

# Sonderdruck

## Klima und Vegetation in Trockengebieten – eine geographische Betrachtung

Thomas Littmann & Maik Veste

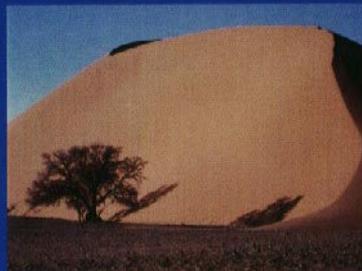
S. 71- 80

In: Veste, M., Wucherer, W. & Homeier, J. (Hrsg.):  
Ökologische Forschung im globalen Kontext  
Festschrift zum 65. Geburtstag von Prof. Dr. S.-W. Breckle

Cuvillier-Verlag Göttingen, 2005

## Ökologische Forschung im globalen Kontext

Festschrift zum 65. Geburtstag von Prof. Dr. S.-W. Breckle



Maik Veste, Walter Wucherer & Jürgen Homeier (Hrsg./Eds.)

 Cuvillier Verlag Göttingen

## Klima und Vegetation in Trockengebieten – eine geographische Betrachtung

Thomas Littmann<sup>1,2</sup> & Maik Veste<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> Universität Halle-Wittenberg, *Physische Geographie*; <sup>2</sup> DLC – Dr. Littmann Consulting;  
<sup>3</sup> Universität Bielefeld, *Abt. Ökologie*; <sup>4</sup> Universität Bonn, *Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen*

### Abstract

To join forces in an effective and truly interdisciplinary approach in ecological research it is a prerequisite that biology and physical geography find a common language and understanding of the very same problems they are investigating. This paper presents an example of such collaboration. In the sand dune field of the northwestern Negev along the Egyptian-Israeli border the rainfall gradient over 60 km from the semiarid NW to the arid SE implies a parallel decrease in vegetation cover. However, it is only on the mobile dune crests that this decrease is most spectacular whereas the northfacing dune slopes and the interdune areas may show even higher biomass in the arid part. Small-scale hydrological processes like the increased infiltration rates on bare sand and runoff water concentration on encrusted slope surfaces may be much more effective control processes of the vegetation patterns as compared to the mesoscale rainfall gradient. From these findings a stochastic spatial simulation model for small-scale vegetation patterns is derived.

### Vegetationsgeographie der Trockengebiete

Das geographische Verständnis der Ökologie unterscheidet sich gegenüber der biologischen Sichtweise in einigen wesentlichen Punkten. Die Geoökologie oder Landschaftsökologie untersucht landschaftliche Ökosysteme, ihre Stoff- und Energiehaushalte, wobei die Vegetation als ein biotischer Regelungs- und Steuerungsfaktor eines von verschiedenen Subsystemen (wie Klima, Relief, Wasser, Boden) darstellt. Die Sichtweise der Vegetation ist somit weder aut- noch synökologisch im biologischen Sinn, sondern immer funktionell: so werden z.B. in der Betrachtung des Landschaftswasserhaushaltes die Wasserumsätze im Pflanzenbestand eines Einzugsgebietes als Teil der Wasserhaushaltsgleichung sehr detailliert erfasst (Evapotranspiration, Bestandsniederschlag, Stammabfluss, Speicherung im Bestand), die pflanzenökologischen oder pflanzenphysiologischen Prozesse (wie etwa der Wasserhaushalt der Pflanze) spielen dabei keine Rolle. Auch in der Vegetationsgeographie werden verschiedene floristische und ökologische Ansätze im Hinblick auf die raum-zeitliche Dynamik in Vegetationsbeständen verfolgt, die der biologischen Vorgehensweise sehr ähnlich sind, jedoch auch die pflanzenökologischen Prozesse nicht experimentell erfassen. Hieraus ergibt sich eine wesentliche Konsequenz: wenn die Geographie die Vegetation im allgemeinen als ökologische „black box“ betrachtet und die Biologie die abiotischen Standortfaktoren im seltensten Fall in ihrer komplexen Vernetzung als (geographischer) Wirkkomplex untersucht, dann ist die Zusammenführung beider Disziplinen und ihrer methodischen Ansätze, im weiteren Sinne also die Zusammenführung beider Sichtweisen die

wesentliche Voraussetzung dafür, dass ökologische Feldforschung auf eine systematische Ebene gestellt wird, die (ohne das „black box“ Phänomen) mehr Antworten als Fragen generiert.

