - 1} \quad (\text{Gleichung 3})$$

Häufig mußten Vertrauensbereiche, Standardfehler und andere Streuungsmaße in die entsprechende Standardabweichung überführt werden (Sachs 1992, Sokal & Rolf 1995). In einigen Studien war es nötig, mehrere Mittelwerte mit dazugehörigen Standardabweichung zur Gesamtbiomasse zu addieren bzw. zu multiplizieren. Die Berechnung der entsprechenden Standardabweichung folgte Sachs (1992). Waren F-Werte verfügbar, so wurde d nach

$$d = \frac{2\sqrt{F}}{\sqrt{\text{Freiheitsgrade}_{\text{Fehler}}}} \quad (\text{Gleichung 4})$$

ermittelt (Rosenthal 1991).

Die Varianz ν für jede Effektstärke wird nach Hedges & Olkin (1985) errechnet:

$$\nu = \frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} + \frac{d^2}{2(N_1 + N_2)}. \quad (\text{Gleichung 5})$$

Diese Varianz erlaubt es, die Effektstärken der Studien in einer rechnerischen Analyse entsprechend ihres Stichprobenumfanges zu wichten. Der Gewichtungsfaktor w wird nach $w = \frac{1}{\nu}$ errechnet. (Gleichung 6)

Um die eingangs erwähnte Hypothese (Abb. 4.1) für den erhobenen Datensatz zu testen, wurde eine quadratische Funktion an die Effektstärken angepaßt und die Datenpunkte entsprechend w gewichtet.

4.3. Ergebnisse

Die Literaturecherche ergab 9 Studien (inklusive der vorliegenden Arbeit) zum Einfluß wirbellöser Herbivore auf quantitative Parameter (Vegetationsdichte, Biomasse) natürlicher, gräser- und kräuterdominierter Pflanzengemeinschaften mit insgesamt 22 auswertbaren Einzeldaten (Tab. 1.1). In den zugrundeliegenden Experimenten wurden häufig oberirdische, unterirdische Insekten oder Mollusken separat ausgeschlossen. Lediglich in den Arbeiten von Fraser & Grime (1997) und Fraser (1998) wurden diese drei Herbivorenarten stets in ihrer Gesamtheit ausgeschlossen. Die Effektstärken in Abhängigkeit von der Pflanzenbiomasse der Standorte sind in Abb. 4.2 dargestellt. Die jeweils untersuchten Standorte variierten bezüglich ihrer gemessenen Pflanzenbiomasse von

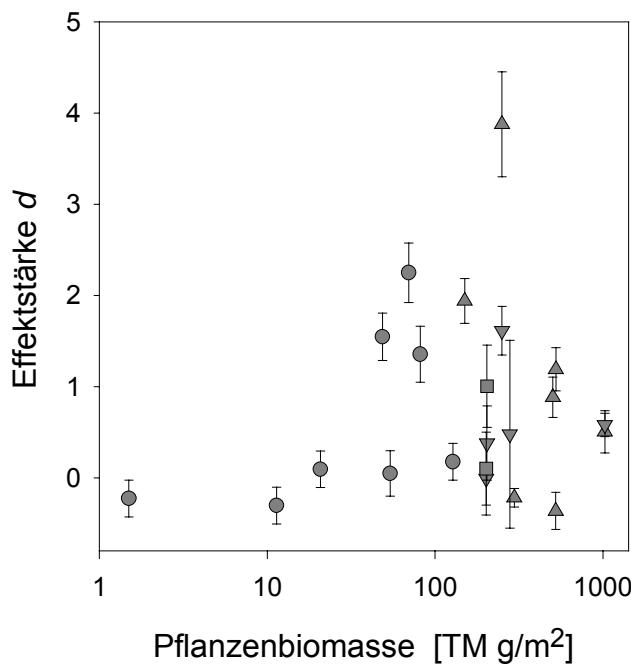


Abb. 2.2: Ergebnis der Literaturstudie zum Einfluß herbivorer Wirbelloser in Abhängigkeit von der Standortproduktivität in grasig-krautigen Pflanzengemeinschaften (TM = Trockenmasse). Zeichen: ● = Ausschluß aller Insekten und Mollusken, ▲ = Ausschluß oberirdischer Insekten, ▼ = Ausschluß von Bodeninsekten, ■ = Ausschluß von Mollusken.

stärken für den Ausschluß einzelner Herbivorengilden können nicht als generell geringer als die des Totalausschlusses bezeichnet werden. Dieser Totalausschluß wurde aber durchweg bei niedrigen und geringen Produktivitäten durchgeführt. Nur in wenigen Studien wurden geringe negative Effekte ermittelt (Carson & Root 1999, Fraser & Grime 1997, Hulme 1996, Uriarte & Schmitz 1998). Die Anpassung einer quadratischen Funktion an den Datensatz erbrachte keinen Hinweis auf eine Verteilung der Werte entsprechend der Ausgangshypothese ($F = 0,05$; $r^2 = 0,005$; $p > 0,30$). Ebenso ergab diese Regression bei ausschließlicher Berücksichtigung des Totalausschlusses oder des Ausschlusses nur oberirdischer Insekten (andere Gilden aufgrund niedriger Stichprobenumfänge nicht getestet) signifikante Zusammenhänge ($p > 0,30$). Auch für eine lineare Regression 1. Ordnung ergaben sich in keinem Fall Anhaltspunkte (jeweils $p > 0,30$). Es ist jedoch ersichtlich, daß insgesamt die stärksten Effekte im Bereich mittlerer Produktivität zu verzeichnen sind, so daß sich eine flächenhafte Verteilung der Effektstärken im Form eines Dreieckes ergibt. Die gesonderte Betrachtung der Studien, die sich auf den Ausschluß der selben Herbivorengilden beziehen, erbrachte ebenfalls keine erkennbare Abhängigkeit von der Produktivität der Standorte.

1,8 bis 1026 g Trockengewicht pro Quadratmeter. Die meisten Studien wurden an Standorten niedriger und mittlerer Produktivität durchgeführt, nur die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit einer hochproduktiven Pflanzengemeinschaften (Kap. 1, Jung et al. 2000).

In der Mehrzahl der Untersuchungen verursachte der Herbivorenausschluß einen Anstieg der Pflanzenbiomasse. Eine starke Variabilität dieses Effektes war aber über den gesamten Gradienten der Produktivität festzustellen. Der mit Abstand stärkste Effekt ergab sich aus der Studie von Brown & Gange (1989). Hier verursachte der Ausschluß oberirdischer Insekten eine Verdoppelung der Vegetationsdichte. Die Effekt-

Tab. 4.1: Ausgewertete Studien zum Einfluß phytophager Wirbelloser auf quantitative Parameter gras- und kräuterdominierter Pflanzengemeinschaften (PG) mit Angaben zur Pflanzenbiomasse der herbivorenfreien Behandlung, Effektstärke d, Varianz v und Gewichtungsfaktor w.

Studie	Standort / PG	Region	Herbivore	Biomasse [g/m ²]	d	v	w
Brown & Gange (1989)	Ackerbrache	Berks/England	oberirdische Insekten	ca. 250	3,876	0,58	1,74
Brown & Gange (1989)	Ackerbrache	Berks/England	unterirdische Insekten	ca. 250	1,613	0,27	3,77
Brown et al. (1988)	Grasland	Berks/England	oberirdische Insekten	ca. 150	1,940	0,25	4,08
Carson & Root (1999)	<i>Solidago altissima</i> -Brache	Ithaca/USA	oberirdische Insekten	296,5	-0,219	0,10	9,94
Fraser (1998)	<i>Urtica dioica</i> -Bestand	North Derbyshire/Schottland	Insekten (total), Mollusken	54,0	0,048	0,25	4,00
Fraser (1998)	Grasland	North Derbyshire/Schottland	Insekten (total), Mollusken	81,5	1,354	0,31	3,25
Fraser & Grime (1997)	<i>Sedum acre</i> -Bestand	North Derbyshire/Schottland	Insekten (total), Mollusken	1,50	-0,227	0,20	4,97
Fraser & Grime (1997)	<i>Festuca ovina</i> -dominierte PG	North Derbyshire/ Schottland	Insekten (total), Mollusken	11,3	-0,305	0,20	4,94
Fraser & Grime (1997)	Grasland	North Derbyshire/ Schottland	Insekten (total), Mollusken	48,6	1,546	0,26	3,85
Fraser & Grime (1997)	Grasland	North Derbyshire/ Schottland	Insekten (total), Mollusken	69,5	2,247	0,33	3,06
Fraser & Grime (1997)	<i>Urtica dioica</i> -Bestand	North Derbyshire/ Schottland	Insekten (total), Mollusken	127,5	0,176	0,20	4,98
Fraser & Grime (1997)	<i>Petasites hybridus</i> -Bestand	North Derbyshire/ Schottland	Insekten (total), Mollusken	20,7	0,094	0,20	4,99
Shure (1971)	Ackerbrache	New Jersey/USA	unterirdische Insekten	279,1	0,478	1,03	0,97
Hulme (1996)	Grasland	Berks/England	unterirdische Insekten	203,8	0,380	0,41	2,46
Hulme (1996)	Grasland	Berks/England	Mollusken	203,8	1,004	0,45	2,22
Hulme (1996)	Grasland	Berks/England	unterirdische Insekten	201,9	-0,008	0,40	2,50
Hulme (1996)	Grasland	Berks/England	Mollusken	201,9	0,101	0,40	2,50
Uriarte & Schmitz (1998)	Ackerbrache	Connecticut/USA	oberirdische Insekten	523	-0,362	0,20	4,92
Uriarte & Schmitz (1998)	Ackerbrache	Connecticut/USA	oberirdische Insekten	503	0,884	0,22	4,56
Uriarte & Schmitz (1998)	Ackerbrache	Connecticut/USA	oberirdische Insekten	525	1,189	0,24	4,25
vorliegende Arbeit	Ackerbrache	Sachsen-Anhalt/BRD	oberirdische Insekten	1026,0	0,505	0,23	4,35
vorliegende Arbeit	Ackerbrache	Sachsen-Anhalt/BRD	unterirdische Insekten	1026,0	0,581	0,13	7,83

4.4. Diskussion

Mittels einer meta-analytischen Auswertung publizierter und eigener Daten wurde gezeigt, daß der Ausschluß herbivorer Wirbelloser in kräuter- und gräserdominierten Pflanzengemeinschaften niedriger und hoher Produktivität geringe Auswirkungen auf quantitative Parameter der Vegetation zeigt. Übereinstimmend mit den Vorhersagen des FOM waren die stärksten Effekte auf Standorten mittlerer Produktivität zu finden. Einige Studien wiesen aber auch in diesem Bereich einen sehr geringen Einfluß von Herbivorie auf die Pflanzengemeinschaft nach. Daher kann aus den vorliegenden Daten eine Allgemeingültigkeit des vom FOM vorhergesagten Zusammenhangs zwischen Herbivorieintensität und Standortproduktivität nicht abgeleitet werden.

Die Anzahl der von der Behandlung betroffenen Herbivorengilden trägt nicht zur Erklärung des gefundenen Musters bei. So fand sich der stärkste Effekt beim Ausschluß oberirdischer Insekten, während der Totalausschluß zum Teil nur schwache Effekte haben konnte. Eine verlässlichere Aussage zur Gültigkeit des FOM ließe sich treffen, wenn für den Ausschluß jeweils einzelner Herbivorengilden bzw. dem Totalausschluß wirbelloser Herbivore über den gesamten Produktivitätsgradienten genügend Datenmaterial vorliegen würde. So bleibt lediglich festzustellen, daß auch bei mittleren Produktivitätsstufen vergleichsweise geringe Effekte des Herbivorenausschlusses möglich sind.

Geht man von der Gültigkeit der vom FOM gemachten Annahmen für niedrig- und hochproduktive Standorte aus, stellt sich die Frage nach den Mechanismen, die eine starke Streuung der Effektstärken bei mittleren Produktivitätsstufen verursachen. Möglicherweise kommt dabei dem Zusammenhang zwischen Produktivität und Diversität eine zentrale Bedeutung zu. Bei Untersuchungen entlang eines Produktivitätsgradienten in einem Zechsteintal in North Derbyshire/Schottland fanden Fraser & Grime (1997) nur auf zwei Standorten mittlerer Produktivität einen Einfluß wirbelloser Herbivore auf die Biomasse der Pflanzengemeinschaft. Die Produktivitätsspannweite der Untersuchungsflächen mit 1,8 bis 129,95 g/m² entspricht allerdings eher dem unteren Bereich der hier betrachteten Produktivitätsskala (Abb. 1.2). Bei diesen beiden Standorten handelte es sich um sehr diverse Pflanzengemeinschaften, während die übrigen Untersuchungsflächen eher Dominanzbestände einzelner Arten darstellen (Moon et al. 1999). Da eine größere Anzahl von Pflanzenarten eine erhöhte Diversität von Herbivoren bedingen kann, werten Moon et al. (1999) diesen Zusammenhang zwischen Produktivität und Diversität als einen versteckten Faktor (*'hidden treatment'*). Dabei bleibt unklar, weshalb eine erhöhte Herbivorendiversität generell einen stärkeren Effekt auf die Pflanzenbiomasse haben sollte.