Dabei wurde in der historischen Entwicklung von geographischer Seite der physiognomisch prägende Charakter der Vegetation für die Landschaft sehr früh herausgestellt (HUMBOLDT 1849): Vegetationsformationen prägen Landschaftszonen. Bevor der ökologische Gedanke im engeren Sinn Einzug in das geographische Denken hielt, fiel seit den Arbeiten von GRISEBACH (1872) der auffällige Zusammenhang von Vegetation und Klima immer stärker ins Gewicht. Nach verschiedenen ähnlichen Ansätzen stellte die Klimaklassifikation von CARL TROLL (1964) dieses zonale Konzept in weitest entwickelter Form dar: Die räumliche Kongruenz von Klimatyp und potentieller Vegetation ist grundsätzlich so stark, dass aus dem Auftreten einer Vegetationformation das (Makro-) Klima nach dem jahreszeitlichen Wechsel der ökologisch entscheidenden Klimaelemente Licht, Strahlung, Temperatur und Humidität/Aridität abgeleitet werden kann.

Das zonale Klima-Vegetation-Konzept ist in makroskaliger Betrachtung sicherlich richtig, wenn auch im realen Raum oftmals fiktiv. Hier begegnet uns das geographische Phänomen der Skalenniveaus räumlicher Betrachtung: je kleinräumiger und kurzzeitiger eine Beobachtung durchgeführt wird, desto heterogener sind die Raum-Zeit-Muster, die sich daraus ergeben. Bereits die Erkenntnis „azonaler“ Vegetationsmuster, die sich durch das regionale Klima nicht erklären lassen, führten zu einer deutlichen Weiterentwicklung des ökologischen Verständnisses sowohl bei Geographen als auch bei Biologen.

### **Das Savannenproblem**

Interessant ist in diesem Zusammenhang die kontrovers geführte Diskussion um die ökologische Begründung von Savanntentypen. Der vegetationsgeographische Savannenbegriff wird nicht einheitlich verwendet. Allgemein wird die Savanne als eine locker von Bäumen durchsetzte Grasflur verstanden, die eine klimaökologisch zonale Vegetationsformation darstellt. Waldbestand innerhalb der Grasflur hat keinen klimatischen, sondern einen edaphischen (durch Boden- und Bodenwasserverhältnisse bedingten) Ursprung. Darauf weisen die genetischen Savanntentypen CARL TROLLS (TROLL & PFAFFEN 1964) hin. Hingegen lehnte HEINRICH WALTER (1939) eine solche klimaökologische Differenzierung, insbesondere die übliche geographische Differenzierung in Feucht-, Trocken- und Dornbuschsavanne je nach Anzahl der ariden Monate ab und spricht von verschiedenen ökologischen Savanntentypen, allgemein von homogenen Pflanzengemeinschaften aus zerstreut stehenden Holzpflanzen in einer mehr oder weniger geschlossenen Grasflur. Wenn auch der Ausgangspunkt für beide Definitionen verschieden ist, so gering erscheinen die substantiellen Unterschiede im Verständnis des Sachverhalts.

## **Interdisziplinäre Forschung in Nizzana**

Zur Lösung komplexer ökologischer Probleme ist interdisziplinäre Zusammenarbeit in der Wissenschaft gefragt, bei der auch ein intensiver Ideenaustausch und eine gemeinsame Sprache entwickelt werden muss. Die Verknüpfung von geographischen und biologischen Fragestellungen wurden bei der Untersuchung der Strukturen und steuernden Prozesse in den Sanddünen der nordwestlichen Negev intensiv verfolgt (BRECKLE et al 2005). Geprägt ist dieses aride Ökosystem durch ein ausgeprägtes kleinräumiges Habitatmosaik, welches die Vegetationsverteilung und Zusammensetzung beeinflusst. Auch die Landnutzung hat diese Region wesentlich mitgeprägt: während die Sanddünen auf der ägyptischen Seite seit Jahrzehnten einer intensiven Beweidung unterliegen und deshalb eine geringe Vegetationsdecke aufweisen, sind die Dünen auf der israelischen Seite der jeglicher Nutzung entzogen und weitgehend bewachsen.

## **Klima und Vegetationsmuster**

Die Sanddünen liegen im Übergangsbereich vom semi-ariden Klima am nördlichen Rand mit ca. 170 mm a<sup>-1</sup> Niederschlag (Yevul) zum ariden Klima am Südrand mit ca. 90 mm a<sup>-1</sup> (Nizzana) (VESTE 2004, LITTMANN 2005). Im Allgemeinen wird für die Wüstenvegetation angenommen, dass mit der entsprechend der Abnahme der Niederschläge eine Abnahme der Vegetationsbedeckung und der Produktivität erfolgt (SHMIDA 1985). In den Negev-Sanddünen konnte entgegen dieser Annahme entlang des Niederschlagsgradienten in den Interdünen und am ebenen Standort Yevul keine signifikante Änderung der Vegetationsdichte und des Biomasseindex festgestellt (VESTE et al. 2005). Allerdings wurde eine Zunahme der Standardabweichung von Nord nach Süd in den Interdünen festgestellt, was auf eine zunehmend Heterogenität der Vegetationsverteilung hindeutet. Dagegen nimmt auf den Dünenkämmen die Vegetation von Nord nach Süd ab, was zugleich mit einer Zunahme der freien Sandflächen und deren Mobilität (LITTMANN & GINTZ 2000) sowie der Reliefenergie (Abb. 1) verbunden ist. Gegenläufig dem Niederschlagsgradienten verlaufen die Infiltrationseigenschaften an den Standorten, die von den biologischen Oberflächenkrusten beeinflusst werden (LITTMANN et al. 2000). So kompensieren der höhere Sandanteil und die höheren Infiltrationsraten die Abnahme der Niederschlagsmengen, was die Wasserverfügbarkeit für die Pflanzen an den Standorten gegenläufig zum abnehmenden Niederschlagsgradienten verbessert. So muss die Betrachtung der Klima-Vegetations-Beziehung auch die Oberflächeneigenschaften und damit verbundene Umverteilung des Wassers im Ökosystem miteingeschlossen werden. Bereits geringfügige Änderungen der hydrologischen Eigenschaften der Oberflächen, wie das Auftragen einer wenige Millimeter starken Lösschicht oder Sandschicht haben weitreichende Auswirkungen auf den Wasserhaushalt einer Landschaft und somit auf die Vegetation (YAIR & BERKOWICZ 1989, YAIR & BRYAN 2000) und können klimatischen Änderungen entgegen wirken. Auch in anderen ariden Ökosystemen führen diese Umverteilung zu einer räumlichen Heterogenität der Wasserversorgung und somit zu einer ausgeprägt mosaikhafte Verteilung der Vegetation (VESTE & BRECKLE 2000, VESTE 2004).

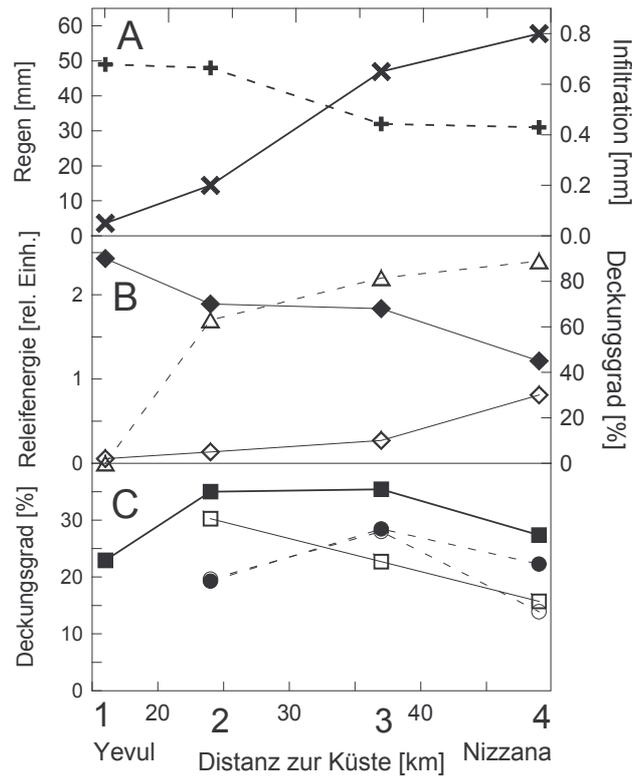


Abb.1: Geo-ökologischer Gradient A: Niederschlag (1995) (+), Infiltrationsrate (x), B: Reliefenergie (Δ), Krusten- (◆) und Sandbedeckung (◇), C: Mittlerer Deckungsgrad der perennen Vegetation, Interdüne (■), Dünenkamm (□), Nordhang (●), Südhang (○).

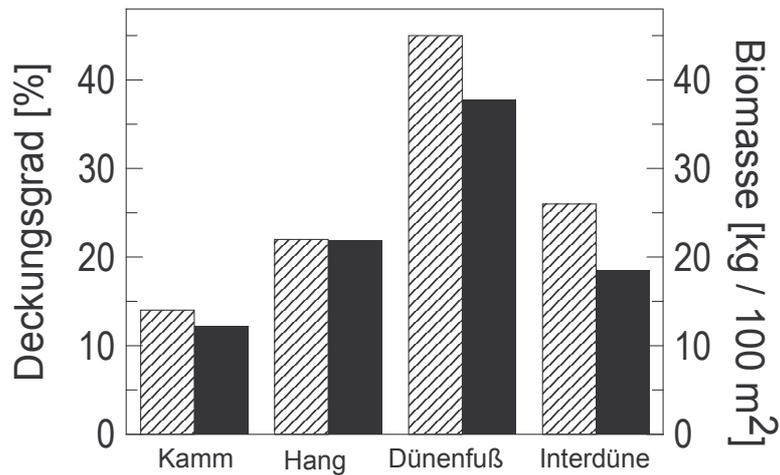


Abb. 2: Deckungsgrad und Biomasse (Trockengewicht) der Vegetation in den typischen geomorphologischen Einheiten in Nizzana