Nach Polis et al. (2000) stellen *'top-down'*-Effekte in terrestrischen Systemen eher die Ausnahme als die Regel dar. Begründet wird diese Annahme mit der größeren Komplexität terrestrischer Systeme. Diese sei durch eine stärkere Heterogenität weniger klar abgrenzbarer Habitate und eine komplexere trophische Vernetzung der Arten bedingt, wodurch Interaktionen tendenziell schwächer und diffuser seien. Nur in Lebensgemeinschaften, in denen Herbivore die Abundanz dominierender Pflanzenarten negativ beeinflussen, seien *'top-down'*-Mechanismen in der Lage, die Pflanzenbiomasse substanzial zu beeinflussen. Geht man von der verstärkten

Herausbildung artenreicherer Pflanzengemeinschaften bei mittlerer Produktivität aus (Grime 1979), scheint unter den genannten Gesichtspunkten das Vorhandensein geringer Herbivoreeffekte plausibel. Nur von wenigen Studien liegen allerdings Angaben zur Artenzahl der Pflanzengemeinschaften vor. Schon die Ergebnisse von Fraser & Grime (1997) zeigen aber, daß der Einfluß Herbivorer auch in artenreichen Gemeinschaften hoch sein kann. Auch Mulder et al. (1999) fanden den stärksten Effekt von Insektenherbivorie in artenreicherem (aber künstlichen) Pflanzengemeinschaften.

Ein weiterer möglicher Kritikpunkt bezieht sich auf die üblicherweise als Gradmesser für Herbivorieintensität herangezogenen Parameter. Die vom FOM und ähnlichen Hypothesen getroffenen Aussagen beziehen sich weitgehend auf Veränderungen der Biomasse einer Pflanzengemeinschaft. Die herbivorieverursachten Veränderungen der Zusammensetzung der Vegetation können beträchtlich sein, ohne aber Biomasse oder Vegetationsdichte nachhaltig zu beeinflussen (siehe Kap.1). Für eine Pflanzengemeinschaft ist dies sicherlich von entscheidenderer Bedeutung als ein (statistisch vielleicht signifikanter) Anstieg der Biomasse um wenige Prozent. Eine Einbeziehung qualitativer Veränderungen in Konzepte trophischer Kaskaden steht bisher noch aus.

Problematisch erscheint auch die betrachtete zeitliche Skala des Herbivoreneinflusses. In den meisten Studien bezieht sich diese auf höchstens eine Wachstumsperiode. Negative Effekte auf Fertilität oder Speicherorgane von Pflanzenarten können sich aber mitunter erst im Verlauf mehrerer Generationen als Biomasseeffekt der Pflanzengemeinschaft ausdrücken.

In Anbetracht der Heterogenität der Effekte des Ausschlusses wirbelloser Herbivoren auf Pflanzengemeinschaften bleibt die Vorhersagekraft des FOM für diese Systeme niedrig und vereinfacht möglicherweise die Mechanismen innerhalb der trophischen Strukturen. Trotz weitgehender Akzeptanz in der Ökologie war das FOM bisher kaum Gegenstand experimenteller Untersuchungen. Aktuell führten Fraser & Grime (1997, 1998, 1999b) Experimente in natürlichen Systemen (siehe oben) sowie Mikrokosmen durch und die Ergebnisse scheinen weitgehend konsistent mit den Vorhersagen des FOM zu sein. Die Verwendung von zwei oder drei Produktivitätsstufen ist letztlich aber keine adäquate Grundlage für den Test eines Modells, nicht zuletzt auch aus statistischen Gründen. Weiterhin muß hinterfragt werden, ob verschieden stark gedüngte artifizielle Pflanzengemeinschaften gleicher Artenzusammensetzung und der Effekt zugesetzter Herbivorer (ebenfalls gleicher Artenzusammensetzung und Menge) (Fraser & Grime 1999b) Rückschlüsse auf funktionelle Zusammenhänge in natürlichen Systemen zulassen.

Die Ergebnisse der Analyse unterstreichen die Komplexität der den Herbivoreffekt in Pflanzengemeinschaften regulierenden biotischen Interaktionen. Nur eine Reihe methodisch einheitlicher Experimente können dazu beitragen, die relative Bedeutung von Produktivität und Diversität von Pflanzengemeinschaft für das Vorhandensein und die Stärke von „top-down“-Effekten aufzuklären. Ein zentraler Punkt ist dabei auch die klare Darstellung aller relevanter Informationen und statistischer Parameter. Für die zukünftige quantitative Analyse der Resultate verschiedener Studien und damit den Erkenntnisgewinn bezüglich allgemeiner Zusammenhänge in der Ökologie ist dies unverzichtbar.

C. Allgemeine Diskussion

Herbivoreinfluß und Standortproduktivität

In vorliegender Arbeit wurde der Einfluß phytophager Insekten auf eine hochproduktive Pflanzengemeinschaft untersucht. Die Durchführung des Experimentes auf einem hochproduktiven Standort gibt Hinweise auf die Relevanz der Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen Produktivität eines Ökosystems und Herbivoreinfluß. Vergleichbare Insektausschlußexperimente fanden bisher lediglich auf niedrig- bis mittelpunktiven Standorten statt. Die ermittelte oberirdische Pflanzenbiomasse der untersuchten Ackerbrache erreichte im ersten Jahr der Sukzession Werte, welche das Doppelte der bisher höchsten Werte vergleichbarer Studien darstellen. Die Einbeziehung der eigenen Ergebnisse in eine meta-analytische Auswertung vergleichbarer Resultate aus der Literatur verdeutlicht indes auch die Grenzen eines solchen Ansatzes. Die beobachteten geringen Effekte auf die Vegetationsdichte (Kap. 1) bei einer hohen Standortproduktivität entsprechen prinzipiell den Vorhersagen des Fretwell-Oksanen-Modells. In Verbindung mit der Auswertung des verfügbaren Datensatzes zum Einfluß wirbelloser Herbivorer auf Pflanzengemeinschaften muß allerdings eingeschätzt werden, daß sich für eine Allgemeingültigkeit dieses Modells für Wirbellose bisher keine Anhaltspunkte ergeben (Kap. 4). Letztlich ändern sich mit der Standortproduktivität auch Eigenschaften der Zönosen, die in diesem Zusammenhang möglicherweise unabhängig von der eigentlichen Bedeutung des Begriffes Produktivität (also die pro Flächen- und Zeiteinheit ausgebildete Biomasse) für die beobachteten Effekte relevant sind. So ändern sich (1) die Identität der beteiligten Pflanzenarten (inklusive ihrer chemischen und physikalischen Eigenschaften), (2) die Identität der beteiligten Herbivorenarten und (3) strukturelle und funktionale Parameter der Gemeinschaft (z.B. Diversitäts-Produktivitäts-Beziehung). Diese eigentlich immer vorhandene Interkorrelation ökologischer Faktoren setzen dem Erklärungspotential vergleichender Feldstudien eine Grenze. Sie stehen damit im Gegensatz zu hochartifiziellen Labor- und Gewächshausstudien, die einen guten Einblick in mechanistische Zusammenhänge gewähren können, deren Relevanz für Freilandsituationen aber nicht immer offensichtlich ist. Weitgehend in den Hintergrund gedrängt wurde bisher die Frage, wie der Einfluß von Herbivorie entlang anderer, in der Natur ebenfalls immer vorhandener Gradienten (Klima, Geographie, Störungen) variiert. Voraussetzung für entsprechende Studien wäre, daß Interferenzen mit dem Parameter Produktivität vermieden werden können.

Vergleich des Einflusses ober- und unterirdischer Insekten

Kritisch hinterfragt werden müssen in Bezug auf Insektausschlußexperimente ganz sicherlich auch methodische Gesichtspunkte. Die aus der vorliegenden Studie hervorgehenden Resultate

und Schlußfolgerungen wären mit Sicherheit von den hier präsentierten verschieden, wenn kein getrennter Ausschluß unter- und oberirdisch lebender Insekten bzw. die Applikation nur eines Insektizides erfolgt wäre. Die Applikation lediglich des Blattinsektizides verursachte nur wenig nachweisbare Veränderungen in der Struktur der Pflanzengemeinschaft, aber auch bezüglich der Ökosystemeffekte. Die Applikation des Bodeninsektizides verursachte dagegen eine deutliche Verschiebung der Dominanzverhältnisse innerhalb der Pflanzengemeinschaft der Brache (Kap. 1). In einer Reihe vergleichbarer Studien kamen nun ausschließlich Blattinsektizide zum Einsatz (Tab. 4.1), so daß fraglich bleibt, ob der Einfluß von Insekten aus diesen Ergebnissen hergeleitet werden kann, wenn der für die Vegetation möglicherweise relevantere Teil der Phytophagenfauna unberücksichtigt bleibt.

Zu einem großen Teil sind die bodenlebenden Insekten von den oberirdisch lebenden taxonomisch verschieden. Bei einigen Arten repräsentieren sie aber auch unterschiedliche Entwicklungsstadien des Lebenszyklus. Die bodenlebenden Larven vieler Insekten stellen in Bezug auf den Fraß an Pflanzenteilen häufig das weitaus aktiveren und ausdauerndere Stadium dar (Mortimer et al. 1998). Obwohl also taxonomisch weniger divers, mag diese Herbivorengilde einen vergleichbaren oder gar stärkeren Einfluß auf die Vegetation ausüben. Im vorliegender Studie wurde nachgewiesen, daß der Ausschluß bodenlebender Insekten in einer hochproduktiven Pflanzengemeinschaft vor allem zur Veränderung der Abundanzverhältnisse zwischen einzelnen Arten und letztlich zu einer herabgesetzten Dynamik und einem veränderten Muster der Sukzession führt. Ein Schlüsselfaktor dieser Veränderungen scheint die starke Zunahme der Dichte von *Cirsium arvense* als Reaktion auf die Bodeninsektizidapplikation zu sein. Die Beeinflussung der Populationsdynamik der Art durch Wurzelherbivorie auf der Untersuchungsfläche ist daher Gegenstand gezielter Untersuchungen (Jung, in Vorbereitung). Vor mehr als einem Jahrzehnt wiesen bereits Andersen (1987) und Brown & Gange (1990) darauf hin, daß trotz des hohen Wissensstandes bezüglich der Auswirkung von Wurzelherbivorie auf Wachstum und Reproduktion von Pflanzen nahezu nichts über den Einfluß auf die Dynamik natürlicher Pflanzengemeinschaften bekannt ist. Daß ein solcher existieren und beträchtlich sein kann, zeigte die Studie von Brown & Gange (1989a). In neueren Studien werden daher häufiger Bodeninsekten in Kombination mit oberirdisch lebenden Insekten ausgeschlossen (z.B. Fraser 1998, Fraser & Grime 1997). Der Wissensstand bezüglich der spezifischen Wirkung von Bodeninsekten auf Pflanzengemeinschaften hat sich in den letzten 10 Jahren allerdings nahezu nicht verändert. Im Gegensatz dazu ist ein enormer Wissenszuwachs bezüglich der Bedeutung von Wurzelherbivoren in der Landwirtschaft und in der biologischen Unkrautbekämpfung zu verzeichnen (Mortimer et al. 1998). Die hieraus gewonnenen Erkenntnisse mögen zu einer Überbetonung der Bedeutung von Spezialisten geführt haben. Dabei können auch generalistische Wurzelherbivoren durch Unterschiede in ihren Fraßpräferenzen direkt und durch Unterschiede in der Herbivorietoleranz der Pflanzenarten indirekt die Dominanzstruktur einer Pflanzengemeinschaft beeinflussen. Darüberhinaus mag die Fähigkeit zur effektiven Ausbeutung einer Nahrungsressource relativ geringer Qualität (Brown & Gange 1990) und die geringere Exposition gegenüber Prädatoren und Parasitoiden die Anwendbarkeit der Fretwell-Oksanen-Hypothese auf

diese Herbivorengilde in Frage stellen. Ob der beobachtete geringe Einfluß oberirdischer Insekten und der sehr deutliche Einfluß unterirdischer Insekten auf einem hochproduktiven Standort in vorliegender Studie dahingehend gewertet werden kann, können nur weitere vergleichende Untersuchungen ergeben.