In den Dünen ist auch die Sandumlagerungen wesentlich für die Vegetationsverteilung (DANIN 1996). In Nizzana weisen die mobilen Dünenkämme und Hänge die geringste Vegetationsdichte; mit zunehmender Stabilität nimmt zu gleich deren Deckungsgrad und Biomasse zu (Abb. 2).

Mit Hilfe eines stochastischen Modells, in das im wesentlichen steuernde Parameter (u.a. Reliefenergie als Maß für die Dünenmorphologie, die mit ihren mobilen und stabilen Einheiten die ökologische Dynamik entscheidend steuert, Abstand zum Meer und Jahresniederschlag als Parametrisierung der zunehmenden räumlichen Differenzierung) eingehen, konnten die Vegetationsverteilung sowohl großräumig im Negev-Sandfeld als auch kleinräumig in einem Landschaftsausschnitt in Nizzana (Abb. 3) wieder gegeben werden (VESTE et al. 2000, LITTMANN & VESTE 2005). Nur an den südexponierten Hängen wird die Vegetationsdichte überschätzt, da hier die Dünenhänge sehr steil sind und mit nur geringer Krustenbedeckung eine geringe Stabilität aufweisen.

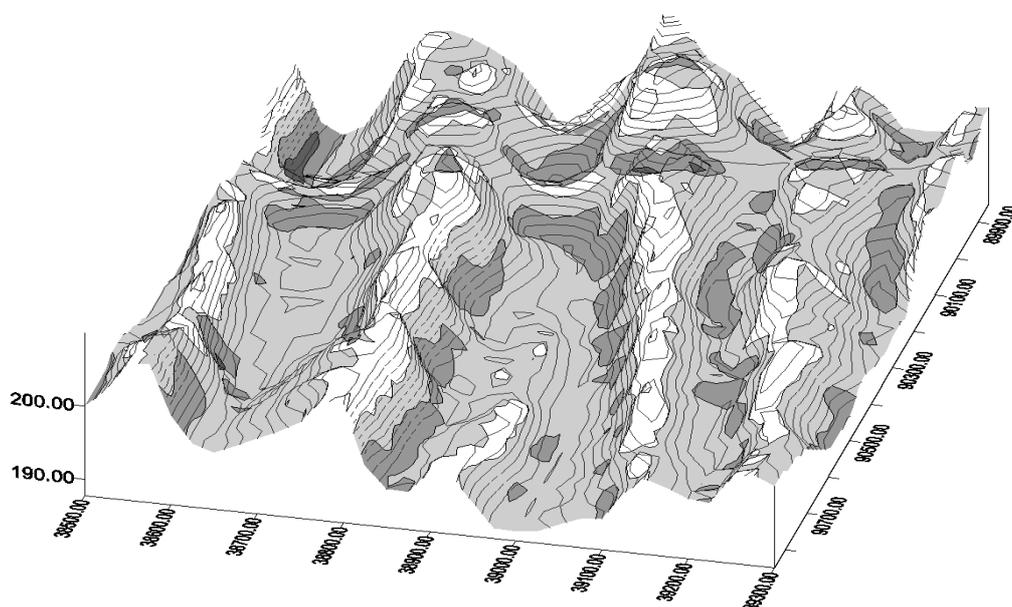


Abb. 3: Nicht expositionsdifferenzierte Modellierter Biomasseverteilung in den Sanddünen von Nizzana. Weiss: gering, grau: mittel, dunkelgrau: hoch

## Klima und Biologische Kruste

Eine besondere Lebensgemeinschaft der Negev-Sanddünen sind biologischen Krusten, die aus Cyanobakterien, Grünalgen, Moosen und örtlich auch Bodenflechten bestehen und die obersten Millimeter der Sandoberflächen besiedeln (VESTE et al 2001a). Weite Teile der Sanddünen auf der israelischen Seite sind von diesen Krusten bedeckt. Dabei lassen sich in Abhängigkeit vom Relief verschiedene Krustentypen definieren, die sich in der Zusammensetzung, Chlorophyllgehalt und Dicke deutlich voneinander unterscheiden (Abb. 4). Besonders an den Nordhängen sind dunkle Krusten mit Dicken von bis zu 5 mm zu finden, die in der Umgebung von Büschen auch einen hohen Anteil von Moosen aufweisen. Vor allem die Interdünen und teilweise die nordexponierten Hänge am mittleren Standort im Haluza-Sandfeld von Bodenflechten bedeckt.