Einfluß phytophager Insekten auf Ökosystemparameter

Es wurde untersucht, ob der selektive Fraß generalistischer Herbivorer die Veränderungen in der Dominanzhierarchie der Pflanzengemeinschaft bei Insektausschluß erklärt. Die Präferenz für bestimmte Pflanzenarten korreliert bei Wirbellosen analog zu den Wirbeltieren offensichtlich in vergleichbarer Art und Weise mit funktionalen und ökologischen Parametern der Pflanzen (Kap. 2). Der Einfluß phytophager Insekten auf die Struktur einer beliebigen Pflanzengemeinschaft wäre so in einer Weise vorhersehbar, wie es für Wirbeltiere zum Teil schon gezeigt wurde (Diaz 2000) bzw. recht offensichtlich ist (Pastor & Cohen 1997). Andererseits ergäben sich dann aufgrund des engen Verhältnisses zwischen Blatt- bzw. Pflanzenmerkmalen und Herbivorenpräferenz Konsequenzen für Ökosystemprozesse. Generell wird die Präferenz von Herbivoren für einzelne Pflanzenarten durch die selben Parameter bestimmt, die auch Schlüsselfaktoren für den Abbau der organischen Substanz sind (Kap. 2). Sollten unterschiedliche Fraßpräferenzen tatsächlich zu einem Dominieren „unschmackhafter“ Pflanzenarten führen, ließe dies eine Hemmung des Nährstoffzyklus erwarten. Es konnte gezeigt werden, daß dieser Zusammenhang zwischen Blatt- bzw. Pflanzenmerkmalen und Herbivorenpräferenz auch bei der Betrachtung eines hinsichtlich der Ökologie und der Lebensformen relativ einheitlichen Pflanzenartenspektrums nachweisbar ist. Erwartungsgemäß zeigen beispielsweise sowohl Herbivorenpräferenz und Streuabbau positive Abhängigkeiten von Parametern, die als Maß für die relative Wachstumsrate gelten können. Nach Crawley (1990) sind Herbivorenpräferenz und Konkurrenzkraft von Pflanzen miteinander positiv korreliert. Der verstärkte Fraß an konkurrenzstarken Pflanzen kann so zu einer erhöhten Etablierung konkurrenzschwacher Arten führen und entscheidend zur Aufrechterhaltung einer hohen Diversität beitragen („competitor release“-Modell, siehe Pacala & Crawley [1992]). In der vorliegenden Arbeit konnte ein Zusammenhang zwischen Herbivorenpräferenz und der Änderung der Dichtewerte der Pflanzenarten als Reaktion auf den Herbivorenausschluß im Freiland nicht gefunden werden. Von einer Verallgemeinerung der in Bezug auf Wirbeltiere zum Teil bereits vorliegenden Ergebnisse kann daher nicht ausgegangen werden.

Ausgehend von diesen Ergebnissen ergaben sich also keine Hinweise auf eine vorhersagbare Veränderung in der Ressourcendiffusivität in Abhängigkeit von der Insektizidbehandlung. Daß diese zumindest in den mit Bodeninsektizid behandelten Parzellen dennoch Veränderungen zeigte, läßt sich auf die Beeinflussung der Vegetationsdynamik durch die Behandlung zurückführen (Kap. 4). Direkte negative Abhängigkeiten von der Vegetationsdichte konnten für einige verfügbare Ressourcen wie Wasser und mineralischer Stickstoff festgestellt werden. Dabei stellt die lebende Phytomasse einen Ressourcen-„sink“ dar, der sich im Laufe des Experimentes vom Insektausschluß sowohl quantitativ als auch qualitativ beeinflußt zeigte (Kap. 1). Die Stickstoffnettomineralisation in der Vegetationsperiode des zweiten Jahres zeigt eine

deutlich positive Abhängigkeit von der Abnahme der Vegetationsdichte im Verlauf des Sommers. Die durch die Applikation des Bodeninsektizides veränderte Dominanzstruktur brachte aufgrund der unterschiedlichen Phänologie der dominierenden Arten zeitliche Veränderungen der Ressourcennutzung und der Rückführung der Nährstoffe in Form von Streu mit sich. So erreicht *Epilobium adnatum* im Vergleich mit *Cirsium arvense*, aber auch zahlreichen anderen Arten der Brache relativ spät sein Dichtemaximum und repräsentierte zum Zeitpunkt der zweiten Bodenprobennahme auf den mit Bodeninsektizid behandelten Plots weniger als 10% der ermittelten Berührungen durch lebende Pflanzenteile, in den Kontrollen dagegen 42%. Daher kam es zu diesem Zeitpunkt zu einer höheren Vegetationsdichte und einer entsprechend geringeren Verfügbarkeit an mineralischen Stickstoff auf den Kontrollparzellen. Da *E.adnatum* die Streu erst im Winter verliert, mag dies ebenfalls zu einem höheren Anteil oberirdisch gebundenen Stickstoffs im Ökosystem während der Vegetationsperiode führen. Entsprechend zeigt der Stickstoffgehalt im Hochsommer (bzw. die Nettomineralisationsrate innerhalb der Sommermonate) eine hochsignifikant negative Abhängigkeit von der Dichte von *E. adnatum*. Für keine andere Art konnte ein vergleichbarer Zusammenhang gefunden werden. So vermag der Ausschluß von Bodeninsekten indirekt den Stoffkreislauf beeinflussen. Inwieweit sich dieser Unterschied manifestiert und letztlich auch Auslöser für eine weitergehende Differenzierung zwischen den Behandlungsvarianten ist, bedarf weiterer Untersuchungen. Auf der untersuchten nährstoffreichen Ackerbrache scheint eine stickstofflimitierte Rekrutierung und Etablierung einzelner Arten eher unwahrscheinlich, zumal die festgestellten Effekte offensichtlich bisher nur kurzfristiger Natur sind. Die von Uriarte (2000) angeführten kurzfristigen, durch die Struktur und Dynamik der Pflanzengemeinschaft vermittelten Auswirkungen phytophager Insekten auf den Ressourcenzyklus finden sich also auch in vorliegender Untersuchung. Deutliche Hinweise auf langfristige Veränderungen, die sich also über generelle Änderungen der Streuqualität manifestieren sollten, konnten in vorliegender Studie nicht gefunden werden. Fraglich bleibt jedoch, ob Insektenherbivorie auch auf einem hochproduktiven Standort längerfristig zu einer herabgesetzten Nettoprimärproduktion (ober- und unterirdisch) führt. Während beispielsweise kurzfristige Zunahmen des Kohlenstoffpools zu einem erhöhten Wachstum der Mikroflora führen (Wardle 1992), ist der entsprechende langfristige Effekt weniger klar und wird widersprüchlich diskutiert (Bardgett et al. 1998, Wardle et al. 1995, Zak et al. 1994). Die herbivorieverursachte Veränderung der Wurzelbiomasse vermag nach Bardgett et al. (1999) und Denton et al. (1999) den Nährstoffzyklus so zu beeinflussen, daß auch nichtbefallene Pflanzenarten ein verändertes Wachstum und Ressourcenallokationsverhalten zeigen. Dies unterstreicht die Komplexität der möglichen Interaktionen. Die indirekten Folgen solcher Effekte auf das oberirdische Wachstum, die interspezifische Konkurrenz und letztlich auch die Struktur der Pflanzengemeinschaft waren bisher noch nicht Gegenstand gezielter Untersuchungen.

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchung zeigen den möglichen Einfluß von Insekten auf die Dynamik und Struktur einer Pflanzengemeinschaft auf einem hochproduktiven Standort. Der Einfluß der oberirdischen Insekten kann dabei als vernachlässigbar gelten, während

Bodeninsekten sowohl das Muster als auch die Dynamik der Sukzession beeinflussen. Es wird offensichtlich, daß sich dieser Effekt über komplexe Interaktionen und indirekte Effekte manifestiert. In Betracht gezogen werden müssen auch mögliche Effekte nicht-phytophager Insekten, die durch den Insektizideinsatz ebenso ausgeschlossen werden. Eine bedeutende Rolle für Pflanzengemeinschaften spielen dabei z.B. die sehr hohen Dichten an Collembolen. Diese Insektenordnung ist nur zum Teil den Herbivoren zuzuordnen, große Teile ernähren sich dagegen durch Fraß an saprophytischen Pilzen bzw. Mykorrhiza. Sie können so die Verfügbarkeit und Akquisition von Nährstoffen und damit das Wachstum von Pflanzen indirekt beeinflussen (Gange 2000, Scheu et al. 1999; Scheu & Setälä 2001). Diese Effekte wären besonders in nährstofflimitierten Ökosystemen zu erwarten und für eine hochproduktive Pflanzengemeinschaft eventuell von untergeordneter Bedeutung. Collembolen und andere Mikroarthropoden sind weiterhin an Zersetzungsvorgängen beteiligt. Ein Ausschluß dieser Gruppen mag also die Verfügbarkeit der Ressourcen negativ beeinträchtigen. In vorliegender Untersuchung war allerdings das Gegenteil der Fall, d.h. bei Ausschluß von Bodeninsekten stieg die Verfügbarkeit einiger Ressourcen als Ergebnis einer veränderten Vegetationsdynamik (Kap. 3). Längerfristig werden diese indirekten Effekte nicht-phytophager Insekten sicherlich an Bedeutung gewinnen. Weitergehende Untersuchungen dazu werden im Rahmen dieses Experiments zukünftig erfolgen bzw. sind bereits begonnen wurden.

Es muß eingeschätzt werden, daß manipulative Experimente mit natürlichen Systemen häufig lediglich Hinweise auf mechanistische Zusammenhänge in der Ökologie liefern können. So läßt sich auch aus den Ergebnissen dieser Arbeit eine Reihe von Hypothesen ableiten, die es in weiteren Studien zu untersuchen gilt. Es wird dennoch deutlich, daß manipulative Feldexperimente unerlässlich für die Ableitung von Schlüsselfaktoren der Dynamik natürlicher Systeme sind. Erst über das Erkennen allgemein verbreiteter Effekte ergeben sich häufig Ansätze für sinnvolle weitergehende Studien zu mechanistischen Zusammenhängen.

D. Zusammenfassung

Phytophage Insekten repräsentieren etwa ein Viertel aller beschriebenen rezenten Organismenarten. Als Bindeglied zwischen den trophischen Stufen nehmen sie nicht zuletzt auch aufgrund ihres Artenreichtums und ihrer hohen Abundanzen eine zentrale Stellung in den Nahrungsketten terrestrischer Ökosysteme ein. Während die Abhängigkeit der Insektenzönosen von der Vegetation bereits sehr gut untersucht ist, existiert nur ein recht begrenztes Verständnis darüber, wie phytophage Insekten Struktur und Dynamik von Pflanzengemeinschaften beeinflussen können. Insbesondere die Frage, welche Faktoren die hohe Variabilität der bisher festgestellten Effekte verursachen, ist bisher weitgehend unbeantwortet. Nahezu keine Informationen existieren über den Einfluß von Insektenherbivorie auf Ökosystemprozesse und die Ressourcendynamik von Ökosystemen. Der Zusammenhang zwischen herbivorieverursachter Veränderung von Pflanzengemeinschaften, Herbivorenpräferenz und ökologischen Eigenschaften von Pflanzenarten kann zusätzlich Hinweise auf potentielle indirekte Effekte von Herbivorie auf Ökosysteme liefern.

Die vorliegende Arbeit präsentiert Ergebnisse einer Freilandstudie zum Einfluß phytophager Insekten auf die Struktur, Dynamik und Ökosystemprozesse in der frühen Sukzession einer hochproduktiven Ackerbrache. Schwerpunktmaßig wurden folgende Fragestellungen bearbeitet:

- (1) Der Einfluß phytophager Insekten auf die Vegetationsentwicklung einer Ackerbrache.
- (2) Der Zusammenhang zwischen Herbivorenpräferenz und ökologisch-funktionalen Artmerkmalen der Pflanzenarten und des Effektes des Insektausschlusses im Freiland.
- (3) Der Einfluß von Insektenherbivorie auf die Ressourcendynamik der Ackerbrache.
- (4) Zusammenhang zwischen Produktivität eines Standortes und relativer Intensität der Herbivorie durch Wirbellose.

Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (1) Der Einfluß phytophager Insekten auf die Struktur und Dynamik der Pflanzengemeinschaft eines hochproduktiven Standortes wurde in einem Feldexperiment untersucht. Auf einer frisch angelegten Ackerbrache wurden zwei Jahr lang ober- und unterirdisch lebende

Insekten in regelmäßigen Intervallen mittels Insektiziden separat und in Kombination ausgeschlossen. Die Entwicklung der Vegetation wurde in allen Behandlungsvarianten im Abstand weniger Wochen mittels Vegetationszählrahmen ermittelt und protokolliert, zusätzlich fanden Messungen der Biomasse und des Blattflächenindexes statt.

In einem Gewächshausexperiment konnten keine **Nebenwirkungen der Pestizidapplikation** auf das Wachstum zweier der häufigsten Pflanzenarten der Ackerbrache nachgewiesen werden. Dies stimmt mit Ergebnissen vergleichbarer veröffentlichter Studien überein. Da auch Nebenwirkungen der Insektizide auf andere Wirbellose und Wirbeltiere bisher nicht nachgewiesen werden konnten, wird die im Feldversuch angewandte Applikation als geeignet für Insektausschlußversuche bewertet.

Die Applikation beider Insektizide verursachte nur im ersten Brachejahr einen nachweisbaren geringen Anstieg der **Vegetationsdichte** und des **Deckungsgrades**. Dieser Effekt spiegelt sich ebenso im **Blattflächenindex** der Versuchsparzellen wider. Für die **Pflanzenbiomasse** konnte dieser Effekt aufgrund hoher Streuung der Werte nicht nachgewiesen werden. Lediglich im zweiten Jahr war ein leichter Anstieg der Wurzelbiomasse bei Bodeninsektizidapplikation zu verzeichnen. Nur im ersten Brachejahr beeinflußte die Applikation des Blattinsektizides die **Artenzahl** zu den einzelnen Aufnahmedaten leicht positiv. Die kumulative Artenzahl der Versuchsparzellen wurde in den einzelnen Jahren und im gesamten Untersuchungszeitraum von den Behandlungen nicht beeinflußt.

Die Applikation des Bodeninsektizides verursachte im zweiten Brachejahr starke Veränderungen in der **Dominanzhierarchie** der Pflanzengemeinschaft. Bereits im ersten Jahr war eine erhöhte Dichte von *Cirsium arvense* bei Bodeninsektizidapplikation zu verzeichnen. Dieser Trend verstärkte sich im zweiten Jahr, so daß bei dieser Behandlung die Ablösung von *C. arvense* durch *Epilobium adnatum* als dominierende Art verhindert wurde. Die Applikation des Bodeninsektizides führte im zweiten Jahr zu einer höheren Gesamtdichte monokarpischer Kräuter und zu einer niedrigeren Gesamtdichte polykarpischer Kräuter. Diese Effekte wurden deutlich durch einzelne dominante Pflanzenarten getragen. Ein generell positiver bzw. negativer Einfluß auf die Dichte der **Lebensformen** konnte nicht nachgewiesen werden. Vielmehr waren positive Effekte des Ausschlusses von Bodeninsekten auf solche Pflanzenarten zu verzeichnen, die bereits im ersten Brachejahr häufig waren. Niedrigere Dichten waren dagegen bei spätersukzessionalen Pflanzenarten zu verzeichnen. Im geringeren Maße war dies auch bei Blattinsektizidapplikation der Fall. Es wird geschlußfolgert, daß Wurzelherbivorie in der bestehenden Vegetation Etablierungsräume für spätersukzessionale Arten schafft und so inhibitorische Effekte vermindert.

Übereinstimmend damit ergab die multivariate Auswertung ein verändertes Muster und eine herabgesetzte **Dynamik** der Veränderung der Vegetationszusammensetzung in den ersten zwei Brachejahren bei Applikation des Bodeninsektizides. Für die Applikation

des Blattinsektizides war dies nicht nachzuweisen. Eine generelle Charakterisierung des Einflusses phytophager Insekten als sukzessionsbeschleunigend oder sukzessionsverlangsamt erscheint problematisch. Ein häufiges Merkmal des Einflusses phytophager Insekten auf Struktur und Dynamik von Pflanzengemeinschaften scheint dagegen der negative Effekt auf eine dominierende Pflanzenart zu sein.

- (2) Mit zwei generalistischen Herbivoren (Heimchen - *Acheta domesticus* [Orthoptera: Gryllidae] und Netzschnegel – *Deroceras reticulatum* [Mollusca: Agriolimacidae]) wurden an häufigen Pflanzenarten der Ackerbrache Fraßexperimente durchgeführt. Der **Fraß-Index** korrelierte positiv mit dem Stickstoffgehalt, der spezifischen Blattfläche sowie dem Wassergehalt und negativ mit dem Kohlenstoffgehalt sowie dem C/N-Verhältnis der lebenden Blätter. Diese funktionalen Blattmerkmale beschreiben im weitesten Sinne Wachstumsrate und Konkurrenzfähigkeit der Pflanzenarten. Der Streuabbau wurde mit seneszentem Blattmaterial in einem Streubeutelversuch untersucht. Auch die artspezifische **Streuabbaurate** zeigte eine positive Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt der Streu, der spezifischen Blattfläche und dem Wassergehalt der Blätter sowie eine negative Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis der Streu. Entsprechend sind Fraß-Index und Streuabbaurate der Pflanzenarten der Ackerbrache miteinander eng korreliert. Auch im funktionell und ökologisch relativ einheitlichen Artenspektrum der Ackerbrache zeigten sich deutliche interspezifische Unterschiede bezüglich beider Parameter.

Nahezu alle ermittelten Korrelationen blieben auch nach **phylogenetischer Korrektur** der Ergebnisse nachweisbar und repräsentieren daher offensichtlich funktionale Zusammenhänge. Lediglich die Korrelationen mit der spezifischen Blattfläche hielten dieser phylogenetischen Korrektur nicht stand. Solche durch morphologische Parameter bestimmte Merkmale sind möglicherweise stärker durch phylogenetische Aspekte beeinflußt als chemische.

Die Ergebnisse des Fraßexperimentes waren nicht geeignet, die Veränderungen der Dichte einzelner Pflanzenarten im Feldexperiment in beiden Jahren als Folge der Applikation der verwendeten Insektizide zu beschreiben. Entgegen verbreiteter Vorstellungen scheint die **Veränderung im Dominanzgefüge der Pflanzenarten** also nicht das einfache Ergebnis eines unterschiedlichen Herbivorendruckes zu sein.

- (3) Es wurde der direkte Einfluß der Insektizidapplikation auf den Abbau organischer Substanz im Freiland untersucht. Der **Abbau** standardisierten Blattmaterials wurde durch die Applikation des Blattinsektizides leicht beschleunigt. Als Ursache wird der negative Einfluß von Mikroarthropoden auf die Mikroflora bzw. von Prädatoren auf Destruenten diskutiert.

Die Untersuchung zur **Streuqualität** dreier häufiger Pflanzenarten brachte keinerlei Hinweise auf eine verstärkte Einlagerung von Sekundärstoffen und eine veränderte Ressourcenallokation als Folge von Insektenherbivorie bei den meisten Arten. Lediglich *Cirsium arvense* zeigte bei Ausschluß von Bodeninsekten einen erniedrigten

Stickstoffgehalt der Streu. Dieser Effekt kann als verstärkte Allokation von Nährstoffen in oberirdische Sproßteile bei chronischer Wurzelherbivorie gedeutet werden. Dem entspricht auch die Tatsache, daß der **in den unterirdischen Pflanzenteilen festgelegte Stickstoff- und Kohlenstoffpool** bei Bodeninsektizidapplikation auf den Versuchsparzellen größer war. Daß dieser eine bedeutende Stoff- und Energiequelle für Mikroorganismen ist, kann die erhöhte **Stickstoffnettomineralisationsrate** in der Vegetationsperiode des zweiten Jahres in bei dieser Behandlung erklären. Diese und der **Bodenwassergehalt** zeigen aber auch einen deutlichen Zusammenhang mit der Vegetationsdynamik. Eine schnelle Abnahme der Vegetationsdichte führt zu einem erhöhten Pool an **verfügbarer Stickstoff** zum Meßzeitpunkt. Das ist vor allem auf den *Cirsium arvense*-dominierten Parzellen (=Bodeninsektizidapplikation) der Fall, während *Epilobium adnatum* durch das spätere Erreichen des Biomassemaximums und wahrscheinlich auch einem verzögerten Streuabwurf die Nettomineralisierung von Stickstoff in diesem Zeitraum herabsetzt. Die **mikrobielle Biomasse und Aktivität** wurden am Anfang des dritten Jahres erhoben und zeigten sich von der Insektizidbehandlung unbeeinflußt. Da jedoch deutliche Abhängigkeiten von Pflanzenbiomasse und Vegetationsdichte des Vorjahres festzustellen waren, ist ein vegetationsvermittelter indirekter Effekt phytophager Insekten auf die Mikroflora denkbar. Es wird eingeschätzt, daß im untersuchten System Wurzelherbivorie in der Lage ist, zumindest kurzfristig die Verfügbarkeit von Ressourcen zu verändern. Ob dieser Effekt zeitlich konstant ist und ob sich langfristig Unterschiede manifestieren kann nur durch weitergehende Untersuchungen geklärt werden.

- (4) Der **Produktivität eines Standortes** wird häufig eine zentrale Rolle in der Regulation der relativen Stärke von 'top-down'-Effekten Phytophager auf Pflanzenlebensgemeinschaften zugeschrieben. Dieses für Wirbeltiere entwickelte und als **Fretwell-Oksanen-Modell** bekannte Konzept wird aktuell zunehmend auf Wirbellose-Pflanzen-Systeme übertragen. In vorliegender Studie wurde anhand einer Meta-Analyse von Literaturdaten und den eigenen Ergebnissen der Zusammenhang zwischen der Größe des Herbivorieeffektes Wirbelloser und der oberirdischen Pflanzenbiomasse in verschiedensten kräuter- und gräserdominierten Pflanzengemeinschaften untersucht. Es ergaben sich keine Hinweise auf einen generellen Trend in der Beziehung der untersuchten Parameter. Es wird gefolgert, daß das gegenwärtig zur Verfügung stehende Datenmaterial bisher keine Aussagen zur Anwendbarkeit des Fretwell-Oksanen-Modells auf Wirbellose gestattet. Die Bedeutung zukünftiger weiterer Feldexperimente, vorzugsweise vergleichbarer Methodik entlang eines weiten Produktivitätsgradienten, wird hervorgehoben. Zusätzlich wird die Notwendigkeit der Veröffentlichung detaillierter statistischer Parameter betont, die die Anwendung meta-analytischer Methoden ermöglichen.

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchung bestätigen die Bedeutung phytophager Insekten als strukturierende Kraft in terrestrischen Pflanzengemeinschaften. Sie geben Hinweise auf

offensichtlich weit verbreitete Muster des Einflusses auf die frühsukzessionale Dynamik kräuter- und gräserdominierter Standorte und zeigen Klärungsbedarf hinsichtlich vieler den Einfluß modifizierender Faktoren auf. Im Mittelpunkt zukünftiger Untersuchungen sollten das Verhältnis des relativen Herbivorieeinflusses durch Insekten zu Produktivität und Diversität der Pflanzengemeinschaft, die relative Bedeutung ober- und unterirdisch lebender Insekten und langfristige Auswirkungen auf die Ressourcendynamik stehen. Die Beantwortung dieser Fragen sind von hoher Bedeutung sowohl für grundlagen- als auch anwendungsorientierte Bereiche der Ökologie.

E. Summary

Insect herbivores represent about a quarter of all described recent organisms. Occurring in high abundances and diversities they play an important role as a link between the trophic levels in terrestrial ecosystems. Insects often show a strong dependency on vegetation parameters. Less is known of how insect herbivores affect the dynamics and structure of plant communities and of the factors that modify the extent of these effects. Little attention has been paid to the influence of insect herbivory on ecosystem processes and the dynamics of resources in the field. The study of the relationships between changes in plant communities caused by phytophagous insects, plant palatability and ecological plant traits, may give evidence for potential indirect effects of insects on ecosystem function.

This thesis presents a field study on the effect of insect herbivores on structure, dynamics and ecosystem processes in an early successional, highly productive old field. The main objectives of the study were to assess the following:

- (1) The effect of insect herbivores on the structure and dynamics of a highly productive plant community.
- (2) The relationship between plant palatability, ecological and functional plant traits and the herbivory-induced change in plant community composition.
- (3) The effect of insect herbivory on the dynamics of resources and ecosystem processes in an old field.
- (4) The relationship between site productivity and top-down forces of invertebrate herbivores on plant communities.

The main results of this thesis are as follows:

- (1) The effect of insect herbivores on the structure and dynamics of a highly productive plant community were examined in an old field community colonising bare ground. A foliar insecticide (dimethoate) and a soil insecticide (chlorpyrifos) were applied separately and in combination in a factorial design over a two-year period. The development of vegetation was assessed regularly in every treatment using the point quadrat method. Additionally, plant

biomass and total leaf area index were estimated. In a glasshouse experiment, no **side effects** were found to result from the application of the insecticides on two of the most abundant plant species of the old field. This is in accordance with the results of comparable studies. Furthermore, there have been no recorded side effects of these insecticides on microflora, vertebrates and invertebrates other than arthropods. The insecticides used are therefore considered appropriate for insect exclusion experiments.