Welche Prozesse im Ökosystem sind nun maßgeblich für diese mosaikartige Ausprägung der Krusten verantwortlich? Da Taufall eine wichtige Wasserquelle in den Trockengebieten für die poikilohydrinen Cyanobakterien und Flechten ist, wurden in einem Feldexperiment die

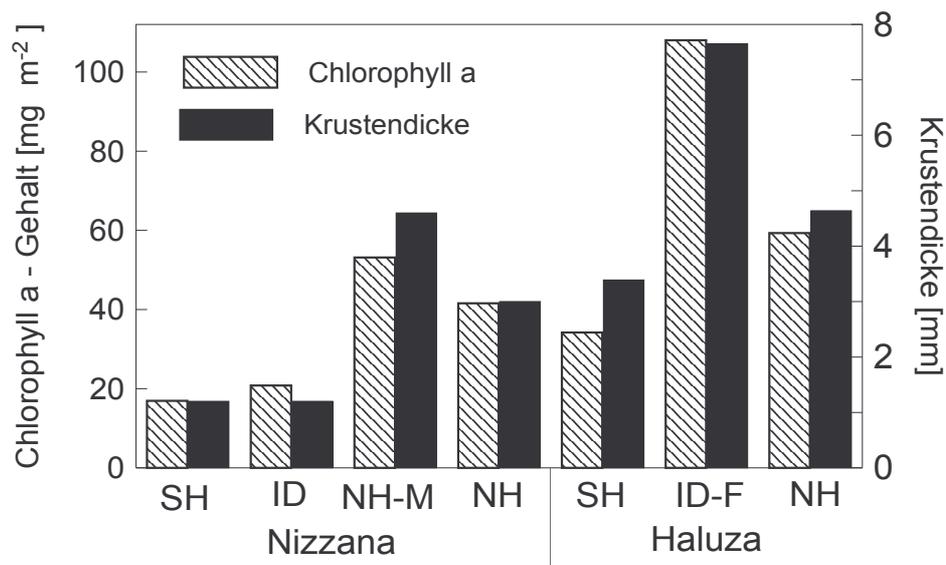


Abb. 4: Mittlere Krustendicke und Chlorophyllgehalt von biologischen Krusten in verschiedenen Expositionen in Nizzana (Standort 4) und Haluzza (Standort 3). SH: Südhang, NH: Nordhang, NH-M: Nordhang mit Moosen, ID: Interdüne, ID-F: Interdüne mit Bodenflechten (*Fulgensia fulgens*).

mikroklimatischen Randbedingungen für die Aktivierung der biologischen Krusten durch Taufall näher untersucht. Nach Sonnenuntergang setzt die Ausstrahlung der bodennahen Luftschichten ein, so dass eine inverse stabile Temperaturschichtung entsteht. Mit vorschreitender Auskühlung tritt in der Regel 2–3 Stunden nach Sonnenuntergang Taufall ein, der mit Hilfe von Blattbenetzungssensoren und registriert wurde (Abb. 5).

Bereits beim Unterschreiten einer Taupunktsdifferenz von 0,8 K konnte das Einsetzen der physiologischen Aktivität der untersuchten Bodenflechten *Fulgensia fulgens* und *Squamaria lentigera* mit Hilfe der Chlorophyllfluoreszenz *in situ* gemessen werden (VESTE et al. 2001b). Die für die Aktivierung der Flechten benötigten Taufallmenge beträgt ca. 0,1 mm. Nach Sonnenaufgang sind die biologischen Krusten 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> - 2 Stunden aktiv bevor sie wieder austrocknen.

Die Btauungsdauer allerdings zeigt in Abhängigkeit von der Exposition deutlich kleinräumige Unterschiede in den Wintermonaten. Die nordexponierten Hänge, weisen dann im Mittel eine 1–2stündige längere Beschattung auf (Abb. 5), was sicherlich zu einer längeren photosynthetischen Aktivität der biologischen Krusten führt. An den Nordhängen und vor allem in den konkaven Bereichen lassen sich auch dickere Krusten finden, die zu dem auch eine hohe Dichte von Moosen aufweisen. Korreliert ist dies, wie schon erwähnt, zu gleich mit einer höheren Vegetationsdichte an solchen Punkten (Abb. 3).