The application of both compounds caused a small but significant increase in **cover abundance** and **vegetation cover** during the first year of succession only. This effect is reflected by the measurement of the **leaf area index**. Above-ground **plant biomass** was much higher in insecticide treated plots, but this effect was, however, due to very high variances not significant. The effects of foliar insecticide application were limited to the first year whilst the effects of soil insecticide application were not apparent until the second year. The application of foliar insecticide increased **species richness** whilst the application of the soil insecticide resulted in higher root biomass in experimental plots in the second year. The cumulative number of species however, was not affected by insect exclusion in either year.

In the second year of succession the **dominance hierarchy of plant species** was strongly altered by soil insecticide application. In the first year, *Cirsium arvense* showed an increase in cover abundance as a result of the application of soil insecticide. This effect was more apparent in the second year. *C. arvense* dominated the experimental plots with reduced root herbivory and the combination treatment, whereas *Epilobium adnatum* dominated the control plots and the experimental plots treated with only foliar insecticide. In the second year, total cover abundance of monocarpic herbs increased with the application of the soil insecticide, whereas total cover abundance of polycarpic herbs decreased. This effect was found to be mediated by a few abundant plant species. No general relationship could be demonstrated for the effects of these insecticides on the different **functional plant types**. The exclusion of soil insects led to an increase in the cover abundance of species, which matured earlier during the first year of succession. Later-successional plant species that established during the second year or at the end of the first year were as a result repressed. Above-ground insect herbivory showed similar, but only very slight influences on plant species. It is concluded that below-ground herbivory creates gaps in the established vegetation suitable for the colonisation by later-successional plants and prevents inhibitory effects.

In accordance with the presented results, multivariate analysis showed a decrease in the **rate of succession** during the first two years with the application of soil insecticide. Due to the lack of long-term studies and controversial results in the literature, it seems inappropriate to generalise about the effects of insect herbivores on the rate of succession. Though it may be concluded that insect herbivores generally decrease the abundance and competitive ability of dominant species in plant communities.

- (2) **Leaf palatability** was assayed in 20 common plant species of the old field, using the generalist herbivores *Deroceras reticulatum* (Mollusca: Agriolimacidae) and *Acheta*

domesticus (Orthoptera: Gryllidae). Consumption rates were positively correlated with nitrogen content, specific leaf area and water content of leaves but negatively correlated with carbon content and the carbon/nitrogen-ratio. In a broader sense these leaf traits indicate functional plant traits, such as relative growth rate and competitive ability. Species-specific **decomposition rates** were assessed in a litter bag experiment. Likewise, decomposition rates were positively correlated with the nitrogen content of the litter, specific leaf area and water content of living leaves and negatively correlated with the carbon/nitrogen-ratio. Corresponding to these results, the correlation between leaf palatability and decomposition rate is found to be highly significant. The variances in leaf palatability and decomposition rate appear to be very high despite both the functional and ecological uniformity of the plant community.

The possible effect of phylogeny in the comparison between these parameters was investigated by analysing the data using phylogenetically independent contrasts. The correlation between plant palatability, leaf traits and decomposition rate were still significant after this **phylogenetic correction** and therefore are predicable of real functional relationships. The only correlation that did not hold, was that with the specific leaf area. It is possible that, compared to chemical leaf traits, morphological parameters are more influenced by phylogeny.

The palatability ranking of plants showed no relationship with the species specific change of cover abundance in the insect exclusion experiment. Thus, **changes in the dominance hierarchy** are not simply the result of the differences in plant palatability.

- (3) **Leaf decomposition** in the field was slightly enhanced by the application of foliar insecticide. This implies a negative effect of arthropods on microflora and detritivores respectively.

The analysis of **litter quality** of three abundant plant species found no increase in the investment in carbon-based secondary compounds and no change in the allocation of resources following above-ground herbivory. Only in *Cirsium arvense* did the application of soil insecticide lead to a decreased nitrogen content of the litter, possibly due to increased allocation of nutrients to above-ground plant parts following chronic root herbivory. In general, the application of soil insecticide increased the **nitrogen and carbon pool** in the below-ground parts of the plant. Functioning as an important resource for microbial activity, this enhanced nutrient pool may explain the higher **nitrogen mineralization rates** found in the second year of succession under this treatment. Furthermore, the content of soil mineralised nitrogen and **soil water** showed a strong relationship with the vegetation dynamics. A rapid decrease of cover abundance in the summer led to an increased pool of mineralised nitrogen. In the controls and the foliar insecticide treatment, the predominating plant *Epilobium adnatum* reached its maximum biomass comparably late in the season, reducing the rate of nitrogen mineralisation. Furthermore, *E. adnatum* did not drop its litter before winter and may have thus slowed mineralisation rates in different ways. **Microbial biomass and activity** were assessed at the beginning of the third year. Neither of which was effected by the insecticide treatments.

It was found that both microbial biomass and microbial activity were strongly related to second year plant biomass and cover abundance. Thus a vegetation mediated effect of insect herbivory on microbial parameters seems to be possible. It is concluded that below-ground insect herbivory can cause a change in the availability of plant resources, at least in the short term. It remains unclear, if this effect is temporally constant and likely to lead to permanent differences between the nutrient levels of treatments.

- (4) **Site productivity** is often regarded as one of the main sources of variation of impacts of herbivores on natural plant communities (Fretwell-Oksanen model). This theory was developed for vertebrate grazing systems, but in recent years it has also been applied to invertebrate-plant systems. Using a meta-analytic approach, the relationship between effect size of invertebrate herbivory and above-ground plant biomass has been examined in a wide range of studies on both grass and herb dominated plant communities. No such trend was found in this study. As yet, the conclusions drawn from the available data do not support the application of the **Fretwell-Oksanen model** to invertebrates.

The importance of further field experiments on this topic, preferably including similar exclusion methods on sites along a wide range of primary productivity, is emphasised. It is also suggested that published studies should provide a detailed presentation of the statistical parameters to allow advanced meta-analyses.

The results of this thesis emphasise the importance of insect herbivores as a structuring force in terrestrial plant communities. Some of the observed findings seem to refer to ubiquitous patterns of the influence of herbivores on early-successional grass or herb dominated systems. Nevertheless, they highlight the need for further studies, especially with regards to the modifying factors in the effect of herbivores on ecosystems. The key objectives for future studies should be to investigate the relationship of herbivory intensity and both site productivity and plant diversity, the relative importance of above- and below-ground insects and the long-term consequences for the dynamics of resources. An understanding of these mechanisms will be an important step forward in our knowledge of community-structuring forces.

F. Literatur

- Aerts, R. (1996): Nutrient resorption from senescent leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Aerts, R.; Verhoeven, J.T.A. & Whigham, D.F. (1999): Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology* 80: 2170-2181.
- Andersen, D.C. (1987): Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology* 62: 261-285.
- Anderson, J.P.E. & Domsch, K.H. (1978): A physiological method for quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 10: 519-525.
- André, O.; Clarholm, M. & Bengtsson, J. (1995): Biodiversity and species redundancy among litter decomposers. In: Collins, H.P.; Robertson, G.P. & Klug, M.J. (Hrsg.): *The significance and regulation of soil biodiversity*. Kluwer, Dordrecht: 141-151.
- Andrén, O. & Schnürer, J. (1985): Barley straw decomposition with varied levels of microbial grazing by *Folsomia fimetaria* (L.) (Collembola, Isotomidae). *Oecologia* 68: 57-62.
- Anonym (1985): Dursban Insecticide: Technical Information Manual. Dow Chemical Co. Ltd.
- Bach, C.E. (1994) Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecological Monographs* 64: 423-455.
- Bardgett, R.D.; Cook, R.; Yeates, G.W. & Denton, C.S. (1999a): The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant and Soil* 212: 23-33.
- Bardgett, R.D.; Mawdsley, J.L.; Edwards, S.; Hobbs, P.J.; Rodwell, J.S. & Davies, W.J. (1999b): Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands. *Functional Ecology* 13: 650-660.
- Bardgett, R.D. & Shine, A. (1999): Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 317-321.
- Bardgett, R.D.; Wardle, D.A. & Yeates, G.W. (1998): Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 1867-1878.
- Barrett, G.W. (1968): The effects of an acute insecticide stress on a semi-enclosed grassland ecosystem. *Ecology* 6: 1019-1035.
- Barrett, G.W. & Darnell, R.M. (1967): Effects of dimethoate on small mammals populations. *American Midland Naturalist* 77: 164-175.
- Bazzaz, F.A. (1996): Plants in a changing environment. Cambridge University Press, New York.
- Beck, T.; Joergensen, R.G.; Kandeler, E.; Makeschin, F.; Nuss, E.; Oberholzer, H.R. & Scheu, S. (1997): An inter-laboratory comparison of ten different ways of measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 29: 1023-1032.
- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996): Ecology: Individuals, Populations and Communities, 3rd edn. Blackwell Science, Oxford.
- Berg, B.; Ekbohm, G.; Johansson, M.; McClaugherty, C.; Rutigliano, F. & Virzo de Santo, A. (1996): Maximum decomposition limits of forest litter types. *Canadian Journal of Botany* 74: 659-672.

- Boer, W. & Schmidt, G. (1981): Klimagebiete (Karte 9.1). In: Lehmann, E.; Sanke, H.; Haack, E.; Haber, R.; Kohl, H.; Lüddemann, H.; Neef, E.; Puskowski, R. (Hrsg.): Atlas der DDR. Akademie der Wissenschaften der DDR & Geographisch-Kartographische Anstalt Herrmann Haack. Gotha-Leipzig.
- Bonkowski, M.; Scheu, S. & Schaefer, M. (1998): Interactions of earthworms (*Octolasion lacteum*), millipedes (*Glomeris marginata*) and plants (*Hordelymus europaeus*) in a beechwood on a basalt hill: implications for litter decomposition and soil formation. *Applied Soil Ecology* 9: 161-166.
- Bremer, K. (1994): Asteraceae: cladistics and classification. Timber Press, Portland.
- Briner, T. & Frank, T. (1998): The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology* 133: 123-133.
- Brown, D.G. (1994): Beetle folivory increases resource availability and alters plant invasion in monocultures of goldenrod. *Ecology* 75: 1673-1683.
- Brown, V.K. (1982): The phytophagous insect community and its impact on early successional habitats. *Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Wageningen*: 205-213.
- Brown, V.K. (1986): Life cycles and plant succession. In: Taylor, F. & Karban, R. (Hrsg.): The evolution of insect life cycles. Springer Verlag, New York: 105-124.
- Brown, V.K. (1990): Insect herbivores, herbivory and plant succession. In: Gilbert, F. (Hrsg.): Insect life cycles. London: Springer: 183-196.
- Brown, V.K. & Gange, A.C. (1989a): Differential effects of above- and below-ground insect herbivory during early plant succession. *Oikos* 54: 67-76.
- Brown, V.K. & Gange, A.C. (1989b): Herbivory by soil-dwelling insects depresses plant species richness. *Functional Ecology* 3: 667-671.
- Brown, V.K. & Gange, A.C. (1990): Insect herbivory below-ground. *Advances in Ecological Research* 20: 1-58.
- Brown, V.K. & Gange, A.C. (1999): Plant diversity in successional grasslands: how is it modified by foliar insect herbivory? In: Kratochwil, A. (Hrsg.): Biodiversity in ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 133-146.
- Brown, V.K.; Jepson, M. & Gibson, C.W.D. (1988): Insect herbivory: effects on early old-field succession demonstrated by chemical exclusion methods. *Oikos* 52: 293-302.
- Brown, V.K.; Leijn, M. & Stinson, C.A. (1987): The experimental manipulation of insect herbivore load by the use of an insecticide (malathion): the effect of application on plant growth. *Oecologia* 72: 377-381.
- Brown, V.K. & Southwood, T.R.E. (1987): Secondary succession: patterns and strategies. In: Gray, A.J.; Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (Hrsg.): Colonization, succession and stability. Blackwell Science, Oxford: 315-337.
- Brunsting, A.M.H. (1982): The influence of the dynamics of a population of herbivorous beetles on the development of vegetational patterns in a heathland system. *Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Wageningen*: 215-223.
- Brunsting, A.M.H. & Heil, G.W. (1985): The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands. *Oikos* 44: 23-26.
- Carson, W.P. & Root, R.B. (1999): Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia* 121: 260-272.
- Carson, W.P. & Root, R.B. (2000): Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70: 73-99.
- Cates, R.G. & Orians, G.H. (1975): Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- Gen, J. & Stark, J.M. (2000): Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 47-57.