Diese Oberflächenstabilität wird maßgeblich auch von den biologischen Krusten gefördert. Polysaccharide, die von den Cyanobakterien abgeschieden werden, verkleben die Sandkörner miteinander, aber vermindern zu gleich auch die Infiltration. Nach Regenfällen quellen die Hüllen auf und reduzieren die Porengröße, was nach Niederschlägen sogar zu Oberflächenabflüssen führt (LITTMANN et al. 2000, YAIR 1990, 2001). Mit zunehmender Dicke bzw. Biomasse der Kryptogamen nimmt die Infiltration deutlich ab, wobei die Krusten mit Bodenflechten die geringsten Infiltrationsraten aufweisen (LITTMANN et al 2000).

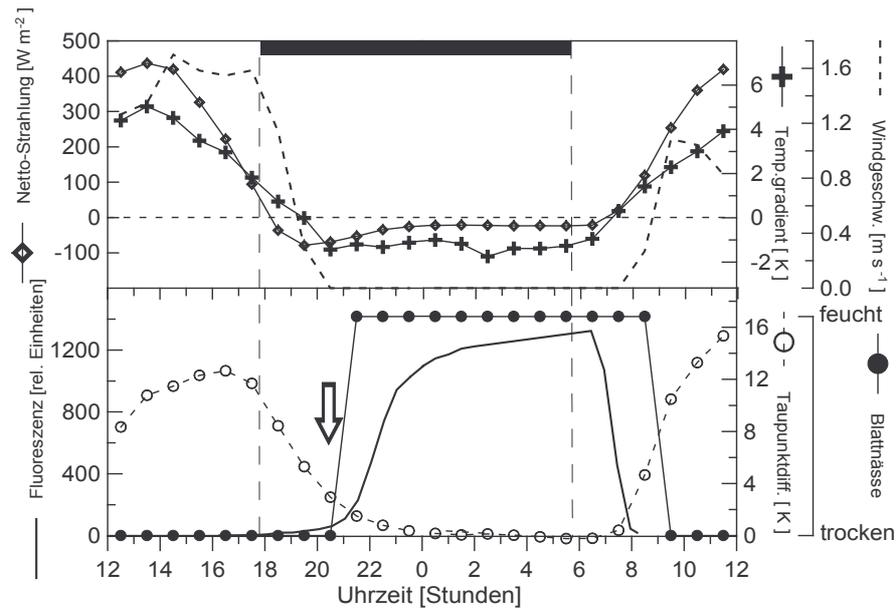


Abb. 5: Mikroklimatische Rahmenbedingungen (Netto-Strahlung, Taupunktdifferenz, Windgeschwindigkeit in 20 cm Höhe, Temperaturgradient zwischen 20 cm und 2 m Höhe, Blattnässesensoren) und Chlorophyllfluoreszenz von *Squamarina lentigera*. Taufall ist durch einen Pfeil gekennzeichnet. (nach VESTE et al. 2001b)

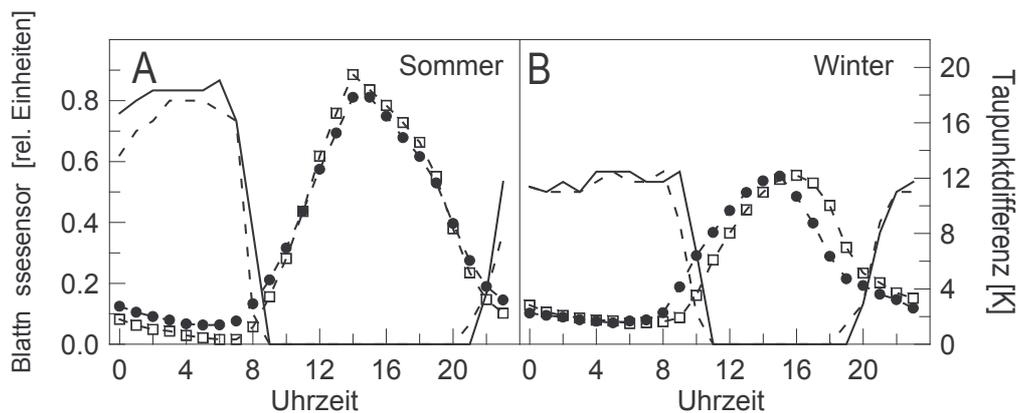


Abb. 6: Taupunktdifferenz am Nord- (□) und am Südhang (●) und Blattnässesensoren am Nord- (—) und Südhang (- - -) am Standort Nizzana in den Sommer- und Wintermonaten (nach LITTMANN & KALEK 1998, VESTE et al. 2001a).