- Clarholm, M. (1985): Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology and Biogeochemistry* 17: 181-187.
- Clements, R.O.; Bentley, B.R. & Jackson, C.A. (1986): The impact of granular formulations of phorate, terbufos, carbofuran, carbosulfan and thifanox on newly sown Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*). *Crop Protection* 5: 389-394.
- Clements, R.O. & Henderson, I.F. (1979): Insects as a cause of botanical change in swards. *Journal of the British Grassland Association Occasional Symposium* 10: 157-160.
- Coleman, D.C.; Reid, C.P.P. & Cole, C.V. (1983): Biological strategies of nutrient cycles in soil systems. *Advances in Ecological Research* 13: 1-55.
- Coley, P.D. (1980): Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284: 545-546.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985): Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Connell, J.H. & Slatyer, J.H. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cornelissen, J.H.C. (1996): An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582.
- Cornelissen, J.H.C.; Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Grime, J.P.; Marzano, B.; Cabido, M.; Vendramini, F. & Cerabolini, B. (1999): Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143: 191-200.
- Cornelissen, J.H.C. & Thompson, K. (1997): Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135: 109-114.
- Cotrufo, M.F.; Briones, M.J.I. & Ineson, P. (1998): Elevated CO₂ affects field decomposition rate and palatability of tree leaf litter: Importance of changes in substrate quality. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 1565-1571.
- Couteaux, M.M.; Kurz, C.; Bottner, P. & Raschi, A. (1999): Influence of increased atmospheric CO₂ concentration on quality of plant material and litter decomposition. *Tree Physiology* 19: 301-311.
- Crawley, M.J. (1983): Herbivory - the dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Science, Oxford.
- Crawley, M.J. (1989): The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. In: Bernays, B. (Hrsg.): Insect-plant interactions. CRC Press, Boca Raton: 45-71.
- Crawley, M.J. (1990): Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* 27: 803-820.
- Crawley, M.J. (1997): Plant-herbivore dynamics. In: Crawley, M. (Hrsg.): Plant Ecology. Blackwell Science (Oxford): 401-474.
- Crutchfield, B.A. & Potter, D.A. (1995): Tolerance of cool-season turfgrasses to feeding by Japanese beetle and southern masked chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) grubs. *Journal of Economic Entomology* 88: 1380-1387.
- Danell, K. & Ericson, L. (1990): Dynamic relations between the antler moth and meadow vegetation in Northern Sweden. *Ecology* 71: 1068-1077.
- Davidson, D.W. (1993): The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 25-35.
- de Jong, T.J. & van der Meijden, E. (2000): On the correlation between allocation to defence and regrowth in plants. *Oikos* 88: 503-508.
- Dell'omo, G.; Shore, R.F. (1996): Behavioral effects of acute sublethal exposure to dimethoate on wood mice, *Apodemus sylvaticus*: II – Field studies on radio tagged mice in a cereal ecosystem. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 31: 538-542.

- Denton, C.S.; Bardgett, R.D.; Cook, R. & Hobbs, P.J. (1999): Low amounts of root herbivory positively influence the rhizosphere microbial community in a temperate grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 155-165.
- Diaz, A. (2000): Can plant palatability trials be used to predict the effect of rabbit grazing on the flora of ex-arable land? *Agriculture, Ecosystem & Environment* 78: 249-259.
- Dodd, M.E.; Silvertown, J. & Chase, M.W. (1999): Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53: 732-744.
- Domsch, K.H. (1992): Pestizide im Boden – Mikrobieller Abbau und Nebenwirkungen auf Mikroorganismen. VCH Verlagsgesellschaft mbH, Weinheim.
- Dunger, W. & Fiedler, H.J. (1997): Methoden der Bodenbiologie. Gustav Fischer.
- Dunn, J.P. & Frommelt, K. (1998): Effects of below-ground herbivory by *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera) on biomass allocation and carbohydrate storage of maize. *Applied Soil Ecology* 7: 213-218.
- Dury, S.J.; Good, J.E.G.; Perrins, C.M.; Buse, A. & Kaye, T. (1988): The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biology* 4: 55-61.
- Edsberg, E. (2000): The quantitative influence of enchytraeids (Oligochaeta) and microarthropods on decomposition of coniferous raw humus in microcosms. *Pedobiologia* 44: 132-144.
- Edwards, G.R.; Bourdot, G.W. & Crawley, M.J. (2000): Influence of herbivory, competition and soil fertility on the abundance of *Cirsium arvense* in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* 37: 321-334.
- Edwards, P.J. & Gillman, M.P. (1987): Herbivores and plant succession. In: Gray, A.J.; Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (Hrsg.): Colonization, Succession and Stability. Blackwell Science, Oxford: 295-337.
- Feeny, P. (1976): Plant apparency and chemical defense. In: Wallace, J. & Mansell, R. (Hrsg.): Advances in Phytochemistry 10. University of Texas Press, Austin: 1-40.
- Felsenstein, J. (1985): Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Foster, B.L. & Gross, K.L. (1998): Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593-2602.
- Frampton, G.K. (1999): Spatial variation in non-target effects of the insecticides chlorpyrifos, cypermethrin and pirimicarb on Collembola in winter wheat. *Pesticide Science* 55: 875-886.
- Frank, D.A. & Evans, R.D. (1997): Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology* 78: 2238-2248.
- Fraser, L.H. & Grime, J.P. (1998): Top-down control and its effect on the biomass and composition of three grasses at high and low soil fertility in outdoor microcosms. *Oecologia* 113: 239-246.
- Fraser, L.H. & Grime, J.P. (1999a): Experimental tests of trophic dynamics: towards a more penetrating approach. *Oecologia* 119: 281-284.
- Fraser, L.H. & Grime, J.P. (1999b): Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology* 87: 514-525.
- Fraser, L.H. (1998): Top-down vs. bottom-up control influenced by productivity in a North Derbyshire, UK, dale. *Oikos* 81: 99-108.
- Fraser, L. H. & Grime, J.P. (1997): Primary productivity and trophic dynamics investigated in a North Derbyshire, UK, dale. *Oikos* 80: 499-508.
- Fretwell, S.D. (1977): The regulation of plant communities by food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20: 169-185.
- Fretwell, S.D. (1987): Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50: 291-301.
- Friebe, B. (1992): Strohabbau im Ackerboden in Abhängigkeit von der Bearbeitung. In: Friebe, B. (Hrsg.): Wechselwirkungen von Bodenbearbeitungssystemen auf das Ökosystem Boden. Wissenschaftlicher Fachverlag: 131-138.

- Futuyama, D.J. & Mitter, C. (1996): Insect-plant interactions: the evolution of component communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 351: 1361-1366.
- Gallardo, A. & Merino, J. (1999): Control of leaf litter decomposition rate in a Mediterranean shrubland as indicated by N, P and lignin concentrations. *Pedobiologia* 43: 64-72.
- Ganade, G. & Brown, V.K. (1997): Effects of below-ground insects, mycorrhizal fungi and soil fertility on the establishment of *Vicia* in grassland communities. *Oecologia* 109: 374-381.
- Gange, A. (2000): Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 369-372.
- Gange, A.C. & Brown, V.K. (1989): Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia* 81: 38-42.
- Gange, A.C.; Brown, V.K.; Farmer, L.M. (1992): Effects of pesticides on the germination of weed seeds: implications for manipulative experiments. *Journal of Applied Ecology* 29: 303-310.
- Garnier, E.; Cordonnier, P.; Guillerm, J.-L. & Sonié, L. (1997): Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111: 490-498.
- Gibson, C.W.D.; Brown, V.K. & Jepsen, M. (1987): Relationships between the effects of insect herbivory and sheep grazing on seasonal changes in an early successional plant community. *Oecologia* 71: 245-253.
- Gibson, D.J.; Freeman, C.C. & Hulbert, L.C. (1990): Effects of small mammal and invertebrate herbivory on plant species richness and abundance in tallgrass prairie. *Oecologia* 84: 169-175.
- Gill, R.A. & Burke, I.C. (1999): Ecosystem consequences of plant life form changes at three sites in the semiarid United States. *Oecologia* 121: 551-563.
- Godan, D. (1983): Pest slugs and snails. Biology and control. Springer Verlag, Berlin.
- Goldberg, D.E. & Miller, T.E. (1990): Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology* 71: 213-225.
- Goodall, D.W. (1952): Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Australian Journal of Scientific Research, Serie B* 5: 1-41.
- Greig-Smith, P. (1983): Quantitative Plant Ecology. Univ. California Press, Berkley-Los Angeles.
- Griffin, M.P.A.; Cole, M.L.; Kroeger, K.D. & Cebrian, J. (1998): Dependence of herbivory on autotrophic nitrogen content and on net primary production across ecosystems. *Biological Bulletin* 195: 233-234.
- Grime, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. Chichester, John Wiley.
- Grime, J.P.; Cornelissen, J.H.C.; Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1996): Evidence for a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77: 489-494.
- Grime, J.P.; Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988): Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Unwin-Hyman, London.
- Grime, J.P. & Hunt, R. (1975): Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 621-634.
- Gupta, S.R. & Malik, V. (1999): Measurement of leaf litter decomposition Bd. 20. In: Linskens, H.-F. & Jackson, J.F. (Hrsg.): Modern Methods of Plant Analysis. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg: 181-207.
- Gurevitch, J. & Hedges, L.V. (1993): Meta-analysis: combining the results of independent experiments. In: Scheiner, S.M. & Gurevitch, J. (Hrsg.): Design and Analysis of Ecological Experiments. Chapman & Hall, New York: 378-401.
- Haase, G. & Schmidt, R. (1975): Struktur und Gliederung der Bodendecke der DDR. *Petermanns geographische Mitteilungen* 119: 279-300.

- Hairston, N.G.; Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960): Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Harper, J. L. (1977): Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hartley, S.E. & Jones, C.G. (1997): Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In: Crawley, M.J. (Hrsg.): *Plant Ecology*. Blackwell Science Oxford: 284-324.
- Harvey, P.H. & Pagel, M. (1991): The evolutionary method in comparative biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hector, A. (1996): Insect herbivory on herbaceous legumes. Dissertation, University of London.
- Hedges, L.V.; Gurevitch, J. & Curtis, P.S. (1999): The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80: 1150-1156.
- Hedges, L.V. & Olkin, I. (1985): Statistical methods for Meta-Analysis. Academic Press, New York.
- Hegi, G. (1990-1995): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Blackwell Wissenschaftsverlag, Berlin.
- Hegnauer, R. & Hegnauer, M. (1962-1992): Chemotaxonomie der Pflanzen: eine Übersicht über die Verbreitung und die systematische Bedeutung der Pflanzenstoffe. 10 Bände. Birkhäuser, Basel.
- Hendriks, R.J.J.; de Boer, N.J.; van Groenedael, J.M. (1999): Comparing the preference of three herbivore species with resistance traits of 15 perennial dicots: the effects of phylogenetic constraints. *Plant Ecology* 143: 141-152.
- Hendrix, S.D.; Brown, V.K. & Gange, A.C. (1988): Effects of insect herbivory on early plant succession: comparison of an English site and an American Site. *Biological Journal of the Linnean Society London* 35: 205-216.
- Heneghan, L.; Coleman, D.C.; Zou, X.; Crossley, D.A. & Haines, B.L. (1998): Soil microarthropod community structure and litter decomposition dynamics: A study of tropical and temperate sites. *Applied Soil Ecology* 9: 33-38.
- Hobbie, S.E. (1992): Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Holland, E.A. & Detling, J.K. (1990): Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71: 1040-1049.
- Holland, E.A.; Parton, W.J.; Detling, J.K. & Coppock, D.L. (1992): Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *American Naturalist* 140: 685-706.
- Holland, J.N. (1995): Effects of above-ground herbivory on microbial biomass in conventional and no-tillage agroecosystems. *Applied Soil Ecology* 2: 275-279.
- Holland, J.N.; Cheng, W. & Crossley, D.A.J. (1996): Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107: 87-94.
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. (1998): Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68: 121-149.
- Hulme, P.E. (1994): Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82: 873-880.
- Hulme P.E. (1996) Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology*, 84, 43-51.
- Hunt, T.E.; Haile, F.J.; Hoback, W.W. & Higley, L.G. (1999): Indirect measurement of insect defoliation. *Environmental Entomology* 28: 1136-1139.
- Huntly, N. (1995): How important are consumer species to ecosystem functioning? In: Jones, C.G. & Lawton, J.H. (Hrsg.): *Linking species & ecosystems*. Chapman & Hall, New York: 72-83.
- Inouye, R.S.; Byers, G.S. & Brown, J.H. (1980): Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.