### Eine prozessorientierte Betrachtung

Zusammenfassend lässt sich für den Einfluß der biologischen Krusten und der ökologischen Prozesse in diesem Ökosystem ein konzeptionelles Modell erstellen (Abb. 7). Hier sind einige der wesentlichen ökologischen Interaktionen dargestellt und verdeutlichen die komplexe Rolle der Mikroorganismen in entsprechenden Ökosystemen. Zwar hat das Mesoklima einen wesentlichen Einfluss auf das Niederschlagsregime, aber kleinräumige Strukturen und ökologische Prozesse steuern im Ende die Vegetationsverteilung und Biomasseentwicklung an den Standorten.

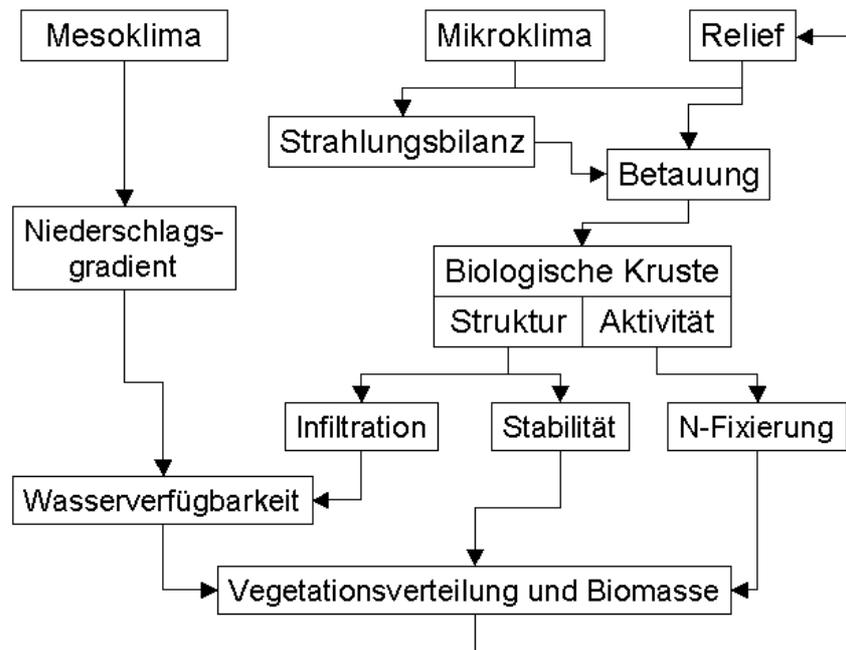


Abb. 7: Konzeptmodell zum Einfluß von klimatischen Prozessen auf die biologische Kruste und die Vegetation in den Sanddünen der nordwestlichen Negev (näheres im Text).

## Schlußfolgerungen

Die Untersuchungen im Rahmen des Nizzana-Projektes zeigen, dass kleinräumige Strukturen und Prozesse wichtige Rollen für die mosaikartige Ausbildung der Vegetation spielen. In ariden und semi-ariden Gebieten ist dabei die Verteilung bzw. Umverteilung des Wassers entscheidend – und in den meisten Fällen wichtiger ist als die absolute Regenmenge. Diese Beispiele zeigen, dass nur eine interdisziplinäre Erfassung der komplexen ökosystemaren und räumlich heterogenen Prozesse und deren Verknüpfung grundlegend für das Verständnis der Vegetationsverteilung und deren Zusammensetzung ist.

## Danksagung

Die Untersuchungen in den Sanddünen im Rahmen des interdisziplinären Verbundprojektes „Strukturen und Prozesse in den Sanddünen“ durchgeführt und vom Bundesministerium für Bildung und Forschung und dem Projektträger BEO – Jülich (BMBF-Projekte BEO 0339692J, Universität Halle, BEO 0339495A, Universität Bielefeld) gefördert.

## Literatur

- BRECKLE, S.-W. VESTE M. & YAIR, A. 2004: Sand Dunes of north-western Negev, Ecological Studies, Springer, Berlin, Heidelberg, im Druck
- DANIN, A. 1996: Plants of Desert Dunes. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- GRISEBACH, A. 1872: Die Vegetation der Erde. Leipzig
- HUMBOLDT, A.V. 1849: Ansichten der Natur, mit wissenschaftlichen Erläuterungen, Zweiter Band – Verlag Cotta, Stuttgart, Tübingen.
- LITTMANN, T. 1997: Atmospheric input of dust and nitrogen into the Nizzana sand dune system, north-western Negev, Israel, J. Arid Environ. 36, 433-457.
- LITTMANN, T. 2004: The Regionale Climatic Setting of the northern Negev, In: S.-W. Breckle, M. Veste & A. Yair, The Sand Dunes of Nizzana, Ecological Studies, Springer, Berlin, Heidelberg, New York im Druck
- LITTMANN, T. & GINTZ, D. 2000: Eolian transport and deposition in a partially vegetated linear sand dune area (northwestern Negev, Israel). Z. f. Geomorphologie, Suppl. Bd. 121: 77-90.
- LITTMANN, T., HERING, E, KOCH, S 2000: What happens to Rainfall at the Desert Margin ? Water infiltration experiments in a sandy arid area, Hallesches Jahrb. Geowiss 22, 49-58.
- LITTMANN, T. & KALEK, J. 1998: Mikroklimatische Strukturen als Steuergröße für Ökosystemprozesse in einem ariden Dünengebiet (nordwestlicher Negev, Israel), Hallesches Jahrb. Geowiss. 20, 77-92.
- LITTMANN, T. & VESTE, M. 2005: Geo-ecological gradient. In S.-W. Breckle, M. Veste & A. Yair, The Sand Dunes of Nizzana, Ecological Studies, Springer, Berlin, Heidelberg, im Druck
- LITTMANN, T. & GINTZ, D. 2000: Eolian transport and deposition in a partially vegetated linear sand dune area (northwestern Negev, Israel). Z. Geomorph., Suppl Bd. 121, 77-90.
- TROLL, C. & PFAFFEN, K.H. 1964: Karte der Jahreszeitenklimate der Erde. Erdkund. Arch. Wiss Geogr 18: 18-28.
- SHMIDA, A. 1985: Biogeography of the desert flora. In Evenari et al. (eds.) Hot deserts and arid shrublands, Elsevier Science publisher, Amsterdam, 23-77.
- VESTE, M. (2004): Sinai-Halbinsel und Negev-Wüste. In Walter, H. & Breckle, S.-W., Ökologie der Erde, Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen, Band 2, Spektrum-Verlag, 629-659.
- VESTE, M. & BRECKLE, S.-W. 2000: Die Negev – Pflanzenökologische und ökosystemare Betrachtungen. Geographische Rundschau 9/2000, 24-29.
- VESTE, M., EGGERT, K., BRECKLE, S.-W. & LITTMANN, T. 2005: Vegetation entlang eines geökologischen Gradienten im Sinai-Negev-Sandfeld.. In: Veste, M. & Wissel, C. (Hrsg.) Beiträge zur Vegetationsökologie der Trockengebiete und Desertifikation, UFZ Berichte 01/2005, Leipzig, 64-81.
- VESTE, M., LITTMANN, T., SCHULTZ, A., EGGERT, K., SOMMER, C. & BRECKLE, S-W 2000: Biomasseverteilung und deren räumliche Modellierung in Sanddünen der Negev-Wüste (Israel), Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 30, 85.
- VESTE, M., LITTMANN, T., BRECKLE, S.-W. & YAIR, A. 2001a: The role of biological crusts on desert sand dunes of the northwestern Negev. In: Breckle, S.W., Veste, M. & Wucherer, W., Sustainable Land-Use in Deserts, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 357-367.
- VESTE, M., LITTMANN, T., FRIEDRICH, H. & BRECKLE, S.-W. 2001b: Microclimatic boundary conditions for activity of soil crust lichen crusts in sand dunes of the north-western Negev desert, Israel, Flora 196, 465-474.
- WALTER, H. 1939: Grasland, Savanne und Busch der ariden Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. Jb. Wiss. Bot. 87: 750-860.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. 1984, 1991: Ökologie der Erde, Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen, Band 2, Spektrum Verlag, Heidelberg.
- YAIR, A. 1990: Runoff generation in a sandy area – processes in the Nizzana sands, eastern Negev, Israel, Earth Surface Landforms 15, 597-609.

- YAIR, A. 2001: Soil crusts and water redistribution in Israel, In: Belnap, J. & Lange, O.L. (eds.) Biological soil crusts: structure, function and management, Ecological Studies 150, Springer Verlag, Heidelberg-Berlin-New York, 304-314.
- YAIR, A. & BERKOWICZ, S.M. 1989: Climatic and non-climatic controls of aridity: the case of the Northern Negev of Israel, Catena Supplement 14, 145-158.
- YAIR, A. & BRYAN, R. B. 2000: Hydrological response of desert margins to climate change: The effect of changing surface properties. In: McLaren & Kniveton (eds): Linking climate change to land surface changes., Kluwer Academic Publishers, London, 49-64.

**Adressen der Autoren**

Thomas Littmann  
DLC-Dr. Littmann Consulting,  
Leibnizstr. 33, 58256 Ennepetal

Maik Veste  
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn  
Institut für Biodiversität der Pflanzen  
Meckenheimer Allee 170, 53115 Bonn  
E-mail: maik.veste@t-online.de