- Jackson, W.B. (1952): Populations of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) subjected to the application of DDT and parathion. *Ecological Monographs* 22: 259-281.
- Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M.; Damgaard, C.; Kjaer, C & Elmegaard, N. (1999): Comparison of the toxicity of dimethoate and cypermethrin in the laboratory and the field when applying the same bioassay. *Environmental Toxicology and Chemistry* 18: 2379-2385.
- Jansen, R.K.; Holsinger, K.E.; Michaels, H.J. & Palmer, J.D. (1990): Phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site data at higher taxonomic levels: an example from Asteraceae. *Evolution* 44: 2089-2105.
- Jung, G., Schädler, M., Auge, H. & Brandl, R. (2000): Effects of herbivorous insects on secondary plant succession. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 12: 169-172.
- Kajak, A. (1997): Effects of epigeic macroarthropods on grass litter decomposition in mown meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 64: 53-63.
- Karban, R. & Myers, J.H. (1989): Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348.
- Keddy, P.A.; Twolan-Strutt, L. & Wisheu, I.C. (1994): Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* 82: 635-643.
- Keselman, H.J.; Algina, J.; Kowalchuk, R.K. & R.D. Wolfinger (1999): A comparison of recent approaches to the analysis of repeated measurements. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* 52: 63-78.
- Klotz, S. (1997): Die Brachesukzession - ein Beispiel für die Renaturierung von Flächen in der Agrarlandschaft. In: Feldmann, R.; Henle, K.; Auge, H.; Flachowsky, J.; Klotz, S. & Krönert, R. (Hrsg.): Regeneration und nachhaltige Landnutzung. Konzepte für belastete Regionen. Springer, Berlin: 196-198.
- Klotz, S. & Krumbiegel, A. & Stadler, J. (1997): Floren- und Vegetationsentwicklung auf Brachen. In: Feldmann, R.; Henle, K.; Auge, H.; Flachowsky, J.; Klotz, S. & Krönert, R. (Hrsg.): Regeneration und nachhaltige Landnutzung. Konzepte für belastete Regionen. Springer, Berlin: 156-168.
- Körschens, M. & Mahn, E.-G. (1995): Strategien zur Regeneration belasteter Agrarökosysteme des mitteldeutschen Schwarzerdegebietes. B.G. Teubner, Stuttgart-Leipzig.
- Körschens, M.; Schulz, E.; Klimanek, E.M. & Franko, U. (1997): Die organische Bodensubstanz - Bedeutung, Definition, Bestimmung. *Archiv für Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde* 41: 427-433.
- Kommedahl, T.; Windels, C.E. (1986): Treatment of maize seeds. In: Jeffs, K.A. (Hrsg.): Seed treatment. British Crop Protection Council, Croydon.
- Lawrence, K.L. & Wise, D.H. (2000): Spider predation on forest-floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition. *Pedobiologia* 44: 33-39.
- Little, R.C.; Henry, P.R. & Ammerman, C.B. (1998): Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *Journal of Animal Science* 76: 1216-1231.
- Louda, S.M.; Keeler, K.H. & Holt, R.D. (1990): Herbivore influence on plant performance and competitive interactions. In: Grace, J.B. & Tilman, D. (Hrsg.): Perspectives on plant competition. New York, Academic Press: 413-444.
- Lovett-Doust, L. (1981): Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- Luken, J.O. (1990): Directing ecological succession. Chapman & Hall, London.
- MacGillivray, C.W. & Grime, J.P. (1995): Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology* 9: 640-649.
- Mawdsley, J.L. & Bardgett, R.D. (1997): Continuous defoliation of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) and associated changes in the composition and

- activity of the microbial population of an upland grassland soil. *Biology and Fertility of Soils* 24: 52-58.
- Maron, J.L. (1998): Insect herbivory above- and belowground: Individual and joint effects on plant fitness. *Ecology* 79: 1281-1293.
- Masters, G.J. (1995): The impact of root herbivory on aphid performance: field and laboratory evidence. *Acta Oecologia* 16: 135-142.
- Masters, G.J. & Brown, V.K. (1992): Plant-mediated interactions between two spatially separated insects. *Functional Ecology* 6: 175-179.
- Masters, G.J.; Brown, V.K. & Gange, A.C. (1993): Plant-mediated interactions between above- and below-ground insect herbivores. *Oikos* 66: 148-151.
- Mattson, W.J. (1980): Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- McBrien, H.; Harmson, R. & Crowder, A. (1983): A case of insect grazing affecting plant succession. *Ecology* 64: 1035-1039.
- McGonigle, T.P. & Fitter, A.H. (1988): Ecological consequences of arthropod grazing on VA mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society Edinburgh B* 94: 25-32.
- McInnes, P.F.; Naiman, R.J.; Pastor, J. & Cohen, J. (1992): Effects of moose browsing and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73: 2059-2075.
- McKendrick, J.D.; Batzli, G.O.; Everett, K.R. & Swanson, J.C. (1980): Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation. *Arctic and Alpine Research* 12: 565-578.
- McNaughton, S.J.; Ruess, W. & Seagle, S.W. (1988): Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience* 38: 794-800.
- Melillo J.M., Aber J.D. & Muratore J.F. 1982: Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- Mendoza, J.L. (1980): A significance test for multisample sphericity. *Psychometrika* 45: 495-498.
- Moon, D.C., Stiling, P. & Cattell, M.V. (1999): Experimental tests of trophic dynamics: taking a closer look. *Oecologia* 119: 275-280.
- Mortimer, S.R.; Hollier, J.A. & Brown, V.K. (1998): Interactions between plant and insect diversity in the restoration of lowland calcareous grasslands in southern Britain. *Applied Vegetation Science* 1: 101-114.
- Mortimer, S.R.; van der Putten, W.H. & Brown, V.K. (1999): Insect and nematode herbivory below ground: interactions and role in vegetation succession. In: Olff, H.; Brown, V.K. & Drent, R.H. (Hrsg.): *Herbivores: Between Plants and Predators*. Blackwell Science, Oxford: 205-238.
- Müller-Schärer, H. (1991): The impact of root herbivory as a function of plant density and competition: survival, growth and fecundity of *Centaurea maculata* in field plots. *Journal of Applied Ecology* 28: 759-776.
- Mulder, C.P.H.; Koricheva, J.; Huss-Danell, K.; Hogberg, P. & Joshi, J. (1999): Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2: 237-246.
- Murphy, K.L.; Klopatek, J.M. & Klopatek, C.C. (1998): The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8: 1061-1071.
- Murray, P.J.; Hatch, D.J. & Cliquet, J.B. (1996): Impact of insect root herbivory on the growth and nitrogen and carbon contents of white clover (*Trifolium repens*) seedlings. *Canadian Journal of Botany* 74: 1591-1595.
- Newman, J.A.; Bergelson, J. & Grafen, A. (1997): Blocking factors and hypothesis tests in ecology: is your statistics text wrong? *Ecology* 78: 1312-1320.
- Nilsson, C.; Xiong, S.J.; Johansson, M.E. & Vought, L.B.M. (1999): Effects of leaf-litter accumulation on riparian plant diversity across Europe. *Ecology* 80: 1770-1775.

- Oksanen, L. (1990): Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. In: Grace, J.B. & Tilman, D. (Hrsg.): Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego: 445-474.
- Oksanen, L.; Fretwell, S.D.; Arruda, J. & Niemelä, P. (1981): Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.
- Oksanen, L. & Oksanen, T. (2000): The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155: 703-723.
- Olff, H. & Ritchie, M.E. (1998): Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Pacala, S.W. (1997): Dynamics of plant communities. In: Crawley, M.J. (Hrsg.): Plant ecology. Blackwell Science, Oxford: 532-555.
- Pacala, S.W. & Crawley, M.J. (1992): Herbivores and plant diversity. *American Naturalist* 40: 243-260.
- Paine, R.T. (1980): Food webs, linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- Pastor, J. & Cohen, Y. (1997): Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology* 51: 165-179.
- Pastor, J.; Dewey, B.; Naiman, R.J.; McInnes, P.F. & Cohen, Y. (1993): Moose browsing and soil fertility in the boreal forest of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467-480.
- Pastor, J.; Naiman, R.J.; Dewey, B. & McInnes, P. (1988): Moose, microbes, and the boreal forest. *BioScience* 38: 770-776.
- Parmelee, R.W.; Phillips, C.T.; Checkai, R.T. & Bohlen, P.J. (1997): Determining the effect of pollutants on soil faunal communities and trophic structure using a refined microcosm system. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16: 1212-1217.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Cornellissen, J.H.C.; Vendramini, F.; Cabido, M. & Castellanos, A. (2000): Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21-30.
- Polis, G.A.; Sears, A.L.W.; Huxel, G.R.; Strong, D.R. & Maron, J. (2000): When is a trophic cascade a trophic cascade. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 473-475.
- Poorter, H. & Garnier, E. (1999): Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: Pugnaire, F.I. & Valladares, F. (Hrsg.): Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York: 81-120.
- Poorter, H. & Remkes, C. (1990): Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- Potter, D.A.; Patterson, C.G. & Redmond, C.T. (1992): Influence of turfgrass species and tall fescue endophyte on feeding ecology of Japanese beetle and southern masked chafer grubs (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Economic Entomology* 85: 900-909.
- Power, M.E. (1992): Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- Prins, A.H.; Nell, H.W. & Klinkhamer, P.G.L. (1992): Size-dependent root herbivory in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 65: 409-413.
- Purvis, A. & Rambaut, A. (1995): Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Comparative Applied Bioscience* 11: 247-251.
- Reader, P.M. & Southwood, T.R.E. (1981): The relationship between palatability to invertebrates and the successional status of a plant. *Oecologia* 51: 271-275.
- Rees, M. & Brown, V.K. (1992): Interactions between invertebrate herbivores and plant competition. *Journal of Ecology* 80: 353-360.

- Reichman, O.J. & Smith, S.C. (1991): Responses to leaf and root herbivory by a biennial, *Tragopogon dubius*. *Ecology* 72: 116-124.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G. (1976): Towards a general theory of plant anti-herbivore chemistry. In: Wallace, J. & Mansell, R. (Hrsg.): Advances in Phytochemistry 10. Austin, University of Texas Press, Austin: 168-213.
- Ritchie, M.E. & Olff, H. (1999): Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. In: Olff, H.; Brown, V.K. & Drent, R.H. (Hrsg.): Herbivores: Between Plants and Predators. Blackwell Science, Oxford: 175-204.
- Ritchie, M.E.; Tilman, D. & Knops, J.M.H. (1998): Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79: 165-177.
- Root, R.B. (1996): Herbivore pressure on goldenrods (*Solidago altissima*): its variation and cumulative effects. *Ecology* 77: 1074-1087.
- Rosenthal, R. (1991): Meta-analytic procedures for social research. Sage Publications, London.
- Rothmaler, W. (1996): Exkursionsflora von Deutschland, Bd. 2, Gefäßpflanzen. Gustav Fischer-Verlag, Jena.
- Ruess, R.W. & McNaughton, S.J. (1987): Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated microbial processes in the Serengeti grasslands. *Oikos* 49: 101-110.
- Ryser, P. (1996): The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* 10: 717-723.
- Sachs, L. (1992): Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin – Heidelberg.
- Schaefer, D.; Steinberger, Y. & Whitford, W.G. (1985): The failure of nitrogen and lignin decomposition in a North American desert. *Oecologia* 65: 383-386.
- Schaffers, A.P.; Vesseur, M.C. & Sykora, K.V. (1998): Effects of delayed hay removal on the nutrient balance of roadside plant communities. *Journal of Applied Ecology* 35: 349-364.
- Scheu, S. (1992): Automated measurement of the respiratory response of soil microcompartments: Active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 1113-1118.
- Scheu, S. & Setälä, H. (2001): Multitrophic interactions in decomposer food-webs. In: Tscharntke, T. & Hawkins, B.A. (Hrsg.): Multitrophic level interactions. Cambridge University Press, Cambridge (im Druck).
- Scheu, S.; Theenhaus, A. & Jones, T.H. (1999): Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* 119: 541-551.
- Schmid, B.; Miao, S.L. & Bazzaz, F.A. (1990): Effects of simulated root herbivory and fertilizer application on growth and root biomass allocation in the clonal perennial *Solidago canadensis*. *Oecologia* 84: 9-15.
- Schmitz, O.J. (1994): Resource edibility and trophic exploitation in an old field food web. *Proceedings of the National Academy of Science* 91: 5364-5367.
- Schmitz, O.J.; Beckerman, A.P. & O'Brien, K.M. (1997): Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399.
- Schmitz, O.J.; Hamback, P.A. & Beckerman, A.P. (2000): Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155: 141-153.
- Schowalter, T.D. (1981): Insect herbivore relationship to the state of host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos* 37: 126-130.
- Seastedt, T.R. (1984): The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Reviews of Entomology* 29: 25-46.
- Shipley, B. (1995): Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology* 9: 312-319.
- Shure, D.J. (1971) Insecticide effects on early succession in an old field ecosystem. *Ecology* 52: 271-279.

- Siemann, E.; Haarstad, J. & Tilman, D. (1999): Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22: 406-414.
- Silvertown, J. & Dodd, M. (1996): Comparing plants and connecting traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* B351: 1233-1239.
- Sirotnak, J.M. & Huntly, N.J. (2000): Direct and indirect effects of herbivores on nitrogen dynamics: voles in riparian areas. *Ecology* 81: 78-87.
- Smartt, P.F.M. & Grainger, J.E.A. (1974): Sampling for vegetation survey: some aspects of the behaviour of unrestricted, restricted and stratified techniques. *Journal of Biogeography* 1: 193-206.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995): Biometry. W.H. Freeman and Company, New York.
- Southwood, T.R.E.; Brown, V.K. & Reader, P.M. (1986): Leaf palatability, life expectancy and herbivore damage. *Oecologia* 70: 544-548.
- Spokes, J.R.; MacDonald, R.M.; Hayman, D.S. (1981): Effects of plant protection chemicals on vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Pesticide Science* 12: 346-350.
- Steinger, T. & Müller-Schärer, H. (1992): Physiological and growth-responses of *Centaurea maculosa* (Asteraceae) to root herbivory under varying levels of interspecific plant competition and soil nitrogen availability. *Oecologia* 91: 141-149.
- Steltzer, H. & Bowman, W.D. (1998): Differential influence of plant species on soil nitrogen transformations within moist meadow alpine tundra. *Ecosystems* 1: 464-474.
- Stephenson, G.L.; Wren, C.D.; Middelraad, C.J.; Warner, J.E. (1997): Exposure of the earthworm, *Lumbricus terrestris*, to diazinon, and the relative risk to passerine birds. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 717-720.
- Stohlgren T.J. 1988: Litter dynamics in two Sierran mixed conifer forests. II. Nutrient release in decomposition leaf litter. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1136-1144.
- Strong, D.R.; Lawton, J.H. & Southwood, R. (1984): Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press, Cambridge.
- Swank, W.T.; Waide, J.B.; Crossley, D.A. & Todd, R.L. (1981): Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems. *Oecologia* 51: 297-299.
- Swift, M.; Heal, O.W. & Anderson, J.M. (1979): Decomposition in Terrestrial Systems. Blackwell Science, Oxford.
- Tomlin, C. (1994): The Pesticide Manual. British Crop Protection Council, Farnham.
- Tscharntke, T. (1991): Die Auswirkungen der Herbivorie auf Wachstum und Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen. In: Schmid, B. & Stöcklin, J. (Hrsg.): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel-Boston: 254-280.
- Tutin, T.G.E. et al. (1964): Flora Europea. Cambridge University Press, Cambridge.
- Underwood, A.J. (1997): Experiments in ecology – their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge.
- Uriarte, M. (2000): Interactions between goldenrod (*Solidago altissima* L.) and its insect herbivore (*Trirhabda virgata*) over the course of succession. *Oecologia* 122: 521-528.
- Uriarte, M. & Schmitz, O.J. (1998): Trophic control across a natural productivity gradient with sap-feeding herbivores. *Oikos* 82: 552-560.
- van der Meijden, E.; Wijn, H. & Verhaar, J. (1988): Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.
- van der Werf, A.; van Nuenen, M.; Visser, A.J. & Lambers, H. (1993): Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply. *Oecologia* 94: 434-440.
- van Veen, J.A.; Merckx, R. & van de Geijn, S.C. (1989): Plant- and soil related controls of the flow of carbon from roots through the soil microbial biomass. *Plant & Soil* 115: 179-188.

- Verhoeff, H.A. & Brussard, L. (1990): Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agroecosystems: the contribution of soil animals. *Biogeochemistry* 11: 175-211.
- Vitousek, P.M. (1998): Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Ecosystems* 1: 401-407.
- von Ende, C.N. (1993): Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: Scheiner, S.M. & Gurevitch, J. (Hrsg.): Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall, New York-London: 113-137.
- Wait, D.A.; Jones, C.G. & Coleman, J.S. (1998): Effects of nitrogen fertilization on leaf chemistry and beetle feeding are mediated by leaf development. *Oikos* 82: 502-514.
- Ward, L.K.; Hackshaw, A. & Clarke, R.T. (1995): Food-plant families of British insects and mites: the influence of life form and plant family. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 109-127.
- Wardle, D.A. (1992): A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews* 67: 321-358.
- Wardle, D.A. & Barker, G.M. (1997): Competition and herbivory in establishing grassland communities: implications for plant biomass, species diversity and soil microbial activity. *Oikos* 80: 470-480.
- Wardle, D.A.; Barker, G.M.; Bonner, K.I. & Nicholson, K.S. (1998): Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86: 405-420.
- Wardle, D.A.; Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2000): Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89: 11-23.
- Wardle, D.A.; Bonner, K.I. & Nicholson, K.S. (1997): Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Wardle, D.A.; Bonner, K.J.; Barker, G.M.; Yeates, G.W., Nicholson, K.S.; Bardgett, R.D.; Watson, R.N. & Ghani, A. (1999): Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers; soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs* 69: 535-568.
- Wardle, D.A. & Nicholson, K.S. (1996): Synergistic effects of grassland plant species on soil microbial biomass and activity: implications for ecosystem-level effects of enriched plant diversity. *Functional Ecology* 10: 410-416.
- Wardle, D.A.; Nicholson, K.S. & Rahman, A. (1995): Ecological effects of the invasive weed species *Senecio jacobaea* L. (Ragwort) in a New Zealand pasture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 56: 19-28.
- Waring, R.H.; McDonald, A.J.S.; Larsson, S.; Ericsson, T.; Wiren, A.; Arwidsson, E.; Ericsson, A. & Lohammar, T. (1985): Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia* 66: 157-160.
- Warwick, S.I. & Black, L.D. (1997): Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in subtribes Raphaninae and Cakilinae (Brassicaceae, tribe Brassiceae). *Canadian Journal of Botany* 75: 960-973.
- Weiher, E.; van der Werf, A.; Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E. & Eriksson, O. (1999): Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620.
- Weinert, E. (1983): Die pflanzengeographische Gliederung des südlichen Teiles der DDR und der angrenzenden Gebiete. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Halle* XXXII: 31-36.
- Welles, J.M. & J.M. Norman (1991): Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal* 83: 818-825.
- White, T.R.C. (1993): The inadequate environment. Springer Verlag, Berlin.

- Wilsey, B. J. & Potvin, C. (2000): Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology* 81: 887-892.
- Witsack, W.; Al Hussein, I.A. & Süßmuth, Th. (1995): Analyse der Faunenstrukturveränderung bei der Regeneration hochbelasteter Agrarökosysteme (epigäische Fauna). In: Körschens, M. & Mahn, E.-G. (Hrsg): Strategien zur Regeneration belasteter Agrarökosysteme des mitteldeutschen Schwarzerdegebietes. B.G. Teubner, Stuttgart-Leipzig.
- Wolf, F.M. (1986): Meta-Analysis. Quantitative Methods for Research Synthesis. Sage, Beverly Hills.
- Wootton, J.T. (1994): The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 25: 443-466.
- Xiong, S.J. & Nilsson, C. (1999): The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994.
- Zagt, R.J. (1997): Pre-dispersal and early post-dispersal demography, and reproductive litter in the tropical tree *Dicymbe altonii* in Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 13: 511-526.
- Zak, D.R.; Tilman, D.; Parmenter, R.R.; Rice, C.W.; Fisher, F.M.; Vose, J.; Milchunas, D. & Martin, C.W. (1994): Plant production and soil microorganisms in late-successional ecosystems: a continental-scale study. *Ecology* 75: 2333-2347.

Danksagung

Hiermit bedanke ich mich bei Prof. Dr. Isabell Hensen, Prof. Dr. Stefan Scheu und Prof. Dr. Christian Wissel für ihr Interesse an der Arbeit, wertvolle Hinweise zu dieser und ihre Gutachtertätigkeit.

Besonderen Dank schulde ich Dr. Harald Auge und Dr. Roland Brandl für die konzeptionelle, fachliche und organisatorische Betreuung der Arbeit. Mit ihrem Fundus an Wissen und Erfahrung standen sie mir immer hilfreich zur Seite und motivierten mich stets, den eigenen Horizont zu erweitern.

Im Rahmen einer gemeinsamen Bearbeitung von Teilespekten der Arbeit wurden viele umfangreiche Freilanddaten in Zusammenarbeit mit Gertraud Jung erhoben. Dafür und für so einige (meist kontroverse) Diskussionen vielen Dank!

Bei der Einrichtung der Experimentalfläche halfen Dr. Albrecht Pfefferkorn und Klaus Hempel. Bei der Aufbereitung und Analyse verschiedener Boden- und Pflanzenproben im Labor konnte ich mich stets auf die Hilfe von Antje Thondorf und Hannelore Jany verlassen. Die Analyse der verfügbaren Nährstoffe fand in der Sektion Analytik des UFZ (Dr. Jürgen Mattusch, Jürgen Steffen) statt. Stefan Kesting half im besonders anstrengenden zweiten Jahr bei der Biomasseernte. Die Probenentnahme und –aufbereitung zur Analyse der Mikroflora fand in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Stefan Scheu sowie Dr. Jörn Alphei und verschiedenen Göttinger Mitarbeitern statt. Die Ermittlung der mikrobiellen Parameter wurde von der Arbeitsgruppe von Dr. Jörn Alphei am Institut für Zoologie und Anthropologie der Universität Göttingen durchgeführt. Prof. Dr. Ludwig Beck gab mir Hinweise zur Durchführung der Streubeutelversuche. Die Sektion Bodenforschung am UFZ (Dr. Uwe Franko) stellten freundlicherweise die Klimadaten für Bad Lauchstädt zur Verfügung. Allen genannten Personen schulde ich vielen Dank!

Der Sektion Biozönoseforschung am UFZ unter Leitung von Dr. Stefan Klotz in Halle danke ich für die angenehme und entspannte Arbeitsatmosphäre sowie für die Schaffung eines Arbeitsumfeldes, daß nahezu keine Wünsche mehr offen ließ. Die Arbeit profitierte von zahlreichen Diskussionen mit allen Mitgliedern der Sektion, vor allem aber Dr. Harald Auge, Dr. Roland Brandl, Dr. Martin Brändle, Dr. Walter Durka, Dr. Mark Frenzel, Gertraud Jung, Dr. Stefan Klotz, Dr. Daniel Prati, Dr. Andreas „Chuck Berry“ Prinzing und Thorsten Schmidt.

Dr. Walter Durka gab mir wertvolle Hinweise zur Berechnung phylogenetischer Kontraste und stellte den entsprechenden Stammbaum zur Verfügung.

Hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript gaben mir Dr. Harald Auge, Dr. Roland Brandl, Katrin Hartenauer, Dr. Stefan Klotz, Dr. Daniel Prati und Dr. Andreas „Printing“ Prinzing.

Richard Walters übernahm dankenswerterweise die sprachliche Korrektur der englischen Zusammenfassung.

Dem Landespflanzenschutzamt Sachsen-Anhalt sei für die Erteilung der Ausnahmegenehmigung zur regelmäßigen Ausbringung der Pestizide gedankt.

Hiermit erkläre ich, vorliegende Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfaßt zu haben. Es wurden keine anderen als die angegeben Hilfsmittel und Quellen benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht.

Halle, den 19. 02. 2001

Martin Schädler

Lebenslauf

Persönliche Angaben

Name: Martin Schädler
geboren: 31. Januar 1972 in Halle, Deutschland
Staatsbürgerschaft: deutsch
Familienstand: verheiratet, 2 Kinder
Wohnort: Halberstädter Str. 11
06112 Halle

Schulbildung

1978 – 1988 Polytechnische Oberschule in Halle
1988 – 1990 Erweiterte Oberschule in Halle
1990 Abitur

Zivildienst

1990 – 1991 Volkssolidarität Halle

Bildungsgang

1991 – 1997 Biologiestudium an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Hauptfach: Zoologie (Spezielle Zoologie)
Nebenfächer: Botanik (Pflanzenphysiologie)
Biochemie (Ökologische Biochemie)
Mikrobiologie (Ökologische Mikrobiologie)

1997 Diplomarbeit: „Untersuchungen zur Ökologie und Phänologie von Heuschreckenarten im NSG ‚Porphyrlandschaft bei Gimritz‘ unter besonderer Berücksichtigung der Larvenstadien“

1997 – 2001 Doktorand am Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH