

Abhandlungen
aus dem
Westfälischen Museum
für Naturkunde

70. Jahrgang · 2008 · Heft 3/4

Helga Bültmann, Jens Pallas,
Carsten Schmidt & Birgit Sieg (Hrsg.)

Aspekte der Geobotanik – From Local to Global
Eine Festschrift für Fred Daniëls

LWL

Für die Menschen.

Für Westfalen-Lippe.

Hinweise für Autoren

In der Zeitschrift **Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde** werden naturwissenschaftliche Beiträge veröffentlicht, die den Raum Westfalen betreffen. Druckfertige Manuskripte sind an die Schriftleitung zu senden.

Aufbau und Form des Manuskriptes:

1. Das Manuskript soll folgenden Aufbau haben: Überschrift, darunter Name (ausgeschrieben) und Wohnort des Autors, Inhaltsverzeichnis, kurze Zusammenfassung in deutscher Sprache, klar gegliederter Hauptteil, Literaturverzeichnis (Autoren alphabetisch geordnet), Anschrift des Verfassers.
2. Manuskript auf Diskette oder CD (gängiges Programm, etwa WORD) und einseitig ausgedruckt.
3. Die Literaturzitate sollen enthalten: Autor, Erscheinungsjahr, Titel der Arbeit, Name der Zeitschrift in den üblichen Kürzeln, Band, Seiten; bei Büchern sind Verlag und Erscheinungsort anzugeben. Beispiele:
KRAMER, H. (1962): Zum Vorkommen des Fischreihers in der Bundesrepublik Deutschland. - J. Orn. **103**: 401 - 417.
RUNGE, F. (1992): Die Naturschutzgebiete Westfalens und des früheren Regierungsbezirks Osnabrück. 4. Aufl. - Aschendorff, Münster. Bei mehreren Autoren sind die Namen wie folgt zu nennen: MEYER, H., HUBER, A. & F. BAUER (1984):...
4. Besondere Schrifttypen im Text: fett, gesperrt, kursiv (wissenschaftliche Art- und Gattungsnamen sowie Namen von Pflanzengesellschaften), Kapitälchen (Autorennamen).
Abschnitte, die in Kleindruck gebracht werden können, am linken Rand mit „petit“ kennzeichnen.
5. Die Abbildungsvorlagen (Fotos, Zeichnungen, grafische Darstellungen) müssen bei Verkleinerung auf Satzspiegelgröße (12,6 x 19,8 cm) gut lesbar sein. Größere Abbildungen (z.B. Vegetationskarten und -tabellen) können nur in Ausnahmefällen nach Rücksprache mit der Schriftleitung gedruckt werden. Farbdrucke gehen zu Lasten der Autoren.
6. Fotos sind in schwarzweißen Hochglanzabzügen vorzulegen.
7. Die Unterschriften zu den Abbildungen und Tabellen sind nach Nummern geordnet (Abb. 1, Tab. 1 ...) auf einem separaten Blatt beizufügen.

Korrekturen:

Korrekturfahnen werden dem Autor einmalig zugestellt. Korrekturen gegen das Manuskript gehen auf Rechnung des Autors.

Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren allein verantwortlich.

Jeder/es Autor/Autorenteam erhält 50 Freixemplare/Sonderdrucke seiner Arbeit.

Schriftleitung **Abhandlungen**:

Dr. Bernd Tenbergen
LWL-Museum für Naturkunde
Sentruper Str. 285
D-48161 Münster

E-Mail: bernd.tenbergen@lwl.org

ISSN 0175-3495

Abhandlungen
aus dem
Westfälischen Museum
für Naturkunde

70. Jahrgang · 2008 · Heft 3/4

Helga Bültmann, Jens Pallas,
Carsten Schmidt & Birgit Sieg (Hrsg.)

Aspekte der Geobotanik – From Local to Global
Eine Festschrift für Fred Daniëls

LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum mit Planetarium
Landschaftsverband Westfalen-Lippe
Münster 2008

Impressum

Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde

Herausgeber:

Dr. Alfred Hendricks

LWL-Museum für Naturkunde

Westfälisches Landesmuseum mit Planetarium

Sentruper Str. 285, 48161 Münster

Tel.: 0251 / 591-05, Fax: 0251 / 591-6098

Druck: DruckVerlag Kettler, Bönen

Schriftleitung: Dr. Bernd Tenbergen

© 2008 Landschaftsverband Westfalen-Lippe

ISSN 0175-3495

Alle Rechte vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf in irgendeiner Form ohne schriftliche Genehmigung des Landschaftsverbandes Westfalen-Lippe reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

Aspekte der Geobotanik – From Local to Global

Eine Festschrift für Fred Daniëls

Helga Bültmann, Jens Pallas, Carsten Schmidt & Birgit Sieg (Hrsg.)

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	5
Pott, R.: Laudatio zu Ehren von Herrn Professor Dr. Fred J. A. Daniëls, Münster: From Local to Global.	7
Westfalen, Deutschland und Mitteleuropa	
Böger, S., Jentsch, A., Welss, W. & W. Nezadal: Vernetzung oder gesteuerte Dynamisierung von Lebensräumen? – Populationsbiologische Erkenntnisse zum Erhalt von Silbergrasfluren	35
Dierschke, H.: 20 Jahre Dauerflächen-Untersuchungen in der Krautschicht eines artenreichen Kalkbuchenwaldes	37
Dierssen, K., Huckauf, A. & M. Breuer: Mögliche Auswirkungen eines anthropogenen Klimawandels auf Pflanzengesellschaften und -arten in Schleswig-Holstein	49
Eichberg, C., Boes, J. & A. Schwabe: Which vegetation and seed-bank changes are induced by the disturbance regime of livestock trails in open sand ecosystems? . .	63
Härdtle, W. & G. v. Oheimb: Einfluss verschiedener Heide-Pflegeverfahren auf die Ernährungssituation von <i>Calluna vulgaris</i>	81
Hövelmann, T.: Mauervegetation im Stadtgebiet von Münster.	101
Janiesch, P. & J. Rach: Die Stickstoffmineralisation in Erlenbruchwäldern zur Vorhersage der Vegetationsentwicklung in degradierten Wäldern im Verlauf einer Wiedervernässung	111
Ketner-Oostra, R. & K. V. Sýkora: Succession in lichen-rich vegetation in coastal dunes between 1995 and 2005	125
Kratochwil, A., Müller, S. & D. Remy: Der Einfluss von Rinderbeweidung auf die Jahresphänologie von Silbergrasfluren (<i>Spergulo-Corynephorum</i>) – eine digitale Strukturanalyse	143
Pallas, J. & E. Welk: Erkenntnisse zum ökologischen Verhalten von <i>Prunus serotina</i> Ehrh. (Späte Traubenkirsche) aus nordwestdeutscher, regionaler und globaler Sicht	165
Pott, R. & J. Hüppe: Naturschutzfachliche Bedeutung und Biodiversität kulturhistorischer Wälder und Hudelandschaften in Nordwestdeutschland	199
Schmidt, C. & H. J. Geyer: Rezente Ausbreitung von Wassermoosen in den Einzugsgebieten von Lippe und Ruhr	227

Schröder, E., Balzer, S. & G. Ellwanger: Die Situation der Heiden und Sandtrockenrasen in Deutschland	245
Schubert, W., Trappmann, R. & B. Gräf: Erhalt und Restitution von Heiden im östlichen Hochsauerlandkreis	261
Van der Hoeven, E. C. & H. J. During: Interspecific interactions between bryophytes in a Dutch chalk grassland after pulse perturbation	277
Weber, H. E.: Aktuelle Übersicht über die Brombeerflora in Westfalen (<i>Rubus</i> L. subgenus <i>Rubus</i>)	289

Polare und boreale Zone

Bültmann, H. & C. H. Lünterbusch: The <i>Cladonia cariosa</i> group in Greenland	305
Kucherov, I.: Chorological pattern in the <i>Aconito-Piceetum</i> in middle and northern taiga of European Russia	313
Matveyeva, N. V.: Scales and levels of vegetation cover heterogeneity in the Arctic.	325
Safronova, I.: On the shrub thickets and shrub steppes in the forest-steppe belt of the South-Eastern Baikal region	335
Schickhoff, U.: Response of arctic terrestrial ecosystems to recent climate change: biophysical and habitat changes in northern Alaska	343
Talbot, S. S. & S. L. Talbot: Meadow and low shrub vegetation of Tuxedni Wilderness Area, Alaska	363
Veste, M. & T. Feuerer: Zur Biogeographie und ökophysiologischen Anpassung bipolarer Flechten	375
Walker, D. A., Reynolds, M. K. & W. A. Gould: Fred Daniëls, Subzone A, and the North American Arctic Transect	387

Weltweit

Ahti, T. & S. Stenroos: <i>Cladonia oricola</i> , a new coastal species of reindeer lichen in eastern North America	401
Breckle, S.-W.: Succession processes and vegetation on the desiccated sea floor of the former Aral Sea	407
Gradstein, S. R.: Epiphytes and deforestation in the tropics	417
Herppich, M., von Willert, D. J. & W. B. Herppich: Physiographie und Ökophysiologie der Vegetation des Fynbos	425
Kleinebecker, T., Vogel, A. & N. Hölzel: Die Vegetation ombrotropher Moore Südpatagoniens	439
Krings, M., Kerp, K. & B. Bomfleur: Zur Wedelentwicklung und Heterophyllie bei Pteridospermen aus dem Oberkarbon und Unterperm	453
Sipman, H.: A remarkable new lichen from the Netherlands Antilles, <i>Eremothecella microcephala</i>	465
Werger, M. J. A. & T. Hirose: Light capture and Plant architecture determine Co-existence and Competitive Exclusion in Grassland Succession - and Grazing interferes in this process.	471
Anschriftenverzeichnis	489

Vorwort der Herausgeber

Aspekte der Geobotanik – From Local to Global, so haben wir den Titel dieser Festschrift gewählt, denn dieses Leitmotiv ist der rote Faden für das gesamte Schaffen und die wissenschaftliche Tätigkeit von Prof. Dr. Fred Daniëls. In seiner Laudatio geht Prof. Dr. Richard Pott ausführlich darauf ein.

Wir waren erfreut über die weltweite Resonanz auf unsere Bitten um Mitarbeit an diesem Werk. Am Ende überstieg die Zahl der eingegangenen Beiträge den geplanten Rahmen deutlich. Das Resultat kann sich mit 33 Beiträgen auf fast 500 Seiten sehen lassen.

Die Festschrift beginnt „local“ mit Beiträgen aus Westfalen, Deutschland und den Niederlanden, schwenkt thematisch in den Hohen Norden, um mit Themen aus weiteren Erdteilen „global“ zu enden.

Unser besonderer Dank gilt dem Direktor des LWL-Museums für Naturkunde Dr. Alfred Hendricks und dem Schriftleiter Dr. Bernd Tenbergen für ihre Bereitschaft, die Festschrift in die Reihe „Abhandlungen“ aufzunehmen sowie für die hervorragende Zusammenarbeit.

Schließlich danken wir allen Autoren, die dazu beigetragen haben, diesen Band zu Ehren von Fred Daniëls aus Anlass seines 65. Geburtstages und seiner Emeritierung würdig zu gestalten.

Lieber Fred, wir wünschen Dir für die Zukunft alles Gute.

Helga Bültmann, Jens Pallas, Carsten Schmidt & Birgit Sieg



Professor Dr. rer. nat. Fred J. A. Daniëls

Zur Vollendung des 65. Lebensjahres
am 3. April 2008

Laudatio zu Ehren von Herrn Professor Dr. Fred J. A. Daniëls, Münster:

From Local to Global

Richard Pott, Hannover

Diese Laudatio für meinen Freund Fred Daniëls verfassen zu dürfen, ist eine große Ehre und gleichsam ein Vergnügen für mich, weil es hier eine Vita zu beschreiben gibt, die in allen Teilen beispielhaft und mustergültig für die moderne Geobotanik ist. Sein wissenschaftlicher Werdegang und die Facetten seines breiten bisherigen geobotanischen Werkes und Wirkens stehen modellartig für die heutige globale Vegetationsökologie. Er ist ein Weltbürger, der vergleichbar den v. Thünen'schen Ringen aus seiner niederländischen Heimat am Niederrhein seinen beruflichen Radius auf der Basis der traditionellen europäischen Vegetationskunde immer weiter ausgedehnt hat. Johann Heinrich von THÜNEN (1783-1850) definierte im Jahre 1826 sich ausweitende Ringe eines Kreismodells mit landwirtschaftlichen Nutzungszonen und unterschiedlichen Produktionsintensitäten von einem Punkt aus. Das passt auf die wissenschaftliche Herangehensweise von Fred Daniëls und seinen bisherigen Lebenslauf.

Ihm zu Ehren haben seine Schüler und Kollegen als Zeichen ihrer freundschaftlichen und fachlichen Verbundenheit zum 65. Geburtstag in guter akademischer Tradition zahlreiche Fachbeiträge zu einer Festschrift zusammengestellt, deren Themen und Fragestellungen im Wesentlichen das Wirkungsfeld und das Spektrum aktueller geobotanischer Forschung erkennen lassen.

Lebensweg und wissenschaftlicher Werdegang

Frederikus Josephus Alphonsus Daniëls wurde am 3. April 1943 in Arnhem in den Niederlanden als jüngstes Kind von drei Geschwistern geboren. Seine Mutter C. Lodewijk erzog die drei Kinder; sein Vater G. H. Daniëls arbeitete als Prokurist. Von 1953 bis 1961 besuchte Fred Daniëls das Gymnasium Katholiek Gelders Lyceum in Arnhem, wo er 1961 das Abitur machte. Diese Schule sollte er später als Lehrer wiedersehen. Von 1961 bis 1968 folgte dann das Studium der Biologie an der Reichsuniversität Utrecht. Sein Kandidaatsexamen legte er 1965 ab. Bereits da zeigte Fred Daniëls sein spezifisches Interesse für die Geobotanik. Er studierte im Hauptfach Vegetationskunde bei Professor Dr. Joseph Lanjouw (1902-1984) und bei Dr. Jaques Th. de Smidt; sein Studium beendete er mit einer Arbeit über „Heidegebiete in Friesland“. Schon als Student war er im Jahre 1966 Teilnehmer einer Grönlandexpedition in das Ammassalik-Gebiet mit Dr. Hans de Molenaar und Jan Jaap Hoft. Hier fing er sich den „Arktis-Virus“, der ihn, auch nach über vierzig Jahren, bis heute nicht loslässt. Wir kommen darauf zurück.

Er absolvierte die grundlegenden Studien zur Pflanzensystematik bei keinem geringeren als Professor Dr. F. Florschütz, begann eine Arbeit über die Flechten aus dem grönlän-

dischen Ammassalik und beendete seine Doctoraalzeit mit einer Studie auf dem Gebiet der chemischen Tierphysiologie bei Professor Dr. Vonk zum Thema „Fettsäuremetabolismus der Larve von *Calliphora erythrocephala*“ (s. Publikationsliste).

Im Jahre 1967 gründeten Fred Daniëls und Elisabeth Maria Jacomina Rikken (Elly) ihre Familie; diese ist für Fred sein Lebensinhalt – neben unserer schönen Wissenschaft: Die Söhne Bart (*1968) und Lars (*1971) sowie die Tochter Els (*1975), die Schwiegerkinder und sechs Enkel bilden heute den Familienclan. Wenn wir uns mit unseren gemeinsamen Freunden gelegentlich im Traditionslokal „Stuhlmacher“ am Prinzipalmarkt in Münster treffen, ist dies immer ein großartiges Ereignis.

Doch zurück zum Beruf: Fred Daniëls legte das Doctoraalexamen nach dem Hauptstudium im Jahre 1968 ab und wurde im selben Jahre wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Systematische Botanik der Universität Utrecht bei seinem Lehrer Professor Lanjouw. Nebenamtlich unterrichtete er als Biologielehrer an „seinem alten“ Gymnasium in Arnhem, ferner am Nebo-Gymnasium Nijmegen und am Thomas a Kempis College, ebenfalls in Arnhem sowie am Rhedens Lyceum in Rozendaal. Diese „Doppelarbeit“ hatte ein Ende im Jahre 1973, als er zur Abteilung Vegetationskunde und Botanische Ökologie zu Professor Dr. Jan J. Barkman (1922-1990) wechselte. Dort blieb er bis 1980 und partizipierte an der Forschung dieses unvergessenen Nestors der Kryptogamen-Biozönologie. Danach wurde er auf die Position eines Dozenten am Institut für Ökologie der Pflanzen an der Universität Utrecht berufen unter der Leitung von Professor Dr. Marinus J. A. Werger. Dort erfolgte auch im Jahre 1980 die niederländische Promotion – die der deutschen Habilitation entspricht – mit dem Thema „*Vegetation of the Angmagssalik [heutige Schreibweise: Ammassalik] District, Southeast Greenland*“ unter der Anleitung von Professor Jan Barkman.

Im Jahre 1986 erhielt Fred Daniëls den Ruf auf die Geobotanik-Professur in der Nachfolge von Professor Dr. Ernst Burrichter (1921-2003) an die Westfälische Wilhelms-Universität in Münster. Diesem Ruf folgte er im Jahre 1987, zog mit Frau und Tochter nach Münster – die erwachsenen Söhne blieben in den Niederlanden – und nahm die Professur am dortigen Institut für Botanik und dem Botanischen Garten ein. In Münster beteiligte er sich von Anfang an aktiv im Gartenbeirat, und er hat dort maßgeblich die damalige Neugestaltung des Botanischen Gartens mit beeinflusst: Die sehr sehenswerten Freilandbereiche mit den Dioramen zur Evolution der Pflanzen, die Heidellandschaften, Trockenrasen- und Halbtrockenrasen, Bachlaufbereiche und vieles andere mehr gehen auf seine Initiative zurück.

Im Jahre 1995 erfolgte innerhalb der Universität Münster der Wechsel vom Institut für Botanik – welches sich zunehmend nur noch molekularbiologisch-biotechnisch ausrichtet – an das damalige Institut für Angewandte Botanik, das heutige „Institut für Ökologie der Pflanzen“. Professor Daniëls ist dort seit 2004 der Geschäftsführende Direktor.

Richtungsweisende Momente

Aus vielen Gesprächen zeichnen sich individuelle Besonderheiten ab, die Fred Daniëls und seinen bisherigen Weg charakterisieren. Wann entscheidet man sich beruflich für die

Vegetationskunde, die Geobotanik und für ein Leben als Wissenschaftler? Bei Fred Daniëls ist es wohl sein älterer Bruder Drs. A. G. H. Daniëls gewesen, ein Botaniker und Schullehrer, der schon im Jahre 1964 eine Arbeit über die holozäne Geschichte von Buchenwäldern in den Niederlanden veröffentlichte und der ihn ermutigte, Biologie zu studieren. Die erste Begeisterung für die Vegetationskunde und der Einstieg in unser Fach kamen aber auf studentischen Exkursionen im Jahre 1965 nach Lappland, 1966 nach Grönland sowie 1967 nach Spanien unter der Leitung von Dr. J. Th. de Smidt.

Sehr beeindruckt und zur Spezialisierung auf arktische Vegetation motiviert hat Fred Daniëls im Jahre 1965 eine erste Begegnung in Kopenhagen mit Professor Dr. Tyge W. Böcher (1909-1983), dem großen Grönlandkenner und international hoch anerkannten Geobotaniker. Sie sollte zu zahlreichen weiteren Grönlandreisen führen: So reiste er zusammen mit Dr. J. G. de Molenaar von 1966 bis 1970 nahezu alljährlich nach Grönland – kurierte dort immer wieder seinen „Arktis-Virus“ – und baute dieses Themenfeld fortan weiter aus.

Auch für die Grundfragen und Methoden der Pflanzensoziologie gab es weitere Schlüsselerlebnisse: Im Jahre 1972 fand die Jahrestagung der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft in Kempten im Allgäu statt. Dort waren Professor Dr. Heinz Ellenberg (1913-1997) und Professor Dr. Erich Oberdorfer (1905-2002) anwesend, und machten einen großen Eindruck auf Fred Daniëls, wurden hier doch die bedeutenden Fragen der Vegetation der Nordalpen diskutiert. In den Jahren 1971 und 1974 erfolgten sogenannte „Arbeitsbesuche“ bei Professor Dr. Reinhold Tüxen (1899-1980) in Todenmann bei Rinteln. Dort wurde das erste Tabellenmaterial aus Grönland pflanzensoziologisch-syntaxonomisch gegliedert und strukturiert. Methodik und Hintergründe der Tabellenarbeit sowie die Fragen der Syntaxonomie wurden mit Reinhold Tüxen und den damals in Rinteln weilenden Professor Dr. Geert Sissingh aus den Niederlanden und Professor Dr. Władysław Matuszkiewicz aus Polen intensiv diskutiert.

Als im Jahre 1973 die erste internationale lichenologische Exkursion der „*International Association of Lichenology*“ in Europa stattfand, war es um die bisherige zurückhaltende Einstellung zu den Flechten geschehen: Der Auftritt der damaligen internationalen „Größen“ der Lichenologie, wie Professor Dr. Josef Poelt (1924-1995), Professor Dr. Maximilian Steiner (1904-1984), Professor Dr. Eilif Dahl (1916-1993), Professor Dr. Peter James Rolf Santesson aus Uppsala und Professor Dr. Gerhard Follmann aus Köln und die Gespräche mit ihnen erzeugten bei Fred Daniëls Begeisterung und führten zum dauerhaften Einstieg in dieses Fach.

Der besondere Promotor in jener Zeit in Utrecht war jedoch Professor Dr. Jan Barkman als Vegetations- und Kryptogamenkundler. Damals entstanden auch zahlreiche Kooperationen und Bindungen, die teilweise bis heute andauern, unter anderem mit Professor Dr. Robbert S. Gradstein (heute Göttingen), Professor Dr. Roel Janssen (Utrecht), Dr. Heinjo During, Professor Dr. Marinus Weger (Utrecht), Professor Dr. Eddy van der Maarel (früher Uppsala, heute Noordwolde bei Groningen) und später auch mit Professor Dr. Victor Westhoff (1916-2001) aus Nijmegen.

Auf nachfolgenden Symposien und bei Feldexkursionen kamen weitere wichtige Begegnungen dazu, so beispielsweise im Jahre 1983 im Sinai in Ägypten das Treffen mit

Professor Adel Ramadan aus Ismailia oder der IAVS-Heathland-Workshop in Aberdeen 1982, wo Professor Dr. Charles Gimingham aus Aberdeen anwesend war. Wir beide begegneten uns erstmals auf dem großen internationalen Symposium „*Progress and Problems in Lichenology in the Eighties*“ in Münster vom 16. – 21. Mai 1986. Es waren lange und intensive Diskussionen und Gespräche an den Abenden und nach den Exkursionen zu den verschiedenen münsterländischen Wasserburgen mit der unvergessenen damaligen Tagungsinitiatorin Professor Dr. Elisabeth Peveling (1932-1993) und Professor Dr. Ludger Kappen aus Kiel. Danach trafen wir uns und einige weitere Teilnehmer dieser Runde erneut im Jahre 1987 zum Symposium über „*Diversity and pattern in plant communities*“ anlässlich der Emeritierung von Professor Jan Barkman in Woudschoten bei Utrecht und in Zeist in den Niederlanden (DURING et al. 1988, WERGER et al. 1988). Im Jahre 1989 organisierte er zusammen mit Prof. Dr. Ernst Burrichter die Jahrestagung der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft in Münster. Weitere Höhepunkte für Fred Daniëls in jenen Jahren waren auch die Reisen nach Missouri (1990), in die Sonoran Deserts nach Arizona (1992) und nach Südafrika in die Capensis (1997 und 1999).

Genauso wichtig sind für Fred Daniëls unsere gemeinsam seit 1997 mehr oder weniger regelmäßig durchgeführten „Professoren-Exkursionen“ zur eigenen Weiterbildung - ohne Studenten -, die uns im Kreis spanischer, österreichischer, irischer, niederländischer und deutscher Kollegen in zahlreiche mitteleuropäische Regionen und bislang schon mehrfach auf die Kanarischen Inseln geführt haben und die in Zukunft weiterhin sehr exklusiv stattfinden werden.

Prof. Dr. Fred J. A. Daniëls als Hochschullehrer

In seiner münsterschen Zeit brachten die Bestimmungsübungen an Höheren Pflanzen das unverzichtbare Rüstzeug für die Studierenden der Biologie und der Landschaftsökologie. Was heute an manchen Universitäten als „Biodiversität“ in neue Worthülsen gekleidet wird, hat Fred Daniëls mit Übungen zur Bryologie, zur Lichenologie und zur Bestimmung von Blütenpflanzen in alter Tradition von Utrecht und Münster vertieft und weitergeführt. Hierbei hat er auf die notwendigen Grundlagen und Methoden der Speziellen Botanik und der Vegetationskunde immer allergrößten Wert gelegt. In der Münsteraner Landschaftsökologie ist Fred Daniëls ebenfalls fest verankert durch Lehrveranstaltungen für Studierende der Geowissenschaften mit Diplom- und Doktorarbeiten, die er dort betreute; er besitzt Prüfungsberechtigung für Landschaftsökologie und ist Mitglied des dortigen Institutsvorstands.

Wohlbekannt sind seine zahlreichen Exkursionen unter anderen in das Münsterland, das Sauerland, in die Hoge Veluwe und an die Küste. Unsere „Hudellandschaften“ im Emsland, die anfangs von Ernst BURRICHTER et al. (1980) und dann von Richard POTT & Joachim HÜPPE (1991) erfasst und bearbeitet wurden, hat er regelmäßig mit seinen Exkursionen besucht und dort an manchen Stellen ein breit angelegtes Monitoring der Sandtrockenrasen mit zahlreichen Diplom- und Examensarbeiten begonnen. Darauf kommen wir noch zurück. Legendär sind auch seine vielen Geländepraktika in den Alpen, u.a. in Tirol und im Engadin, im Naturpark „Hohes Venn“ in Belgien, in den

Vogesen und an der Nordseeküste in Carolinensiel und auf Spiekeroog – die er bislang zusammen mehr als zwanzigmal in den letzten Jahren veranstaltet hat.

Auch die Biologische Station im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ war regelmäßiges Ziel oft gemeinsamer Exkursionen mit und ohne Studenten, unvergesslich mit dem ehemaligen Stationsleiter Herrn Heinz-Otto Rehage, Frau Professor Dr. Elisabeth Meyer (Institut für Evolution und Biodiversität, Universität Münster) zu gewässerökologischen Themen, und zusammen mit Professor Dr. Hermann Mattes (Institut für Landschaftsökologie, Universität Münster), wenn es um bioökologische und geographische Fragestellungen ging. Auch hier entstanden viele Prüfungsarbeiten unter seiner Ägide, wie er auch uns selbst bei unseren Langzeit-Projekten dort immer unterstützt und geholfen hat.

Daher freue ich mich ganz besonders, dass Fred Daniëls nach seiner Entpflichtung von seinen Aufgaben in Münster ab dem Herbst 2008 zu uns als Gast und „inoffizieller Emeritus“ nach Hannover in die Geobotanik wechselt und an unserem Institut in Lehre und Forschung weiterhin mitwirken wird.

Der Geländeforscher Fred Daniëls

Wir haben eingangs gesehen, schon als Student in Utrecht nahm Fred Daniëls an großen Expeditionen in das Ammassalik-Gebiet nach Südgrönland teil und danach führte es ihn immer wieder hinaus: Die Vegetation des Nordens in der Arktis und der Subarktis sind sein wissenschaftliches „Steckenpferd“ bis heute geblieben; Klassifikation, Kartierung und das Monitoring der dortigen Pflanzengesellschaften sind für verschiedene Höhenstufen im kontinentalen West-Grönland bis zu den küstennahen Tundren Süd-Grönlands in vielen Forschungsaufenthalten erarbeitet worden. Die dabei gewonnenen Daten sind heute eine essentielle und unverzichtbare Basis für aktuelle Fragen des Klima- und Vegetationswandels. Einige davon will ich hier nennen:

- Vegetationserhebung von Nordost-Grönland im südlichen Mylius-Erichsen-Land und im südlichen Kronprinz-Christian-Land;
- Vegetationserhebung von Nordwest-Grönland zwischen 70-73° Nord;
- Bearbeitung der Vegetation Grönlands im Rahmen des internationalen CAVM-Projektes;
- Höhenstufung in West-Grönland (AZV-Projekt)
- Monitoring des Vegetationswandels in der küstennahen „*low-arctic-tundra*“ von Angmagssalik, Südost-Grönland (MAVC-Projekt, begonnen im 3. Internationalen Polarjahr 2007-9).

Die Ergebnisse dieser Expeditionen sind in zahlreichen Publikationen niedergelegt, die im Schriftenverzeichnis aufgeführt sind. Im Rahmen dieser meist von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) und anderer internationaler Institutionen geförderter Projekte sind auch wichtige Dissertationen unter der Anleitung von Professor Fred Daniëls entstanden. Erwähnen will ich die „Zwergstrauchheiden Islands“ von Thomas HÖVELMANN (1995), die „Vegetationsökologischen Untersuchungen zu *Dryas integrifolia* M. Vahl im Uummannaqgebiet, NW-Grönland, unter besonderer Berücksichtigung von Standort und Vergesellschaftung“ von Christoph LÜNTERBUSCH (2002) sowie die Arbeiten von Helga BÜLTMANN (2005) „Syntaxonomy of arctic terricolous lichen

vegetation, with a survey and an example from Southeast-Greenland“ und von Birgit SIEG (2006) „Altitudinal zonation of vegetation in continental West Greenland“.

Die Grönlandforschung hat Fred Daniëls zum Nucleus für weitere circumpolare Arbeiten werden lassen: In enger Kooperation mit Dr. Stephen S. Talbot aus Anchorage erfolgten weitere Expeditionen 1992 nach Ellesmere Island, nach Nordkanada 1999, 2000 und 2005 sowie auf die Aläuten 1995 und 2006 zusammen mit den Doctores Stephen und Sandy Looman-Talbot sowie Professor Dr. Wilf Schofield aus Vancouver, die in einem „*Vegetation survey of High-Arctic Canada*“ in Zusammenarbeit mit Professor Dr. Donald A. (Skip) Walker aus Fairbanks gipfelten. Das alles waren wichtige und grundlegende Vorarbeiten für das beispielhafte Kartenwerk des CAVM-Teams 2003 (*Circumpolar Arctic Vegetation Map*), wo erstmalig über die gesamte Vegetation der Arktis ein umfassendes geobotanisches Wissen veröffentlicht ist. Dieses Projekt wurde 1992 auf einem Internationalen Workshop „*Classification of Arctic Vegetation*“ in Boulder im amerikanischen Bundesstaat Colorado erdacht. Autoren sind neben Fred Daniëls die oben genannten Personen, ferner Professor Dr. Eddy van der Maarel, Dr. Arve Elvebakk aus Tromsø, Norwegen sowie Dr. Boris Yurtsev (1932-2004) und Dr. Nadya Matveyeva vom Komarov Botanical Institute in St. Petersburg, Russland und Professor Dr. Josef Svoboda aus Toronto, Kanada. Es findet jetzt seine Fortsetzung in den Weiten Russlands, Kasachstans und Ostsibiriens, wohin Fred Daniëls zusammen mit Professor Marinus Werger, Dr. Irina Safronova und Dr. Galina Ogureva seit 1998 und zuletzt 2006 gemeinsame Expeditionen unternahm. Dieser breite Erfahrungshorizont machte ihn natürlicherweise zum Gutachter in den Schwerpunktprogrammen der Antarktisforschung und den vergleichenden Untersuchungen in arktischen Eisgebieten des SPP1158 der DFG. Wir sind gespannt auf weiteres!

Ein weiterer Schwerpunkt der Forschungsarbeiten von Fred Daniëls sind die Sandtrockenrasen Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung ihrer Flechtenvegetation. Hier sind es vor allem die floristische Komposition, die standortsökologischen Eigenschaften und die Dynamik der von *Corynephorus canescens* dominierten Silbergrasfluren und deren Vegetationskomplexe. Ihre Dynamik und Sukzession werden in Dauerbeobachtungsflächen an zahlreichen Orten gemessen und verfolgt, im Münsterland natürlich, aber auch im Niederländischen Nationalpark „De Hoge Veluwe“, ferner in Norddeutschland in „unseren“ Hudegebieten, in Dänemark und in der Slowakei. Die floristisch-soziologische und geographische Variation des Spergulo-Corynephoretum steht dabei im Vordergrund. Dem Flechtenbesatz wird dabei ein besonderes Augenmerk gezollt, denn es sind vor allem die epigäischen Flechten, die hier spezielle, gut charakterisierbare „Mikrogesellschaften“ bilden, welche meist vikariierend in entsprechenden Phanergamen-Beständen eingemischt sind. Ein reichhaltiges Publikationsverzeichnis aus der münsterschen Arbeitsgruppe zeugt von der Innovationskraft dieser Forschungen: Synusien-Einnischung, Diversität und Strategien der Flechten stehen dabei im Vordergrund. Ich möchte hier nur zwei Dissertationen als Beispiele zitieren: Rüdiger W. BIERMANN (1998): „Vegetationsökologische Untersuchungen der *Corynephorus canescens*-Vegetation der südlichen und östlichen Nordseeküste“ und Thilo HASSE (2006): „A contribution to ecology and conservation of *Corynephorus* grassland“.

Ein Langzeitmonitoring der epiphytischen Flechten der Stadt Münster hat Fred Daniëls konsequenterweise auch gleich nach seinem Wechsel von Utrecht hierher im Jahre 1987

begonnen (s. Publikationsverzeichnis). Ein breit angelegtes Kryptogamen-Herbarium (MSUN) mit Material aus allen Forschungsregionen hat er seither in Münster begründet. Der Eutrophierung und der anthropogenen Veränderung von Sandtrockenrasen widmen wir seit 2005 auch ein gemeinsames Projekt, das von der Dr. Pandalis-Stiftung in Münster finanziert wird (DANIËLS & POTT 2008).

Die Erfassung und monographische Bearbeitung charakteristischer Vegetationstypen Deutschlands und angrenzender Gebiete hat eine lange Tradition der münsterschen Geobotanik. Diese hat Fred Daniëls konsequent fortgesetzt: Die „Syntaxonomie, Synchorologie und Nomenklatur der bodensauren Eichenwälder in Europa“ von Jens PALLAS (1999) ist hier zu nennen, ferner „Vergleichende Untersuchungen zur Textur und Struktur azidophytischer Erdflechtenvegetation“ von Helga BÜLTMANN (1999), „Beitrag zur Syntaxonomie boreal-montaner *Vaccinium*-Heiden“ von Heiner GERINGHOFF (2001), „Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands“ von Susanne PAUS (1997), „Vegetationsökologie der Weichwasserquellen zentraleuropäischer Mittelgebirge“ von Dirk HINTERLANG (1992), „Vegetationsökologische Untersuchungen zur calciphytischen Gesteinsflechtenvegetation des nördlichen Sauerlandes“ von Volker KRAIN (2001) und „Bryologische Untersuchungen der Massenkalk- und *Sparganophyllum*-Kalkfelsen Westfalens“ von Carsten SCHMIDT (2004), um nur die wichtigsten Arbeiten hier zu zitieren.

Diese Arbeiten zur Vegetation des temperaten Europa werden neuerdings durch Projekte zur Vegetation und Vegetationsgeschichte der Hohen Vogesen, vor allem im Hohneck-Bereich, fortgeführt. Dies geschieht in Zusammenarbeit mit Professor Dr. Roel Janssen aus Utrecht, einem langjährigen Kenner dieser Mittelgebirgsregion im Elsass.

VOLGAMAP ist weiterhin ein Kürzel für „*Ecosystems of the Volga Basin and the Effects on the Caspian Sea*“ aus dem EU-Projekt „INCO-COPERNICUS – CT 97-0100“ der Jahre 1997-2000 in Kooperation mit Frankreich, Russland und Georgien. Hier arbeitete Fred Daniëls mit an der Bestandsaufnahme und der Evaluation der ökosystemaren Situation im Nordkaspischen Bereich, wohin er 1998, 1999 und 2001 zu Geländearbeiten aufbrach. Auf diese Ergebnisse dürfen wir ebenfalls sehr gespannt sein.

Als langjähriges Mitglied unserer „Akademie für Ökologische Landesforschung“ (www.akademie-landesforschung.de) hat sich Fred Daniëls heute sehr verdient gemacht: Er leitet von Anfang an den „Arbeitskreis für Moose und Flechten – Ökologie der Kryptogamen“; er bereichert unsere alljährlichen Akademie-Tagungen in Münster durch seine Vorträge über die Vegetation vor Ort, in Europa und in anderen Erdteilen. Dies ist die Verwirklichung der eingangs erwähnten „Thünen’schen Ringe“. Er arbeitet also „from local to global“. Damit das noch lange so bleibt, wünschen wir ihm noch nachträglich zu seinem 65. Geburtstag am 3. April und heute zur Verabschiedung aus dem aktiven Dienst an der Universität Münster alles Gute, weiterhin viel Erfolg, Gesundheit und Kraft! Ad multos annos!

Professor Dr. Richard Pott
Präsident der Akademie für Ökologische Landesforschung, Münster

Institut für Geobotanik, Leibniz Universität Hannover, Nienburger Str. 17, 30167 Hannover
Germany, e-mail: pott@geobotanik.uni-hannover.de

Zitierte Literatur

(s. auch von Fred Daniels betreute Dissertationen):

- BIERMANN, R. W. (1998): Vegetationsökologische Untersuchungen der *Corynephorus canescens*-Vegetation der südlichen und östlichen Nordseeküste. – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein & Hamburg **59**: 1-148.
- BÜLTMANN, H. (2005): Syntaxonomy of arctic terricolous lichen vegetation, with a survey and an example from southeast Greenland. – Phytocoenologia **35**(4): 909-949.
- BÜLTMANN, H. & F. J. A. DANIÉLS (2001): Lichen richness – biomass relationship in terricolous lichen vegetation on non-calcareous substrates – Phytocoenologia **31**(4): 537-570.
- BURRICHTER, E., R. POTT, T. RAUS & R. WITTIG (1980): Die Hudelandschaft „Borkener Paradies“ im Emsland bei Meppen. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westfalen **42**(4): 1-69.
- DANIÉLS, A. G. H. (1964): A contribution to the investigation of the holocene history of the beech in the Eastern Netherlands. – Acta Bot. Neerl. **13**: 66-75.
- DANIÉLS, F. J. A. & R. POTT (2008): Physikochemikalische Untersuchungen des Regenwasser- und Sickerwassers in Sandtrockenrasen im zentralen Bereich der Veluwe Landschaft, Niederlande. – Schriftenreihe Naturwiss. Vereins Schleswig-Holstein **70** (im Druck).
- DURING, H. J., M. J. A. WERGER & H. J. WILLEMS (1988): Diversity and Pattern in Plant communities. – 278 pp., SPB Academic Publishing, The Hague.
- GERINGHOFF, H. J. T. & F. J. A. DANIÉLS (2003): Zur Syntaxonomie des *Vaccinio-Callunetum* Büker 1942 unter besonderer Berücksichtigung der Bestände im Rothaargebirge. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **65**(3): 1-80.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIÉLS (2006): Species response to experimentally induced habitat change in a *Corynephorus* grassland. – J. Veg. Sci. **17**(2): 135-146.
- HINTERLANG, D. (1992): Vegetationsökologie der Weichwasserquellgesellschaften zentraleuropäischer Mittelgebirge. – Crunoecia **1**: 5-118. Münster.
- HÖVELMANN, T. (1995): Zwergstrauchheiden Islands. – Diss. Bot. **251**.
- KRAIN, V. (2003): Vegetationsökologische Untersuchungen zur calciphytischen Gesteinsflechtenvegetation des nordöstlichen Sauerlandes und zentralen Münsterlandes unter besonderer Berücksichtigung der Flechtentypen. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **65**(4): 1-64.
- LÜNTERBUSCH, C. & F. J. A. DANIÉLS (2004): Phytosociology of *Dryas integrifolia* vegetation in Northwest Greenland on moist-wet soil. – Phytocoenologia **34**(2): 241-270.
- PALLAS, J. (2000): Zur Synsystematik und Verbreitung der europäischen bodensauren Eichenmischwälder (*Quercetalia roboris* Tüxen 1931). – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **62**(3): 1-125.
- PAUS, S. (1997): Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands. Vegetationsökologische Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung des Chemismus ausgewählter Arten. – Biblioth. Lichenol. **66**: 1-222.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **53**(1/2): 1-313.
- POTT, R. (2000): Ökosystemanalyse des Naturschutzgebietes “Heiliges Meer” (Kreis Steinfurt). – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **62**(Beih.): 1-397.
- SIEG, B., B. DREES & F. J. A. DANIÉLS (2006): Vegetation and Altitudinal zonation in Continental West Greenland. – Meddel. Grønland, Biosc. **57**: 1-93.
- SCHMIDT, C. (2004): Bryologische Untersuchungen der Massenkalk- und *Sparganophyllum*-Kalkfelsen Westfalens. – Lynx **2**: 1-299 + 86 S. Anhang, Verlag Wolf & Kreuels, Havixbeck-Hohenholte.
- THÜNEN, J. H. V. (1826): Der isolierte Staat in Beziehung auf Landwirtschaft und Nationalökonomie, oder Untersuchungen über den Einfluss, den die Getreidepreise, der Reichtum des Bodens und die Abgaben auf den Ackerbau ausüben. – Perthes, Hamburg. [2. Aufl. Leopold, Rostock 1842].
- WALKER, D. A., M. K. RAYNOLDS, F. J. A. DANIÉLS, E. EINARSSON, A. ELVEBAKK, W. A. GOULD, A. E. KATENIN, S. S. KHOLOD, C. J. MARKON, E. S. MELNIKOV, N. G. MOSCHALENKO, S. S.

- TALBOT, B. A. YURTSEV & THE CAVM-TEAM (2005): The Circumpolar Arctic Vegetation Map. – *J. Veg. Sci.* **16**(2): 267-282.
- WERGER, M. J. A., P. J. M. VAN DER AART, H. J. DURING & J. T. A. VERHOEVEN (1988): Plant Form and Vegetation Structure. – Adaptation, plasticity and relation to herbivory. – 356 S., SPB Academic Publishing, The Hague.

Von Fred Daniels betreute Dissertationen

- HINTERLANG, D. (1992): Vegetationsökologie der Weichwasserquellgesellschaften zentraleuropäischer Mittelgebirge. – Diss. Univ. Münster, s. o. HINTERLANG (1992).
- HÖVELMANN, T. (1995): Vegetationskundliche Untersuchungen an den Zwergstrauchheiden Islands. – Diss. Univ. Münster, s. o. HÖVELMANN (1995).
- PAUS, S. (1997): Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands. Vegetationsökologische Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung des Chemismus ausgewählter Arten. – Diss. Univ. Münster, s. o. PAUS (1997).
- KRINGS, M. (1997): Kutikularanalytische Untersuchungen an Pteridospermen aus dem Stefan (Oberkarbon) von Blanzky-Montceau (Zentralmassiv, Frankreich). [External: Prof. Dr. H. Kerp, palaeobotany]. – Diss. Univ. Münster.
- BIERMANN, R. W. (1998): Vegetationsökologische Untersuchungen der *Corynephorus canescens*-Vegetation der südlichen und östlichen Nordseeküste sowie der Kattegatinsel Læsø unter besonderer Berücksichtigung von *Campylopus introflexus*. – Diss. Univ. Münster, s. o. BIERMANN (1999).
- PALLAS, J. (1999): Syntaxonomie, Synchorologie und Nomenklatur der bodensauren Eichenwälder (*Quercetalia roboris* Tüxen 1931) in Europa. – Diss. Univ. Münster, s. o. PALLAS (2000).
- BÜLTMANN, H. (1999): Vergleichende Untersuchungen zu Textur und Struktur azidophytischer Erdflechtenvegetation unter Berücksichtigung von Standort und Syntaxonomie. – Diss. Univ. Münster, s. o. BÜLTMANN & DANIELS (2001).
- GERINGHOFF, H. (2001): Beitrag zur Syntaxonomie boreal-montaner *Vaccinium*-Heiden unter besonderer Berücksichtigung des *Vaccinio-Callunetum* Büker 1942. – Diss. Univ. Münster, s. o. GERINGHOFF & DANIELS (2003).
- KRAIN, V. (2001): Vegetationsökologische Untersuchungen zur calciphytischen Gesteinsflechtenvegetation des nordöstlichen Sauerlandes und zentralen Münsterlandes unter besonderer Berücksichtigung der Flechtentypen. – Diss. Univ. Münster, s. o. KRAIN (2003).
- LÜNTERBUSCH, C. H. (2002): Vegetationsökologische Untersuchungen zu *Dryas integrifolia* M. Vahl im Ummannaqgebiet, Nordwest-Grönland, unter besonderer Berücksichtigung von Standort und Vergesellschaftung. – Diss. Univ. Münster, s. o. LÜNTERBUSCH & DANIELS (2004).
- SCHMIDT, C. (2003): Bryologische Untersuchungen der Massenkalk- und *Sparganophyllum*-Kalkfelsen Westfalens. – Diss. Univ. Münster, s. o. SCHMIDT (2004).
- SIEG, B. (2006): Altitudinal Zonation of Vegetation in Continental West Greenland. Part I: Plant communities and their importance for distinction of altitudinal vegetation belts. – Cumul. Diss. Univ. Münster, s. o. SIEG et al. (2006).
- HASSE, T. (2006): A Contribution to Ecology and Conservation of *Corynephorus* Grassland. – Cumul. Diss. Univ. Münster, s. o. HASSE & DANIELS (2006).

Publikationsliste von Professor Dr. Fred J. A. Daniëls, geordnet nach Themen und Lebensräumen:

Arktische Vegetation

- DANIËLS, F. J. A. (1968): Lichens collected during a Dutch botanical East Greenland expedition to the Angmagssalik area in 1966. – Acta Bot. Neerl. **17**(5): 345-348.
- DANIËLS, F. J. A. (1969): Shrub heath communities in South-east Greenland. – Acta Bot. Neerl. **18**(3): 483.
- DANIËLS, F. J. A. & J. G. DE MOLENAAR (1970): Rare plants from the Angmagssalik District, Southeast Greenland. – Bot. Tidsskr. **65**: 252-263.
- DANIËLS, F. J. A. & H. F. FERWERDA (1972): Three interesting lichen finds from Southeast Greenland. – Acta Bot. Neerl. **21**(2): 166-168.
- DANIËLS, F. J. A. (1973): Opmerkingen over en indrukken van lichenenvegetaties op steen in arctische en alpiene gebieden. – Jaarb. Kon. Ned. Bot. Ver. **1972**: 34-35.
- DANIËLS, F. J. A. (1975): Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland. III. Epilithic macrolichen communities. – Meddel. Grønland **198**(3): 1-32.
- DANIËLS, F. J. A. & H. J. SIPMAN (1975): *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. also found in Southeast Greenland. – Acta Bot. Neerl. **24**(3): 481-483.
- DANIËLS, F. J. A. & H. J. SIPMAN (1976): *Cetraria delisei* neu für die Alpen. – Herzogia **4**: 1-3.
- DANIËLS, F. J. A. (1980): Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland IV: Shrub, dwarf shrub and terricolous lichen vegetation. – Diss, Univ. Utrecht.
- DANIËLS, F. J. A. (1982): Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland IV: Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens. – Meddel. Grønland, Biosc. **10**: 1-78.
- DANIËLS, F. J. A. & C. M. VAN HERK (1984): *Equisetum hiemale* L. found in Greenland. – Acta Bot. Islandica **7**: 31-36.
- DANIËLS, F. J. A. (1985): Floristic relationship between plant communities of corresponding habitats in southeast Greenland and alpine Scandinavia. – Vegetatio **59**: 145-150.
- DANIËLS, F. J. A., E. S. HANSEN & H. J. SIPMAN (1985): New records of terricolous microlichens from Southeast Greenland. – Acta Bot. Neerl. **34**(1): 49-58.
- DANIËLS, F. J. A. (1988): On the relations between biotic and abiotic variables of dwarf shrub heath communities of Southeast Greenland. – In: BARKMAN, J. J. & K. SYKORA (eds.): Dependent Plant Communities: 119-134. – SPB Acad. Publ., The Hague.
- VAN HERK, C. M., J. P. KNAAPEN & F. J. A. DANIËLS (1988): Phytomass and duration of snow cover in a snowbed in Southeast Greenland. – In: DURING, H. J., M. J. A. WERGER & J. H. WILLEMS (eds.): Diversity and Pattern in plant communities: 67-75 – SPB Acad. Publ., The Hague.
- DANIËLS, F. J. A. (1992): A new find of *Cetraria cucullata* in Denmark. – Graphis Scripta **4**(2): 87-88.
- DANIËLS, F. J. A. & J. G. DE MOLENAAR (1993): Dry coastal ecosystems of Greenland. – In: VAN DER MAAREL, E. (ed.): Ecosystems of the World (ed. GOODALL, D.). 2A. Dry Coastal Ecosystems: Polar Regions and Europe: 39-50.
- DANIËLS, F. J. A. (1994): Über die Flechtenvegetation Grönlands. – Aktuelle Lichenol. Mitt. Bryol.-lichenol. Arbeitsgem. Mitteleuropa **5**: 21-27.
- DANIËLS, F. J. A. (1994): Vegetation Classification in Greenland. – J. Veg. Sci. **5**: 781-790.
- WALKER, M. D., F. J. A. DANIËLS & E. VAN DER MAAREL (1994): Circumpolar arctic vegetation: Introduction and perspective. – J. Veg. Sci. **5**: 758-764.
- DANIËLS, F. J. A. (1995): Floristical variation of the *Phyllodoco-Salicetum callicarpaeae* in Greenland. – In: GEHU, J. M. & L. MUCINA (eds.): Large area vegetation surveys. – Colloq. Phytosoc. **23**: 359-372.
- WALKER, D. A., C. BAY, F. J. A. DANIËLS, E. EINARSSON, A. ELVEBAKK, B. E. JOHANSEN, A. KAPITSA, S. S. KHOLOD, D. F. MURRAY, S. S. TALBOT, B. A. YURTSEV & S. C. ZOLTAI

- (1995): Toward a new arctic vegetation map: a review of existing maps. – *J. Veg. Sci.* **6**: 427-436.
- WALKER, M. D., F. J. A. DANIÉLS & E. VAN DER MAAREL (1995): Circumpolar arctic vegetation. – *Special Features in Vegetation Science 7*. – Opulus Press, Uppsala.
- DANIÉLS, F. J. A. (1996): Considerations regarding a legend for a circumpolar arctic vegetation map (scale 1:7,500,000) based on Greenland experience. – In: WALKER, D. A. & C. MARKON (eds.): *Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop*. – US Dept. Int., USGS Nat. Mapping Div. Open File Report 96-251: 86-91.
- DANIÉLS, F. J. A. & A. ALSTRUP (1996): On the vegetation of Eastern North Greenland. – *Acta Bot. Neerl.* **45**: 583.
- DANIÉLS, F. J. A. (1997): Braun-Blanquet syntaxa and their importance for the legend of a circumpolar arctic vegetation map. – *Occas. Pap.* **52**: 15-17.
- LÜNTERBUSCH, C., H. BÜLTMANN & F. J. A. DANIÉLS (1997): Eine pflanzensoziologische Übersicht der *Oxyria digyna*- und *Chamaenerion latifolium*-Vegetation im küstennahen Bereich Südostgrönlands. – *Polarforschung* **65**(2): 71-82.
- DANIÉLS, F. J. A., S. S. TALBOT, S. LOOMAN-TALBOT & W. B. SCHOFIELD (1998): Geobotanical Aspects of Simeonof Island, Shumagin Islands, Southwestern Alaska. – *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* **10**: 125-138.
- DANIÉLS, F. J. A. (1999): Oases and deserts between ice and ocean. – *German Res.* **1999**: 10-15.
- DANIÉLS, F. J. A. (1999): Oasen und Wüsten zwischen Eis und Meer. – *Forschung* **2**: 10-15.
- DANIÉLS, F. J. A. (1999): Summary of major Arctic landscapes and physiographic types. – In: GRABHERR, G., O. W. HEAL, M. GOTTFRIED, H. PAULI & K. REITER (eds.): *Europe's Cold Regions: Scenarios for Landscape Responses to Global Change*. – University of Vienna: 22-23.
- BAY, C. & F. J. A. DANIÉLS (1999): Progress of the CAVM Project in Greenland and the Feasibility of the Integrated Geobotanical Mapping Approach for Greenland. MARKON, C.J. & D. A. WALKER (Eds.): *Proceedings of the Third International Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop*. – U.S. Department of Interior, U.S. Geological Survey. Open File Report 99-551: 6-9.
- DANIÉLS, F. J. A., H. BÜLTMANN, C. LÜNTERBUSCH & M. WILHELM (2000): Vegetation Zonation and Biodiversity of the North American Arctic. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **12**: 131-151.
- ALSTRUP, V., E. S. HANSEN & F. J. A. DANIÉLS (2000): Lichenized, lichenicolous and other fungi from North and North-East Greenland. – *Folia Cryptog. Estonica* **37**: 1-20.
- BÜLTMANN, H. & F. J. A. DANIÉLS (2000): Biodiversity of terricolous lichen vegetation. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **12**: 393-397.
- LÜNTERBUSCH C. & F. J. A. DANIÉLS (2000): Vergesellschaftung und Biodiversität der *Dryas integrifolia*-Vegetation in Nordwestgrönland. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **12**: 409-413.
- BÜLTMANN, H. & F. J. A. DANIÉLS (2001): Lichen richness – biomass relationship in terricolous lichen vegetation on non-calcareous substrates. – *Phytocoenologia* **31**(4): 537-570.
- LÜNTERBUSCH, C. & F. J. A. DANIÉLS (2001): Ecological amplitudes of *Dryas integrifolia* in Northwest Greenland – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **13**: 265-268.
- DANIÉLS, F. J. A. (2002): Higher Syntaxa from the Russian Arctic. *Proc. CAVM IV Moscow 2001*. – USDI, USGS Open File Report 02-181: 60-62.
- DANIÉLS, F. J. A. & H. BÜLTMANN (2002): Warum immer wieder Grönland? – *Jber. Ges. Förd. WWU Münster 2000/2001*: 39-43.
- DANIÉLS, F. J. A. & M. WILHELM (2002): On the way to an integrated vegetation map of Greenland. *Proc. CAVM IV Moscow 2001 USDI*, – USGS Open File Report 02-181: 22-34.
- TALBOT, S. S., S. LOOMAN-TALBOT, J. W. THOMSON, F. J. A. DANIÉLS & W. F. SCHOFIELD (2002): Lichens from Simeonof Wilderness, Shumagin Islands, Southwestern Alaska. – *Bryologist* **105**(1): 111-121.
- CAVM TEAM (2003): *Circumpolar Arctic Vegetation Map, Scale 1:7500000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1*. – U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska.

- ZHURBENKO, M. & F. J. A. DANIËLS (2003): New or rarely reported lichenicolous fungi and lichens from the Canadian Arctic. – *Mycotaxon* 88: 97-106.
- DANIËLS, F. J. A., S. S. TALBOT, S. LOOMAN-TALBOT & W. B. SCHOFIELD (2004): Phytosociological study of the dwarf shrub heath of Simeonof Wilderness, Shumagin Islands, Southwestern Alaska. – *Phytocoenologia* 34(3): 465-489.
- LÜNTERBUSCH, C. & F. J. A. DANIËLS (2004): Phytosociology of *Dryas integrifolia* vegetation in Northwest Greenland on moist-wet soil. – *Phytocoenologia* 34(2): 241-270.
- DANIËLS, F. J. A., A. ELVEBAKK, S. S. TALBOT & D. A. WALKER (eds.) (2005): Classification and Mapping of Arctic Vegetation. – *Phytocoenologia* 35(4): 715-1079.
- KUCHEROV, I. & F. J. A. DANIËLS (2005): Vegetation of the Classes *Carici-Kobresietea* and *Cleistogenetea squarrosae* in Central Chukotka. – *Phytocoenologia* 35(4): 1019-1066.
- SIEG, B. & F. J. A. DANIËLS (2005): Altitudinal zonation of vegetation in continental West Greenland with special reference to snowbeds. – *Phytocoenologia* 35(4): 887-908.
- TALBOT, S. S., S. LOOMAN-TALBOT & F. J. A. DANIËLS (2005): Comparative phytosociological investigation of subalpine alder thickets in southwestern Alaska and the North Pacific. – *Phytocoenologia* 35(4): 727-759.
- WALKER, D. A., A. ELVEBAKK, S. S. TALBOT & F. J. A. DANIËLS (2005): The Second International Workshop on Circumpolar Vegetation Classification and Mapping: a tribute to Boris A. Yurtsev. – *Phytocoenologia* 35(4): 715-725.
- WALKER, D. A., M. K. RAYNOLDS, F. J. A. DANIËLS, E. EINARSSON, A. ELVEBAKK, W. A. GOULD, A. E. KATENIN, S. S. KHOLOD, C. J. J. MARKON, E. S. MELNIKOV, N. G. MOSKALENKO, S. S. TALBOT, B. A. YURTSEV & THE CAVM-TEAM (2005): The Circumpolar Arctic Vegetation Map. – *J. Veg. Sci.* 16(2): 267-282.
- LEPPING, O. & F. J. A. DANIËLS (2006): Phytosociology of beach and saltmarsh vegetation in northern West Greenland. – *Polarforschung* 76(3): 95-108.
- SIEG, B., B. DREES & F. J. A. DANIËLS (2006): Vegetation and Altitudinal Zonation in Continental West Greenland. – *Meddel. Grønland, Biosc.* 57: 1-93.
- VONLANTHEN, C. M., D. A. WALKER, M. K. RAYNOLDS, A. KADE, P. KUSS, F. J. A. DANIËLS & N. V. MATVEYEVA (2008): Patterned-Ground plant communities along a Bioclimate Gradient in the High Arctic, Canada. – *Phytocoenologia* 38(1), in print.

Flechten, Moose und Kryptogamenvegetation

- DANIËLS, F. J. A. & G. PELLIKAAN (1978): Een recente vondst van *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. in Nederland. – *Gorteria* 9(2): 25-28.
- DANIËLS, F. J. A. (1982): Opmerkingen over lichenenvegetaties op *Pinus*-stompen. – *Buxbaumia* 12: 30-32.
- DANIËLS, F. J. A. (1983): Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands. – *Phytocoenologia* 11(3): 431-444.
- DANIËLS, F. J. A. (1985): *Cladonia macrophylla* (Schaer.) Stenh. (Lichenes), nouveau pour la Belgique. – *Dumortiera* 31: 27-30.
- PONS, T. L., F. J. A. DANIËLS, K. W. KOS & T. C. KOELEWIJN (1985): De mogelijke betekenis van een aantal lichensoorten voor de kieming en vestiging van *Calluna vulgaris* in stuifzand. – *Utrecht Pl. Ecol. News Rep.* 1: 17-22.
- SLOOF, J., F. J. A. DANIËLS & H. VAN DE WETERING (1986): Rendiermosvegetatie in Nederland: Typologie en elementeninhoud van *Cladonia portentosa* (Duf.) Zahlbr. – *Utrecht Pl. Ecol. News Rep.* 6: 61-77.
- DANIËLS, F. J. A. (1991): Zur Bedeutung von Totholz für Moose und Flechten. – *NZ NRW Seminarber.* 10: 10-13.
- DANIËLS, F. J. A. & M. HARKEMA (1992): Epilithic lichen vegetation on man-made calcareous substrates in The Netherlands. – *Phytocoenologia* 21(3): 209-235.

- DANIÉLS, F. J. A. (1993): Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps. – *Phytocoenologia* **23**: 619-623.
- DANIÉLS, F. J. A., R. BIERMANN & C. BREDER (1993): Über Kryptogamen-Synusien in Vegetationskomplexen binnenländischer Heidelandschaften. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **5**: 199-219.
- HOCKE, B. & F. J. A. DANIÉLS (1993): Über die epilithische Flechtenflora und -vegetation im Stadtgebiet von Münster. – *Natur & Heimat (Münster)* **53**(2): 41-54.
- PAUS, S., F. J. A. DANIÉLS & H. T. LUMBSCH (1993): Chemical and ecological studies in the *Cladonia subulata* complex in Northern Germany (Cladoniaceae, Lichenised Ascomycotina). – *Biblioth. Lichenol.* **53**: 191-200.
- DANIÉLS, F. J. A. (1995): Notes on *Cladoniae* from the National Park Ozark National Scenic Riverways, Missouri, United States of America. – DANIÉLS, F. J. A., M. SCHULZ & J. PEINE (Hrsg.): *Flechten Follmann*: 501-509. – Univ. of Cologne.
- BIERMANN, R., C. BREDER, F. J. A. DANIÉLS & K. KIFFE (1995): Flechten und Moose als Indikatoren bei der Bewertung von Heiden. – *Natur & Landschaft* **70**(6): 247-251.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIÉLS (1995): *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, Bryopsida) in flechtenreichen Silbergrasfluren Mitteleuropas. – In: DANIÉLS, F. J. A., M. SCHULZ & J. PEINE (Hrsg.): *Flechten Follmann*: 493-500. – Univ. of Cologne.
- DANIÉLS, F. J. A. (1997): Zur Bedeutung von Flechten und Moose bei der naturschutzrelevanten Gebietsbewertung. – *NNA-Ber.* **3/97**: 95-100.
- KRÜGER, O. & F. J. A. DANIÉLS (1998): A short account on lichen succession on cut surfaces of Scots pine stumps. – *Herzogia* **13**: 231-233.
- MÖLLER, H. & F. J. A. DANIÉLS (2000): Untersuchungen zur epiphytischen Flechtenflora ausgewählter Stadtbioptopie der Stadt Münster, Westfalen. – *Natur & Heimat (Münster)* **60**: 65-78.
- REINEKE, G., C. SULT, C. LÜNTERBUSCH, C. SCHMIDT & F. J. A. DANIÉLS (2002): *Polytrichum alpinum*, une mousse nouvelle pour la Belgique. – *Dumortiera* **79**: 8-9.
- KRAIN, V. & F. J. A. DANIÉLS (2003): A comparative study of the lichen floras of calcareous substrata in graveyards with natural limestone rocks in north-eastern Sauerland, Germany. – *Biblioth. Lichenol.* **86**: 369-379.

Trockenrasen und Heiden

- DANIÉLS, F. J. A., R. BOBBINK, F. BRABER & R. SCHILD (1985): Heath- and grassland vegetation in the Vosges, France. – *Acta Bot. Neerl.* **34**(4): 428-429.
- DANIÉLS, F. J. A., H. P. KOELEWIJN, H. MENSINK & S. MOREL (1985): Een overzicht van de terrestrische microgemeenschappen in heide en stuifzand vegetaties in het nationale park "De Hoge Veluwe". – *Utrecht Pl. Ecol. News Rep.* **1**: 77-84.
- SLOOF, J. & F. J. A. DANIÉLS (1985): Enkele veranderingen in de verspreidingspatronen van microgemeenschappen in stuifzand. – *Utrecht Pl. Ecol. News Rep.* **1**: 85-88.
- VAN RHEENEN, J., M. J. A. WERGER & F. J. A. DANIÉLS (1985): Bovengrondse en ondergrondse biomassa in droge heide en in stuifzand vegetaties. – *Utrecht Pl. Ecol. News Rep.* **1**: 89-96.
- DANIÉLS, F. J. A., R. BOBBINK, F. BRABER & R. SCHILD (1987): The present and past grassland vegetation of the Chajoux and Moselotte valleys (Vosges, France). 1. The present day dwarf shrub and grassland communities. – *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Ser. C.* **90**(2): 87-114.
- DANIÉLS, F. J. A., J. SLOOF & H. VAN DE WETERING (1987): Veränderungen in der Vegetation der Binnendünen in den Niederlanden. – In: SCHUBERT, R. & W. HILBIG (Hrsg.): *Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen Teil 3.* – *Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg* **1987/46**: 24-44.
- DANIÉLS, F. J. A. (1990): Changes in dry grassland after cutting of Scots pine in inland dunes near Kootwijk, the Netherlands. – In: KRAHULEC, F., A. D. Q. AGNEW, S. AGNEW & J. H. WILLEMS (eds.): *Spatial processes in vegetation*: 215-235. – *Academia, Praha*.

- DANIÉLS, F. J. A. (1991): Variatie en beheer van *Vaccinium* heiden in de gematigde gebieden van Europa. – In: Bokdam, J. & J. Lub: De Nederlandse Heide in Europees perspectief. – Verslag van de negende studiedag Heidebeheer. Stichting Studiedag Heidebeheer, Ede (1990): 33-43.
- BIERMANN, R., C. BREDER, F. J. A. DANIÉLS, K. KIFFE & S. PAUS (1994): Heideflächen im Raum Munster, Lüneburger Heide: eine floristisch-pflanzensoziologische Erfassung als Grundlage für Pflege- und Optimierungsmaßnahmen. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover **136**: 105-161.
- GERINGHOFF, H. & F. J. A. DANIÉLS (1994): Das *Gentiano-Koelerietum agrostetosum* Korneck 1960 der Briloner Hochfläche. – Natur & Heimat (Münster) **54**(4): 103-110.
- VAN RHEENEN, J. W., M. J. A. WERGER, R. BOBBINK, F. J. A. DANIÉLS & W. H. M. MULDER (1995): Short-term accumulation of organic matter and nutrient contents in two dry sand ecosystems. – Vegetatio **120**: 161-171.
- GERINGHOFF, H. & F. J. A. DANIÉLS (1998): Vegetationskundliche Untersuchungen zu Zwergstrauch-Heiden in Gebirgslagen der Tschechischen Republik. – Tuexenia **18**: 103-117.
- DANIÉLS, F. J. A. & O. KRÜGER (1996): Veränderungen in droge stuifzandbegroeiingen bij Kootwijk na kappen en verwijderen van Grove dennen. – Stratiotes **13**: 37-56.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIÉLS (1997): Changes in a lichen-rich dry sandgrassland vegetation with special reference to lichen-synusia and *Campylopus introflexus*. – Phytocoenologia **27**(2): 257-273.
- BIERMANN, R., F. J. A. DANIÉLS, R. KOHL & O. KRÜGER (1998): Dauerflächen-Untersuchungen im *Spergulo-Corynephorum*. – Ber. Inst. Landschafts-Pflanzenökol. Univ. Hohenheim, Beih. **5**: 46-53.
- BREder, C., F. J. A. DANIÉLS, C. FINKE, E. I. MEYER, A. PARDEY, A. POETSCHKE, W. SCHUBERT, D. SINDRAM, D. J. VON WILLERT & M. WILHELM (1999): Schutzgebiets- und Biotopverbundplanung für Schwermetallstandorte im Raum Blankenrode (Weserbergland). – In: PARDEY, A. et al. (Hrsg.): Naturschutzrahmenkonzeption Galmeifluren NRW. – Schriftenreihe LÖBF **16**: 189-222.
- DANIÉLS, F. J. A. (2000): Über die Dynamik im *Spergulo-Corynephorum* in den Niederlanden. – Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth **14**: 313-314.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIÉLS (2001): Vegetationsdynamik im *Spergulo-Corynephorum* unter besonderer Berücksichtigung des neophytischen Laubmooses *Campylopus introflexus*. – Braunschweig Geobot. Arbeiten **8**: 27-37.
- HASSE, T., F. J. A. DANIÉLS & A. VOGEL (2002): Komplexkartierung der Vegetation zur Bewertung einer mosaikartig strukturierten Binnendünenlandschaft. – Natur & Landschaft **77**: 340-348.
- GERINGHOFF, H. J. T. & F. J. A. DANIÉLS (2003): Zur Syntaxonomie des *Vaccinio-Callunetum* Büker 1942 unter besonderer Berücksichtigung der Bestände im Rothaargebirge. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **65**(3): 1-80.
- POETSCHKE, A., M. WILHELM & F. J. A. DANIÉLS (2003): Beitrag zur Vergesellschaftung und Bestandsentwicklung des Westfälischen Galmeiveilchens *Viola guestphalica* bei Blankenrode im Sauerland. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **65**(1/2): 15-28.
- SIEG, B., F. J. A. DANIÉLS & A. VOGEL (2003): Untersuchungen zu Veränderungen in der Grünlandvegetation im Chajouxstal, Vogesen, Frankreich. – Tuexenia **23**: 257-274.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIÉLS (2006): Kleinräumige Vegetationsdynamik in Silbergrasfluren und ihre Bedeutung für ein Pflegemanagement auf Landschaftsebene. – Arbeiten Inst. Landschaftsökol. Münster **15**: 15-26.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIÉLS (2006): Species response to experimentally induced habitat change in a *Corynephorus* grassland. – J. Veg. Sci. **17**(2): 135-146.
- MINARSKI, A. & F. J. A. DANIÉLS (2006): Veränderungen im Dominanzmuster von Kryptogamen-Synusien und Gräsern in einem Sandtrockenrasen-Bestand in den Niederlanden im Zeitraum von 1981 bis 2004. – Arbeiten Inst. Landschaftsökol. Münster **15**: 39-41.

Lokale Arbeiten Westfalen

- DANIÉLS, F. J. A. & H. GERINGHOFF (1994): Pflanzengesellschaften auf schwermetallreichen Böden der Briloner Hochfläche, Sauerland. – *Tuexenia* **14**: 143-150.
- JALETZKE, M. & F. J. A. DANIÉLS (1995): Über die Vegetation der Bockholter Berge bei Gimble. – *Natur & Heimat (Münster)* **55**(1): 1-16.
- DANIÉLS, F. J. A. (1998): Pflanzen und Pflanzengesellschaften, Natur in der Stadt der 90er Jahre. – In: HELMSTÄDTER, E. & R. E. MOHRMANN (Hrsg.): *Lebensraum Stadt. Worte-Werke-Utopien* **10**: 73-94. – Lit-Verlag, Münster.
- GRÜNER I. & F. J. A. DANIÉLS (1998): Die Vegetation der Quellen und Bäche des Schöppinger Berges (Nordwestliches Münsterland). – *Natur & Heimat (Münster)* **58**: 71-85.
- DANIÉLS, F. J. A. & H. GERINGHOFF (1999): Schwermetallvegetation der Briloner Hochfläche, Sauerland. – In: PARDEY, A., R. KALKKUHLE, E. HEIBEL & U. HAESE (Hrsg.): *Naturschutzrahmenkonzeption Galmeifluren NRW. – Schriftenreihe LÖBF* **16**: 249-258.
- HALLMANN, S. & F. J. A. DANIÉLS (2002): Einfluss unterschiedlicher Wildbestände auf Kraut- und Moosschicht der Laubwälder des Luerwaldes (Niedersauerland). – *Natur & Heimat (Münster)* **62**(3/4): 81-104.

Vermischtes

- BRACK, J. A. W., H. J. VONK & F. J. A. DANIÉLS (1966): Biosynthesis of the fatty acids in aseptically reared larvae of the blowfly *Calliphora erythrocephala* (Meig.). – *Arch. Int. Physiol. Biochim.* **74**(5): 821-829.
- DANIÉLS, F. J. A. & S. R. GRADSTEIN (1986): Nogmaals "Lichenologie in Nederland". – *Vakblad Biol.* **66**(1): 13.
- DANIÉLS, F. J. A., J. PALLAS, E. SCHRÖDER & A. VOGEL (1990): Bericht über die Jahrestagung der Flor-soz. Arbeitsgem. in Münster (Westfalen) vom 30.06-03.07.1989. – *Tuexenia* **10**: 523-532.
- DANIÉLS, F. J. A. (1994): Prof. Dr. Elisabeth Peveling 31.03.1932-31.07.1993. – *Int. Lichenol. Newslett.* **27**(1):12-13.
- DANIÉLS, F. J. A., M. SCHULZ & J. PEINE (eds.) (1995): *Flechten Follmann*. – 580 pp., Univ. of Cologne:
- WERNER, B., M. SCHULZ & F. J. A. DANIÉLS (1995): Gerhard Follmann sixty-five years. A birthday tribute. – In: DANIÉLS, F. J. A., M. SCHULZ & J. PEINE (eds.): *Flechten Follmann*: 1-14. – Univ. of Cologne.
- DANIÉLS, F. J. A. (2002): XIII. Proposal for a second international workshop on classification of arctic vegetation. – In: Talbot, S. S. & D. F. Murray (eds.): *Proceedings of the first international conservation of the arctic flora and fauna (CAFF) flora work group*. – *CAFF Techn. Rep.* **10**: 30-32.

Vernetzung oder gesteuerte Dynamisierung von Lebensräumen? – Populationsbiologische Erkenntnisse zum Erhalt von Silbergrasfluren

Stefan Böger, Erlangen, Anke Jentsch, Bayreuth und Leipzig, Walter Weiß
& Werner Nezadal, Erlangen

Abstract. Conservation management of threatened and endangered species thriving in fragmented habitats is searching for strategies that incorporate dispersal limitations. The challenge consists in deciding whether preference should be given to increasing connectivity between fragmented habitats or to redynamising existing habitats by disturbance. Here, we analyze the dispersal range of *Corynephorus canescens*, in order to contribute to solving this debate. We suggest management options for most efficient maintenance of *C. canescens*, a key species of dry acidic grasslands. Dispersal distance of seeds was determined by means of funnel traps and quantification of established seedlings in the field. Our data suggest, that dispersal distance of *C. canescens* diaspores is restricted to a couple of meters. Remote populations may still be reached via the use of vectors or extraordinary events such as winter storms. Thus, based on our results, a double strategy of increasing local connectivity, i.e. by existing corridors along highways, and of maintaining central and isolated habitats appears most adequate.

Zusammenfassung. Für den Erhalt und Fortbestand bedrohter Arten mit fragmentierten Lebensräumen sind naturschutzfachliche Strategien sinnvoll, die unter anderem das Ausbreitungspotential der Art berücksichtigen. Für das Silbergras (*Corynephorus canescens*) wurden Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz durchgeführt, um die Frage zu klären, ob eine Vernetzung von Habitaten durch Schaffung von Trittsteinen oder die Pflege bestehender Lebensräume durch Redynamisierung für den Erhalt der Art zu empfehlen ist. Das Ausbreitungspotential der Karyopsen von *C. canescens* wurde mittels Trichterfallen und direktem Nachweis etablierter Individuen quantifiziert. Es hat sich gezeigt, dass die übliche Ausbreitungsdistanz des Silbergrases im Bereich von wenigen Metern liegt. Trotzdem können stärkere Witterungsereignisse auch Fernverbreitung ermöglichen, bei denen isolierte Biotope besiedelt werden oder als Diasporenquelle dienen können. Daher wird zum Schutz von Sandtrockenrasen die Doppelstrategie empfohlen, lineare Korridorbiotope, wie beispielsweise vernetzte Strukturen entlang von Verkehrswegen, zu fördern und isolierte Trittsteinbiotope zu pflegen.

1 Einleitung

Die Fragmentierung von Lebensräumen ist eines der bedeutendsten Probleme im Naturschutz. Gerade die Arten der Sandlebensräume sind aufgrund von Nutzungsänderung, zunehmendem Nährstoffeintrag und Flächenverbrauch sowie geringer Populationsgrößen und räumlicher Isolation besonders gefährdet durch umweltbedingte Zufallsereignisse. Fragen nach einer erfolgreichen Etablierung und dem Fortbestand einer Art an einem bestimmten Standort lassen sich jedoch nur mit Kenntnissen zu ihrer Populationsbiologie, insbesondere dem Ausbreitungspotential, beantworten (GUISAN et al. 2006).

Die Frage, warum Diasporen ausgebreitet werden, scheint banal. Ausbreitung, also die Fortbewegung von Diasporen von der Mutterpflanze weg, hat aber einen entscheidenden Einfluss auf den Fortbestand von Arten und Lebensgemeinschaften, vor allem einen Einfluss auf die Fitness der Individuen. Je weiter die Diasporen verbreitet werden, desto niedriger ist die Wahrscheinlichkeit für einen Genaustausch mit nahe verwandten Individuen. Fernausbreitungsereignisse können trotz ihrer Seltenheit entscheidend für die Erschließung neuer Habitats sowie die Aufrechterhaltung des Genaustausches sein (HEIL et al. 2004, TRAKHTENBROT et al. 2005, DiBATTISTA 2008). Zunehmende Fragmentierung der Lebensräume führt aber dazu, dass Arten, deren Diasporen nur geringe Distanzen überbrücken können, nicht in der Lage sind, weiter entfernte Populationen oder potentielle Standorte zu erreichen. Kleine, räumlich isolierte Populationen sind aufgrund ihrer demographischen oder genetischen Konstitution durch umweltbedingte Zufallsereignisse besonders gefährdet (OPDAM 1990). Für eine Beurteilung des Entwicklungspotentials von Sandmagerrasen sind neben Kenntnissen zur Diasporenbank (BAKKER et al. 1996, STRYKSTRA et al. 1998, JENTSCH 2004) vor allem auch Untersuchungen zur Art und Effizienz der Diasporenausbreitung einer Art von immenser Bedeutung (POSCHLOD 1996, SAUTTER 1994). Modellrechnungen zeigten, dass viele Arten der offenen Kulturlandschaft teilweise mehrere Jahrzehnte benötigen, um eine Distanz von 500 Metern zurückzulegen (vgl. VERKAAR 1990). In Zusammenhang mit der geringen Ausbreitungsfähigkeit vieler Arten (ELLENBERG 1996, PRIMACK & MIAO 1992, POSCHLOD et al. 1996, KUNZMANN 2000) wird der Rückgang und die Fragmentierung vorhandener Habitats häufig als Ursache für den Artenrückgang diskutiert (OPDAM 1990, HODGSON & GRIME 1990, PRIMACK & MIAO 1992).

In Sandmagerrasen ist Wind die treibende Kraft für Ausbreitungsprozesse (FENNER 1985, VAN DER PIJL 1982). Auch für das Silbergras ist in erster Linie die Windausbreitung von Bedeutung. FREY & HENSEN (1995) beschreiben für *C. canescens* aufgrund des Haarkranzes sowie der Verbindung von Karyopse und Deckspelze eine pterochore (mit Flügeln) und trichometochore (mit Schirmchen bzw. Federschweif) Ausbreitung. Windausbreitung ist jedoch nur dann effektiv, wenn die Individuen auch dem Einfluss der Winde ausgesetzt sind. Dies ist jedoch häufig nicht mehr der Fall, da viele Flächen durch strukturelle Barrieren abgeschirmt werden (HEIL et al. 2004). Die zunehmende Sukzession führt dazu, dass Winddynamik durch aufkommende Sträucher oder Bäume eingeschränkt oder gar unterbunden wird, da Flächen mit größeren Offensandbereichen fehlen. Gerade bei geringeren Windgeschwindigkeiten spielen Turbulenzen eine entscheidende Rolle für die Freisetzung und Ausbreitung von Diasporen (SKARPAAS et al. 2006).

2 Hypothese

Corynephorus canescens ist aufgrund seiner morphologischen Anpassungen als primär anemochore Art einzustufen und wird durch Wind verbreitet, weshalb von Fernausbreitung ausgegangen werden kann.

3 Methoden

Zur Untersuchung des Ausbreitungspotentials von Gräsern bieten sich ausgelegte Tücher (LACEY 1982), Keimbettfallen (BAALEN 1982), Trockenfallen (JACKEL & POSCHLOD 1994) mehrere Typen von Klebfallen (WERNER 1975, POSCHLOD 1990), sowie der Nachweis etablierter Keimlinge auf Dauerbeobachtungsflächen an. Um den für die Untersuchung der Ausbreitungsdistanz von Silbergraskaryopsen geeigneten Fallentyp zu ermitteln, wurden im Sommer Vorversuche durchgeführt. Aufgrund der Qualität und Auswertbarkeit der aufgefangenen Samen wurden Trichterfallen für die Untersuchungen gewählt. Ergänzend erfolgte eine Kartierung etablierter Keimlinge auf Dauerbeobachtungsflächen (vgl. BÖGER 2002, FRIEDRICH 2006). Die Trichterfallen entsprechen weitestgehend dem Trockenfallentyp nach JACKEL & POSCHLOD (1994). An den Trichtern wurde am unteren Ende eine doppelt gelegte Gaze befestigt, in der die Samen aufgefangen werden. Das untere Ende der Trichter wurde in eine Kunststoffröhre gesteckt, und zum Schutz vor Fraßschäden mit Maschendraht abgedeckt. Die Fangfläche der Trichterfallen betrug 102,07 cm². Die Fallen wurden an drei Standorten installiert: NSG Muna-gelände Bamberg (militärisches Übungsgelände, eingezäunt und nur mit Zutrittsberechtigung zugänglich), NSG Pettstadter Sande (frei zugänglich, aber relativ geringer Besucherdruck) und Firmengelände Fa. Rehau in Eltersdorf (Gelände ist eingezäunt und nicht frei zugänglich). Vor Beginn der Untersuchungen wurden an allen Standorten populationsbiologische Parameter erhoben (Diasporenmenge). Die Populationsgröße (Anzahl der Silbergrashorste) wurde auf allen drei Flächen bestimmt bzw. hochgerechnet (Muna 235 Horste, Eltersdorf >1000 Horste, Pettstadt >10000 Horste).

Die Fallen wurden in West-Ost-Richtung, also entlang der Hauptwindrichtung, an den drei Standorten aufgestellt. Pro Untersuchungsfläche wurden 81 (Pettstadt aufgrund der räumlichen Gegebenheiten 90) Fallen platziert. Die Fallen wurden innerhalb der Population, am Rand der Population und in 1 m, 2 m, 3 m, 4 m, 5 m, 10 m und 20 m (Pettstadt zusätzlich in 60 m) Abständen aufgebaut. Dies erfolgte, indem die Fallen in einem Bohrloch verankert wurden. Es wurden jeweils dreimal drei Fallen in der gleichen Entfernung zur Ausgangspopulation aufgestellt (links, Mitte, rechts). Je drei Fallen wurden unmittelbar aneinander gestellt, um kleinräumige Unterschiede in der Diasporenausstreu zu untersuchen. Der Abstand zu den nächsten drei Fallen betrug je 1 m. So sollte ein möglicher Einfluss von seitlich auftreffenden Winden untersucht werden. Die Oberkante der Fallen befand sich 10 cm über der Bodenoberfläche. Die Fallen wurden nach einer Verweildauer von acht Wochen am 28.9.2004 und 29.9.2004 abgebaut. Die Gaze-Säckchen wurden abgeschnitten und die Trichter auf eventuell anhaftende Samen untersucht. Anschließend wurden die Säckchen verschlossen, in Plastiktüten verpackt und eingefroren, um mögliche Fraßschäden auszuschließen. Das Bestimmen und Auszählen der Karyopsen erfolgte unter dem Binokular. Es wurden nur solche Karyopsen gezählt, die einen erkennbaren Stärkekörper ausgebildet hatten und an Haarkranz und Granne eindeutig zu identifizieren waren.

Ergänzend zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz mittels direktem Nachweis von Diasporen wurde zur Bestimmung des Ausbreitungs- bzw. Kolonisierungspotentials von *C. canescens* im Gelände eine Untersuchungsfläche eingerichtet, auf der in regelmäßigen Abständen das Vorkommen von *C. canescens* aufgenommen wurde.

Im Bereich des NSG Exerzierplatz Erlangen wurde in einem Bereich von 484 m² in einem fortgeschrittenen Sukzessionsstadium der Oberboden in einer Stärke von ca. 20 cm mit einem Bagger abgetragen. Anschließend wurde die Fläche in einer Stärke von ca. 20 cm mit sterilem Sand überdeckt. Die Untersuchungsfläche war z. T. von *C. canescens*-Beständen umgeben. Auf der Fläche wurden eine Anfangskartierung im Juni 2003 sowie regelmäßige Kartierungen (Juni 2004, März 2005 und Juni 2005) durchgeführt. Die Fläche wurde mit einem Zählrahmen (1 m x 1 m) kartiert. Die Gesamtfläche inklusive der Umgebungsvegetation betrug 1140m².

4 Datenanalyse

4.1 Univariate Statistik

Die statistischen Analysen zu den Untersuchungen der Ausbreitungsdistanz mittels Trichterfallen wurden mit dem Programm Statistica 6.0 durchgeführt (StatSoft, Tulsa, USA). Die Daten wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung getestet. Falls keine Normalverteilung vorlag, wurden die Daten transformiert (Wurzel- bzw. Logarithmustransformation). Anschließend wurde eine ANOVA mit nachgeschaltetem Fisher-LSD-Test durchgeführt.

4.2 Räumliche Statistik

Die Auswertung der Daten mittels räumlicher Statistik (Autokorrelationsanalysen) erfolgte mit dem Programm „Programita“ (SCHADT et al. 2002, NAVES et al. 2003). Die dargestellte Funktion $K(r)$ ist die erwartete Zahl von Punkten in einem Kreis mit Radius r um einen willkürlichen Mittelpunkt, geteilt durch die Intensität bzw. Dichte des Musters. Die Analyse zeigt, ob ein Muster zufällig, geklumpt oder regelmäßig ist. Die Funktion wird für das zu analysierende Muster sowie für ein Nullmodell berechnet. Durch den Vergleich der ermittelten Daten mit dem Nullmodell lässt sich untersuchen, ob das Muster signifikant davon verschieden ist. Liegt ein Wert der Funktion des zu analysierenden Musters außerhalb des Konfidenzintervalls, liegt eine signifikante Abweichung vom Nullmodell vor.

5 Ergebnisse

5.1 Diasporenniederschlag

Auf den drei Untersuchungsflächen in Eltersdorf, Munagelände-Bamberg und Pettstadt wurden über einen Zeitraum von acht Wochen insgesamt 29615 Karyopsen von *C. canescens* erfasst. In Abbildung 1 ist die Menge des Diasporenniederschlags in Abhängigkeit von der Distanz zur Ausgangspopulation dargestellt.

Während auf der Untersuchungsfläche in Pettstadt innerhalb der Population sehr große Diasporenmengen aufgefangen wurden, lagen die Werte im Munagelände Bamberg und in Eltersdorf deutlich niedriger. Bereits am „Rand der Population“ näherten sich die

Werte der drei Standorte allerdings deutlich an. Innerhalb der Populationen zeigte sich, dass z. T. sehr große Mengen von Karyopsen ausgestreut wurden (max. 19,5 Karyopsen pro cm^2). Diese hohen Werte waren allerdings ausschließlich im unmittelbaren Nahbereich von Silbergrashorsten zu finden. Es wird deutlich, dass eine klare Abhängigkeit des Diasporenniederschlags von der Distanz vorliegt (vgl. Abb.1).

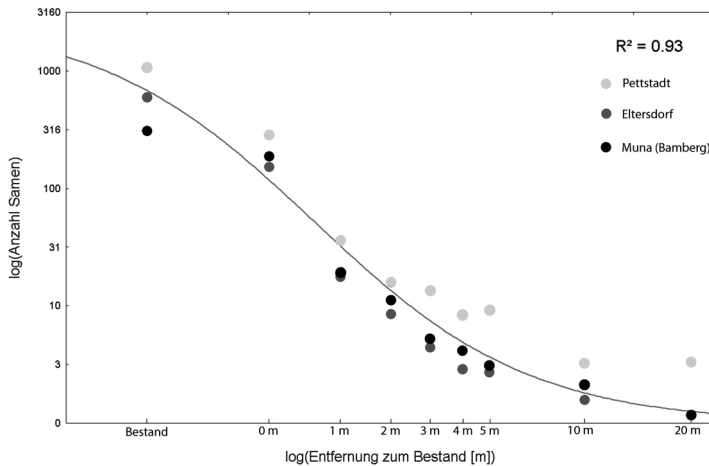


Abb. 1: Regressionsfunktion (log) Diasporenmenge in Abhängigkeit von der Distanz zum Bestand (n= 9).

5.2 Räumliche Autokorrelationsanalyse (NSG Exerzierplatz)

Die räumliche Autokorrelationsanalyse zeigte bei allen Mustern einen signifikant positiven Korrelationskoeffizient, bzw. ein geklumpertes Muster. Die Klumpung lag im Juni 2004 in einem Bereich von $r = 6$, was einem Radius von 6 Metern entspricht. Im März 2005 lag sie bereits in einem Bereich von 4 Metern. Bei größeren Distanzen lag der Korrelationskoeffizient im Bereich des Konfidenzintervalls, was als zufälliges Muster zu interpretieren ist.

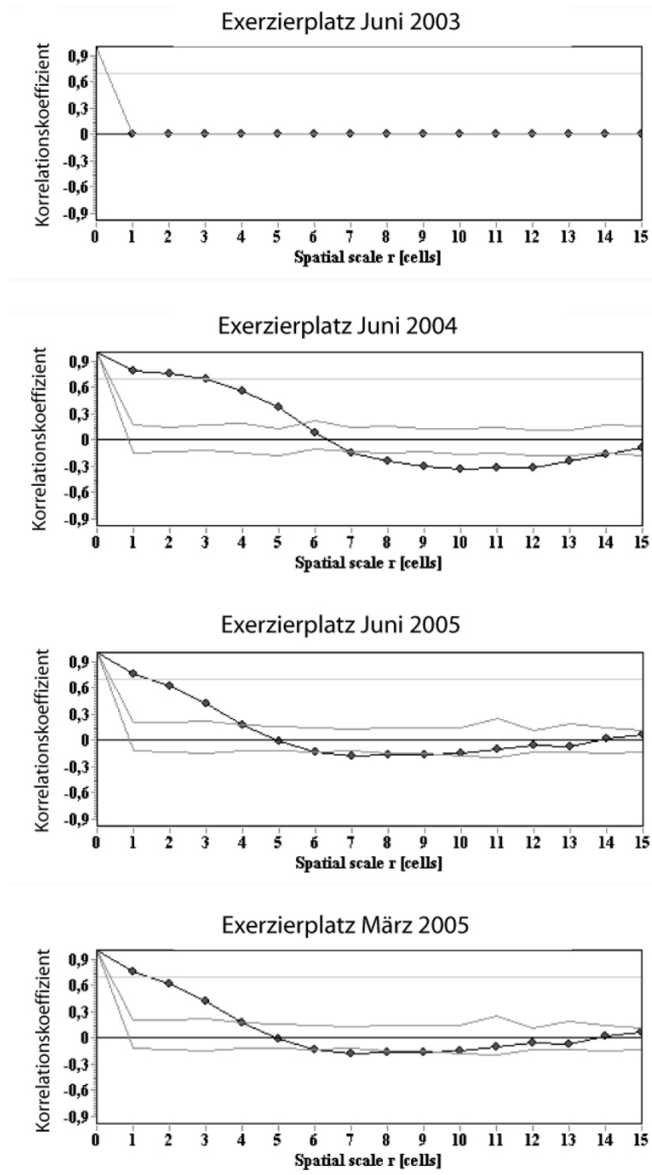


Abb. 2: Räumlicher Autokorrelationskoeffizient mit Konfidenzintervallen ($n = 99$) des Musters von Silbergrashorsten (NSG Exerzierplatz) Juni 2003 bis Juni 2005. Radius der Klumpung (r) in Metern

6 Diskussion

6.1 Methodik

Die zur Untersuchung der Ausbreitungsdistanz gewählten Trichterfallen haben sich als sehr geeignet herausgestellt. Die Karyopsen waren in sehr gutem Zustand und somit anhand ihrer morphologischen Merkmale (Granne, Haarkranz) eindeutig zu identifizieren.

6.2 Menge und Verteilung des Diasporenniederschlags

Bei der Untersuchung des Ausbreitungspotentials von Silbergraskaryopsen durch ihren direkten Nachweis wird deutlich, dass die überwiegende Anzahl der verbreiteten Karyopsen im unmittelbaren Nahbereich des Horstes wiederzufinden ist (vgl. ELLENBERG 1996; BÖGER 2002). Bei Experimenten zur Nahausbreitung von *C. canescens* fand auch KUNZMANN (2000) 86 % der Diasporen in einer Distanz von bis zu 0,1 m wieder. BÖGER (2002) konnte zeigen, dass in einem Bereich von bis zu 10 m Entfernung zur Ausgangspopulation 99 % der Samen in einer Distanz von maximal 5 m gekeimt sind. Innerhalb der Populationen, also im direkten Nahbereich der Horste, wurden bei den vorliegenden Untersuchungen bis zu 19,5 Karyopsen pro cm^2 gefunden. Bereits in einem Meter Entfernung lag dieser Wert lediglich noch bei durchschnittlich 0,3 Karyopsen pro cm^2 . Auch KUNZMANN (2000) fand bei seinen Untersuchungen nur 0,8 % der gezählten Diasporen im Bereich von > 5 m wieder.

6.3 Verteilungsmuster

Die Verteilung der Karyopsen folgt einer typischen Ausbreitungskurve (vgl. OKUBE & LEVIN 1989, POTORNY & WILLSON 1993). Die Menge der ausgestreuten Karyopsen erreicht im Bestand einen Maximalwert und nähert sich mit zunehmender Distanz zur Ausgangspopulation der Null an. Mögliche Abweichungen vom typischen Verlauf einer Ausbreitungskurve können unter anderem durch die „patchiness“ des Standorts bedingt sein (DEBUSSCHE & ISENMANN 1994, AGUIAR & SALA 1997). Dies hat bei den vorliegenden Untersuchungen keinen großen Einfluss auf die Ausbreitungsdistanz. Es zeigten sich zwar innerhalb einer Distanzklasse deutliche Unterschiede in der Menge der ausgestreuten Karyopsen, jedoch beeinflussen diese nicht das Gesamtergebnis. Mittelt man die neun Werte innerhalb einer Distanzklasse, so zeigt sich für alle Populationen der gleiche Verlauf einer typischen Ausbreitungskurve. Somit bestätigen die Untersuchungen, dass es eine klare Verteilung des Diasporenniederschlags unabhängig vom Standort gibt.

Welche Bedeutung die einzelnen Abschnitte der Ausbreitungskurve für die Einschätzung des gesamten Ausbreitungserfolgs einer Art haben, ist umstritten (vgl. POTORNY & WILLSON 1993). Der Höhepunkt der Ausbreitungskurve, also die vorherrschende Ausbreitungsdistanz, lässt jedoch Rückschlüsse auf morphologische Anpassungen zu. Mit zunehmender Entfernung rücken dann zufällige Ausbreitungsprozesse in den Vordergrund (BERG 1983). Es besteht prinzipiell für jeden Diasporentyp die Möglichkeit einer Fernausbreitung. Die Wahrscheinlichkeit, dass diese tatsächlich stattfindet, ist wiederum

stark von morphologischen Anpassungen abhängig (BERG 1983). Ein Rückschluss von der Morphologie der Diasporen auf die tatsächliche Ausbreitungsfähigkeit führt jedoch häufig zu Fehlinterpretationen (JOHANSSON et al. 1996). Morphologische Anpassungen erhöhen zwar die Wahrscheinlichkeit, durch den entsprechenden Vektor ausgebreitet zu werden, schließen weitere Ausbreitungswege jedoch nicht aus.

Über die tatsächlichen Ausbreitungsdistanzen der Karyopsen von *C. canescens* sind widersprüchliche Angaben in der Literatur zu finden. Während FREY & HENSEN (1995) eine weite Verwehung der nur 0,06 mg schweren Samen beschreiben, gehen ELLENBERG (1996) und KUNZMANN (2000) von Nahausbreitung aus. Diasporen mit einem Gewicht von bis zu 0,05 mg werden unabhängig ihrer morphologischen Anpassungen durch den Wind ausgebreitet, dagegen benötigen schwerere Diasporen entsprechende Anpassungen des Bautyps, die die Fallgeschwindigkeit reduzieren. Für die Diasporen des Silbergrases sind mehrere Ausbreitungstypen denkbar. Die in Abbildung 1 dargestellten, sehr hohen Diasporenmengen im Bereich innerhalb der Population bzw. am Rand der Population weisen auch auf semachore Ausbreitung bei *C. canescens* hin, da Diasporen semachorer Arten vorwiegend im direkten Nahbereich ausgestreut werden. Die Distanzen betragen hier maximal wenige Meter (LUFTENSTEINER 1982).

6.4 Einfluss des Windes

Vor allem Stürme führen dazu, dass Diasporen unabhängig von anemochoren Anpassungen durch Wind verbreitet werden. Für SOONS et al. (2004) ist die Windgeschwindigkeit der entscheidende Faktor für anemochore Ausbreitungsprozesse. Anemochore Arten wird allgemein das größte Ausbreitungspotential zugeschrieben. Die Ausbreitungseffektivität ist jedoch relativ gering, da aufgrund des ungerichteten Transports eine geringe Wahrscheinlichkeit besteht, eine geeignete Stelle für die Keimung und Etablierung zu finden. Dies wird häufig durch eine große Diasporenmenge kompensiert. Eine Ausbreitung über mehrere Kilometer stellt auch bei anemochoren Arten die Ausnahme dar. Hierzu sind sowohl geeignete morphologische Anpassungen, wie z. B. ein Pappus, sowie günstige thermische Bedingungen nötig, die die Diasporen in höhere Luftschichten befördern. Derartige Anpassungen sind bei *C. canescens* nicht zu finden. Der Einfluss von hohen Windstärken auf die Fernausbreitung von Diasporen wird häufig überschätzt (TACKENBERG 2003), ist aber naturgemäß auch methodisch schwer erfassbar. Bei seinen Untersuchungen konnte er zeigen, dass es keine Korrelation zwischen hohen Windstärken und Ausbreitungsdistanzen von > 100 Metern gibt. SOONS et al. (2004) betonen in diesem Zusammenhang die hohe Bedeutung von Turbulenzen und extremen Wetterereignissen für Fernausbreitungsereignisse. Anemochore Arten sind oft in frühen Sukzessionsstadien oder an häufig gestörten Standorten zu finden, die eine hohe Winddynamik aufweisen (VAN DER PIJL 1982). Auch mit zunehmender Trockenheit steigt der Anteil anemochorer Arten an einem Standort (HOWE & SMALLWOOD 1982).

6.5 Indirekter Nachweis der Ausbreitungsdistanz mittels Quantifizierung etablierter Keimlinge

Um ökologische und evolutionäre Konsequenzen von Ausbreitungsmustern zu beurteilen, sind experimentelle Untersuchungen zum Ausbreitungserfolg und der Fitness der etablierten Individuen nötig (POTORNY & WILLSON 1993, JENTSCH et al. 2002b). Die in den Untersuchungen zur Ausbreitungsdistanz mittels Trichterfallen abgebildeten Ergebnisse müssen nicht exakt den tatsächlich an einem Standort auftretenden Ausbreitungserfolg widerspiegeln. So wurden hier nur diejenigen Karyopsen erfasst, die durch Wind einfluss direkt verbreitet wurden. Sekundär- bzw. Mehrfachausbreitung wurde aufgrund des Fallentyps und der standörtlichen Gegebenheiten nicht berücksichtigt.

Die in Abbildung 2 dargestellten Besiedlungsmuster liefern ebenfalls naturschutzfachlich relevante Daten zur Ausbreitungsfähigkeit von *C. canescens*. Auf den vegetationsfreien Maßnahmenflächen konnten Besiedlungsmuster in Abhängigkeit von der Entfernung zu einer Diasporenquelle untersucht werden, die sich mit den im Rahmen der Ausbreitungsexperimente mit Trichterfallen gewonnenen Ergebnissen decken.

Bereits im ersten Jahr nach der Diasporenausstreue hat eine effektive Besiedlung der Fläche eingesetzt. Dies ist ganz eindeutig auf die geringere Distanz zu der Spenderpopulation zurückzuführen. Die ermittelten Besiedlungsmuster decken sich mit der in Abbildung 1 dargestellten Ausbreitungskurve. Auch hier dominiert klar die Nahausbreitung. In den Bereichen, die direkt an die Spenderpopulation grenzen, treten die höchsten Dichten auf. Dieser Effekt ist in und gegen die vorherrschende Windrichtung zu sehen. Diese Beobachtung deckt sich mit Ergebnissen von FRIEDRICH (2006), die im NSG Hainberg ebenfalls eine Besiedlung von abgeschobenen Flächen gegen die Hauptwindrichtung zeigen konnte (JENTSCH et al. 2008). Auch hier waren in Bereichen, die direkt an eine Spenderpopulation von *C. canescens* grenzten, sehr hohe Individuenzahlen zu finden.

6.6 Räumliche Statistik NSG Exerzierplatz

Auch die räumliche Autokorrelationsanalyse bestätigt die Ergebnisse zum Ausbreitungspotential der Karyopsen von *C. canescens*. Bereits im Juni 2004 zeigte sich im Besiedlungsmuster der Fläche eine deutliche Klumpung in einem Bereich von bis zu ca. sechs Metern. In diesen Bereichen waren mehr Individuen zu finden als bei einer zufälligen Verteilung zu erwarten wären. Diese Klumpung verstärkt sich im Verlauf der Untersuchungen bis Juni 2005 in einen Bereich von bis zu vier Metern. Dies ist einerseits durch den zusätzlichen Eintrag von Diasporen in die Bereiche mit hoher Dichte im Randbereich zu erklären. Durch die hohe Dynamik auf der Untersuchungsfläche kamen aber auch einzelne Horste bereits im Sommer 2004 zur Blüte und konnten im Herbst 2004 Diasporen in diese ohnehin schon dicht besiedelten Bereiche ausstreuen. Dieser Effekt spiegelt sich in dem positiven Korrelationskoeffizienten bei $r = 4$ im März und Juni 2005 wider.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass trotz der direkt angrenzenden Population und dem damit verbundenen hohen Diasporeneintrag nicht die gesamte Fläche besiedelt wurde. Im Kernbereich der Fläche, die über 5 Meter von potentiellen Spenderindividuen entfernt lag, konnten sich auch nach zwei Jahren noch keine Horste etablieren. Dies deutet ebenfalls auf die Dominanz von Nahausbreitung bei *C. canescens* hin.

7 Verbund oder Pflege? – Schlussfolgerungen

In der aktuellen Naturschutzdiskussion spielt der Begriff „Biotopverbund“ eine wichtige Rolle. Darunter wird die Schaffung räumlicher Kontakte von ähnlichen Lebensräumen verstanden. „Biotopvernetzung“, obgleich vielfach gleichbedeutend gebraucht, lenkt die Blickrichtung hingegen eher auf die funktionalen Beziehungssysteme zwischen den Organismen (JEDICKE 1990).

Aus den Ergebnissen lässt sich erkennen, dass *Corynephorus canescens*, eine Schlüsselart der Sandmagerrasen, trotz der Fähigkeit zur Anemochorie, seine Diasporen überwiegend im Nahbereich austreut. Daraus könnte man schließen, dass für den Genaustausch und für die erfolgreiche Besiedelung neuer Wuchsorte zusammenhängende Lebensräume existieren müssen. Hier stößt man aber schnell auf unlösbare Zielkonflikte. Die für eine Organismengruppe wichtigen Offenlandschneisen zerschneiden z. B. zusammenhängende Waldgebiete, die andere Lebewesen, wie etwa die Wildkatze, unbedingt benötigen. Für die Praxis ergibt sich daraus für den Schutz von Sandtrockenrasen eine Doppelstrategie: Förderung linearer Korridorbiotope und Pflege punktueller Trittsteinbiotope (JENTSCH et al. 2002a).

Vorgegebene offene lineare Strukturen in unserer Kulturlandschaft sind die Verkehrswege. Daher sollte die Chance ergriffen werden, die sich im Zuge von Baumaßnahmen am Rande von Verkehrswegen mit ihrer idealen Vernetzung wie von selbst eröffnet, durch gezielte Maßnahmen neue Lebensräume zu optimieren. Die Aussicht auf Verwirklichung dieser Ziele dürfte groß sein, da auch in der Bevölkerung die Akzeptanz naturnaher Vegetation an Autobahnrandern, Bahndämmen oder Kanalböschungen deutlich größer ist, als die von Kunstrasen oder gepflanzten Gebüschern, womöglich noch fremder Herkünfte. Diese Bereitschaft dürfte sich noch beträchtlich steigern, wenn man die Kosten für die Herstellung und den Unterhalt dieses unterschiedlichen „Straßenbegleitgrüns“, wie es früher hieß, vergleicht. Auf der einen Seite Humusauftrag und dauernde Folgekosten durch Düngung und Mahd, auf der anderen Seite Zulassen der natürlichen Besiedelung der an Ort und Stelle vorhandenen Sandböden oder wohl besser Impfung der Böden durch Heuauftrag von geeigneten Wuchsorten mit geringen Folgekosten (BANK et al. 2002).

Die Ausbreitung einmal vorhandener Silbergraspopulationen – und sei es, dass sie zunächst absichtlich eingebracht wurden – an Autobahnrandern durch den Fahrtwind der Kraftfahrzeuge wäre eine Sache von wenigen Jahren, wenn man davon ausgeht, dass andere anemochore Arten wie *Senecio inaequidens* und *Dittrichia graveolens* oder selbst Arten mit schwereren Samen wie die verschiedenen Melden der Gattung *Atriplex* sich auf eben diese Weise und an diesen Wuchsorten so schnell ausgebreitet haben (vgl. z. B. GATTERER & NEZADAL 2003). Man müsste nur an geeigneten Stellen mit sandigem, nährstoffarmem Untergrund eine entsprechende Gestaltung der Verkehrswegeränder vornehmen, wie es heute schon z. B. entlang der vom Nürnberger Kreuz nach Norden und Osten abgehenden Autobahnen der Fall ist. Dies ist umso Erfolg versprechender, als die Zeitdauer bis zum Erreichen eines gewünschten Entwicklungszieles bei Pionierstandorten wie denen der Silbergrasflur nur zwei bis fünf Jahre beträgt (MÜHLHOFER 2007). Silbergrasfluren vermögen sich auch über längere Zeiträume zu stabilisieren, ihr Artenbestand weist aber eine hohe Dynamik auf (HASSE & DANIÉLS 2006).

Es gibt jedoch auch eine ganze Reihe isoliert vorkommender offener Sandlebensräume. Als lokale Diasporenquelle sind solche Vorkommen von großer Bedeutung und daher durch Pflegemaßnahmen (Entbuschung, Bodenöffnung etc.) in ihrem Bestand zu sichern. Wie komplex die Pflegeverhältnisse sein können, zeigten sehr anschaulich HASSE et al (2002). Für *C. canescens* sind solche Trittsteinbiotope unverzichtbar. Die Nahausbreitung ist für das Überleben des Silbergrases, das ja kaum eine Samenbank im Boden besitzt (JENTSCH 2004), so wichtig, dass es unverantwortlich wäre, keine Maßnahmen an Ort und Stelle zur Verbesserung von Sandlebensräumen durchzuführen. Auch solche Restpopulationen können im Austausch mit anderen in mehr oder weniger großer Entfernung, z. B. an Autobahnen, stehen. Für Samen spielt hier sicher die epi- und endozoochore Verbreitung eine Rolle. Von großer, experimentell aber schwer fassbarer Bedeutung sind stärkere Witterungsereignisse. Stürme und Windhosen sowie Überschwemmungen vermögen Diasporen über beachtliche Entfernungen zu transportieren.

Die Koinzidenz extremer Verbreitungsereignisse und die erfolgreiche Etablierung auf geeigneten Standorten ermöglichen unerwarteten Genaustausch. So bieten sich für eine Sicherung der Sandlebensräume die Optimierung sowohl linearer als auch punktueller Strukturen an. Der Naturschutz sollte diese Chance nutzen!

8 Literatur

- AGUIAR, M. R. & O. E. SALA (1997): Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. – *Ecology* **78**: 93-100.
- BAALEN, J. VAN (1982): Germination ecology and seed population dynamics of *Digitalis purpurea*. – *Oecologia* **53**: 61-67.
- BAKKER, J. P. & F. BERENDSE (1999): Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. – *Trends Ecol. Evol.* **14**: 63-68.
- BANK, P., F. BEMMERLEIN-LUX & H. J. BÖHMER (2002): Übertragung von Sandmagerrasen durch Soden, Diasporenbank oder Heuauftrag? – Ergebnisse aus neun Jahren Dauerbeobachtung. – *Naturschutz & Landschaftspflege* **34**(2/3): 60-66.
- BERG, R.Y. (1983): Plant distribution as seen from plant dispersal: General principles and basic modes of plant dispersal. – *Sonderb. Naturwiss. Vereins Hamburg* **7**:13-36.
- BÖGER, S. (2002): Keimlingsetablierung und Ausbreitung des Silbergrases *Corynephorus canescens* (L.) P.Beauv. – 107 S., unveröff. Diplomarbeit, Univ. Erlangen-Nürnberg.
- BÖGER, S. (2007): Ausbreitung, Etablierung und Populationsgenetik des Silbergrases (*Corynephorus canescens*) als Grundlage zur Konzeption eines überregionalen Biotopverbundes für Sandmagerrasen in Deutschland. – UFZ- Dissertation **14/2007**, 217 S.
- DEBUSSCHE, M. & P. ISENMANN (1994): Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. – *Oikos* **69**: 414-426.
- DIBATTISTA, J. D. (2008): Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations. – *Conservation Genetics* **9**(1): 141-156.
- ELLENBERG, H. (1996): Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 5. Aufl., 1095 S., Stuttgart.
- FENNER, M. (1985): Dispersal. – In: FENNER, M. [ed.]: *Seed ecology*. – Chapman & Hall Ltd., London: 38-57.
- FREY, W. & I. HENSEN (1995b): Lebensstrategien bei Pflanzen: Ein Klassifizierungsvorschlag. – *Bot. Jahrb. Syst.* **117**: 187-209.
- FRIEDRICH, S. (2006): Bedeutung funktioneller Gruppen für die Systemdynamik offener Sandlebensräume – Störung, Etablierung, Musterbildung. – Diss. Univ. Bielefeld, 216 S. + Anh.
- GATTERER, K. & W. NEZADAL (2003): Flora des Regnitzgebietes. Die Farn- und Blütenpflanzen im zentralen Nordbayern. – 2 Bde. 1058 S., IHW-Verlag, Eching.

- GUISAN, A., A. LEHMANN, S. FERRIER, M. AUSTIN, M., J. MC. C. OVERTON, R. ASPINALL & T. HASTIE (2006): Making better biogeographical predictions of species' distributions. – *J. Appl. Ecol.* **43**(3): 386–392.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIËLS (2006): Species response to experimentally induced habitat change in a *Corynephorus* grassland. – *J. Veg. Sci.* **17**(2): 135-146.
- HASSE, T., F. J. A. DANIËLS & A. VOGEL (2002): Komplexkartierung der Vegetation zur Bewertung einer mosaikartig strukturierten Binnendünenlandschaft. – *Natur & Landschaft* **77**: 340-348.
- HEIL, G.W., R. NATHAN & G. G. KATUL (2004): Determinants of long-distance seed dispersal by wind in grasslands. – *Ecology* **85**: 3056–3068.
- HODGSON, J. G. & J. R. GRIME (1990): The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. – In: BUNCE, R.G.H. & D.C. HOWARD (eds.): Species dispersal in agricultural habitats. – London, Belhaven Press, pp. 65-82.
- HOWE, H. F. & J. SMALLWOOD (1982): Ecology of seed dispersal. – *Annual Rev. Ecol. Syst.* **13**: 201-228.
- JACKEL, A.-K. & P. POSCHLOD (1994): Diaspore production and the influence of the size of diaspore traps on the quantitative result of seasonal diaspore rain in two calcareous grassland sites. – *Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim* **3**: 123-132.
- JEDICKE, E. (1990): Biotopverbund. Grundlagen und Maßnahmen einer neuen Naturschutzstrategie. – 254 S., Ulmer, Stuttgart.
- JENTSCH, A., W. BEYSLAG, W. NEZADAL, T. STEINLEIN & W. WELSS (2002a): Bodenstörung – treibende Kraft für die Vegetationsdynamik in Sandebsräumen. – *Naturschutz & Landschaftsplanung* **34**(2/3): 37-43.
- JENTSCH, A., S. FRIEDRICH, W. BEYSLAG & W. NEZADAL (2002b): Significance of ant and rabbit disturbances for seedling establishment in dry acidic grasslands dominated by *Corynephorus canescens*. – *Phytocoenologia* **32**: 553-580.
- JENTSCH, A. (2004): Disturbance driven vegetation dynamics. Concepts from biogeography to community ecology, and experimental evidence from dry acidic grasslands in central Europe. – *Diss. Bot.* **384**: 218 S.
- JENTSCH, A., S. FRIEDRICH, T. STEINLEIN, W. BEYSLAG & W. NEZADAL (2008): Assessing conservation actions for substitution of missing dynamics on former military training areas in central Europe. – *Restorat. Ecol.* In press.
- JOHANSSON, M.E., C. NILSSON & E. NILSSON (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal? – *J. Veg. Sci.* **7**: 593-598.
- KUNZMANN, D. (2000): Untersuchungen zur Diasporenbank und des Samenflugs trocken-magerer Standorte als Beitrag zur Definition biotischer Entwicklungspotentiale. – *Diss. Bot.* **326**: 338 S.
- LACEY, E. P. (1982): Timing of seed dispersal in *Daucus carota*. – *Oikos* **39**: 83-91.
- LUFTENSTEINER, H. W. (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiographie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. – *Bibl. Bot.* **135**: 68 S.
- MÜHLHOFER, G. (2007): Entwicklungszeiträume von Ausgleichs- und Ersatzmaßnahmen. – *Arbeitshilfen zur Entwicklung und Erhaltung von Ökoflächen*, 29 S., BayLfU, Augsburg.
- NAVES, J., T. WIEGAND, E. REVILLA & M. DELIBES (2003): Endangered species balancing between natural and human constraints: the case of brown bears (*Ursus arctos*) in northern Spain. – *Conservation Biol.* **17**: 1276-1289.
- OKUBE, A. & S. A. LEVIN (1989): A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. – *Ecology* **70**: 329-338.
- OPDAM, P. (1990): Dispersal in fragmented populations: The key to survival. – In: BUNCE, R.G.H. & D.C. HOWARD (eds.): Species dispersal in agricultural habitats. – London: Belhaven Press, 3-17.
- PIJL, L. VAN DER (1982): Principles of dispersal in higher plants. – Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, 161 S.

- POSCHLOD, P. (1990): Vegetationsentwicklung in abgetorften Hochmooren des bayerischen Alpenvorlandes unter besonderer Berücksichtigung standortkundlicher und populationsbiologischer Faktoren. – Diss. Bot. 152: 330 S.
- POSCHLOD, P. (1996): Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. – Z. Ökol. Naturschutz **5**: 161-185.
- POSCHLOD, P., S. BONN & U. BAUER (1996): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trocken fallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen und schwäbischen Vorallengebiet – Vegetationskundlicher Teil. – Veröff. Proj. Angew. Ökol. **17**: 287-501.
- POTORNY, S. & M. F. WILLSON (1993): Seed dispersal curves: behavior of the tail of the distribution. – Evol. Ecol. **7**: 25-44.
- PRIMACK, R. B. & S. L. MIAO (1992): Dispersal can limit local plant distribution. – Conservation Biology **6**(4): 513-519.
- SAUTTER, R. (1994): Untersuchungen zur Diasporen- und Samenökologie in bedrohten Pflanzengesellschaften sandiger Böden. – Diss. Bot. **226**: 155 S.
- SCHADT, S., E. REVILLA, T. WIEGAND, F. KNAUER, P. KACZENSKY, U. BREITENMOSER, L. BUFKA, J. CERVENY, P. KOUBEK, T. HUBER, C. STANISA & L. TREPL (2002): Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. – J. Appl. Ecol. **39**: 189-203.
- SKARPAAS, O., R. AUHL & K. SHEA (2006): Environmental variability and the initiation of dispersal: turbulence strongly increases seed release. – Proc. Roy. Soc., B **273**: 751–756.
- SOONS, M. B., R. NATHAN & G. G. KATUL (2004): Human effects on long-distance wind dispersal and colonization by grassland plants. – Ecology **85**(11): 3069-3079.
- STRYKSTRA, R.J., R. M. BEKKER & J. P. BAKKER (1998): Assessment of dispersule availability: its practical use in restoration management. – Acta Bot. Neerl. **47**: 57-70.
- TACKENBERG, O. (2003): Modeling long distance dispersal of plant diaspores by wind. – Ecol. Monogr. **73**: 173-189.
- TRAKHTENBROT, A., R. NATHAN, G. PERRY & D. M. RICHARDSON (2005): The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. – Diversity & Distrib. **11**(2): 173–181.
- VERKAAR, H. J. P. A. (1990): Corridors as a tool for plant species conservation? – In: Bunce, R. G. H. & D. C. Howard (eds.): Species dispersal in agricultural habitats. – London, New York: Belhaven Press.
- WERNER, P. A. (1975): A seed trap for determining patterns of seed distribution in terrestrial plants. – Can. J. Bot. **53**: 810-813.
- WILLSON, M. F. (1993): Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. – Vegetatio **107/108**: 261-280.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Stefan Böger
 Prof. Dr. Werner Nežadal
 Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
 Department Biologie
 Lehrstuhl für Molekulare Pflanzenphysiologie
 Arbeitsgruppe Geobotanik
 Staudtstr. 5
 91058 Erlangen, Germany

Prof. Dr. Anke Jentsch
Helmholtz Zentrum für Umweltforschung UFZ
Permoserstr. 15
04318 Leipzig
und Universität Bayreuth, D-95440 Bayreuth, Germany

Dr. Walter Weiß
Botanischer Garten
der Universität Erlangen-Nürnberg
Loschgestr. 3
91054 Erlangen, Germany

20 Jahre Dauerflächen-Untersuchungen in der Krautschicht eines artenreichen Kalkbuchenwaldes

Hartmut Dierschke, Göttingen

Abstract. 20 years of permanent plot research in the herb layer of a species-rich calcareous beech forest.

In a calcareous beech forest near Göttingen (Germany), a transect consisting of 281 quadrats 10 x 10 m in size was laid out in a large fenced-in area in 1981. Detailed sampling of all quadrats, including percent cover estimates of all species, was carried out sequentially in 1981, 1991 and 2001. The herb layer exhibits dominance structures of individual species, primarily *Allium ursinum*, *Mercurialis perennis* and *Anemone nemorosa*. The distribution of several dominance types and of all species was mapped in each of the three sampling years. A comparison of vegetation maps and the quantitative distribution patterns of selected species shows a strong restructuring of the herb layer over time, in particular a massive increase of *Allium ursinum*, a strong decline of *Mercurialis perennis* and a loss of other species like *Galium odoratum*. Only a few species like *Hedera helix* have increased. The overall floristic balance shows a species turnover with negative tendencies. The causes appear to be rooted in a complex of internal and external factors (global change) that cannot easily be interpreted.

1 Einleitung

In zahlreichen Arbeiten hat sich Fred Daniels mit der Vegetationsdynamik beschäftigt, wobei vor allem seine langzeitigen Untersuchungen auf Dauerflächen zu wertvollen Erkenntnissen geführt haben. Ich freue mich daher, ihm in dieser Festschrift einen kleinen Beitrag zur Dauerflächenforschung widmen zu können. Er fasst langjährige eigene Dauerflächen-Ergebnisse zur kleinräumigen Dynamik in einem Kalkbuchenwald zusammen, die aus einem reichhaltigen Datenmaterial von 20 Jahren ausgewählt worden sind.

2 Das Untersuchungsgebiet

Der untersuchte Buchenbestand liegt im Göttinger Wald, auf einem schwach welligen Muschelkalkplateau östlich von Göttingen (TK 25 4426 Waake, SW-Quadrant; etwa 420 m NN) mit einem subatlantisch-submontanen Klima. Auf den flach- bis mittelgründigen Kalkböden wächst ein dichter, etwa 125–135 Jahre alter Laubwald, der in seiner Optimalphase die typische Hallenwald-Struktur mit Dominanz von *Fagus sylvatica* aufweist (DIERSCHKE & SONG 1982). Er wurde vor etwa 100 Jahren aus der damals üblichen Bewirtschaftung als Mittelwald in Hochwald überführt und ist seit den 1960er Jahren nicht mehr in forstlicher Nutzung (SCHMIDT 2008). Unter der 30–32 m hohen Baumschicht fehlt eine Strauchschicht fast ganz. Am Boden wächst eine für Kalkbuchenwälder typische artenreiche Krautschicht mit einer weithin gleichartigen Grundstruktur. Unterschiede in ihrer Horizontalstruktur gibt es vor allem durch verschiedene Dominanzausbildungen. Syntaxonomisch gehört der gesamte Wald zum *Hordelymo-Fagetum lathyretosum verni* (s. DIERSCHKE 1989a).

3 Methoden

In diesem Buchenwald wurde für ein interdisziplinäres Ökosystem-Forschungsprojekt 1980 eine etwa 12 ha große Fläche eingezäunt und im 10 x 10 m-Raster dauerhaft ausgepflockt. Ein fast 3 ha großer West-Ost-Transekt mit 8 Quadratreihen blieb für die ungestörte Vegetationsentwicklung („Tabu-Bereich“) reserviert. Die 281 Quadrate des Transektes wurden 1981, 1991 und 2001 in je drei Durchgängen entsprechend ihrer phänologischen Entwicklung untersucht. Aus einem umfangreicheren Untersuchungsprogramm (s. DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2003) werden hier nur einige Ergebnisse der pflanzensoziologischen Feinaufnahme und Kartierung der Krautschicht dargestellt.

In den Quadraten wurden alle Gefäßpflanzen (Nomenklatur nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998) mit Prozentschätzung des Deckungsgrades erfasst und ihre Verteilung für jedes Jahr in je einer quantitativen Rasterkarte ausgewertet. Für die Vegetationskartierung wurden nach dem Vorherrschen einzelner Pflanzenarten Dominanztypen (DT) unterschieden (s. auch DIERSCHKE & SONG 1982), in denen eine Art über 50 %, oft sogar über 75 % Deckung erreicht und andere Arten deutlich zurücktreten oder fehlen. Außerdem ergaben sich Mischtypen, wo zwei Dominanten eng miteinander verbunden sind oder sich kleinflächig abwechseln. Kartiert wurden DT von *Allium ursinum*, *Mercurialis perennis*, *Anemone nemorosa* und *Aconitum vulparia*, außerdem die Mischtypen mit *Allium-Mercurialis* (1981, 1991) und *Allium-Anemone* (2001). Zur Bilanzierung von Vegetationsveränderungen wurden die Quadrate einzelner DT ausgezählt, Quadrate mit zwei DT bzw. einem Mischtyp je zur Hälfte angerechnet.

Die Ergebnisse beruhen auf Untersuchungen des Verfassers sowie auf Daten aus zwei Diplomarbeiten (BRÜNN 1992, RUDOLPH 2002). Weitere Auswertungen erfolgten bereits in DIERSCHKE (1989b, 2003, 2004, 2005b, 2006), DIERSCHKE & BRÜNN (1993), DIERSCHKE & SONG (1982). In der Diskussion wird auf vorhergehende Arbeiten zurückgegriffen und zusätzlich einige neue Literatur herangezogen.

4 Ergebnisse

Schon bei der ersten Erfassung der Vegetation 1980/81 im größeren Gebiet (DIERSCHKE & SONG 1982) fielen verschiedene Dominanzstrukturen der Krautschicht besonders auf. Mit ihnen konnte eine relativ genaue Vegetationskartierung im 10 x 10 m-Raster durchgeführt werden. – Die drei Vegetationskarten im Abstand von 10 Jahren (s. DIERSCHKE 2004, 2006) zeigen 1981 zwei auffällige größere Bereiche mit *Allium ursinum*-Dominanz, außerdem auch teilweise großflächig den *Mercurialis perennis*-DT, dazwischen oft den Mischtyp. Eher kleinflächig ist der *Anemone*-DT eingestreut, in dem im Gegensatz zu den anderen *Allium* bzw. *Mercurialis* stark zurücktreten oder fehlen. Eine Besonderheit ist ein Dominanzfleck aus *Aconitum vulparia*. – Zehn Jahre später ist dieses Grundmuster zwar noch erhalten, aber mit deutlichen Verschiebungen der Kartierungseinheiten (s. auch DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Der *Allium*-DT hat vor allem auf Kosten des *Allium-Mercurialis*-DT zugenommen, der reine *Mercurialis*-DT ist reduziert und löst sich teilweise in kleinere Inseln auf. Durch den starken Rückgang von *Mercurialis perennis* (auch außerhalb des Transektes) erlangt *Anemone nemorosa* physiognomisch mehr Gewicht und bildet auf größeren Flächen ihren eigenen DT. Die kleine *Aconitum*-

Insel hält sich stabil. – 2001 hat sich die erkennbare Tendenz verstärkt. *Allium ursinum* dominiert jetzt alleine in großen Bereichen. *Mercurialis perennis* ist weithin ganz verschwunden. Als neue Kartierungseinheit zeigt sich ein *Allium-Anemone*-Mischtyp, der große Teile des ehemaligen *Allium-Mercurialis*-MT einnimmt; auch der reine *Anemone*-DT hat sich erweitert. Der *Aconitum*-DT erscheint weiterhin stabil mit leichter Ausbreitungstendenz.

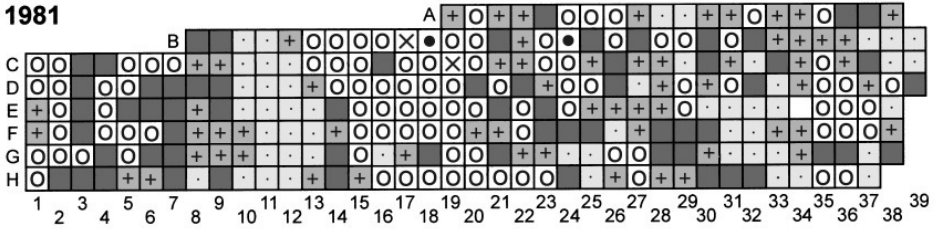
Durch Auszählen der Quadrate einzelner Typen lassen sich die Ergebnisse wie folgt zusammenfassen: Der *Allium*-DT hat kontinuierlich von 26,3 % über 43,8 % auf 61,5 % der Transektfläche zugenommen. Der Anteil aller Quadrate, in denen *Allium ursinum* überhaupt vorkommt, ist aber nur von 70,4 % auf 76,5 % gestiegen, d. h. der Bärlauch hat seine Gesamtfläche im Transekt wenig erweitert, aber viele kleine Lücken innerhalb schon vorher besetzter Quadrate durch Nahausbreitung ausgefüllt. Der *Mercurialis*-DT ist fast ganz verschwunden (24,5 / 10,6 / 2,5 %) und vom *Allium*-DT, oft auch vom *Anemone*-DT (4,4 / 16,0 / 19,6 %) ersetzt worden. Der *Aconitum*-DT blieb fast konstant (0,7 / 1,1 / 1,4 %).

Als Beispiel für recht konstantes Verhalten über 20 Jahre zeigt Abbildung 1 die Verteilung von *Anemone nemorosa* (oft mit auffälligem weißen Blühaspekt im April). Die Quadrate mit besonders niedriger Deckung (bis 2 %) sind meist solche des *Allium*-DT (Abb. 2), 1981 auch solche des *Mercurialis*-DT (Abb. 3). Beide Dominanten reduzieren also die Wuchskraft von *Anemone*. 1981 und 2001 sind alle 281 Quadrate besetzt, 1991 nur 280. Die Zahl der Quadrate mit Deckungsgraden bis 10 % liegt bei 169 bis 187, mit Deckungsgraden von über 10 bis 25 % bei 89 bis 92. Der mittlere Deckungsgrad, bezogen auf alle besetzten Quadrate, beträgt 11,3 %–13,0 %. Ähnliche Konstanz über 20 Jahre bei weiter Verbreitung zeigen *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Hordelymus europaeus* und *Lamium galeobdolon*, mit leichter Schwankung auch *Cardamine bulbifera*, *Melica uniflora* und *Polygonatum verticillatum*.

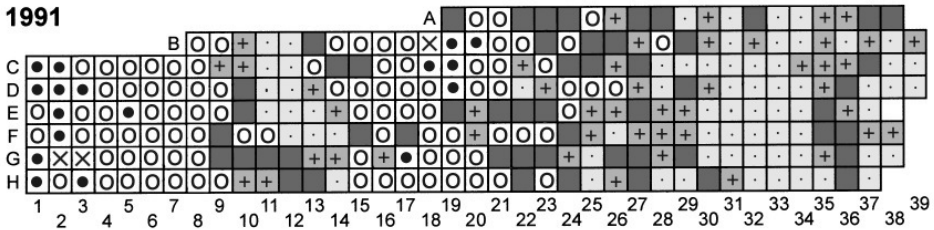
Abbildung 2 zeigt für *Allium ursinum* sowohl die Zunahme des Deckungsgrades in großen Bereichen (Verdichtung des Bestandes) als auch die Wanderung nach Westen (links). Die Zahl der Quadrate erhöhte sich von 255 über 256 auf 267. Der mittlere Deckungsgrad aller *Allium*-Quadrate stieg von 41,4 % auf 69,4 %, die Zahl der Quadrate mit Deckungen über 75 % nahm von 68 auf 137 zu. 1981 gab es noch 26 Quadrate ohne *Allium*, 2001 nur noch 14. Vor allem nach Westen konnte sich der Bärlauch, wenn auch vorerst nur mit geringer Deckung, in 20 Jahren bis zu 40 m ausbreiten bzw. diese Entfernung überspringen. Bereiche mit *Allium*-Dominanz sind im Frühjahr zeitig durch dessen frischgrüne Blatteppiche und im Mai durch einen auffälligen weißen Blühaspekt erkennbar, während die im Sommer pflanzenarmen Flächen eher durch das Braun der Laubaufgabe auffallen. Als weitere Arten mit Zunahme konnten nur noch *Arum maculatum* (von 263 auf 281 Quadrate), *Dryopteris carthusiana* (63 / 114), *D. filix-mas* (208 / 229) und *Hedera helix* (s. u.) erfasst werden.

Anemone nemorosa

1981



1991



2001

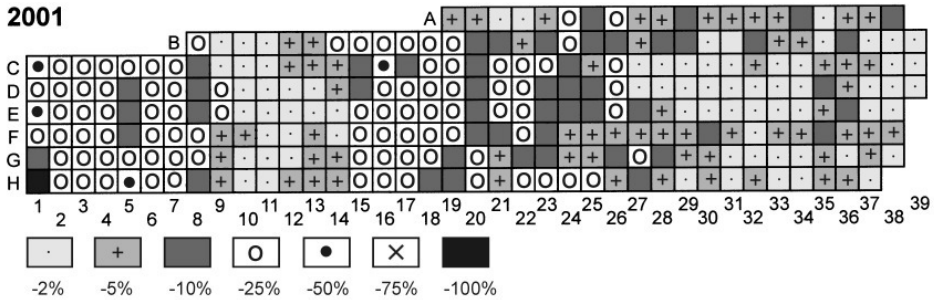


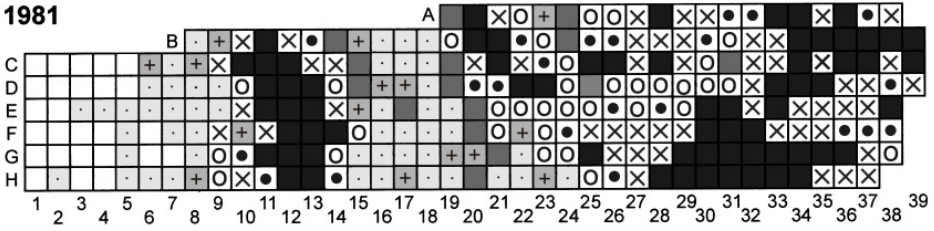
Abb. 1: Verteilung und Deckungsgrad von *Anemone nemorosa* 1981 / 1991 / 2001.

Fig. 1: Distribution and coverage of *Anemone nemorosa* 1981 / 1991 / 2001.

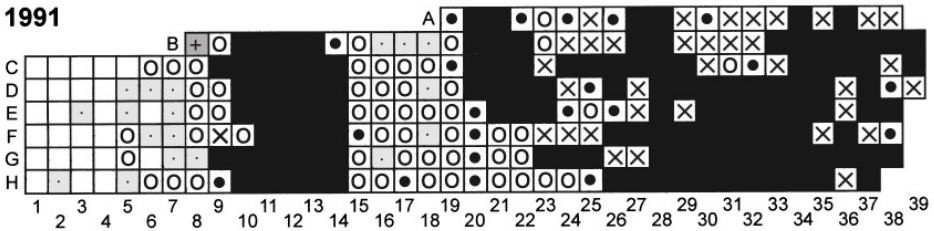
Ganz gegenläufig verhält sich *Mercurialis perennis* (Abb. 3), der 1981 teilweise dichte, über den Sommer dunkelgrüne Bestände bildete. Die Zahl besetzter Quadrate nahm von 252 über 247 auf 137 ab, der mittlere Deckungsgrad von 32,1 % auf nur noch 4,4 %. 1981 gab es 49 Quadrate mit über 50 % Deckung von *Mercurialis*, 2001 nur noch eins. Bis auf den östlichen Randbereich des Transektes (rechts) konnte das Bingelkraut 1981 fast überall mit dem Bärlauch mithalten; 2001 erreichte er nur noch ganz im Westen vereinzelt etwas höhere Deckung, wo *Allium ursinum* noch nicht stärker oder gar nicht vertreten war (Abb. 2).

Allium ursinum

1981



1991



2001

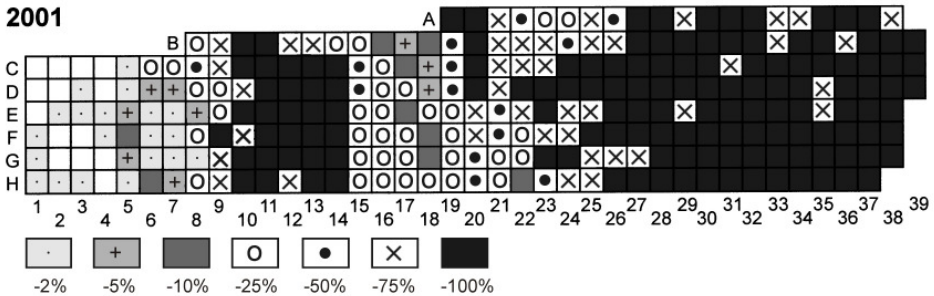


Abb. 2: Verteilung und Deckungsgrad von *Allium ursinum* 1981 / 1991 / 2001.

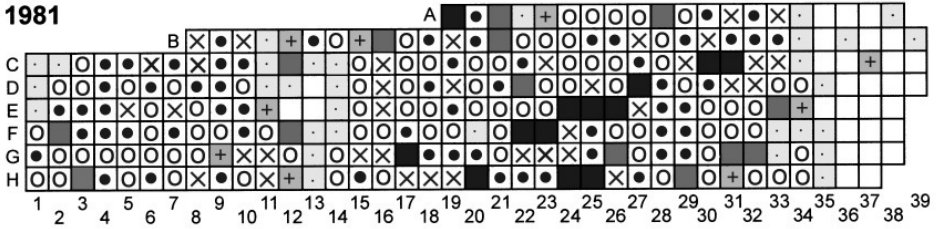
Fig. 2: Distribution and coverage of *Allium ursinum* 1981 / 1991 / 2001.

Neben *Mercurialis perennis* gibt es zahlreiche weitere Arten, die von 1981 bis 2001 deutlich abgenommen haben. Hierzu gehört *Galium odoratum* (Abb. 4). 1981 war der Waldmeister, ähnlich wie die Anemonen, in fast allen (271 von 281) Quadraten vertreten (mittlere Deckung 6,9 %). In den ersten 10 Jahren waren die Veränderungen gering (1991: 258 Quadrate, 4,5 %). Damals bildete der Waldmeister, auch außerhalb des Transektes, weithin auf den bärlaucharmen oder -freien Flächen im Mai einen eigenen weißen Blühaspekt, der später fast ganz fehlte. In den letzten Jahren zeigten sich nämlich weithin starke Einbußen. 2001 kommt *Galium odoratum* nur noch in 155 Quadraten mit 1,1 % mittlerer Deckung vor. Die stärkste Abnahme erfolgte zunächst (bis 1991) in den Kernbereichen des *Allium*-DT, danach überall. Ähnliche Abnahmen über 20 Jahre zeigen z. B. *Carex sylvatica* (168 / 49 Quadrate), *Oxalis acetosella* (236 / 193), *Primula elatior* (219 / 110), *Ranunculus auricomus* (139 / 32) und *Vicia sepium* (130 / 34); fast verschwunden sind *Euphorbia amygdaloides* (111 / 23), *Phyteuma spicatum* (140 / 1) und *Viola reichenbachiana* (174 / 15). Abgenommen bei geringerer Verbreitung haben u. a.

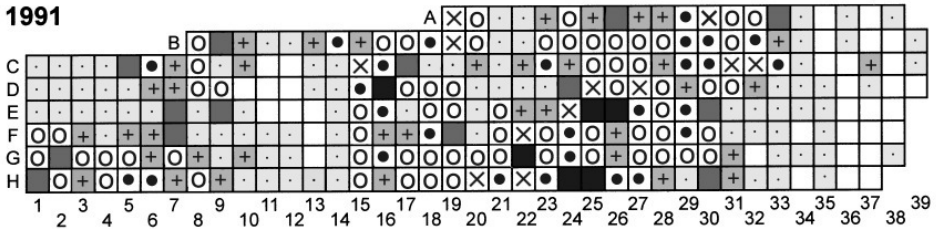
Athyrium filix-femina (53 / 12), *Corydalis cava* (31 / 15), *Dactylis polygama* (61 / 16), *Deschampsia cespitosa* (63 / 47), *Lathyrus vernus* (113 / 94), *Lilium martagon* (32 / 20), *Polygonatum multiflorum* (95 / 44), *Pulmonaria obscura* (27 / 12), *Stachys sylvatica* (42 / 16) und *Stellaria holostea* (27 / 12). 14 allerdings nur vereinzelt vorkommende Arten von 1981 waren 2001 ganz verschwunden, z. B. *Brachypodium sylvaticum* (19 / 0), *Campanula trachelium* (29 / 0) und *Scrophularia nodosa* (8 / 0).

Mercurialis perennis

1981



1991



2001

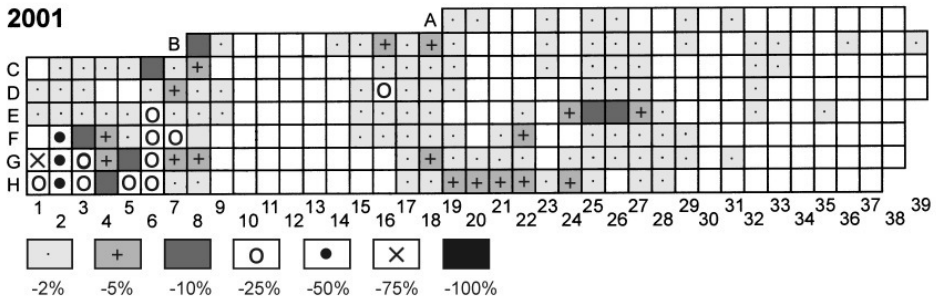
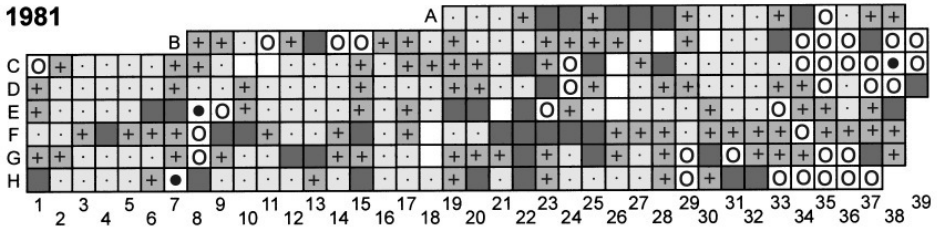


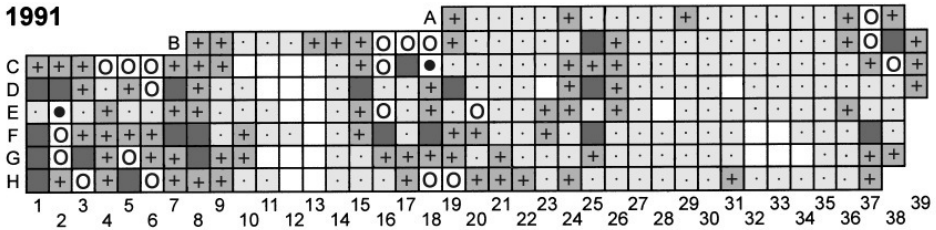
Abb. 3: Verteilung und Deckungsgrad von *Mercurialis perennis* 1981 / 1991 / 2001.
 Fig. 3: Distribution and coverage of *Mercurialis perennis* 1981 / 1991 / 2001.

Galium odoratum

1981



1991



2001

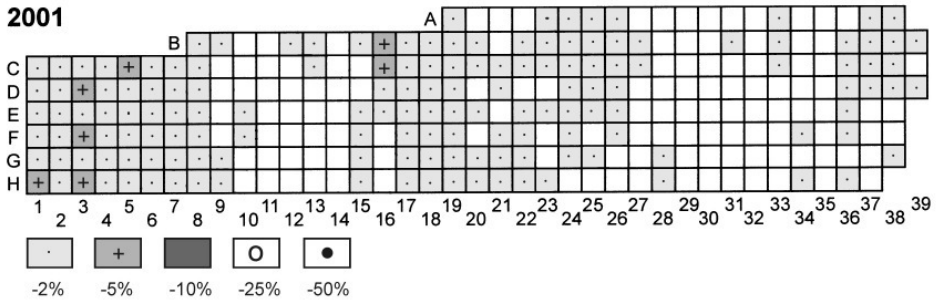


Abb. 4: Verteilung und Deckungsgrad von *Galium odoratum* 1981 /1991 / 2001.

Fig. 4: Distribution and coverage of *Galium odoratum* 1981 /1991 / 2001.

Abschließend soll noch auf das aktuelle Verhalten von *Hedera helix* (Abb. 5) hingewiesen werden. Seit Anfang der 1990er Jahre breitet sich der Efeu im Bereich um Göttingen allgemein stärker aus (DIERSCHKE 2005a). Früher war er vorwiegend auf die Krautschicht beschränkt, seit einigen Jahren klettert er zunehmend in die Höhe. Diese Tendenz ist auch im Untersuchungsgebiet gut zu erkennen. Im Transekt kam *Hedera* 1981 nur in 52 Quadraten mit 0,5 % mittlerer Deckung vor. Er breitete sich dann über 70 auf 82 Quadrate aus und verdichtete seine Bestände bis zu 25 %, im Mittel auf 6,8 %. Außerhalb des Transektes bildet der Efeu heute teilweise dichte Teppiche von bis über 75 % Deckung und klettert an vielen Buchenstämmen empor (DIERSCHKE 2005b).

Hedera helix

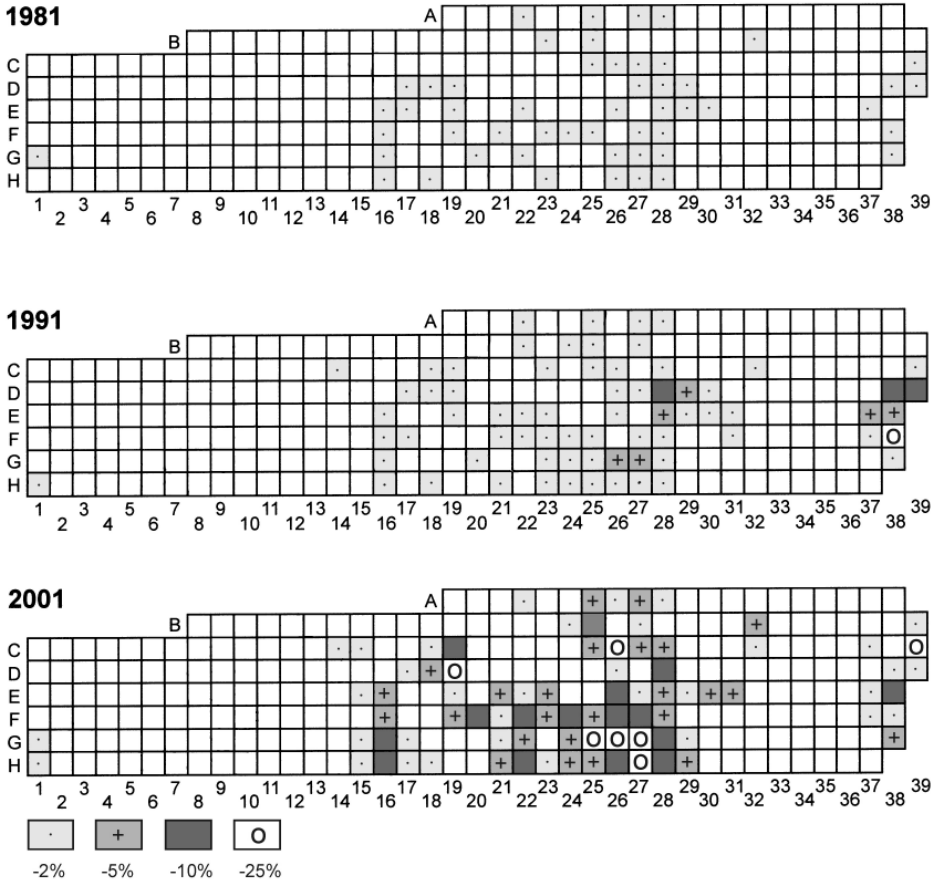


Abb. 5: Verteilung und Deckungsgrad von *Hedera helix* 1981 / 1991 / 2001.
 Fig. 5: Distribution and coverage of *Hedera helix* 1981 / 1991 / 2001.

Die floristische Bilanz des Transektes über 20 Jahre ergibt insgesamt auch bei reiner Betrachtung der Präsenz aller krautigen Arten eine negative Tendenz der Biodiversität (für 1981 / 1991 s. auch DIERSCHKE & BRÜNN 1993). 1981 gab es im Transekt 59 Arten, 1991 nur noch 56 und 2001 47 Arten. Daraus ergibt sich eine Rate des Artenwechsels innerhalb von je 10 Jahren von 22,0 bzw. 23,2 % bei allgemein negativer Tendenz.

5 Diskussion

Ausgewachsene Laubwälder in ihrer Optimalphase, wie der hier beschriebene Kalkbuchenwald, gelten als recht stabile Ökosysteme. Da sich hier die Artenzusammensetzung über längere Zeit vermutlich kaum stärker ändert, werden solche Bestände bevorzugt für Vegetationsaufnahmen für syntaxonomische Zwecke herangezogen. Dass

eine solche floristische Konstanz nicht immer gegeben ist, vielleicht sogar eher eine Ausnahme darstellt, zeigen die Ergebnisse des dargestellten Transektes mit einer größeren raum-zeitlichen Vielfalt. Diese ist allerdings nur auf unterem Gesellschaftsniveau von Dominanztypen und bei kleinräumiger floristischer Auflösung erkennbar. Auf etwas höherer Systemebene gehören alle Quadrate immer noch zum *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, wenn auch teilweise zu anderen Varianten. Insgesamt kann eine feinfloristische Dynamik (Mikroskala) bei großflächiger noch relativ gleichartigen Verhältnissen (Mesoskala) festgestellt werden (s. auch DIERSCHKE 2003). Ursachen sind vor allem in einem vielschichtigen Faktorenkomplex zu suchen, der nach FISCHER (2008) als „Global Change“ zusammengefasst werden kann, wobei Veränderungen von und durch Klima, Stoffeinträge (auch erhöhtem CO₂-Gehalt der Luft) und Management zu berücksichtigen sind. Zusätzlich darf nicht vergessen werden, dass der Waldbestand seit 1980 eingezäunt und somit (weitgehend) vor Wildverbiss verschont geblieben ist. Dies zeigt sich z. B. auch in zunehmendem Jungwuchs der Bäume (DIERSCHKE 2005b), der aber nur in Kronenlücken vereinzelt Anfänge einer Strauchschicht bildet.

Fast alle im Transekt vorkommenden Arten gehören nach SCHMIDT et al. (2003) zu den typischen Waldpflanzen (K 1.1). Ihre Lichtzeigerwerte (ELLENBERG et al. 1992) liegen meist bei 2–4, was hohe Schattenverträglichkeit bedeutet. Es handelt sich bei dem Transekt demnach um einen dichten, ungestörten Buchenwald. Zu seinen Arten mit hoher Konstanz gehören vor allem solche, die als typische Pflanzen „historisch alter Wälder“ angesehen werden (WULF 2003, WULF et al. 2002). Es sind also Arten, die unterschiedliche anthropogene Waldveränderungen über lange Zeit ausgehalten haben bzw. sich nach Störungen rasch (oft vegetativ) wieder regenerieren konnten und können. So betonen auch M. & W. Schmidt (2007) die hohe Resilienz solcher Wälder, wo z. B. schattenverträgliche Waldpflanzen wie *Allium ursinum*, *Hordelymus europaeus*, *Lamium galeobdolon* und *Mercurialis perennis* selbst Sturmkatastrophen mit zeitweilig starker Bestandesauflichtung gut aushalten. Es ist aber schwierig, die Ergebnisse in einem für das Lebensalter von Wäldern eher noch zu kurzen Zeitraum von 20 Jahren als Sukzession oder doch nur Fluktuation zu deuten. Nur einiges soll hier zusammenfassend, vor allem unter Berücksichtigung aktueller Arbeiten, kurz erörtert werden (weitere Literatur in den zitierten Arbeiten).

Die Ausbreitung von *Allium ursinum* wurde in jüngster Zeit in verschiedenen Gebieten Mitteleuropas beobachtet (DIERSCHKE 2004, 2006). Neu zu erwähnen sind hier die Arbeiten von BÜCKING & KOPPISCH (2005) und BÖHLING (2007, 2008), aus dem eigenen Gebiet von SCHMIDT (2008). Eine breite Palette von Ursachen wird diskutiert. Wichtig erscheinen vor allem Veränderungen im Bestandesklima in Richtung gemäßigt schattig-feuchter Bedingungen durch ein dichteres Kronendach, unterstützt noch von allgemeiner Klimaerwärmung (z. B. Verlängerung der Frühjahrsphase), also eine Tendenz zu stärker ozeanischen Bedingungen. So ist es sicher kein Zufall, dass sich gerade Arten mit ozeanischer Gesamtverbreitung, hier neben *Allium ursinum* auch *Hedera helix*, in den beiden letzten Jahrzehnten deutlich ausgebreitet haben. Im eigenen Transekt hat sich langfristig vermutlich auch der Übergang vom ehemaligen (lichteren) Mittelwald zum heutigen (dichteren) Hochwald sowie die fehlende Bewirtschaftung der letzten Jahrzehnte für den Bärlauch langfristig positiv ausgewirkt. Dass dieser sich auch in Bereichen mit tieferem Sommerschatten gut entwickelt, haben schon DIERSCHKE & BRÜNN (1993) gezeigt. Die mittlere Deckung der Baumschicht nahm im Transekt von anfangs

unter 80 auf fast 90 % zu (SCHMIDT 2008); auch eine lockere Strauchschicht ist entstanden. Der Bärlauch gehört zwar zu den Frühlingsgrünen, erreicht aber seine optimale Entwicklung und Blütezeit erst zu Beginn der vollen Belaubungsphase der Gehölze, ist von zunehmender Beschattung also etwas stärker betroffen als die meisten anderen Frühlingsgeophyten. – Auch der oft erörterte Nährstofffaktor, vor allem eine Eutrophierung durch Stickstoffeinträge, muss in Betracht gezogen werden. Hierfür spricht z. B. auch die Ausdehnung der *Corydalis cava*-Ausbildung mit mehreren Stickstoffzeigern in einem Eichen-Hainbuchenwald in deutlicher Korrelation zu Stickstoffeinträgen (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2007). Außerdem sind Nährstoff- (und CO₂-)Versorgung über verbessertes Wachstum der Bäume mit zunehmender Beschattung rückgekoppelt.

Dagegen scheint die starke Abnahme von *Mercurialis perennis* eher eine Besonderheit der Wälder um Göttingen zu sein, wo die Art vor allem durch Pilzbefall und wohl auch durch trockene Sommer geschwächt ist (DIERSCHKE 2004, 2006, M. & W. SCHMIDT 2007, SCHMIDT 2008). – MICHEL & MAHN (1998) beschreiben dagegen aus einem anderen Gebiet eine deutliche Ausbreitung von *Mercurialis*, wofür wiederum Stickstoffeinträge verantwortlich gemacht werden (s. auch BÖHLING 2007). Ob die Abnahme im Transekt ein Grund für die *Allium*-Ausbreitung ist, oder (wahrscheinlicher) der Bärlauch eher das Binkelkraut verdrängt, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Ergebnisse aus einem eigenen Kleintransekt im Grenzbereich eines *Allium*- und eines *Mercurialis*-Dominanzbestandes ergaben seit 1982 ein fluktuierend antagonistisches Verhalten beider Arten, in den letzten Jahren (ab 1997) eher einen allgemeinen Rückgang des geschwächten Binkelkrautes zu Gunsten des Bärlauchs (DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2003). BÖHLING (2007) beschreibt (auch ohne erkennbare Konkurrenten) eine Fluktuation von *Mercurialis*, vermutlich durch Einflüsse von Trockenjahren. TREMP (1996) stellte in einem Konkurrenzversuch dagegen ein Gleichgewicht von *Allium* und *Mercurialis* fest.

In guten Jahren bildet *Allium ursinum* ein dichtes Blätterdach mit teilweise 100 % Deckung und einem Blattflächenindex von bis zu 2,7 (EGGERT 1985). Selbst die darunter und dazwischen aushaltenden Pflanzen anderer Arten zeigen oft deutlich reduzierte Vitalität oder werden ganz verdrängt. So ist die Ausbreitung des *Allium*-DT sicher ein Grund für die Abnahme zahlreicher anderer Arten im Transekt. Da etliche Arten aber auch anderswo zurückgegangen sind, muss es weitere Ursachen geben. Aus verschiedenen Arbeiten (M. & W. SCHMIDT 2007 u. a.) ist bekannt, dass aus der forstlichen Nutzung genommene Waldreservate artenärmer sind als benachbarte Wirtschaftswälder. Auf basenärmeren Standorten ist dieses Phänomen von alten Buchenwäldern gegenüber Wirtschaftswäldern noch deutlicher (DENNER & SCHMIDT 2008). Auch hier wird der Hauptgrund in der stärkeren Beschattung gesehen, die auch im Transekt zu vermuten ist (z. B. Lichtmessungen bei DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Allerdings handelt es sich in den Waldreservaten oft eher um das Fehlen nur Halbschatten ertragender Störungs- und Verlichtungszeiger, während im Transekt auch echte Waldpflanzen abgenommen haben. Etwas häufiger wurden bezeichnender Weise nur einige schattenverträgliche Waldfarne. Sehr ähnlich sind die Ergebnisse zehnjähriger Dauerflächenuntersuchungen im nicht weit entfernten Naturwaldreservat Hünstollen (M. & W. SCHMIDT 2007). Zugenommen haben dort die Deckung von Baum- und Strauchschicht, während die Krautschicht nach Deckung und Artenzahl abgenommen hat. – Eine umgekehrte Entwicklung lässt sich

nach stärkeren Auflichtungen durch Sturmwurf oder Durchforstung (BÖHLING 2007) oder durch Wiederaufnahme der Mittelwaldbewirtschaftung (STEGMANN & SCHMIDT 2005) verfolgen. Zusammenfassend kommt also dem Lichtfaktor eine entscheidende Bedeutung für die Biodiversität der Waldbodenflora zu (s. auch SCHMIDT 2008), teilweise eng verknüpft mit anderen Faktoren in einem schwer durchschaubaren Faktorenkomplex. – Die deutliche Zunahme von *Hedera helix* lässt sich wiederum auf ein diverses Gefüge von Einflussgrößen zurückführen und wurde bereits an anderen Orten diskutiert (DIERSCHKE 2005a/b).

Abschließend erhebt sich die Frage, wie die Ergebnisse unseres Transektes hinsichtlich des Wald- und Naturschutzes einzustufen sind; gilt doch Biodiversitätsabnahme meist als etwas Negatives. In der Optimalphase eines Buchenwaldes gehen aber relative Artenarmut mit hoher Naturnähe überein. Langfristig gesehen ist dies ja nur *eine* Phase in einem dynamischen Waldzyklus, in dessen weiteren Phasen durch Zerfall und Neuaufbau der Baumschicht mehr Freiräume (Licht) für andere Arten bestehen (z. B. OHEIMB et al. 2007). Bei genügend großen Schutzflächen wird es irgendwann auch zu einem Nebeneinander verschiedener Phasen kommen, was die Biodiversität im Ökosystem (wieder) erhöht. Schon deshalb hat das detaillierte, langzeitige Biomonitoring auf Dauerflächen große Bedeutung. Der Transekt, in dem wohl (fast) einmalig flächendeckend detaillierte Daten erhoben worden sind, bietet hierfür gute Voraussetzungen. Die vor 27 Jahren begonnenen Untersuchungen sind eigentlich erst ein Anfang; sie sollten unbedingt fortgeführt werden.

6 Literatur

- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., T. KUDERNATSCH, J. PFADENHAUER, M. KIRCHNER, G. JAKOBI & A. FISCHER (2007): Long-term effects of nitrogen deposition on vegetation in a deciduous forest near Munich, Germany. – *Appl. Veg. Sci.* **10**: 399-406.
- BÖHLING, N. (2007): Dauerflächenbeobachtung im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“: Regeneriert sich die Artenvielfalt der Waldbodenvegetation nach einer erneuten Durchforstung und Sturmschäden? – *Carolinea* **65**: 163-177.
- BÖHLING, N. (2008): Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“ 1978 / 2007. – *Tuexenia* **28**: 41-49.
- BRÜNN, S. (1992): Kleinräumige Vegetations- und Standortsdifferenzierung in einem Kalkbuchenwald. – Diplomarbeit Syst.-Geobot. Institut, Univ. Göttingen.
- BÜCKING, W. & D. KOPPISCH (2005): Flora und Vegetation des Bannwaldes „Bechtaler Wald“. – *Waldschutzgebiete Baden-Württ.* **8**: 51-68.
- DENNER, M. & P. A. SCHMIDT (2008): Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus von Kiefernforsten zu Buchenmischwäldern in der Dübener Heide auf die Bodenvegetation. – *Tuexenia* **28**: 51-84.
- DIERSCHKE, H. (1989a): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **1**: 107-147.
- DIERSCHKE, H. (1989b): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 131-143.
- DIERSCHKE, H. (2003): Pflanzendiversität im Göttinger Kalkbuchenwald in Raum und Zeit. – *Kleine Senckenberg-Reihe* **45**: 137-146.
- DIERSCHKE, H. (2004): Kleinräumige Dynamik in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. Ergebnisse von 20-jährigen Dauerflächen (1981–2001). – *Forst & Holz* **59**(9): 433-435.
- DIERSCHKE, H. (2005a): Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera*

- helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. – *Hoppea* **66**: 187-206.
- DIERSCHKE, H. (2005b): Laurophyllisation – auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **17**: 151-168.
- DIERSCHKE, H. (2006): Long-term dynamics in the herb layer of a calcareous beech forest: investigations of permanent plots 1981–2001. – *Polish Bot. Stud.* **22**: 165-172.
- DIERSCHKE, H. & S. BRÜNN (1993): Raum-zeitliche Variabilität der Vegetation eines Kalkbuchenwaldes. – Untersuchungen auf Dauerflächen 1981–1991. – *Scripta Geobot.* **20**: 105-151.
- DIERSCHKE, H. & Y. SONG (1982): Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes (*Melico-Fagetum*, Subass.-Gruppe von *Lathyrus vernus*). – In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern. – *Ber. Int. Symp. Int. Vereinigung Vegetationsk. Rinteln 1981*. – Cramer, Vaduz: 513-539.
- EGGERT, A. (1985): Zur Ökologie der Krautvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. – Diss. Univ. Göttingen.
- FISCHER, A. (2008): Langfristige Umsetzung der FFH-Richtlinie im Lichte globaler Änderungen. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **20** (im Druck).
- MICHEL, S. & E. G. MAHN (1998): Untersuchungen zur Entwicklung der Waldvegetation des Hakels (nordöstliches Harzvorland). – *Hercynia* **31**(1): 65-102.
- OHEIMB, G. VON, A. FRIEDEL, A. BARTSCH & W. HÄRDTLE (2007): The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. – *Pl. Ecol.* **191**: 47-65.
- RUDOLPH, D. (2002): Räumliche Vielfalt und zeitliche Variabilität in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen. – Diplomarbeit Syst.-Geobot. Institut, Univ. Göttingen.
- SCHMIDT, M., J. EWALD, A. FISCHER, G. VON OHEIMB, W.-U. KRIEBITZSCH, W. SCHMIDT & H. ELLENBERG (2003): Liste der in Deutschland typischen Waldgefässpflanzen. – *Mitt. Bundesforschungsanst. Forst-Holzw. Hamburg* **212**: 1-34 + Anhang.
- SCHMIDT, M. & W. SCHMIDT (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – *Forstarchiv* **78**: 205-214.
- SCHMIDT, W. (2008): 1.5 Vegetation. – In: BRUMME, R. & P. K. KHANNA (eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Results from site specific long-term studies. – *Ecol. Studies* (eingereicht).
- STEGMANN, F. & W. SCHMIDT (2005): Der Northeimer Mittelwald – Wald- und vegetationskundliche Untersuchungen zu einem Naturschutzprojekt. – *Göttinger Naturk. Schriften* **6**: 141-158.
- TREMP, M. (1996): Beiträge zur Biologie von *Allium ursinum* (Bärlauch) und *Allium victorialis* (Allermannsharnisch). – Zürich.
- WISSKIRCHEN, R. & H. HAEUPLER (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- WULF, M. (2003): Preference of plant species for woodlands with different habitat continuities. – *Flora* **198**(6): 444-460.
- WULF, M., A. ULRICH & B. ZIEGENHAGEN (2002): Vegetationsökologische und molekular-genetische Untersuchungen an Indikatorpflanzen für historisch alte Waldstandorte – Ein interdisziplinärer Ansatz in der Biodiversitätsforschung auf Landschaftsebene. – *Treffpunkt Biol. Vielfalt* **2**: 99-104.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Hartmut Dierschke
 Abteilung für Vegetationsanalyse und Phytodiversität
 Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften
 Untere Karspüle 2
 37073 Göttingen
 Germany

Mögliche Auswirkungen eines anthropogenen Klimawandels auf Pflanzengesellschaften und -arten in Schleswig-Holstein

Klaus Dierssen, Aiko Huckauf & Michael Breuer, Kiel

Abstract. Against the background of global climate change scenarios, the potential impact on Schleswig-Holstein's biotopes, flora and vegetation as well as options for landscape development and nature conservation are discussed. For the area a warmer climate and more irregular precipitation are expected. The discussion is based on a floristic database of vascular plant distributions and indicator species of phytocoenoses. Migration of plant species has been observed, but mostly of hemerophilous or neophytic species along traffic routes, not yet of rare species into cooler oceanic or Nordic areas. Change in land use, not climate change, remains the driving force of floristic changes. Rare plants in Schleswig-Holstein are typical of nutrient-poor habitats, are usually photophytic and express CSR or S strategy with poor dispersal potential. Former agricultural areas are too rich in nutrients and consequently not suitable for most of these species. Actual Hotspots of diversity will thus remain in existing nature reserves. In Schleswig-Holstein, hot spots of plant species richness and rare species are concentrated in few, usually meso- to oligohemerobic vegetation types within the classes *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea*, *Koelerio-Corynephoretea*, *Quercu-Fagetea* and *Scheuchzerio-Caricetea*. However, a high α -diversity and occurrence of rare species are not always correlated. Considering climate change and CO₂-reduction, it seems advisable to afforest abandoned former agricultural sites, never to cultivate peaty soils, and to continue the maintenance of nature reserves by biomass removal.

1 Einführung

Schleswig-Holstein ist wie die übrigen Bundesländer Deutschlands eine anthropogene Kulturlandschaft. Als ein wesentliches naturschutzpolitisches Ziel gilt es, den aktuellen Bestand an Arten und Lebensräumen nachhaltig zu sichern. International ist diese regionale Aufgabe in die Umsetzung der Biodiversitätskonvention eingebunden. Sowohl die Intensivierung der Landnutzung als auch überregionale Veränderungen der Umweltbedingungen wie etwa globale Klimaveränderungen wirken dem entgegen.

Biodiversität umfasst die Summe der Arten, Ökosysteme und der intraspezifischen genetischen Vielfalt innerhalb von Populationen in Bezugsräumen unterschiedlicher Größe. Wissenschaftlich abgesicherte konkrete Aussagen zur Artendichte an Standorten, in Regionen und global sind auf der Basis seriöser Abschätzungen aufgrund der mangelnden Informationen über die Dichte und Veränderung der Schutzgüter weder derzeit möglich noch künftig zu erwarten.

Menschliche Eingriffe haben Landschaften verändert, artenreiche ‚Hotspots‘ oder ‚Reliktstandorte‘ voneinander isoliert und die Einwanderung von Neobiota aus ihren biogeographischen Ursprungsgebieten möglich gemacht (EARN et al. 2000). Zugleich haben

Landnutzungen unterschiedlicher Intensität und Immissionen verschiedenartiger Stoffgruppen Ökosysteme in einer Tragweite verändert, an die zahlreiche Organismengruppen evolutiv nicht oder unzureichend angepasst sind (u. a. MOONEY & HOBBS 2000). Die negativen Effekte von Nutzungsintensivierungen, Habitatfragmentierungen und globalen Klimaveränderungen auf die Artenvielfalt dürften sich gegenseitig verstärken. Vor diesem Hintergrund ist es weder möglich noch sinnvoll, die Veränderungen in und von Ökosystemen auf ‚eine entscheidende‘ Ursache zu reduzieren.

Im Folgenden soll erörtert werden,

- 1) in welchem Umfang sich zu erwartende globale Klimaänderungen regional in Schleswig-Holstein auf Flora, Vegetation und ihre Lebensräume auswirken dürften,
- 2) ob und in welchem Umfang dadurch Ziele des Naturschutzes tangiert werden sowie
- 3) welche Strategien daraus aus naturwissenschaftlicher Sicht abgeleitet werden sollten.

2 Globaler Klimawandel und Klimamodelle

Unter Klimaforschern besteht weitgehend Konsens über einen globalen Klimawandel als Folge der seit etwa 1850 deutlich ansteigenden Konzentration von CO₂ gegenüber den seit Jahrtausenden weitgehend stabilen Werten um 280 ppm auf inzwischen 380 ppm. Dies gilt auch für die Annahme einer im wesentlichen anthropogenen Ursache dieses Anstiegs infolge der zunehmenden Nutzung fossiler Brennstoffe, des Abholzens von Wäldern, des Torfabbaus sowie der Entwässerung von Moorstandorten als organogenen Kohlenstoffsenken.

CO₂ ist klimawirksam, weil es den Strahlungshaushalt der Erde und damit die oberflächennahen Temperaturen verändert. Der Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration wird daher für die im 20. Jahrhundert beobachtete Erwärmung der unteren Atmosphärenschichten – global um etwa 0,74 °C, in Deutschland um etwa 1 °C – verantwortlich gemacht. Elf der vergangenen zwölf Jahre (1995 bis 2006) zählen zu den zwölf wärmsten Jahren in der Geschichte weltweiter Durchschnittstemperaturerfassung (IPCC 2007b). Bei Annahme plausibler Szenarien für die künftigen Emissionen unter Berücksichtigung verbleibender Unsicherheiten in der Berechenbarkeit des Klimasystems rechnet das IPCC (2007a) in seinem jüngsten Bericht mit einem globalen Temperaturanstieg von 1,8 bis 4,0 °C bis zum Jahr 2100.

Die mittlere globale Temperatur ist lediglich eine berechnete Größe. Global variiert das Klima entsprechend einem Temperaturgradienten mit fallenden Lufttemperaturen vom Äquator zu den Polen, einem Ozeanitätsgefälle von ‚ozeanischen‘ Regionen mit einem vergleichsweise ausgeglichenen Verlauf der mittleren Monatstemperaturen innerhalb eines Jahres zu ‚kontinentalen‘ mit stärker ausgeprägten Unterschieden in den Monatsmitteltemperaturen zwischen Sommer und Winter sowie einem Höhenstufengefälle mit abfallenden Jahresmitteltemperaturen von den Tieflagen der ‚planaren‘ bis zu der ‚alpinen‘ beziehungsweise ‚nivalen‘ Stufe von Gebirgen.

Regional kann der prognostizierte Klimawandel stark schwanken. Dies hängt ab von komplexen und schwer berechenbaren Prozessen der atmosphärischen und ozeanischen Zirkulationen. So können sich beispielsweise die Zugbahnen von Tiefdruckgebieten wandeln und damit zu beträchtlich veränderten Temperaturen und Niederschlägen führen. Regionale Aussagen sind folglich mit größeren Unsicherheiten belastet als globale, Szenarien über Niederschläge und deren jahreszeitliche Verteilung unsicherer als solche über Temperaturen, zumal die auslösenden Veränderungen keineswegs linear verlaufen müssen.

Reale und potenzielle Signale des Klimawandels sind unter anderem ein globaler Gletscherschwund, der Rückgang des arktischen Meereseises, das Tauen des Permafrostes vorwiegend in der arktischen Zone, ein Tauen der Eisschilde in der Antarktis und in Grönland, ein globaler Anstieg des Meeresspiegels (u. a. CAZENAVE & NEREM 2004) sowie potenzielle Veränderungen der Meeresströmungen und Wetterextreme. Aktuelle Schätzungen des globalen Meeresspiegelanstiegs bis zum Jahr 2300 bei einer globalen Erwärmung von 3 °C bewegen sich zwischen 2,7 und 5,1 m (RAHMSTORF & SCHELLNHUBER 2007). Das Risiko der Änderung von Meeresströmungen und deren Auswirkungen (z. B. BRYDEN et al. 2005, ZICKFELD et al. 2007) lässt sich derzeit nicht eindeutig abschätzen. Für extreme Wetterlagen wie eine Zunahme extremer Niederschlagsereignisse in mittleren Breiten (u. a. Oderflut 1997, Elbeflut 2002) oder Hitzeperioden (Sommer 2003) lassen sich keine eindeutig monokausalen Ursachen ausmachen. Vermutet wird jedoch, dass sich die Wahrscheinlichkeit derartiger Extremereignisse durch die globale anthropogene Erwärmung vergrößern könnte (BECKER & GRÜNWARD 2003, STOTT et al. 2004).

3 Szenarien zur Veränderung von Arealen bei Arten und Vegetationstypen

Die ersten Hinweise auf anthropogene Klimaveränderungen und entsprechende Modelle bauen auf dem physikalisch unumstrittenen Treibhauseffekt auf; die ersten daraus entwickelten globalen Zirkulationsmodelle (GCM) zeigten eine sukzessive höhere Auflösung einschließlich einer stärkeren Abbildung regionaler Effekte. Die Biosphäre blieb bislang unzureichend integriert und spielt auch in moderneren Modellen vielfach noch eine untergeordnete Rolle (RAHMSTORF & SCHELLNHUBER 2007). Alle Entwicklungsszenarien verfolgen prinzipiell den Ansatz, das Verhaltensmuster von Artengruppen zu identifizieren. In diesem Zusammenhang ist es aufschlussreich, das Wandermuster von Pflanzenarten zu analysieren. Erdgeschichtlich haben klimatische Veränderungen in der Vergangenheit Ökosysteme tief greifend verändert und dadurch beträchtliche Aussterberaten bei Arten und Populationen zur Folge gehabt oder Wanderbewegungen ausgelöst. Aus der postglazialen Erwärmung abgeleitete Wanderungen von Arten lehren jedoch, dass die interglazialen und nacheiszeitlichen Wanderungen von Pflanzen keine eindeutigen Muster erkennen lassen: häufig decken sich die Artensammensetzungen in ‚Wanderphasen‘ nicht mit solchen ‚metastabiler‘ Klimax-Gesellschaften (u. a. OVERPECK et al. 1991).

Lokal, regional oder weltweit ausgestorben sind vor allem kleine Populationen wenig

anpassungsfähiger, konkurrenzschwacher und standörtlich wie regional eng eingensichtiger Arten. Wanderbewegungen werden demgegenüber eher von konkurrenzstarken und ausbreitungsfreudigen, tendenziell eher ubiquitären Arten vollzogen. Die in jüngerer Zeit oft belegte Verschiebung der maximalen Höhengrenze von Arten ist dabei nicht allein als Folge rezenter Klimaerwärmung zu sehen, sondern zugleich auch Indiz einer nicht abgeschlossenen Rückwanderung und Wiederbesiedlung hochgelegener Standorte nach der ‚Kleinen Eiszeit‘ (u. a. KAMMER et al. 2007). Auf solche Höhengradienten reagieren Tier- und Pflanzenarten und die von ihnen aufgebauten Gilden und Lebensgemeinschaften indirekt. Legt man mittlere Distanzen zugrunde, so ist der Höhenstufengradient besonders deutlich. Ein Höhenstufenunterschied von etwa 1000 m in der gemäßigten (temperaten) Zone wirkt sich klimatisch (Länge der Vegetationsperiode, Vegetationszusammensetzung) ähnlich aus wie ein horizontaler Temperaturgradient auf einer Distanz von etwa 15 Breitengraden, entsprechend 1650 km (KÖRNER 2002).

Bei weitgehend übereinstimmenden regionalen Lufttemperaturen kann das vegetationswirksame Mikroklima je nach Exposition und Inklination in der temperaten Region kleinräumig um 50 °C und mehr schwanken, wie in einschlägigen Lehrbüchern hervorgehoben wird (u. a. STOUTJESDIJK in SITTE et al. 2002). Im jahreszeitlichen Verlauf äußert sich dies deutlich im Wasser-, Temperatur- und Strahlungshaushalt und wirkt sich damit auf Vegetation und Fauna aus. Darüber hinaus wirken in biologischen Systemen Meso- und Mikroklimaunterschiede auf unterschiedliche Organismengruppen verschieden. So kann eine Temperaturerhöhung, aber auch eine Veränderung der Bestandsstruktur beispielsweise das Diapause- und Fraßverhalten von Tieren wie etwa Schnecken beträchtlich verschieben und auf diese Weise in Pflanzenbeständen Konkurrenzverhältnisse und Artenzusammensetzung nachhaltig verändern – bis zur vollständigen Auslöschung empfindlicher ‚Wirtsarten‘ (u. a. GAUSLAA 2004, SILLIMAN et al. 2005, FRÖBERG et al. 2006, GAUSLAA et al. 2006). Solche biotischen Interaktionen lassen sich in ihrer Komplexität schwer vorhersehen und entziehen sich somit einer einfachen Risikoanalyse oder Modellierung.

Die Daten des normierten, meteorologischen Netzes lassen sich also aus den genannten Gründen nur mit Vorsicht auf vegetationswirksame Mikroklima-Gradienten übertragen. Generell wird die Abschätzung potenzieller regionaler Entwicklungen dadurch erschwert, dass unter Naturwissenschaftlern zwar Konsens über das Faktum der globalen CO₂-Zunahme besteht, eine Modellierung der diversen Rückkopplungsmechanismen auf regionaler Ebene aber derzeit noch mit erheblichen Unsicherheiten behaftet ist.

Nicht minder komplex sind die biotischen Systeme. Sie interagieren in Kulturlandschaften stark mit der ökonomischen Entwicklung als treibender Kraft auf unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Skalen (EEA 1999, BARKMAN et al. 2008).

Die Schnittstelle zwischen regionaler Klimaentwicklung und den Rückkopplungen mit Flora und Vegetation lässt sich deswegen schwer definieren, weil 1) die Reaktionen von Einzelpflanzen, Populationen und Vegetationstypen in Wechselbeziehung stehen mit den Mikroklimagradienten, die sich nicht direkt aus den Zeitreihenanalysen meteorologischer Stationen erschließen lassen, und weil 2) eine höhere atmosphärische CO₂-Konzentration neben der vermuteten Klimawirksamkeit zugleich auch direkten Einfluss auf die Photosyntheseleistung und damit das unterschiedliche Wachstum von Arten inner-

halb von Pflanzengemeinschaften hat – bei sich potenziell neu einstellenden Gleichgewichten, für die es noch keine Erfahrungswerte gibt.

4 Mögliche Veränderungen der Biodiversität

Weltweit werden derzeit beträchtliche Risiken für aus klimatischen Gründen besonders sensible Lebensräume und Ökosysteme diskutiert: Korallenriffe, tropische Hochlandwälder, Trockenlandschaften Südafrikas, Ökosysteme alpiner Lagen sowie arktische Lebensräume (u. a. HARE 2005). Für weitergehende Analysen ist ein Monitoring auf Artebene unerlässlich. Im Detail sind jedoch die Toleranzen der betroffenen Arten in diesen und weiteren Lebensräumen für eine differenzierte Risikoanalyse häufig unzulänglich bekannt und auch künftig kaum befriedigend zu prognostizieren. Aus Einzelbeobachtungen lassen sich bei Systemen, die durch viele Faktorenkomplexe gesteuert werden, kaum generalisierende Schlüsse ableiten. Metaanalysen aus größeren Räumen stehen bislang weitgehend aus (ROOT et al. 2003).

In stark agrarisch genutzten Landschaften ist die allgemeine Eutrophierung weiterhin der wesentliche Faktor für den Rückgang gefährdeter und seltener, oft oligotropher und konkurrenzschwacher Arten. Diese bleiben vielfach in kleinen Populationen auf ebenfalls kleine Reservate beschränkt und zeigen meist eine geringe Ausbreitungsfähigkeit – bei den allgemein ‚sessilen‘ Pflanzenarten noch ausgeprägter als bei wanderfähigeren Tiergruppen. Demgegenüber werden ohnehin häufige und ausbreitungsfähige Arten nährstoffreicher, standörtlich wenig extremer und vom Menschen stark veränderter Standorte gefördert. Vor diesem Hintergrund ist der sich abzeichnende, anthropogen ausgelöste Klimawandel nur eine – wiewohl wichtige – zusätzliche Belastung für gefährdete Sippen, ihre Populationen und ihre Lebensräume.

5 Regionale Befunde und Empfehlungen

5.1 Allgemeine Anmerkungen

Die makroklimatische Temperatur-Entwicklung in Schleswig-Holstein seit 1951 (Abb. 1) zeigt ab 1989 einen deutlichen Anstieg der mittleren jährlichen Lufttemperatur um über 1 °C (Abb. 2). Die bisher vorliegenden klimatologischen Szenarien sprechen dafür, dass es in Schleswig-Holstein auch künftig wärmere Vegetationsperioden mit einer ungleichmäßigeren Niederschlagsverteilung geben dürfte. Demzufolge wird der hydrologische Gradient vor allem in reliefreicheren Gebieten wie dem Östlichen Hügelland größer werden, und auch die Strukturdiversität als eine wesentliche Voraussetzung für eine höhere Artenvielfalt dürfte ansteigen.

Eine umfassende Analyse der potenziellen Folgen einer globalen Erwärmung bezüglich der künftigen Entwicklung von Flora und Vegetation in Schleswig-Holstein unter Berücksichtigung der aktuellen Landnutzung und ihrer Intensität sprengt den Rahmen der vorliegenden Arbeit bei weitem. Daher werden im Folgenden die möglichen Auswirkungen lediglich skizziert und hieraus Empfehlungen für eine Landnutzungs- und Naturschutzplanung abgeleitet.

Mittlere Lufttemperaturen in SH 1951 - 2006

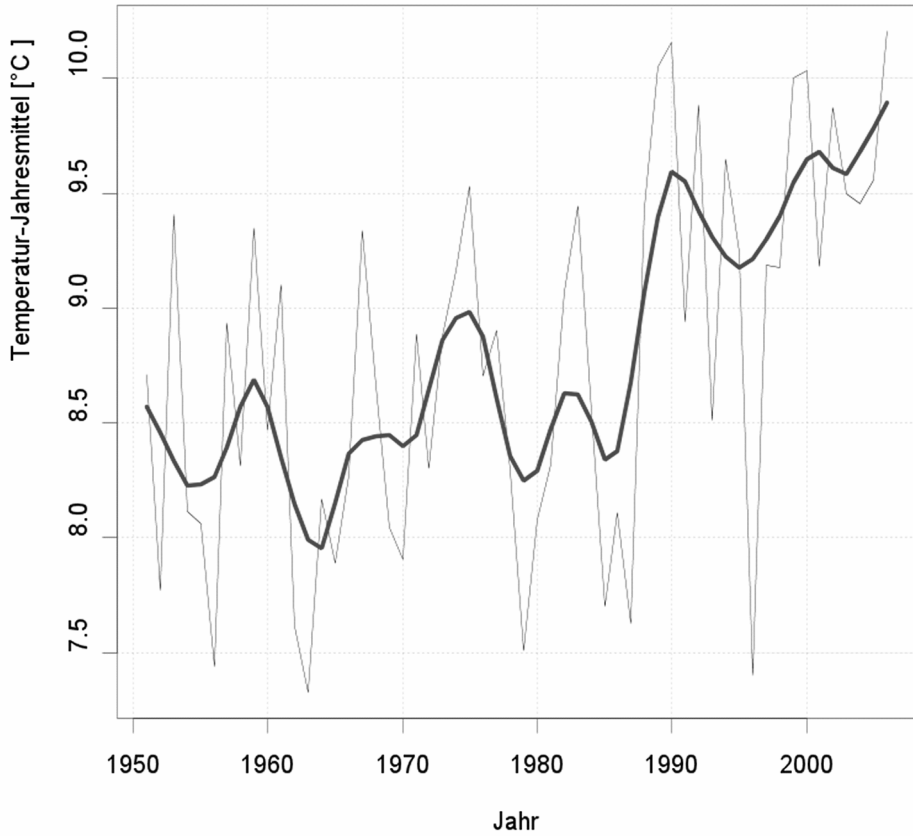


Abb. 1: Temperaturentwicklung in Schleswig-Holstein seit 1951. dünn = Jahresmittelwerte, fett = Lowess-Glättung (Datenquelle: DWD 2007).

Fig. 1: Annual mean air temperatures in Schleswig-Holstein between 1951 and 2006. Thin line = Annual mean temperatures, thick line = Lowess smoothing (Source: DWD 2007).

Monatstemperaturen in SH vor und nach dem Klimasprung

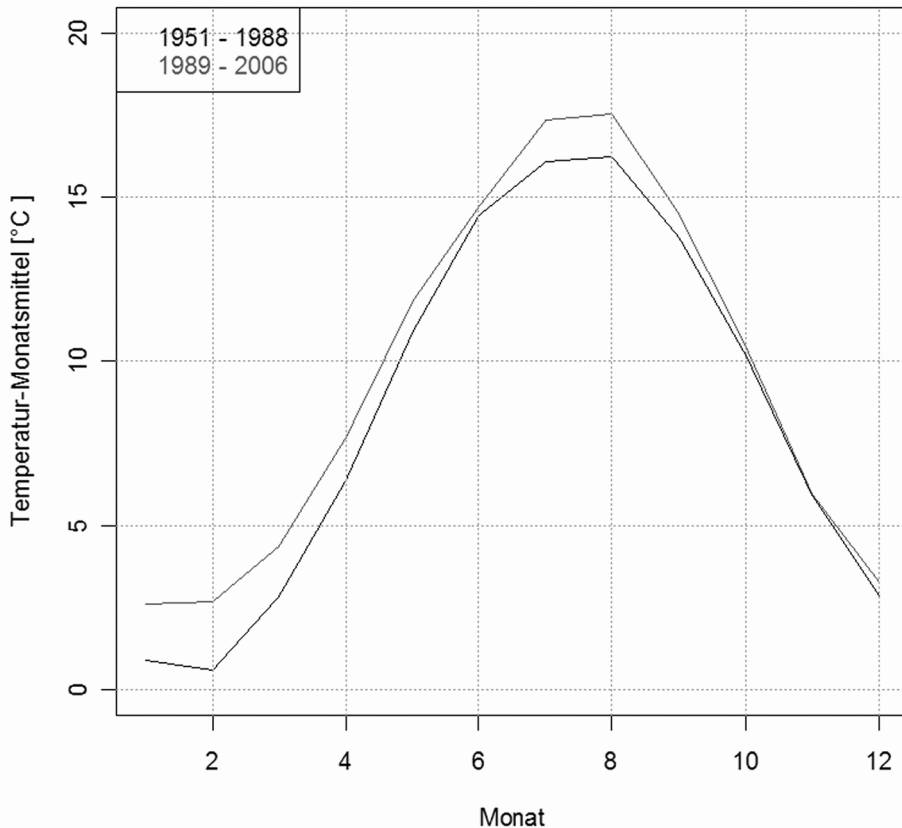


Abb. 2: Monatsmittel der Lufttemperaturen in Schleswig-Holstein vor 1988 (dunklere Kurve) und nach dem Abb. 1 zu entnehmenden Temperatursprung (hellere Kurve). Die Differenzen sind in den ersten vier Monaten und in den Sommermonaten Juli und August am größten (>1 °C).

Fig. 2: Monthly mean air temperatures in Schleswig-Holstein before 1988 (darker curve) and after the temperature jump illustrated in Fig. 1 (lighter curve). The differences are most pronounced within the first four months of the year and in the summer months July and August (>1 °C).

Die biologischen Befunde fußen auf älteren und laufenden Kartierungen der Flora und Vegetation Schleswig-Holsteins unter Berücksichtigung der überregionalen Verbreitung ausgewählter Schlüsselarten (mit Arealgrenzen in oder in der Nähe von Schleswig-Holstein) und der Einschätzung der Verbreitung und potenziellen Veränderung von Vegetationstypen. Flächenbilanzen beispielsweise zum Rückgang ausgewählter Vegetationstypen ließen sich bei der vorliegenden Datenlage nicht erstellen. Auf der Ebene pflanzensoziologischer Klassen wurden jedoch erste grobe Einschätzungen über Veränderungen bei sich wandelnden klimatischen und vor allem nutzungsbedingten Randbedingungen gegeben.

Die Bedeutung einer primär klimainduzierten Veränderung von Flora und Vegetation im Bearbeitungsgebiet wird von den Bearbeitern auf der Basis der aktuell vorliegenden floristischen und vegetationskundlichen Daten gegenüber anderen treibenden Kräften in der Landschaftsentwicklung wie etwa einer weiterhin merklich steigenden Eutrophierung derzeit als nachrangig eingeschätzt. Für das Verhalten von Arten und Vegetationstypen wurden hierbei so weitgehend wie möglich regionale Ökosystemanalysen und Kartierungen aus unterschiedlichen Zeitabschnitten zugrunde gelegt.

Die Arbeit mit Vegetationstypen wurde einer Betrachtung von Lebensraumtypen (Biotoptypen) vorgezogen, weil sie beispielsweise für ein Monitoring von Dauerflächen über konkrete Veränderungen von Pflanzenbeständen eindeutigere Aussagen für Veränderungen zulässt und weil das regionale ‚Auflösungsvermögen‘ der Datensätze sich anhand der Vergleiche so genannter Vegetationsaufnahmen dem jeweiligen Bearbeitungsziel entsprechend verfeinern lässt.

Regionale Verbreitungsmuster und -grenzen von Arten können unabhängig von aktuellen Klimagradienten auch historische und vor allem nutzungsgeschichtliche Ursachen haben. Vor diesem Hintergrund dürfte das gegenwärtige vegetationswirksame Makroklima-Gefälle in Schleswig-Holstein von Süden nach Norden zu vernachlässigen sein. Lokal macht sich in Ballungsgebieten wie Hamburg ein Mesoklimagefälle vom Stadtkern zu den peripheren Räumen bemerkbar. Das regionale W-O-Gefälle (subozeanisches versus subkontinentales Klima in Schleswig-Holstein) wurde in der Vergangenheit vielfach unter floristisch-vegetationsgeographischem Aspekt akzentuiert (u. a. PIONTKOWSKI 1970). Es spiegelt sich jedoch nur vergleichsweise schwach im Verbreitungsmuster ausgewählter Pflanzen- und Tierarten. Nach Auffassung der Bearbeiter deckt sich dieser Gradient in den meisten Fällen überzeugender mit den edaphischen Unterschieden bezüglich der Florenzzusammensetzung zwischen Marsch, Altmoräne, Sandergeest und Östlichem Hügelland.

5.2 Hinweise auf Arealverschiebungen ausgewählter Arten als mögliche Folge klimatischer sowie nutzungsbedingter Veränderungen

Die floristischen Unterschiede in einzelnen Naturräumen sind in erster Linie ein Ausdruck unterschiedlicher standörtlicher Bedingungen wie Bodenentwicklung, Hydrologie, aber auch der Geschichte der Landnutzung. Dies spiegelt sich unter anderem im Indikatorwert der Arten für wesentliche Standort- und Bodenfaktoren.

Die treibenden Kräfte für Verschiebungen in der floristischen Zusammensetzung der Kartierungsflächen in intensiv bewirtschafteten Kulturlandschaften sind Nutzungsveränderungen – sei es in Form von Nutzungsintensivierung oder in Form einer Nutzungsaufgabe.

Die Verbreitungsgebiete häufigerer Arten werden durch die standörtlichen Unterschiede in der Region im allgemeinen besser abgebildet als durch die eher schwach entwickelten mesoklimatischen Gradienten innerhalb Schleswig-Holsteins.

Seltenheit bei Gefäßpflanzen ist mit den folgenden Eigenschaften korreliert: Licht-

bedürftigkeit, kein zusätzlicher Wachstumsschub bei Düngung (bei Eutrophierungen tendenziell unterdrückt), vielfach standörtlich eng eingemischt (CSR- und S-Strategen nach GRIME 2001) und mit geringem Ausbreitungspotenzial. Auf diese Weise charakterisierte Arten sind in Roten Listen anteilig überrepräsentiert. Mit wachsender Flächengröße steigt erwartungsgemäß der Anteil seltenerer Arten. Kleinere Populationen zeichnen sich durch eine geringere Fitness aus; dies äußert sich unter anderem auch in einem abgeschwächten Ausbreitungspotenzial. Konkurrenzkräftige Arten eutropher Standorte mit starker Steigerung der Wuchseistung bei wachsendem Nährstoffangebot haben dagegen vielfach ein hohes Ausbreitungspotenzial und sind in Roten Listen eher unterrepräsentiert (u. a. DIERSSEN 2006).

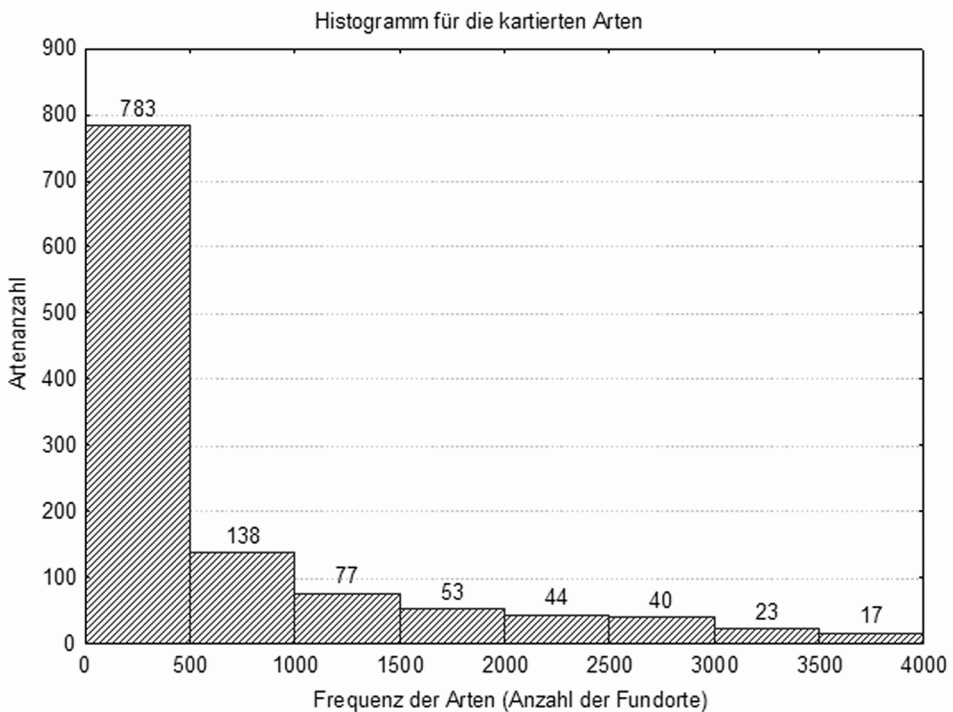


Abb. 3: Einem kleinen Anteil in ganz Schleswig-Holstein verbreiteter Gefäßpflanzen steht ein hoher Anteil seltenerer Arten gegenüber. Datenbasis: 1175 Sippen (Breuer, ined.). Nicht erfasst, weil im Atlas von RAABE (1987) nicht in Verbreitungskarten ausgewiesen, sind etwa 120 allgemein verbreitete, euryöke Arten.

Fig. 3: A small share of common vascular plants that are widespread throughout Schleswig-Holstein is contrasted with a large share of rare species. Data base: 1175 groups (Breuer, ined.). Not included are appr. 120 widespread, euryoecious species for which there are no distribution maps in the atlas compiled by RAABE (1987).

Wanderbewegungen von Pflanzenarten sind an zahlreichen Einzelbeobachtungen plausibel belegt. Wanderungen von seltenen Arten in kühlere westliche oder nördliche Gebiete sind jedoch eher unwahrscheinlich im Vergleich zur Ausbreitung hemerophiler und neophytischer Arten etwa entlang von Verkehrswegen. Damit sind und bleiben die aktuellen ‚Hotspots‘ der Artenvielfalt und der seltenen Arten trotz mancher Einschrän-

kungen und zum Teil aufwendiger Pflegemaßnahmen weiterhin die oftmals kleinen und alten Naturschutzgebiete als ‚Relikte‘ einer Landnutzung auf niedrigerem trophischen Niveau. Folglich ist es sinnvoll, sich weiterhin und verstärkt auf eine angemessene Bewirtschaftung und ein sorgfältiges Erfolgsmonitoring solcher Gebiete zu konzentrieren.

Im Vergleich zu oligo- und mesohemeroben Standorten zeigen bisherige Untersuchungen an Ausgleichsflächen (Abschnitt III LNatschG) deutlich, dass aus der landwirtschaftlichen Nutzung entlassene Flächen im allgemeinen eine so hohe Nährstoffverfügbarkeit haben, dass konkurrenzschwache Arten (CSR-Strategen nach GRIME, op. cit.) an solchen Standorten auch längerfristig kaum ein Entwicklungspotenzial haben. Selbst landwirtschaftliche Grenzertragsstandorte sind aufgrund ihrer hohen Belastung mit Nährstoffen weitgehend ungeeignet für einen nachhaltigen Artenschutz. Somit bleibt die vorherrschende Landnutzung (oder Nutzungsauffassung/Brache) und deren Intensität und Dauer weiterhin der entscheidende Faktor für den Rückgang gefährdeter Arten. Besonders für kleine Populationen seltenerer Arten könnte sich außerdem die Zunahme sommerlichen Trockenstresses in wachsendem Maße als zusätzlicher Risikofaktor erweisen.

5.3 Anmerkungen zur Veränderung von Vegetations- und Biotoptypen als Folge eines Nutzungs- und Klimawandels

Der botanische Artenreichtum sowie die Zentren seltener Arten konzentrieren sich auf vergleichsweise wenige Vegetationstypen – fast durchweg solche oligo- und mesotropher Standorte, die für eher schwach oder kaum vom Menschen beeinflusste Systeme kennzeichnend sind: oligo- und mesohemerobe Vegetationstypen der Klassen *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea* und *Koelerio-Corynephoretea* sowie *Quercu-Fagetea* und *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*. Eine Reihe seltener Arten einschließlich solcher, für die Schleswig-Holstein eine besondere Verantwortung trägt (MIERWALD & ROMAHN 2006), sind dabei nicht durchweg an Vegetationstypen mit hohen potenziellen Artenzahlen gebunden. Einige weit und großflächig verbreitete Vegetationstypen (*Polygono-Poetea annuae*, *Artemisietea vulgaris*, *Agropyretea repentis*, *Epilobietea angustifolii*) sind demgegenüber für den Arten- und Lebensgemeinschaftsschutz von eher nachrangiger Bedeutung. Schließlich enthalten einige Klassen zwar eine Reihe potenziell gefährdeter Arten, aber nur in einem Teil der betroffenen Vegetationstypen oder nur in einzelnen Beständen; ihre ‚Qualität‘ bezüglich seltener und gefährdeter Arten ist somit unterschiedlich, etwa in den Klassen *Stellarietea mediae*, *Molinio-Arrhenatheretea* oder *Quercu-Fagetea*. In solchen Fällen ist deswegen eine zugleich einheitliche wie einfache Bewertungsmatrix nach dem Schema „in Bezug auf einen Klimawandel bedroht, nicht bedroht oder indifferent“ weder bei Arten noch Vegetationstypen sinnvoll. Zu groß sind bei den nach dem LNatschG unterschiedenen Schutzobjekten (z. B. Brüchern, Staudenfluren, Gewässerschutzstreifen) die Qualitätssprünge auf der Objektebene. In solchen Fällen sind detaillierte regionale Vergleiche und eine entsprechende Auswahl der jeweils hochwertigsten Flächen erforderlich. Vielmehr sollten stufenweise differenziertere Konzepte entwickelt werden, die beispielsweise regionale qualitative Merkmale wie den Grad des menschlichen Einflusses (‚Hemerobie‘-Stufen), den Anteil gefährdeter Arten und das Restitutionspotenzial eines Standortes in eine nachvollziehbare qualitative Beurteilung einbeziehen. Die Aussagen zu den voraussicht-

lichen Auswirkungen eines Klimawandels konzentrieren sich in diesem Zusammenhang stark auf die potenziellen Veränderungen des zukünftigen Wasserhaushaltes eines Lebensraumes. Umweltschutz (Ressourcenschutz) und Lebensgemeinschaftsschutz sind dabei eng verzahnt. Beispielhaft sei dies an Moorstandorten erörtert. Diese durch das klimawandelbedingte Absinken der Wasserstände akut gefährdeten Lebensräume sind unter fachlichem Aspekt in mehrfacher Hinsicht von erheblichem Wert:

Arten- und Biotopschutz

Die Biozönosen von Mooren, vor allem von basenreichen Niedermooren, zeichnen sich aus durch einen hohen Artenreichtum mit beträchtlichen Anteilen standortspezifischer, konkurrenzschwacher, seltener Sippen mit teilweise stark isolierten Vorkommen. Von der Warte des Arten- und Biotopschutzes sind diese Systeme daher besonders schutzwürdig.

Ökosystemfunktionen

Durch Stoffbindung im Torfsubstrat haben Moore puffernde und filternde Wirkung, da in ihnen Einträge aus der Umgebung zusammen mit dem sie transportierenden Wasser zurückgehalten werden. Dabei wird beispielsweise das in landwirtschaftlich genutzten Regionen oft problematische Nitrat durch die Aufnahme in die Pflanzen oder durch Denitrifikation dem Wasserkreislauf entzogen.

Klimaschutz

Unter geeigneten hydrologischen Bedingungen weisen Moore eine positive Stoffbilanz auf: Sie fungieren u. a. als Kohlenstoff-Senken und haben damit einen im Sinne des Klimaschutzes positiven Effekt auf die atmosphärische CO₂-Konzentration.

Daraus folgt, dass sich selbst für ‚degradierte‘ und schwer oder nicht restituierbare Torfstandorte in bodenkundlichem Sinne künftig solche landwirtschaftlichen Nutzungen verbieten, welche die Ökosystem- und Klimaschutzfunktionen einschränken. Dies gilt selbst dann, wenn diese Flächen nicht den Schutz im naturschutzrechtlichen (biologischen) Sinne genießen.

5.4 Offene Probleme und Anregungen für den Naturschutz

Vor dem Hintergrund der erwarteten klimatischen Veränderungen stehen gleichermaßen Überlegungen zur Effektivität der aktuellen ökonomischen wie ökologischen Steuerungsinstrumente in Schutzgebieten zur Disposition. Einige Beispiele aus dem Bereich der ökologischen Planung sind:

Wie lassen sich aus den Karten unzerschnittener Räume und der Biotopverbundsysteme gemeinsame Konzepte ableiten, mit deren Hilfe Arten- und Biozönosenschutz-Maßnahmen effektiver umgesetzt werden können? Fördern wir nur oder überwiegend die Ausbreitung ohnehin expansiver, hemerophiler Arten?

Welche Bedeutung für den Artenschutz kommt bei klimatischen Veränderungen Ausgleichsflächen der naturschutzrechtlichen Eingriffsregelung zu, wenn diese sich als ‚Sukzessionsflächen‘ auf ehemaligen Ackerstandorten zu nitrophytischen Staudenfluren entwickeln? Fördern wir dort nur oder überwiegend hemerophile Ubiquisten?

Es wird angeregt, solche Flächen möglichst mit standortgemäßen, heimischen Gehölzarten aufzuforsten, die im Rahmen der Eingriffsregelung anfallen und solche Standorte betreffen, die aufgrund der Intensität der landwirtschaftlichen Vornutzung keine Ausmagerung und damit auch keine spontane Ansiedlung oligo-hemerober Arten erwarten lassen. Langfristig wirksame Kohlenstoffspeicher wie Gehölze sind kurzfristigeren wie Gräsern vorzuziehen (vgl. WOFSKI et al. 1993).

Wir schlagen ferner vor, an Standorten mit Torfen und Torferden nach Möglichkeit oberflächennahe Grundwasserstände einzustellen, auf jeden Fall aber zur Reduktion einer CO₂-Ausgasung auf eine ackerbauliche Nutzung zu verzichten.

Restitutions- und Pflegemaßnahmen (u. a. Mahd, Entfernung von Gehölzen) in Schutzgebieten bleiben eine wesentliche Aufgabe für die Bewahrung der selteneren Arten auch und gerade vor dem Hintergrund sich wandelnder klimatischer Verhältnisse. Deswegen regen wir die Entwicklung von Konzepten an, nach denen die bei diesen Maßnahmen anfallende Biomasse – zum Beispiel durch die Nutzung als Energiequelle – kostengünstig und umweltverträglich verwendet werden kann.

6 Literatur

- BARKMAN, J., H. P. BLUME, U. IRMLER, W. KLUGE, W. KUTSCH, H. RECK, E.-W. REICHE, W. WINDHORST & K. DIERSSEN (2008): Ecosystem research and sustainable land use management. – In: FRÄNZLE, O., L. KAPPEN, H.-P. BLUME & K. DIERSSEN (eds.): Ecosystem Organization of a Complex Landscape. Long-Term Research in the Bornhöved Lake District, Germany. – Ecol. Studies **202**: 319-344.
- BECKER, A. & U. GRÜNWALD (2003): Flood risk in central Europe. – Science **300**: 1099.
- BRYDEN, H. L., H. R. LONGWORTH & S. A. CUNNINGHAM (2005): Slowing of the Atlantic meridional overturning circulation at 25°N. – Nature **438**: 655-657.
- CAZENAVE A., & R. S. NEREM (2004): Present-day sea level change: observations and causes. Rev. Geophys. **42** (3): RG3001.
- DIERSSEN, K. (2006): Indicating botanical diversity – structural and functional aspects based on case studies from Northern Germany. – Ecol. Indicators **6**: 94-103.
- DWD (Deutscher Wetterdienst, 2007): Klimadaten ausgewählter deutscher Stationen. Retrieved from <http://www.dwd.de/> [Niederschläge: 14.02.2006; Temperaturen: 05.12.2007]
- EEA (European Environment Agency, 1999): Environment in the European Union at the turn of the century. – Environm. Assessm. rep. 2, Luxembourg.
- EARN, D. J., S. A. LEVIN & P. ROHANI (2000): Coherence and Conservation. – Science **290**: 1360-1364.
- FRÖBERG, L., A. BAUR & B. BAUR (2006): Field study on the regenerative capacity of three calcicolous lichen species damaged by snail grazing. – The Lichenol. **38**: 491-493.
- GAUSLAA, Y. (2004): Lichen palatability depends on investments in herbivore defense. – Oecol. **143**: 94-105.
- GAUSLAA, Y., H. HOLIEN, M. OHLSON & T. SOLHØY (2006): Does snail grazing affect growth of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria*? – The Lichenol. **38** (6): 587-593.
- GRIME, J. P. (2001): Plant strategies, Vegetation processes and Ecosystem Properties. – John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- HARE, B. (2006): Relationship Between Increases in Global Mean Temperature and Impacts on Ecosystems, Food Production, Water and Socio-Economic Systems. – In: SCHELLNHUBER, H. J., W. CRAMER, N. NAKICENOVIC, T. WIGLEY & G. YOHE (eds.): Avoiding dangerous climate change. – Cambridge University Press: 177-186.

- IPCC (2007a): Climate Change 2007: Synthesis Report. – Retrieved from <http://www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-syr.htm> [2008-04-26].
- IPCC (2007b): Selection of figures from various IPCC Reports. 2–1: Indicators of the human influence on the atmosphere. – Retrieved from <http://www.ipcc.ch/graphics/gr-climate-changes-2001-syr.htm> [2008-04-16].
- KAMMER, P. M., C. SCHÖB & P. CHOLER (2007): Increasing species richness on mountain summits: Upward migration due to anthropogenic climate change or re-colonization? – *J. Veg. Sci.* **18**: 300-306.
- KÖRNER, C. (2002): Mountain biodiversity, its causes and functions: an overview. – In: KÖRNER, C. & E. M. SPEHN (eds.): *Mountain biodiversity – a global assessment.* – Panthenon Publishing, New York, London.
- MIERWALD, U. & K. ROMAHN (2005): *Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Rote Liste Bd. 1, 4. Fassung.* – Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Flintbeck.
- MOONEY, H. A. & R. J. HOBBS (2000): *Invasive species in a changing world.* – Island Press, Washington.
- OVERPECK, J. T., P. J. BARTLEIN & T. WEBB III (1991): Potential magnitude of future vegetation change in eastern North America: comparisons with the past. – *Science* **254**: 692-695.
- PIONTKOWSKI, H. U. (1970): Untersuchungen zum Problem des Atlantischen Klimakeils. – *Mitt. AG Geobot.* **18**: 1-217.
- RAABE, E. W. (1987): *Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs.* (Hrsg.) DIERSSEN, K. & U. MIERWALD. Wachholtz, 654 S., Neumünster
- RAHMSTORF, S. & H. J. SCHELLNHUBER (2007): *Der Klimawandel.* – 4. Aufl., C. H. Beck, München.
- ROOT, T. L., J. T. PRICE, K. R. HALL, S. H. SCHNEIDER, C. ROSENZWEIG & J. A. POUNDS (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – *Nature* **421**: 57-60.
- SILLIMAN, B. R., J. VAN DE KOPPEL, M. D. BARTNESS, L. E. STANTON & J. A. MENDELSSON (2005): Drought, snails and large scale die-off of Southern U.S. salt marshes. – *Science* **310**: 1803-1806.
- SITTE, P., E. W. WEILER, J. W. KADEREIT, A. BRESINSKY & C. KÖRNER (2002): *Strasburger – Lehrbuch der Botanik.* – 35. Aufl., Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg, Berlin.
- STOTT, P. A., D. A. R. STONE & M. R. ALLEN (2004): Human contribution to the European heatwave of 2003. – *Nature* **432**: 610-614.
- WOFSY, S. C., M. L. GOULDEN, J. W. MUNGER, S.-M. FAN, P. S. BAKWIN, B. C. DAUBE, S. L. BASSOW & F. A. BAZZAZ (1993): Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. – *Science* **260**: 1314-1317.
- ZICKFELD, K., A. LEVERMANN, M. G. MORGAN, T. KUHLBRODT, S. RAHMSTORF & D. W. KEITH (2007): Expert judgements on the response of the Atlantic meridional overturning circulation to climate change. – *Climatic Change* **83** (3–4): 235-265.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Klaus Dierssen, Dr. Aiko Huckauf, Dr. Michael Breuer
 Ökologie-Zentrum der Christian-Albrechts-Universität
 Olshausenstraße 40
 24098 Kiel, Germany

kdierssen@ecology.uni-kiel.de
 ahuckauf@ecology.uni-kiel.de
 mbreuer@ecology.uni-kiel.de

Which vegetation and seed-bank changes are induced by the disturbance regime of livestock trails in open sand ecosystems?

Carsten Eichberg, Judith Boes & Angelika Schwabe, Darmstadt

Abstract. In many grazed grassland systems livestock trails form distinct stripe-shaped structures. Focussing on sheep trails in dry sandy grasslands (northern upper Rhine valley, Germany), we investigated their spatial structure and their floristic composition in the above-ground vegetation and the soil seed bank. We generated sheep-trail maps in the field on the basis of high resolution CIR aerial photographs, made relevés on trail and control plots and analysed the seed bank of both plot types using the seedling emergence method (soil layer 1: 1-6 cm depth and soil layer 2: 11-16 cm depth).

The spatial extent of sheep trails in the study system was considerable (2-3 km total length on a 4-ha paddock, representing ca. 1 % of the paddock area). The development of trail systems is driven by the spatial distribution of essential resources (food, water, salt) and requisites (shade-producing structures). In the above-ground vegetation, cover-abundance of 11 of the altogether 78 identified plant taxa was significantly affected by sheep trails (7 annual taxa benefited, 4 perennial taxa were repressed). With respect to presence, another 20 taxa showed a tendency towards increase (13 taxa, mainly annuals) or decrease (7 taxa, mainly perennials) (differences of more than 20 percentage points between trail and control plots). Concerning the soil seed bank there was no significant trail effect on the level of plant community; on the species level, however, two annual taxa showed higher seed densities in the topsoils of sheep trails (*Chenopodium album* agg., *Veronica verna*). This indicates a high "robustness" of the studied seed banks.

In an extensively grazed open sand ecosystem, sheep trails form microhabitats with high plant species diversity and regressive successional tendencies in the above-ground vegetation, promoting mainly annual, habitat-typical plant species.

Zusammenfassung. Wie wirkt sich das Störungsregime von Weidepfaden auf die Vegetation und die Diasporenbank von offenen Sandökosystemen aus?

In vielen Grasland-Systemen bilden Weidepfade abgegrenzte lineare Strukturen. Wir untersuchten am Beispiel von Schaf-Weidepfaden in trockenem Sand-Grasland der nördlichen Oberrheinebene (Deutschland) ihre räumliche Struktur und die floristische Zusammensetzung der aktuellen Vegetation und der Diasporenbank. Wir fertigten Karten von Schaf-Weidepfaden auf der Basis hochauflösender CIR-Luftbilder an und analysierten jeweils auf Weidepfad- und Kontrollflächen die oberirdische Vegetation (Vegetationsaufnahmen) und die Diasporenbank (Keimlings-Auflaufmethode; Bodenschicht 1: 1-6 cm Tiefe und Bodenschicht 2: 11-16 cm Tiefe).

Die räumliche Ausdehnung der Schaf-Weidepfade war im untersuchten System beträchtlich (2-3 km Gesamtlänge auf einer 4-ha-Koppel; dies entspricht etwa 1 % der Koppelfläche). Die Entwicklung von Weidepfad-Systemen wird durch die räumliche Verteilung essentieller Ressourcen (Nahrung, Wasser, Salz) und Requisiten (Schatten-spendende Strukturen) bestimmt. In der oberirdischen Vegetation zeigten sich für 11 von insgesamt 78 identifizierten Taxa signifikante Unterschiede in der Artmächtigkeit im Vergleich der Weidepfad- und Kontrollflächen (7 annuelle Taxa wurden auf Pfaden

gefördert, 4 perenne Taxa auf den Kontroll-Flächen). Im Hinblick auf die Stetigkeit zeigten weitere 20 Taxa eine Tendenz entweder zur Zunahme auf Weidepfaden (13 Taxa, v.a. Annuelle) oder zur Abnahme (7 Taxa, v.a. Perenne) (Unterschiede von mehr als 20 Prozentpunkten zwischen Weidepfaden und Kontrollen in der Stetigkeitstabelle). Bezüglich der Diasporenbank im Boden gab es keinen signifikanten Weidepfad-Effekt auf der Ebene der Pflanzengesellschaft, jedoch auf der Ebene der Pflanzenarten zeigten zwei einjährige Taxa höhere Diasporendichten in der oberen Bodenschicht der Weidepfade (*Chenopodium album* agg., *Veronica verna*). Dies spricht für die hohe Robustheit der untersuchten Diasporenbanken.

In einem extensiv beweideten, offenen Sandökosystem repräsentieren Schaf-Weidepfade Mikrohabitate mit hoher Pflanzenarten-Diversität und regressiven Sukzessionstendenzen in der oberirdischen Vegetation, wobei vor allem einjährige, Habitat-typische Pflanzenarten profitieren.

1 Introduction

Extensive livestock grazing in grassland systems normally results in the development of distinctive vegetation patterns (e. g., BAKKER et al. 1983, BERG et al. 1997). Generally, there are more intensively grazed patches comprising plant species of high forage quality and neglected patches with inedible plant species or species of low forage quality. Besides the spatial distribution of forage resources, places supplying water, salt or shade are important pasture components affecting livestock movement and, as a consequence, the development of vegetation patterns. It is well known that livestock species, e. g. sheep, develop a good spatial knowledge of their home range (PORZIG & SAMBRAUS 1991). They create an infrastructure of trails, which connect places supplying food, water or shade (PORZIG & SAMBRAUS 1991). The spatial use of a given grazing area by livestock species can be controlled by the placement of water and salt sources (PORZIG & SAMBRAUS 1991, GANSKOPP 2001). This is of relevance for conservation as well as economic aims of habitat management. Especially in arid regions the zones around water points (piospheres; from Greek “pios”: to drink) are characterised by a dense radial system of livestock trails (LANGE 1969, SQUIRES 1974).

In the dry open inland sand ecosystem studied here water is a very limited resource. This system represents an environmental gradient of highly endangered sand vegetation in the northern upper Rhine valley (Germany), where pioneer vegetation is characterized by base-rich sand and more consolidated areas by slightly acidic conditions in the upper soil layer. Pioneer stands mainly belong to the threatened *Koelerion glaucae* alliance, slightly acidic stands mainly to the threatened *Armerio-Festucetum trachyphyllae* community. Both types are classified as “priority habitats” according to the European Fauna-Flora-Habitat Directive (SSYMANK et al. 1998). We already published some initial results on the topic “livestock trails” (SCHWABE et al. 2004), but meanwhile we have increased our knowledge.

We hypothesized that sheep trails are micro-habitats with regressive development and high soil seed-bank dynamics, representing an earlier successional stage than the surrounding vegetation and soil seed bank. Specifically, we asked the following

questions: 1. Which spatial structure do sheep trails have on extensive sand grassland paddocks, and how great an area do they cover? 2. What are the floristic and structural differences between sheep trails and control plots, and are these differences dependent on vegetation type? 3. What are the differences between the soil seed bank of sheep trails and that of control plots?

*

One of the most important topics of Fred Daniëls' scientific work are *Koelerio-Corynephoretea* vegetation complexes, their fine-scale pattern and the successional pathways of such complexes. Therefore we dedicate this paper to him on the occasion of his 65th birthday; livestock trails in dry grasslands may be an interesting example of a close interrelation between pattern and process.

2 Study site

The study site was the nature reserve "Ehemaliger August-Euler-Flugplatz von Darmstadt" (71 ha, 8°35'E/49°51'N) which is located in the northern upper Rhine valley region. Under slightly subcontinental climatic influences (650 mm precipitation a⁻¹, 9.9°C mean annual temperature) and historically varied use by man (a relatively long period of military use ceased in the early 1990's; since 1999 grazing has been employed as a conservation measure) a mosaic of sand grassland types developed in the plane area. Pioneer stands of the *Koelerion glaucae* (K) are characterized by pH values (measured in 0.01 mol l⁻¹ CaCl₂ solution) of 7.4 ± 0.02 (mean ± SE; n = 11 grid points; distance between grid points: 65 m) in the upper soil layer (0-10 cm), mid-successional stages mainly belong to the *Armerio-Festucetum trachyphyllae* (A; pH 6.7 ± 0.2; n = 6 g. p.); transitional stages have also developed (*Koelerion glaucae*/*Armerio-Festucetum*: KA; pH 7.2 ± 0.1; n = 11 g. p.). Ruderalized stands of the *Armerio-Festucetum* (AR) occur in one part of the area (former fields). Four paddocks were investigated with respect to the described vegetation types; productivity increases in the following order: K, KA, A, AR (Tables 1 and 2).

3 Methods

3.1 Grazing regime

The studied livestock trails resulted from the following grazing regime: on relatively large paddocks (2-13 ha) a stock of 169-450 sheep grazed for a short period (a few days to weeks per year; Tab. 1). Sheep grazed the paddocks as long as an adequate food supply could be guaranteed. Water tanks and salt/mineral licks were supplied together at one point in each paddock, shade was available at one or more other paddock areas.

3.2 Spatial structure and extent of sheep trails

We generated sheep-trail maps in the field for three paddocks (K, KA, AR) by plotting the trails on colour-infrared (CIR) aerial photographs with very high resolution (pixel size 7.5 cm; see SCHWABE et al. 2004 and SÜSS et al. 2007). To a large extent the

original trails could be distinguished on the photographs. The field maps were digitised and integrated in a GIS (Geomedia Professional 5.1) to calculate total trail length per paddock. The aerial photographs were made in the course of a project funded by the “German Ministry of Research and Technology” (BMBF, No. 01LN0003). On paddock AR we measured a trail width of 15.3 ± 0.2 cm (mean \pm SE; $n = 100$). This value was used to calculate the trail areas within the three paddocks (trail width in the studied system varies only slightly).

3.3 Vegetation relevés

In May-July 2002, we made relevés on trail and control plots in three paddocks before the grazing period had started. We documented the effects of two (KA: 2000-2001) or three (K, A: 1999-2001) consecutive years with almost identical paddock boundaries (portable electric fences). Generally, the trails are used for several years, if the spatial arrangement of fences and “attraction places” (water, salt, shade) is not changed. We carried out a side-by-side comparison with elongated plots that are 4.5-5.3 m x 0.1 m in size. One relevé was made in the centre of a trail segment and one on a control plot oriented in parallel (0.5 m distance; paired plots). Seven replicates, distributed over the whole trail system, were sampled per paddock. We used the cover-abundance scale of BARKMAN et al. (1964). Later, the original relevés were arranged as presence columns (in %), representing the trail relevés and control relevés for each paddock. Additionally, we carried out a census of the number of individuals on each plot for the threatened (KORNECK et al. 1996) annual species *Silene conica* and *Phleum arenarium*.

3.4 Soil seed-bank analysis

In March 2004, five trail segments 10 m in length and five parallel control plots of the same size (distance between trail and control plots: 0.5 m) were sampled on paddock KA (the paired plots were distributed over the whole trail system) (BOES 2006). The investigated trails (potentially) had been used by sheep in the years 2000-2002 (almost identical spatial arrangement of fences and “attraction places”). From each plot 100 individual soil samples were taken at a standard distance of 10-cm apart, by means of an Eijkelkamp “liner sampler”. They were subdivided into layer 1 (1-6 cm depth) and layer 2 (11-16 cm depth). Every tenth individual sample was bulked to give a composite sample. Consequently, each layer of each plot is represented by 10 composite samples. The sampled area for each plot was 0.1735 m^2 . We used the seedling emergence method and exposed the samples (sheltered by gauze and a transparent roof) outdoors in the botanical garden of Darmstadt on a platform 0.9 m above the soil for 18 months (for further details, see EICHBERG et al. 2006).

3.5 Nomenclature

The nomenclature follows WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) for phanerogams, KOPERSKI et al. (2000) for bryophytes and SCHOLZ (2000) for lichens.

3.6 Statistical analyses

3.6.1 Vegetation

Differences between sheep trails and control plots were tested by the Wilcoxon rank test for matched pairs (SPSS 6.1) for the following dependent variables: plant species diversity, cover of bryophytes, cover of litter, cover of bare ground, cover-abundance indices of all individual plant species and individual numbers of *Silene conica* and *Phleum arenarium*. Cover-abundance indices were transformed to a 9-rank scale prior to analysis.

3.6.2 Soil seed bank

Mixed linear models (SAS 9.1, Proc Mixed, LITTELL et al. 2000) were calculated in order to analyse the influence of the independent variables sheep trail and soil depth on the following dependent variables: total number of plant species, total number of seeds, number of seeds of all individual species. The seedling numbers of the ten composite samples of each plot and layer were pooled and $\log(x + 1)$ transformed prior to analysis. We regard it as extremely unlikely that soil layer 2 should be influenced by an impact of three short-duration grazing periods, for two reasons: (i) in the study system, there is evidence that the depth to which seeds are buried by sheep trampling is much less than 11 cm (EICHBERG et al. 2005), and (ii) downward movement of seeds through soil is a slow process (VAN TOOREN 1998). Instead, we argue that an effect of trail use should be restricted to layer 1 and thus result in a significant trail x soil layer interaction. That is, if both soil layers of a trail plot are found to be different in the same direction in comparison to those in the control plot, we would regard this as a result of inter-plot differences prior to our study.

4 Results

4.1 Spatial structure and extent of sheep trails

Fig. 1 shows the spatial distribution of sheep trails developed within three sand grassland paddocks. The spatial dimension of the trails is summarized in Tab. 1. A 4-ha paddock comprises about 2-3 kilometres total trail length, representing nearly one percent of the paddock area. On all paddocks there was a radial pattern of trails around the point of water and mineral supply and around larger shady places (dependent on the fence lines). On paddocks KA and AR the occurrence of non-radial (tangential) trails was an exception; on paddock K the trail pattern was more erratic. The example of paddock AR shows that among the places supplying shade those preferred by the sheep are large enough to be used by the whole flock.

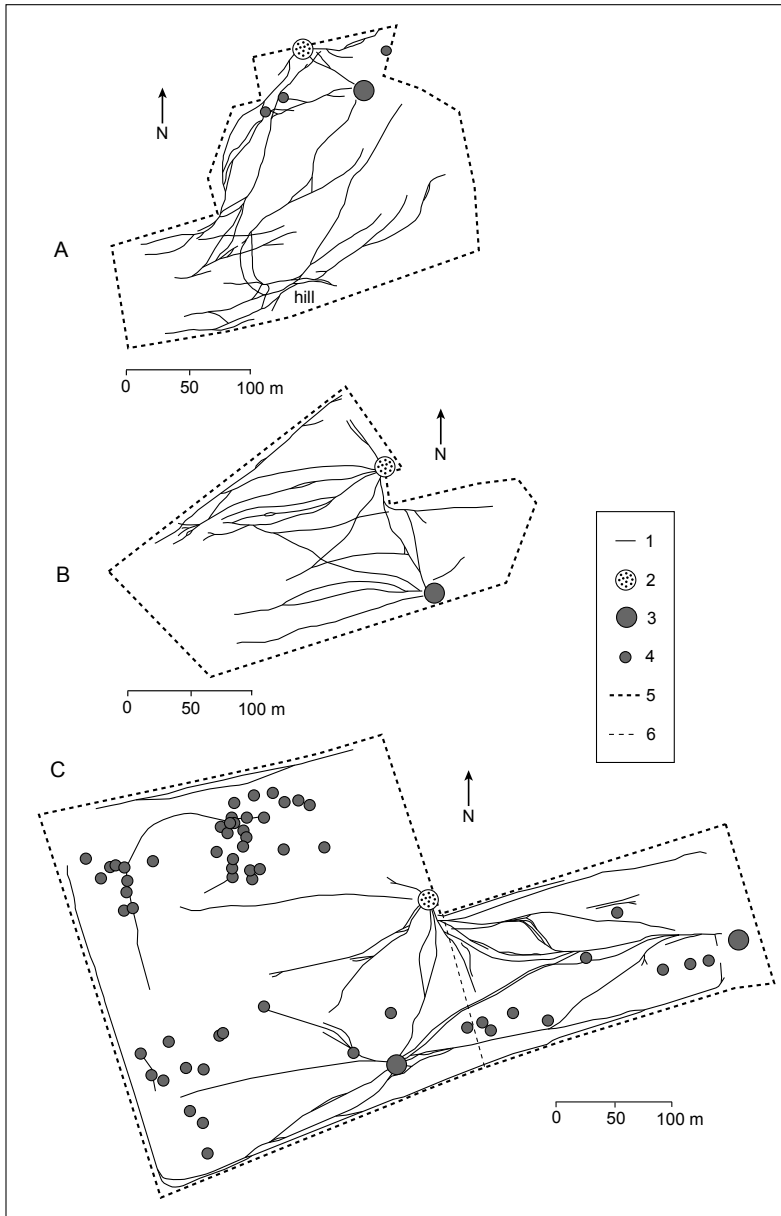


Fig. 1: Sheep trails on three paddocks of the investigated sand grassland nature reserve: **A)** *Koelerion glaucae* complex (paddock K), **B)** *Koelerion glaucae*/*Armerio-Festucetum trachyphyllae* transitional stage (paddock KA), **C)** ruderalized *Armerio-Festucetum trachyphyllae* (former field; paddock AR). Labels: **1:** sheep trail, **2:** water tank + salt and mineral licks, **3:** larger shady area (e. g., a part of a forest or a group of trees), suitable as a resting place for the whole sheep flock, **4:** smaller shady area (mostly single trees), suitable only for parts of the flock, **5:** paddock boundary (portable electrical fence), **6:** paddock boundary during the first two grazing days of paddock AR; the paddock part on the right hand of the thin dotted line is an enlargement area that had been added to the left part to enhance forage supply (grazing time of the enlarged paddock: three days).

Tab. 1: Spatial dimensions of the investigated sheep-trail systems and paddocks
 K: *Koelerion glaucae* complex, KA: *Koelerion glaucae/Armerio-Festucetum* transitional stage, AR: ruderalized *Armerio-Festucetum trachyphyllae* (former field). Succ. stage: successional stage.
 PT = Productivity types: I ≤ 150 g aboveground dry matter/m², II $>150-300$ g dm/m², III >300 g dm/m²; peak standing crop data according to SÜSS et al. (2007). Data on the grazing regime: grazing period prior to trail mapping. The standing crop on paddock AR was restricted in the grazing period prior to trail mapping because the paddock had previously been used by sheep within the same vegetation period.
 *: trail area = total trail length x 0.153 m (see Section 3.2).

Paddock	Succ. stage	Paddock PT	Paddock size (ha)	Previous grazing regime		Total trail length (m)	Total trail area (m ²)*	% area of paddock
				Duration (days)	No. of sheep			
K	early	I	4.5	9	169	2712	415	0.92
KA	early-mid	I-II	4.1	17	169	2295	351	0.86
AR	mid	III	13.1	5	450	5553	850	0.65

4.2 Vegetation of sheep trails and control plots

Only in paddock KA was plant species diversity (including cryptogams) significantly higher on trails compared to controls ($p=0.018$, Wilcoxon test); in paddocks K and A there was no significant difference (Tab. 2). Cover of bryophytes and litter was significantly lower, cover of bare ground significantly higher on the trail plots for all three paddocks ($p<0.05$, Wilcoxon test; Tab. 2).

Paddock	K			KA			A		
Plot type	Trail	Control	<i>p</i>	Trail	Control	<i>p</i>	Trail	Control	<i>p</i>
Productivity type		I		I-II			II-III		
Cover of bryophytes (%)	66 ± 18	93 ± 4	*	34 ± 13	76 ± 7	*	42 ± 20	91 ± 4	*
Cover of litter (%)	2 ± 1	3 ± 1	*	4 ± 1	6 ± 1	*	10 ± 5	27 ± 7	*
Cover of bare ground (%)	24 ± 17	2 ± 1	*	45 ± 13	5 ± 3	*	46 ± 17	2 ± 1	*
Total number of plant species	31.9 ± 2.2	32.4 ± 1.9	ns	26.3 ± 2.0	21.6 ± 2.7	*	26.9 ± 2.7	23.1 ± 3.0	ns

Ch, d: K

Poa bulbosa	100	100
Veronica praecox	71	100
Senecio vernalis	86	86
Koeleria glauca	43	29
Euphorbia cyparissias	29	29
Chenopodium album agg.	14

Ch, d: K+KA

Saxifraga tridactylites	100	100	100	100	.	.
Phleum arenarium	100	100	14	14	.	.
Psyllium arenarium	100	100	57	43	.	.
Conyza canadensis	100	100	57	43	.	.
Helichrysum arenarium	29	43	43	57	.	.
Salsola kali ssp. tragus	100	86	43	.	.	.
Erophila verna	71	86	57	.	.	.
Setaria viridis	86	71	29	.	.	.
Corynephorus canescens	86	71*	14	.	.	.
Silene otites	86	71	14	.	.	.

Ch, d: KA+A

Poa angustifolia	.	14	14	14	86	86
Koeleria macrantha	.	.	100	100	100	100
Festuca brevipila+ovina agg.	.	.	100	100*	100	100
Trifolium arvense	.	.	57	29	43	57
Potentilla argentea agg.	.	.	14	14	29	14

Ch, d: A

Medicago falcata	.	.	.	29	86	57
Armeria maritima ssp. elongata	86	86
Agrostis capillaris	71	71
Vicia angustifolia	29	29
Plantago lanceolata	43	14
Cerastium arvense	57	29
Achillea millefolium	43	29
Hieracium pilosella	43	57
Elymus athericus	86	100*
Agrostis vinealis	29

Ch, d: Koelerio-Corynephoretea

Medicago minima	100	100	100*	100	86*	29
Arenaria serpyllifolia agg.	100	100	100*	100	100	100
Bromus tectorum	100	100	29	57	57	43
Cerastium semidecandrum	100	100	100	86	100*	100
Sedum acre	100	100	57	57	14	29
Silene conica	100*i	100	43	14	71	29
Veronica verna	100	100	100	86	86	71
Vulpia myuros	100	100	100	57	86*	57
Vicia lathyroides	43	57	100	100	86	100
Myosotis stricta	43	57	57	43	71	29
Erodium cicutarium	71	86	86	71	86*	14
Petrorhagia prolifera	43	43	43	14	57	57
Rumex acetosella s.l.	100	71	29	29	71	57
Geranium molle	43	29	57	.	100	100
Trifolium campestre	100*	.	100	86	100*	43
Echium vulgare	14	14	29	.	14	.
Holosteum umbellatum	14	14	.	.	71	57
Carex praecox	.	.	14	14	.	.
Myosotis ramosissima	14	14
Scleranthus perennis	14	14

Other species						
Veronica arvensis	57	71	100*	57	100	86
Carex hirta	57	43	57	57	71	71
Ononis repens	29	<u>57</u>	71	71	14	.
Crepis capillaris	14	29	.	.	.	14
Elymus repens	.	.	14	14	.	14
Bromus hordeaceus	.	.	14	.	71	86
Arabidopsis thaliana	14	.	.	14	.	.
Cynodon dactylon	29	29
Oenothera biennis s.l.	14	14
Tragopogon dubius	.	.	14	14	.	.
Bromus sp. (tectorum/ hordeaceus), seedling	57	14
Thymus pulegioides s.l.	14	14
Papaver dubium	.	14
Artemisia campestris	.	.	29	.	.	.
Hypochaeris radicata	.	.	14	.	.	.
Sisymbrium altissimum	.	.	14	.	.	.
Asparagus officinalis	.	.	14	.	.	.
Carduus nutans	14	.
Cynoglossum officinale	14	.
Verbascum phlomoides	14	.
Berteroa incana	14
Cryptogams						
Hypnum cupressiforme var. lacunosum	100	100*	100	100*	100	100*
Cladonia furcata+rangiformis	86	100	100	100	14	<u>43</u>
Peltigera rufescens	57	<u>86</u>	43	43	.	14
Tortula ruraliformis	100	100	100	100	.	.
Cetraria aculeata	86	100	14	14	.	.
Brachythecium albicans	57	<u>86</u>	86	100	.	.
Bryum argenteum	.	.	.	14	.	.
further Acrocarpi	14	14

Tab. 2: Presence of plant species on sheep trails and control plots in three sand paddocks of the investigated nature reserve
values: % occurrence on plots (n = 7 for all columns).
K: *Koelerion glaucae* complex, KA: *Koelerion glaucae*/*Armerio-Festucetum* transitional stage, A: *Armerio-Festucetum trachyphyllae*.
Productivity types see Tab. 1. Cover of bryophytes, litter and bare ground and total number of plant species: mean values ± mean absolute deviations from the mean.
Ch: characteristic species, d: differential species. In boxes: occurrence >20 percentage points higher on trails as compared to controls; underlined: occurrence >20 percentage points higher on controls.
/: p<0.05 (*: based on a 9-rank scale; *: based on individual numbers), ns: not significant (Wilcoxon test). The position of the asterisk indicates where a species has a significantly higher mean cover-abundance index or a significantly higher mean individual number: on trails or controls.

Tab. 3: Number of seeds detected in soil seed banks of sheep trails and control plots located on paddock KA

KA: *Koelerion glaucae*/*Armerio-Festucetum trachyphyllae* transitional stage. Dots: zero values.

Plot number	1					2					3					4					5					mean				
	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T					
Soil depth (1: 1-6 cm, 2: 11-16 cm)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Sheep trail (T) / control (C)	T	T	T	T	T	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
No. of plant taxa	18	22	19	28	22	22	21	19	26	27	23	5	9	7	5	11	7	5	8	5	12	10	8	42	51	4	26	68	51	4
Individuals recorded	175	252	234	289	418	274	164	181	157	532	321	15	37	18	14	49	27	26	41	26	68	51	4	244	294	150	236	150	392	294
Seeds m ⁻²	1009	1452	1349	1666	2409	1577	945	1043	905	3285	3066	1849	86	213	104	81	282	153	236	150	392	294	244	244	244	150	236	150	392	294
Present on trail plots and control plots																														
<i>Chenopodium album</i> agg.	24	9	10	12	13	13.6	4	5	.	13	15	7.4	11	23	5	6	21	13.2	20	29	5	25	25	20.8	25	25	25	25	25	20.8
<i>Arenaria serpyllifolia</i> agg.	13	19	73	30	15	30.0	12	8	36	29	59	28.8	.	.	1	1	3	1.0	2	.	5	3	3	3	3	3	3	3	3	2.6
<i>Saxifraga tridactylites</i>	85	106	44	153	194	116.4	69	46	28	306	244	138.6	1	2	3	1	12	3.6	.	.	15	14	14	5.8	14	14	14	14	14	5.8
<i>Conyza canadensis</i>	4	57	17	38	5	24.2	7	47	20	60	9	28.6	1	4	1	1.4	4	1.4	.	.	4	4	4	1.0	4	4	4	4	4	1.0
<i>Sedum acre</i>	10	6	5	14	26	12.2	13	6	3	22	20	12.8	1	.	.	.	4	1.0	.	.	1	1	1	0.8	1	1	1	1	1	0.8
<i>Cerastium semidecandrum</i>	9	3	11	2	14	7.8	4	6	7	9	16	8.4	3	1	0	.	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>Herniaria glabra</i>	2	1	10	3	3	3.6	4	9	19	6	24	5	6	6	5	1.0	5	1.0	.	.	8	17	17	3.8	17	17	17	17	17	3.8
<i>Verbascum phlomoides</i>	3	11	18	2	2	7.2	3	3	4	2	4	29	8.4	.	.	.	3	1	0.2	1.6	1.6
<i>Veronica arvensis</i>	4	10	1	1	17	6.6	3	4	2	4	29	8.4	3	0.8	.	.	5	1	1	1.2	1	1	1	1	1	1.2
<i>Setaria viridis</i>	5	.	6	1	52	12.8	22	7	5	50	48	26.4	2	0.4	0	0
<i>Erodium cicutarium</i>	3	2	1	6	1	2.6	4	6	1	5	2	6.8	1	0.2	.	.	1	1	1	0.4	1	1	1	1	1	0.4
<i>Erophila verna</i>	.	1	.	2	23	5.2	1	1	1	1	5	1.6	1	0.4	0	0
<i>Potentilla argentea</i> agg.	2	4	2	.	1	1.8	1	1	1	2	3	1.4	1	0.4	0	0
<i>Rumex acetosella</i> s.l.	4	4	.	.	1	1.0	3	16	.	1	2	4.2	1	0.2	.	.	1	1	1	0.2	1	1	1	1	1	0.2
<i>Rumex acetosella</i> s.l.	2	4	3	1	2	1.6	2	1	1	1	4	1.0	.	1	.	.	0.2	0	0
<i>Myosotis ramosissima</i> + <i>stricta</i>	1	0.2	2	.	.	10	1	2.6	0	.	.	.	1	1	1	0.4	1	1	1	1	1	0.4
<i>Polygonum aviculare</i> agg.	1	.	3	.	3	1.4	1	3	1	3	2	1.0	.	.	1	.	0.2	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	1	1	2	.	.	0.6	1	1	1	1	5	1.6	0	0	0
<i>Koeleria macrantha</i>	.	1	.	.	1	0.4	1	1	1	1	1	0.6	.	1	.	.	0.2	0	0
<i>Holosteum umbellatum</i>	.	1	.	.	7	6.8	1	1	19	1	14	6.8	0.2	0	0
<i>Carex hirta</i>	.	1	.	.	7	6.8	1	1	19	1	14	6.8	0.2	0	0
<i>Corynephorus canescens</i>	3	2	1	.	4	2.2	1	1	7	1	1.6	.	3	.	.	.	0.6	.	.	.	1	1	1	0.2	1	1	1	1	1	0.2
<i>Veronica verna</i>	3	2	1	.	4	2.2	1	1	7	1	1.6	.	3	.	.	.	0.6	.	.	.	1	1	1	0.2	1	1	1	1	1	0.2
<i>Pea angustifolia</i>	.	.	1	.	4	1.0	1	1	1	1	2	0.6	0	0	0
<i>Cerastium arvense</i>	1	0.2	1	1	1	1	4	1.2	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	1	0.2	1	1	1	1	4	1.2	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	4	0.8	1	2	1	2	4	1.2	0	0	0
<i>Achillea millefolium</i>	.	4	.	.	1	0.8	1	1	1	1	0.4	0	0	0
<i>Echium vulgare</i>	.	1	.	.	1	0.2	1	2	1	2	0.4	0	0	0
<i>Diploaxix tenuifolia</i>	1	1	.	.	1	0.2	1	1	1	1	0.2	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	1	1	.	.	1	0.2	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Further taxa</i>
<i>Further Dicotyledoneae</i>	.	4	.	1	4	1.8	1	2	1	1	2	1.2	1	0.2	.	.	1	1	1	0.2	1	1	1	1	1	0.2
<i>Veronica</i> sp. (<i>arvensis</i> / <i>praecox</i> / <i>verna</i>)	.	.	.	1	1	0.4	1	4	1	4	1.4	0	0	0
<i>Further Monocotyledoneae</i>	1	.	.	1	.	0.4

Tab. 3 cont.

Only present on trail plots												
Beitula cf. pendula												0
Convolvulus arvensis												0
Geranium robertianum	1		2							1	2	0.6
Agrostis capillaris												0
Psyllium arenarium				1								0.2
Vulpia myuros	1									1		0
Cardamine hirsuta												0.2
Asparagus officinalis				2								0
Carex praecox												0
Cerastium holosteoides				1								0
Crepis capillaris												0
Eragrostis minor	1											0
Fragaria sp.												0
Salix sp.												0
Further taxa												
Cerastium sp. (arvensis/holosteoides/semidecandrum)	1		1	2								0
Only present on control plots												
Dicotyledoneae sp.								1				0
Oenothera biennis s.l.								1				0.4
Silene conica								1				0
Asteraceae sp.								6				1.2
Solanum nigrum												0
Amaranthus cf. retroflexus												0
Chenopodium cf. botrys												0
Digitaria sanguinalis												0
Medicago lupulina										1		0
Rubus caesius												0.2
Senecio vulgaris										1		0.2
Further taxa												
Unidentified									1			0.2

When the cover-abundance indices of the individual species were considered, weakly significant ($p < 0.05$, Wilcoxon test; * in Tab. 2) enhancements in the trail vegetation as compared to the control vegetation were found on paddock A for five annual species: *Medicago minima* (threatened species, KORNECK et al. 1996), *Trifolium campestre*, *Cerastium semidecandrum*, *Erodium cicutarium*, *Vulpia myuros*; on paddock KA for three annuals (*M. minima*, *Arenaria serpyllifolia* agg., *Veronica arvensis*) and on paddock K for one annual (*T. campestre*). Four taxa showed significantly ($p < 0.05$) lower cover-abundance on trails as compared to controls, all of which are perennials. One of those, the moss *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, showed a significant decrease on the trail plots on all paddocks; in addition, *Corynephorus canescens* (threatened species, KORNECK et al. 1996) decreased in cover-abundance on the trail plots in paddock K, *Festuca brevipilovovina* agg. in paddock KA and *Elymus athericus* in paddock A.

Another 20 (in total: 25; including the species mentioned above) of the altogether 78 identified plant taxa (*Bromus* sp. seedlings and “further Acrocarpi” not considered) showed a tendency to decrease or increase in their degree of presence on trails (differences of more than 20 percentage points between trail and control plots in Tab. 2). Among those taxa 8 out of 10 (in total: 13 out of 15) annual species were positively affected by trail occurrence, whereas half of the perennial species (5 taxa, including the cryptogams *Brachythecium albicans*, *Cladonia furcata+rangiformis* and *Peltigera rufescens*) showed reduced presence on trail plots as compared to control plots. One further species, *Medicago falcata*, showed increased or decreased presence on trail plots, depending on vegetation type.

The census of plant individuals for two threatened species demonstrated that numbers of *Silene conica* increased significantly on trail plots in paddock K (365 ± 150 individuals on trails versus 163 ± 103 i. on controls, mean \pm mean absolute deviation from the mean; $p = 0.028$, Wilcoxon test) while there was no significant difference for *Phleum arenarium*.

Overall, the results indicate a regressive successional trend in the vegetation on sheep trails.

4.3 Soil seed bank of sheep trails and control plots

The soil seed-bank data are shown in Tab. 3. As expected, the seed banks of the upper soil layer show clearly higher values of species diversity and seed density than the seed banks of the lower soil layer (Tables 3 and 4). On the level of plant community, for species number and total seed density no trail effect was found (Tab. 4). On the species level, two taxa, *Chenopodium album* agg. and *Veronica verna*, showed significantly increased seed densities in trail topsoils compared to control-plot topsoils; since this was not true for the subsoils, there was a significant interaction between trail and soil depth (Tab. 5; for interpretation of trail effects see Section 3.6.2).

Tab. 4a: Mean species numbers and seed densities per soil layer with mean absolute deviations from the mean (n = 5).

Tab. 4b: Tests of fixed effects on soil seed-bank data (species numbers, seed numbers) of the data set of 4a by mixed linear models (SAS 9.1, Proc Mixed). Significant results (p<0.05) are displayed in bold. Nd.f.: numerator degrees of freedom, Dd.f.: denominator degrees of freedom.

a) Soil layer (cm)	Number of species		Seeds m ⁻²	
	1-6	11-16	1-6	11-16
Sheep trail	22 ± 3	7 ± 2	1577 ± 368	153 ± 76
Control	23 ± 3	8 ± 2	1849 ± 1061	244 ± 79

b)	Nd.f.	Dd.f.	Number of species		Number of seeds	
			F value	p	F value	p
Sheep trail	1	12	0.70	0.4203	2.86	0.1167
Soil depth	1	12	185.75	<0.0001	183.69	<0.0001
Sheep trail x soil depth	1	12	0.08	0.7856	2.34	0.1521

Tab. 5a: Mean seed densities per soil layer (with mean absolute deviations from the mean; n = 5) for plant species which show significant effects with respect to the interaction term "sheep trail x soil depth". T: sheep trail, C: control.

Tab. 5b: Tests of fixed effects on seed numbers of the data set of 5a by mixed linear models (SAS 9.1, Proc Mixed). Significant results (p<0.05) are displayed in bold type. Nd.f.: numerator degrees of freedom, Dd.f.: denominator degrees of freedom.

a)	Soil layer (cm)	Seeds m ⁻²	
		1-6	11-16
Chenopodium album agg.	T	78 ± 24	76 ± 41
	C	43 ± 30	120 ± 38
Veronica verna	T	13 ± 6	0
	C	2 ± 4	0

b)	Nd.f.	Dd.f.	Chenopodium album agg.		Veronica verna	
			F value	p	F value	p
Sheep trail	1	12	0.66	0.4331	6.45	0.0260
Soil depth	1	12	4.42	0.0573	15.22	0.0021
Sheep trail x soil depth	1	12	6.77	0.0231	6.45	0.0260

5 Discussion

5.1 Spatial structure and extent of sheep trails

The area occupied by sheep-trail systems on sand grassland paddocks is remarkably large. There is a trend towards decrease in the proportion of sheep trails with respect to the total paddock area with increasing productivity. The functional trail system per paddock might be independent of productivity: the nature of the ground or vegetation may prevent trails from being floristically and structurally visible at all places within a paddock (especially less-used trails in consolidated patches; see also LANGE 1969). In our study system, sheep obviously feed at sites not necessarily linked to trails. The main function of the studied trails is to connect resources (standing phytomass, water, salt) and requisites (shade-producing structures) essential for sheep. This is in line with existing knowledge (PORZIG & SAMBRAUS 1991). Several times we observed sheep walking one behind the other on trails. For instance, they directly walk from a shady place to the water point, then return to shade or start grazing at a non-trail area. In rough terrain, ruminants develop “least-effort pathways” (GANSKOPP et al. 2000); therefore in exposed areas a dense system of slope-parallel trails develops, with the trails functioning as feeding paths. The trails studied here, in a level area, are exclusively “opening-up” structures to provide access to essential resources, and are used exclusively for walking. Several authors stressed the importance of the position of water and salt sources as a management tool to control pasture use by livestock species (GANSKOPP 2001, PUTFARKEN et al. 2008). As was shown by LANGE (1969) in an arid environment (Australia), development of tangential trails is extremely rare in the piosphere; the same was true for two paddocks in our system. According to SQUIRES (1974) the speed of sheep locomotion in approaching a water source is increased seven-fold in comparison to the grazing time (4.3 km h^{-1} versus 0.6 km h^{-1}).

5.2 Vegetation of sheep trails and control plots

We found a regressive successional tendency on sheep trails, especially in mid-successional stages (KA, A; see also SCHWABE et al. 2004). This is in accordance with our hypothesis. Pleurocarpous mosses such as *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* decreased on trail plots compared to controls; this species is generally an indicator for more consolidated microhabitats and suppresses generative regeneration of vascular plant species (EICHBERG et al. 2007). Amongst cryptogams, *Cladonia* species and *Peltigera rufescens* also decreased in their degree of presence on trail plots. The threat to lichen communities presented by higher trampling pressure was already shown by BIERMANN & DANIELS (1997). In paddock A three perennial vascular plant species had higher presence values on the trail plots (*Cerastium arvense*, *Medicago falcata*, *Plantago lanceolata*) of which *P. lanceolata* and *C. arvense* are known to have good or moderate trampling resistance (DIERSCHKE & BRIEMLE 2002). All seven annual species with significantly higher cover-abundance on trails build up short-term persistent soil seed banks (seeds viable for 1 a to <5 a, according to THOMPSON et al. 1997) in the study system (EICHBERG et al. 2006); in addition, all are endozoochorously dispersed by sheep (EICHBERG et al. 2007) and at least four species are also sheep-epizoochorously dispersed (*A. serpyllifolia* agg., *E. cicutarium*, *M. minima*, *V. myuros*; WESSELS et al.

2008). There is an input of faeces on trails because excretion behaviour is not fixed to particular places in the case of sheep (as in the case of equids), it also occurs while walking (MEYER 1984). In dry open ecosystems on sandy soils evidence was found that sheep trampling can increase seedling emergence by burial of seeds (*Jurinea cyanoides*, EICHBERG et al. 2005). An experiment of ROTUNDO & AGUIAR (2004) has shown that sheep trampling increased seedling emergence of *Bromus pictus* in an arid Patagonian steppe. Factors causing losses of unburied seeds are above-ground predation and desiccation of germinating seeds (EICHBERG et al. 2005).

5.3 Soil seed bank of sheep trails and control plots

Since we did not detect a trail effect on the level of plant community (in contrast to our hypothesis), we conclude that there is a high “robustness” of the studied soil seed banks. Possibly there is also a lag-time in the response of the soil seed bank to the formation of a trail. However, in the case of an extensive grazing regime with moving livestock, as studied here, a seed-bank effect might be rare because paddock boundaries are varied from time to time, for nutritional or conservational reasons. There is also evidence from other open grazing lands, e. g. in arid regions, that soil seed banks can be relatively robust against ungulate impact (KINLOCH & FRIEDEL 2005). However, to our knowledge there are no further studies on the soil seed banks of in particular livestock trails so far. Two annual taxa (*Chenopodium album* agg., *Veronica verna*) showed a significant positive influence of trails on their topsoil seed densities, but since multiple statistical tests were carried out, these results should be interpreted with care. *Chenopodium album* is well known to build up long-term persistent soil seed banks (seeds viable for ≥ 5 a) with maximal values of >660 a (THOMPSON et al. 1997). According to the data of KROLUPPER & SCHWABE (1998), EICHBERG et al. (2006) and BOES (2006) *Chenopodium album* agg. (comprising *Chenopodium album* and *C. strictum* ssp. *striatiforme*) is one of the most frequent taxa in soil seed banks of inland sand ecosystems in the Darmstadt region. In the KA and A vegetation types of the studied ecosystem, *Chenopodium album* agg. had a higher abundance in the above-ground vegetation on donkey wallows than on control plots (SÜSS & SCHWABE 2007). However, according to our long-term data for permanent vegetation plots (10 years, n. p.), this ruderal plant taxon establishes in disturbed microhabitats if the abiotic conditions (dry periods) are not too extreme.

6 Conclusion

Our results regarding inland sand grasslands show that the linear movement of sheep on trails is driven by the spatial distribution of essential resources and requisites (e. g., water and shade). In our extensive pasture-management system, sheep trails represent a stripe-shaped microhabitat with regressive successional tendencies in the above-ground vegetation. Microhabitat-typical annual plant species are supported by the presence of trails. Trails are structures that concentrate various ecological processes, such as mechanical disturbance by trampling and activation of the soil seed bank, intermingled with effects of in particular endozoochorous dispersal by sheep (EICHBERG et al. 2007, WESSELS 2007). As soon as they are no longer used they revert to their former structure

within a time window of a few years. HASSE & DANIÉLS (2006) reported a rapid recapture of gaps by *Corynephorus*-grassland after disturbance (structurally comparable to our K-plots). If there is intensive management, trails of course produce high proportions of bare soil and can cause severe erosion on slopes (WALKER & HEITSCHMIDT 1986). Furthermore, even in the case of extensive management any heavy disturbance of biological soil crusts (comprising Cyanobacteria, Algae, lichens and mosses) should be avoided (HACH et al. 2005, LANGHANS et al. 2009); this is possible by choosing optimal places for water and mineral supply, and in some cases it might be necessary to exclude patches with biological soil crusts from grazing.

Acknowledgements. We are grateful to Marcel Röth for help in the field, to Dr. Christian Storm for giving suggestions for statistical analysis, to Reinhold Joeck and Reiner Stürz for their cooperation during the grazing periods, to Dr. Ann Thorson (Oxford) for language revision and to Dr. Helga Bültmann (Münster) for comments on an earlier draft. The “Regierungspräsidium Darmstadt” gave permission to work at the study site.

7 References

- BAKKER, J. P., J. DE LEEUW & S. E. VAN WIEREN (1983): Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. – *Vegetatio* **55**: 153-161.
- BARKMAN, J. J., H. DOING & S. SEGAL (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – *Acta Bot. Neerl.* **13**: 394-419.
- BERG, G., P. ESSELINK, M. GROENEWEG, & K. KIEHL (1997): Micropatterns in *Festuca rubra*-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. – *Plant Ecol.* **132**: 1-14.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIÉLS (1997): Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and *Campylopus introflexus*. – *Phytocoenologia* **27**: 257-273.
- BOES, J. (2006): Einfluss von Beweidung auf die Diasporenbanken in Sand-Ökosystemen: flächige Effekte und Effekte von beweidungsinduzierten Sonderstrukturen (Weidepfade). – Unpublished diploma thesis, Darmstadt University of Technology, Darmstadt, Germany.
- DIERSCHKE, H. & G. BRIEMLE (2002): Kulturgrasland – Wiesen, Weiden und verwandte Staudenfluren. – Ulmer, Stuttgart.
- EICHBERG, C., C. STORM & A. SCHWABE (2005): Epizoochorous and post-dispersal processes in a rare plant species: *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb. (Asteraceae). – *Flora* **200**: 477-489.
- EICHBERG, C., C. STORM, A. KRATOCHWIL & A. SCHWABE (2006): A differentiating method for seed bank analysis: validation and application to successional stages of Koelerio-Corynephoretea inland sand vegetation. – *Phytocoenologia* **36**: 161-189.
- EICHBERG, C., C. STORM & A. SCHWABE (2007): Endozoochorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep-grazed inland sand ecosystems. – *Flora* **202**: 3-26.
- GANSKOPP, D. (2001): Manipulating cattle distribution with salt and water in large arid-land pastures: a GPS/GIS assessment. – *Appl. Anim. Behav. Sci.* **73**: 251-262.
- GANSKOPP, D., R. CRUZ & D. E. JOHNSON (2000): Least-effort pathways?: a GIS analysis of livestock trails in a rugged terrain. – *Appl. Anim. Behav. Sci.* **68**: 179-190.
- HACH, T., B. BÜDEL & A. SCHWABE (2005): Biologische Krusten in basenreichen Sand-Ökosystemen des Koelerion glaucae-Vegetationskomplexes: taxonomische Struktur und Empfindlichkeit gegenüber mechanischen Störungen. – *Tuexenia* **25**: 357-372.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIÉLS (2006): Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. – *J. Veg. Sci.* **17**: 135-146.

- KINLOCH, J. E. & M. H. FRIEDEL (2005): Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: seed bank and vegetation dynamics. – *J. Arid. Environ.* **60**: 133-161.
- KOPERSKI, M., M. SAUER, W. BRAUN & S. R. GRADSTEIN (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schr.-R. f. Vegetationskde.* **34**: 1-519.
- KORNECK, D., M. SCHNITTLER & I. VOLLMER (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. – *Schr.-R. f. Vegetationskde.* **28**: 21-187.
- KROLUPPER, N. & A. SCHWABE (1998): Ökologische Untersuchungen im Darmstadt-Dieburger Sandgebiet (Südhessen): Allgemeines und Ergebnisse zum Diasporen-Reservoir und -Niederschlag. – *Botanik u. Naturschutz in Hessen* **10**: 9-39.
- LANGE, R. T. (1969): The piosphere: sheep track and dung patterns. – *J. Range Manage.* **22**: 396–400.
- LANGHANS, T. M., C. STORM & A. SCHWABE (2009): Biological soil crusts and their micro-environment: impact on emergence, survival and establishment of seedlings. – *Flora* **204**(2), in press.
- LITTELL, R. C., G. A. MILIKEN, W. W. STROUP & R. D. WOLFINGER (2000): SAS System for Mixed Models. Cary NC: SAS Institute Inc.
- MEYER, P. (1984): Schaf. – In: BOGNER, H. & A. GRAUVOGL (eds): Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. – Ulmer, Stuttgart.
- PORZIG, E. & H. H. SAMBRAUS (1991) (eds): Nahrungsaufnahmeverhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. – Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- PUTFARKEN, D., J. DENGLER, S. LEHMANN & W. HÄRDTLE (2008): Site use of grazing cattle and sheep in a large-scale pasture landscape: A GPS/GIS assessment. – *Appl. Anim. Behav. Sci.* **111**: 54-67.
- ROTUNDO, J. L. & M. R. AGUIAR (2004): Vertical seed distribution in the soil constrains regeneration of *Bromus pictus* in a Patagonian steppe. – *J. Veg. Sci.* **15**: 515-522.
- SCHOLZ, P. (2000): Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. – *Schr.-R. f. Vegetationskde.* **31**: 1-298.
- SCHWABE, A., A. ZEHR, C. EICHBERG, M. STROH, C. STORM & A. KRATOCHWIL (2004): Extensive Beweidungssysteme als Mittel zur Erhaltung und Restitution von Sand-Ökosystemen und ihre naturschutzfachliche Bedeutung. – In: FINCK, P., W. HÄRDTLE, B. REDECKER & U. RIECKEN (eds): Weidelandschaften und Wildnisgebiete. – *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* **78**: 63-92.
- SQUIRES, V. R. (1974): Grazing distribution and activity patterns of Merino sheep on a saltbush community in South-East Australia. – *Appl. Anim. Ethol.* **1**: 17-30.
- SSYMAN, A., K. HAUKE, C. RÜCKRIEM & E. SCHRÖDER (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000: Handbuch zur Umsetzung der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie und der Vogelschutz-Richtlinie. – *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* **53**: 1-560.
- SÜSS, K. & A. SCHWABE (2007): Sheep versus donkey grazing or mixed treatment: results from a 4-year field experiment in *Armerio-Festucetum trachyphyllae* sand vegetation. – *Phytocoenologia* **37**: 135-160.
- SÜSS, K., C. STORM, K. ZIMMERMANN & A. SCHWABE (2007): The interrelationship between productivity, plant species richness and livestock diet: a question of scale? – *Appl. Veg. Sci.* **10**: 169-182.
- THOMPSON, K., J. P. BAKKER & R. M. BEKKER (1997): The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. – Cambridge University Press, Cambridge.
- VAN TOOREN, B. F. (1988): The fate of seeds after dispersal in chalk grassland: the role of the bryophyte layer. – *Oikos* **53**: 41-48.
- WALKER, J. W. & R. K. HEITSCHMIDT (1986): Effect of various grazing systems on type and density of cattle trails. – *J. Range Manage.* **39**: 428-431.
- WESSELS, S. (2007): The contribution of sheep zoochory to the conservation and restoration of target plant communities in isolated sand ecosystems. – PhD thesis, Darmstadt University of Technology, Darmstadt, Germany.

WESSELS, S., C. EICHBERG, C. STORM & A. SCHWABE (2008): Do plant-community-based grazing regimes lead to epizoochorous dispersal of high proportions of target species? – *Flora* **203**: 304-326.

WISSKIRCHEN, R. & H. HAEUPLER (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart.

Address of the authors:

Dr. Carsten Eichberg, Dipl.-Biol. Judith Boes, Prof. Dr. Angelika Schwabe
Technische Universität Darmstadt
Dep. Biology, Vegetation Ecology
Schnittspahnstr. 4
D-64287 Darmstadt
Germany

E-mail: eichberg@bio.tu-darmstadt.de, schwabe@bio.tu-darmstadt.de

Einfluss verschiedener Heide-Pflegeverfahren auf die Ernährungssituation von *Calluna vulgaris*

Werner Härdtle & Goddert v. Oheimb, Lüneburg

Abstract. In the face of ongoing atmospheric nutrient loads the employment of management measures to remove nutrients from heathland ecosystems has increased in importance. The present study is the first to analyse whether *Calluna vulgaris* is a suitable bio-monitor of management-mediated nutrient pools in heathland ecosystems. If *Calluna vulgaris* proves to be an appropriate indicator, its bio-indicative usage may prove to be a helpful tool for an assessment of management success in heathland ecosystems. In the Lüneburger Heide nature reserve (NW Germany) we analysed the impacts of grazing, mowing, prescribed burning, chopping and sod-cutting on the nutritional status of *Calluna vulgaris* by measuring nutrient contents (N, P, Ca, Mg, K) of current year's shoots one and five years after application of management measures. Results were related to management-induced nutrient flows and nutrient pools at the focal heath sites. Our results indicate that the less the physical environment of a heath site was affected by management measures the better the nutrient contents of current year's shoots of *Calluna vulgaris* mirrored changes in nutrient pools. For low-intensity measures (i.e. grazing, mowing, prescribed burning), shoot nutrient contents were a suitable indicator for changes in nutrient pools, particularly for nutrients with conservative cycles such as P. At grazed and mown sites high output rates of P caused by these measures were well reflected by decreased shoot P content. At burned sites, *Calluna vulgaris* proved to be a good indicator of changes in nutrient pools of the organic layer, mainly attributable to the deposition of nutrients with ash. In contrast, at sites subjected to high-intensity measures, shoot nutrient contents did not reflect management-mediated shifts in nutrient pools, despite the high nutrient losses caused by chopping and sod-cutting. At these sites, shoot nutrient contents mirrored only the effects of altered mineralisation rates attributable to changes in the physical environment following high-intensity measures. As plant growth and competition in heathlands is considered to be controlled by N or P, shoot N:P ratios are recommended as a tool to indicate whether plant growth tends to be limited by N, by P or by N and P. This, in turn, allows for an assessment of long-term effects of both atmospheric nutrient loads and management-mediated shifts in N and P pools at a focal heath site.

1 Einleitung

Heiden sind nährstoffarme Ökosysteme und typisch für saure, meist podsolierte Böden im nordwestlichen Europa (AERTS & CHAPIN 2000). Trophisch nicht oder wenig gestörte Heiden zeichnen sich durch konservative Nährstoffkreisläufe und hohe Nährstoff-Umsatzzeiten in Pflanzen und Böden aus (NIELSEN et al. 1999). Anthropogene Nährstoffeinträge, insbesondere von Stickstoff (nachfolgend als N bezeichnet), beeinträchtigen langfristig die Stabilität und die typische Artenzusammensetzung der Heiden (BOBBINK et al. 1998). Heidemanagement, das primär auf eine Offenhaltung der Landschaft zielt, ist heute zugleich um einen effizienten Austrag von Nährstoffen aus

Heiden bemüht, um somit zumindest teilweise atmogene Nährstoffeinträge zu kompensieren (BARKER et al. 2004).

In den vergangenen Jahren haben mehrere Studien den Einfluss atmogener Nährstoffeinträge und verschiedener Managementmaßnahmen auf die Artenzusammensetzung und die bodenchemischen Eigenschaften von Heiden untersucht (u. a. MITCHELL et al. 2000, HÄRDTLE et al. 2006). Allerdings ist ein auf bodenchemischen Analysen fußendes Monitoring der durch Nährstoffeinträge und Management bewirkten Änderungen im Nährstoffhaushalt kosten- und zeitintensiv. Als Alternative wurden in den vergangenen Jahren zunehmend Nährstoffgehalte der Biomasse oder der Blätter sowie Elementverhältnisse (z. B. N:P-Verhältnisse) in Pflanzen herangezogen, um Trophieänderungen der Standorte als Folge von Nährstoffeinträgen zu verfolgen (GOMBERT et al. 2006, WALKER et al. 2006). Der bioindikative Wert solcher Analysen von Pflanzengewebe fußt darauf, dass pflanzliche Aufnahmeleistungen mit zunehmender Nährstoffverfügbarkeit ansteigen (PITCAIRN et al. 2003). Besonders in Ökosystemen mit konservativen Nährstoffkreisläufen sind Nährstoffgehalte in Pflanzen vielfach eng korreliert mit den Nährstoffvorräten im Boden, da diese Vorräte die durch Mineralisationsprozesse freigesetzten Mengen an Nährelementen maßgeblich mitbestimmen (BARDGETT et al. 2002). Zudem hat die Messung der Nährelemente in der Biomasse und den Blättern von Pflanzen und ihre bioindikative Auswertung gegenüber der Messung von Nährstoffkonzentrationen im Boden verschiedene Vorteile. So können die Elementgehalte in der Biomasse als integrative Werte interpretiert werden, die einen mittel- bis langfristigen Aufnahmeprozess von Nährstoffen in die Pflanze widerspiegeln, wo hingegen klassische Bodenanalysen lediglich die augenblickliche Nährstoffverfügbarkeit widerspiegeln. Diese kann aber räumlich und zeitlich erheblichen Schwankungen unterliegen (GÜSEWELL & KOERSELMAN 2002). Besonders in jüngerer Zeit wurden Analysen der Elementgehalte in Pflanzengewebe zum Monitoring der Trophiesituation entsprechender Standorte herangezogen. Dabei ließ sich zeigen, dass der Stickstoffgehalt von höheren Pflanzen und Moosen mit der Stickstoffdeposition in Heiden korreliert ist (PITCAIRN et al. 2003, BRITTON & FISHER 2007).

Bislang wurde die Eignung von *Calluna vulgaris* (nachfolgend als *Calluna* bezeichnet) als Biomonitor zur Beurteilung von Änderungen von Nährstoffvorräten infolge von Managementmaßnahmen nicht untersucht. Sollte sich *Calluna* diesbezüglich als ein geeigneter Bioindikator erweisen, so ließe sich damit – auf relativ einfache Weise – der Erfolg eines Heidemanagements in Bezug auf die Erhaltung ausgeglichener Nährstoffbilanzen beurteilen. Die vorliegende Studie untersucht erstmalig, inwieweit *Calluna* als Bioindikator zur Dokumentation der auf Managementmaßnahmen rückführbaren Änderungen der Nährstoffvorräte in Heide-Ökosystemen verwendbar ist. Im Untersuchungsgebiet Lüneburger Heide sind Beweidung, Mahd, Winterbrand, Schopern und Plaggen häufig angewandte Managementverfahren. Wir gehen davon aus, dass sich der Einfluss dieser Maßnahmen auf die Nährstoffvorräte der Systeme in den Nährstoffkonzentrationen einjähriger *Calluna*-Zweige widerspiegelt. Zu diesem Zweck untersuchten wir die N-, P-, Ca-, Mg- und K-Gehalte sowie die N:P-Verhältnisse in *Calluna*-Zweigen ein Jahr und fünf Jahre nach der Anwendung der oben genannten Maßnahmen (im Fall des Beweidungsexperimentes nach einem bzw. fünf Jahren kontinuierlicher Beweidung) und verglichen die Ergebnisse mit der Ernährungssituation der Besenheide auf nicht gepflegten Standorten. Um die Ergebnisse besser interpretieren zu können,

wurden die gemessenen Blatt-Nährstoffgehalte in Beziehung zu den durch diese Maßnahmen verursachten Nährstoffflüssen gesetzt (unter Einbeziehung der atmosphärischen Einträge, der Nährstoffauswaschung und des Nährstoffaustrages durch Biomassen- und Bodenentfernung). Die Daten hierzu wurden begleitend durchgeführten und bereits publizierten Untersuchungen an den gleichen Heidestandorten entnommen (HÄRDTLE et al. 2006, 2007, FÖTTNER et al. 2007, NIEMEYER et al. 2007). Folgende Fragen wurden untersucht:

1. Unterscheidet sich der bioindikative Wert von *Calluna* im Hinblick auf die fünf untersuchten Nährelemente?
2. Welche Auswirkungen haben kurzfristig veränderliche Nährstoffkonzentrationen im Boden (als Folge veränderter Mineralisationsraten) und langfristig wirksame Änderungen der Gesamt-Nährstoffvorräte (infolge einer Biomassen- oder Bodenentnahme) auf die Ernährungssituation von *Calluna*?

2 Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Naturschutzgebiet Lüneburger Heide in Niedersachsen repräsentiert mit etwa 5500 ha den größten Komplex heute noch vorhandener Heidelandschaften im Nordwestdeutschen Tiefland. Das Gebiet ist charakterisiert durch pleistozäne Ablagerungen, in dem nährstoffarme und podsolierte Böden vorherrschen. Die $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ -Werte liegen im Oberboden zwischen 3,0 und 3,5. Das subozeanische Klima ist gekennzeichnet durch mittlere Jahresniederschläge von 811 mm und einer mittleren Jahrestemperatur von 8,4°C.

2.2 Managementmaßnahmen

In dieser Studie wurde der Ernährungszustand von *Calluna* in Beziehung zu den Auswirkungen von Beweidung, Mahd, Winterbrand, Schopern und Plaggen auf die Nährstoffvorräte in Heide-Ökosystemen gesetzt. Alle Managementmaßnahmen wurden im Winterhalbjahr 2001/2002 durchgeführt, wobei das Beweidungsexperiment im Mai 2001 startete. Nachfolgend werden die untersuchten Managementverfahren kurz beschrieben:

- Für das Beweidungsexperiment diente eine Schafherde mit 541 Schafen („Grau gehörnte Heidschnucke“), die auf einer Fläche von 486 ha geführt wurde (Beweidungsdichte: 1,1 Schafe ha^{-1}). Die Schafe blieben ganzjährig auf der Fläche und wurden durch einen Schäfer geführt. Die Schafe verweilten im Durchschnitt acht Stunden pro Tag auf den Beweidungsflächen. Die übrige Zeit (also vor allem nachts) waren die Tiere im Stall untergebracht. Alle Schafe wurden, mit Ausnahme der Lammzeit, nicht zusätzlich gefüttert.
- Gemäht wurde nur in *Calluna*-dominierten Beständen, um deren vegetative Regeneration einzuleiten. In unserem Experiment wurde die Vegetation etwa 10 cm über dem Oberboden abgeschnitten („low-intensity mow“). Bei dieser Maßnahme wurden daher die organischen Auflagen nicht beeinflusst. Die Mahd wird maschinell durchgeführt und das Mahdgut entfernt.
- Brand wird in der Lüneburger Heide im Winter durchgeführt („low-temperature fire“). Hierfür werden Schönwetterperioden und Tage mit nur mäßigen Windgeschwindig-

keiten benötigt, um ein weitgehendes Abbrennen der oberirdischen Biomasse und ein langsames Vorschreiten des Feuers sicher zu stellen. Wie die Mahd greift auch diese Maßnahme die organischen Auflagen nicht an.

- Schopfern und Plaggen sind intensive Maßnahmen, bei denen die Biomasse wie auch die organischen Auflagen (Schopfern) sowie Teile des A-Horizontes (Plaggen) entfernt werden. Beide Maßnahmen werden nur dort angewandt, wo Gräser bereits erhebliche Dominanzanteile erlangt haben.

2.3 Untersuchungsflächen

In einem Gebiet von 2100 ha Größe wurden insgesamt 20 Untersuchungsflächen zufallsverteilt ausgewählt (vier Replikate pro Managementmaßnahme). Jede Untersuchungsfläche war 20m x 10m groß und wurde in zwei Teilflächen mit einer Größe von jeweils 10m x 10m unterteilt. Eine Teilfläche diente zur Durchführung der Managementmaßnahme, die zweite Teilfläche als Kontrollfläche. Im Beweidungsexperiment wurden vier Untersuchungsflächen in vier verschiedenen Heidegebieten (jedes etwa 500 ha groß und durch eine eigene Schafherde beweidet) zufallsverteilt ausgewählt. Auch hier wurden die Untersuchungsflächen in zwei Teilflächen von 10m x 10m Größe unterteilt, wobei eine Teilfläche für die Schafe zugänglich und die andere eingezäunt war („exclosure“). Alle Untersuchungsflächen waren vor Durchführung der Maßnahmen für etwa zehn Jahre unbewirtschaftet. Nach Auskunft des „Vereins Naturschutzpark“, der für das Flächenmanagement verantwortlich ist, betrug das Alter der Besenheide auf den Untersuchungsflächen 10-15 Jahre. Die Artenzusammensetzung der Untersuchungsflächen ist aus Tabelle 1 ersichtlich.

In begleitend durchgeführten Arbeiten von HÄRDTLE et al. (2006, 2007), FOTTNER et al. (2007) und NIEMEYER et al. (2007) wurden die Auswirkungen der oben genannten Managementmaßnahmen auf Nährstoffflüsse und Nährstoffvorräte in der oberirdischen Biomasse und im Boden untersucht (inkl. der atmosphärischen Nährstoffeinträge, der Nährstoffverluste mit dem Sickerwasser und der durch Biomassen- und Bodenentfernung bewirkten Nährstoffausträge). Um die Ergebnisse dieser Untersuchungen mit jenen der vorliegenden Studie in Beziehung setzen zu können, wurden die hierfür wichtigen Ergebnisse der oben genannten Arbeiten in Tabelle 2 zusammengestellt.

2.4 Beerntung der *Calluna*-Zweige

Einjährige Zweige von *Calluna* wurden ein Jahr (Oktober 2002) und fünf Jahre (Oktober 2006) nach der Durchführung der oben genannten Managementmaßnahmen beerntet (im Beweidungsexperiment: nach einem Jahr und fünf Jahren kontinuierlicher Beweidung). In jeder Teilfläche (Maßnahmenfläche und Kontrolle) wurden jeweils fünf einjährige Zweige von 20 zufällig ausgewählten Pflanzen abgeschnitten und zu einer Probe (pro Teilfläche) zusammengefasst. Da sich die Nährstoffgehalte der *Calluna*-Zweige im Jahresverlauf ändern, wurden alle Zweige jeweils im Oktober geerntet. Zu dieser Zeit spiegelt der Blattnährstoffgehalt die Ernährungssituation der Besenheide am Besten wider (UREN et al. 1997).

Tab. 1: Artenzusammensetzung der Untersuchungsflächen vor Durchführung der Managementmaßnahmen (nach Angaben von HÄRDTLE et al. 2006, FOTTNER et al. 2007, NIEMEYER et al. 2007; Zahl der Vegetationsaufnahmen pro Managementmaßnahme: 6; aus Gründen der besseren Übersichtlichkeit werden nur Arten mit einem Deckungsanteil von >1 % angegeben).

Tab. 1: Species composition of sample plots prior to treatment (vegetation data from HÄRDTLE et al. 2006, FOTTNER et al. 2007, NIEMEYER et al. 2007; n of relevés = 6 per management measure; mean cover of species in %; species covering >1 % of the sample plots are listed).

	Beweidung	Mahd	Winterbrand	Schopfern	Plaggen
Mittlere Artenzahl	9	12	10	10	11
Vorherrschende Arten	Mittlere Deckung (%)	Mittlere Deckung (%)	Mittlere Deckung (%)	Mittlere Deckung (%)	Mittlere Deckung (%)
<i>Calluna vulgaris</i>	89	80	56	40	38
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3	10	19	66	26
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>Molinia caerulea</i>	< 1	0	0	< 1	36
<i>Pleurozium schreberi</i>	5	3	18	3	4
<i>Hypnum cupressiforme</i>	95	40	22	30	49
<i>Dicranum scoparium</i>	3	23	20	23	6

2.5 Chemische Analysen

Das geerntete Pflanzenmaterial wurde luftgetrocknet, gemahlen, erneut bei 105°C getrocknet und danach gewogen (Bestimmung des Ofen-Trockengewichtes = dw). Die N-Gehalte wurden mit einem C:N-Analyser (Elementar, Hanau, Deutschland) untersucht. Proben zur Bestimmung der Ca-, K-, Mg- und P-Gehalte wurden mit einer HNO₃-HCL-H₂O₂-Lösung versetzt (WONG et al. 1997, LAMBLE & HILL 1998) und anschließend in einer Mikrowelle aufgeschlossen (MLS-GmbH, Leutkirch, Deutschland). Die so erhaltenen Lösungen wurden mit Hilfe eines ICP-OES auf die entsprechenden Elementkonzentrationen untersucht (Perkin Elmer, Burladingen, Deutschland). Aus den Ergebnissen wurden die N-, P-, Ca-, Mg- und K-Gehalte (in mg 100 g⁻¹ dw) sowie die N:P-Verhältnisse der einjährigen *Calluna*-Zweige berechnet.

2.6 Datenauswertung und Statistik

Die Messungen der Nährstoffgehalte der Zweige wurden mit Hilfe einer einfaktoriellem ANOVA ausgewertet (Maßnahmen als fester Faktor). Die Nährstoffgehalte der *Calluna*-Zweige in 2002 und 2006 wurden zu den Nährstoffflüssen bzw. Nährstoffvorräten

mittels einer schrittweisen multiplen Regression in Beziehung gesetzt. Die Nährstoffgehalte wurden dabei als abhängige Variable betrachtet, und die Nährstoffausträge (infolge von Biomassen- und Bodenaustrag), Sickerwasserverluste (in den Kontroll- und Maßnahmenflächen in 2002 und 2006), Exkrementeinträge (im Beweidungsexperiment), Nährstoffeinträge durch Asche-Deposition (Brandexperiment), Vegetationsbedeckung, die mittleren Niederschläge (von Juni – Oktober in 2002 und 2006) und die mittlere Temperatur (von Juni – Oktober in 2002 und 2006) als Prädiktoren betrachtet (gemäß der Daten in Tabelle 2). Die Vegetationsbedeckung wurde in das Regressionsmodell einbezogen, da sie mit der Bodenoberflächentemperatur gut korreliert ist, und diese wiederum Mineralisationsprozesse und somit die Nährstoffverfügbarkeit im Oberboden mit beeinflusst (MOHAMED et al. 2007). Die beiden zuletzt genannten Prädiktoren wurden aufgenommen, um Unterschiede in den Witterungsverläufen zwischen den Jahren 2002 und 2006 zu beschreiben, da diese möglicherweise die Nährstoffverfügbarkeit und damit die Aufnahme von Nährstoffen durch *Calluna* beeinflussen. In der schrittweisen Regression wurde die Auswahl von Prädiktoren gestoppt, wenn keiner der verbleibenden Prädiktoren das Modell auf dem Niveau von $P = 0,01$ verbesserte. Alle statistischen Analysen wurden mit dem Programm SPSS 15.0 durchgeführt.

3 Ergebnisse

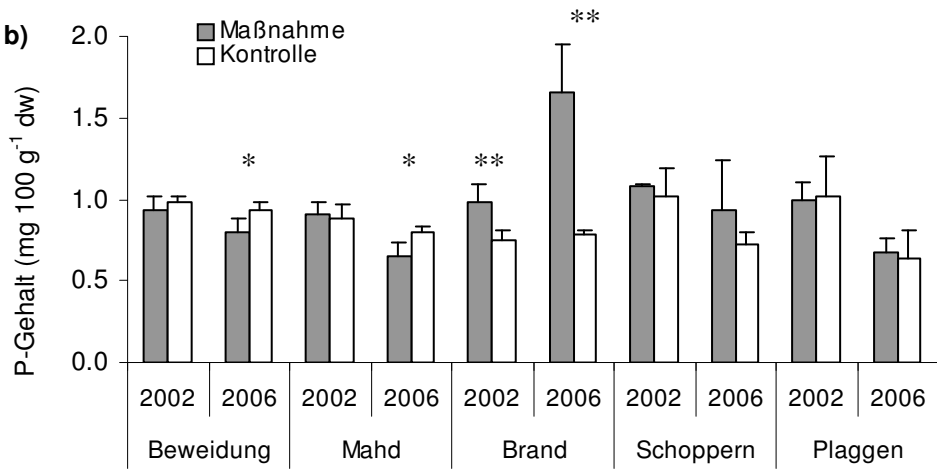
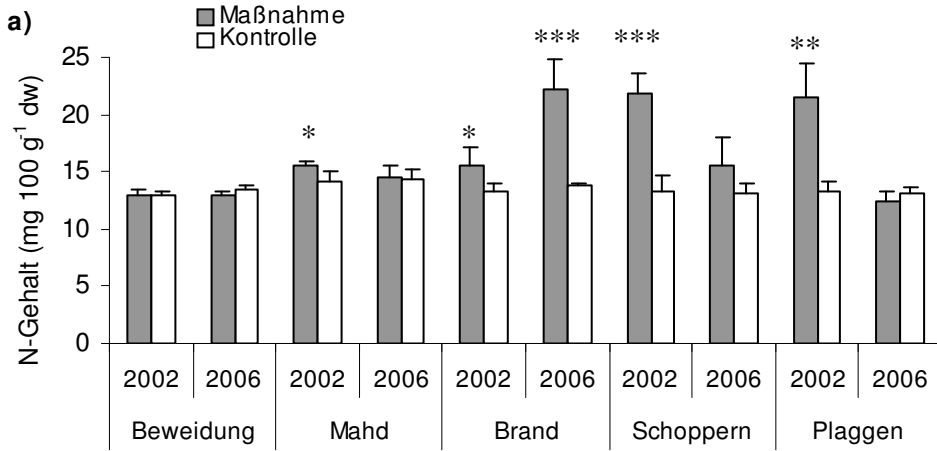
3.1 Änderungen der Nährstoffgehalte in den *Calluna*-Zweigen nach den Maßnahmen

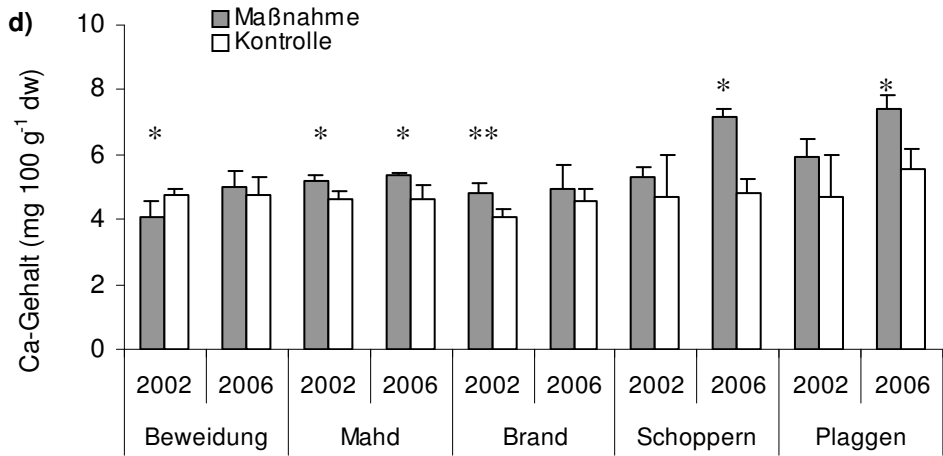
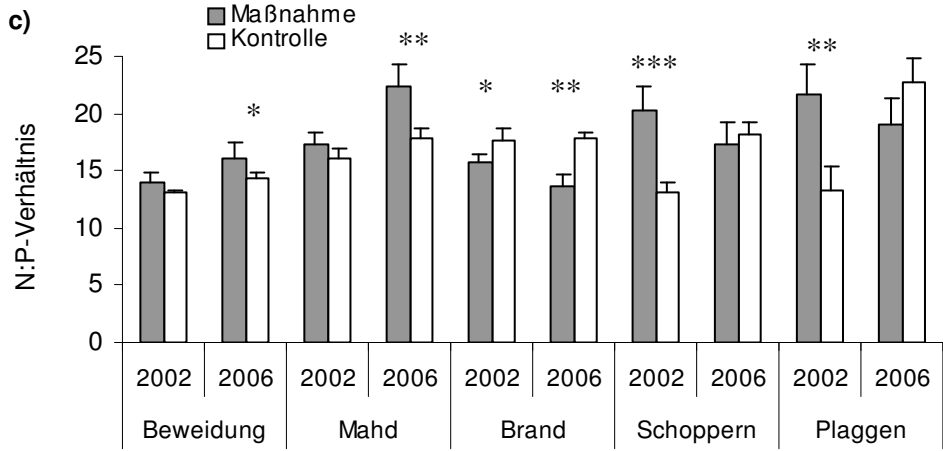
Die Nährstoffgehalte der einjährigen *Calluna*-Zweige (in 2002 und 2006) änderten sich sehr unterschiedlich im Hinblick auf die fünf verglichenen Maßnahmen (Abb. 1). Die N-Gehalte nahmen besonders deutlich in den geschopperten und geplaggtten Flächen ein Jahr nach Durchführung dieser Maßnahmen zu (Abb. 1a). Die N-Gehalte waren ebenso in den Brandflächen (in 2002 und 2006) und in den gemähten Flächen (in 2002) im Vergleich zu den jeweiligen Kontrollflächen erhöht.

Die P-Gehalte der einjährigen Zweige waren in den beweideten und gemähten Flächen fünf Jahre nach Maßnahmenbeginn signifikant verringert, in den gebrannten Flächen in beiden Untersuchungsjahren hingegen erhöht (Abb. 1b). Die N:P-Verhältnisse waren in den beweideten und gemähten (in 2006) sowie in den geschopperten und geplaggtten Teilflächen (in 2002) erhöht (Abb. 1c). Demgegenüber waren die N:P-Verhältnisse der Zweige in den gebrannten Flächen ein Jahr und fünf Jahre nach Maßnahmenbeginn deutlich erniedrigt.

Die Ca-Gehalte waren fünf Jahre nach Durchführung des Schoppens und Plaggens erhöht (Abb. 1d). Zudem war eine geringe, aber signifikante Erhöhung der Ca-Gehalte in Pflanzen auf den gemähten und gebrannten Flächen nachweisbar (in 2002 und 2006). In den beweideten Flächen nahmen die Ca-Gehalte dagegen ab.

Die Mg-Gehalte waren in den gemähten (2006), gebrannten (2006) und geschopperten (2002) Flächen erhöht (Abb. 1e). Die K-Gehalte stiegen nach Brand (beide Jahre), nach Schoppens und Plaggen an (2002), nahmen aber in den beweideten Flächen ab (2002; Abb. 1f).





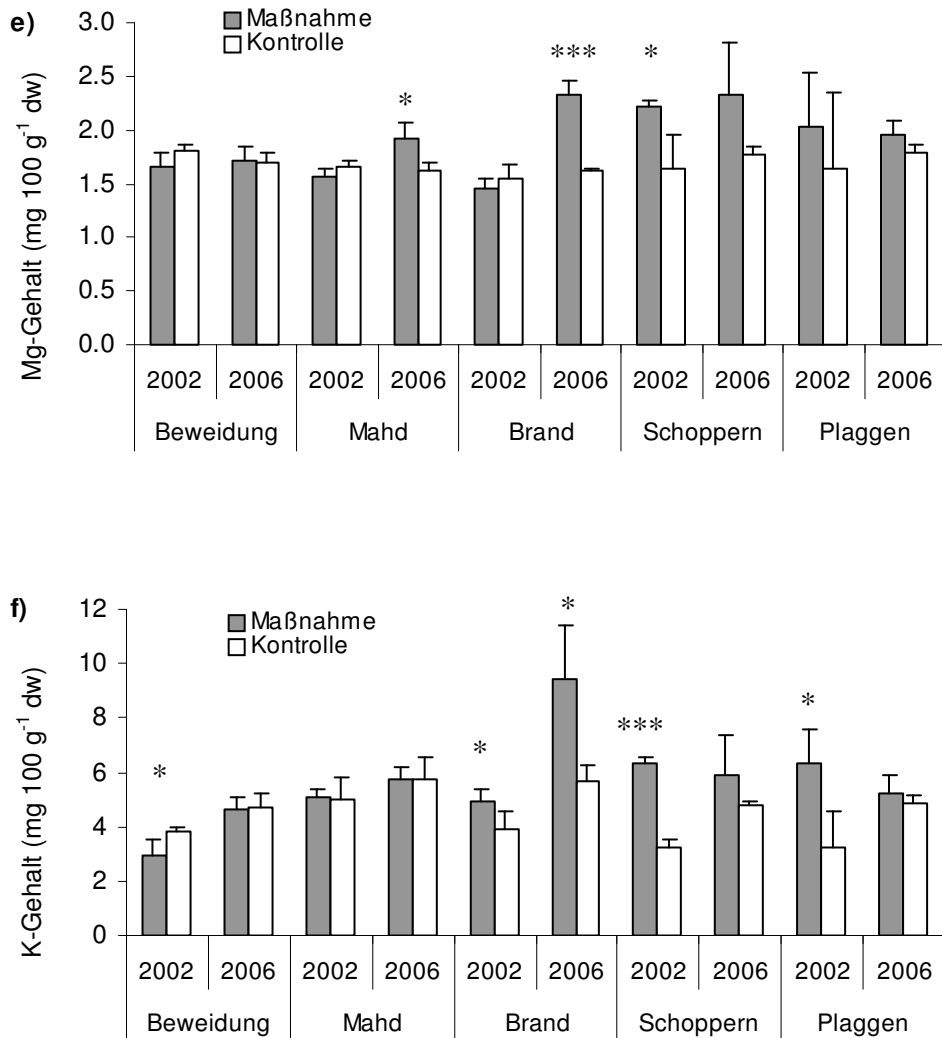


Abb. 1: Nährstoffgehalt einjähriger *Calluna vulgaris*-Zweige (in % Trockengewicht = dw) in den Kontroll- und Maßnahmenflächen ein Jahr (Oktober 2002) und fünf Jahre (Oktober 2006) nach Durchführung der Maßnahmen (im Beweidungsexperiment: nach einem Jahr und fünf Jahren kontinuierlicher Beweidung); a) N-Gehalt, b) P-Gehalt, c) N:P-Verhältnis der Zweige, d) Ca-Gehalt, e) Mg-Gehalt, f) K-Gehalt (angegeben sind Mittelwerte von n = 4 Messungen + 1SD; * = $P < 0,05$, ** = $P < 0,01$, *** = $P < 0,001$).

Fig. 1: Current year's shoot nutrient contents of *Calluna vulgaris* (in % dry weight = dw) in the controls and treatments one year (October 2002) and five years (October 2006) after application of management measures (for the grazing experiment: one year and five years after continuous grazing); a) N content, b) P content, c) Shoot N:P ratio, d) Ca content, e) Mg content, f) K content (means of n = 4 + 1SD; * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$).

3.2 Nährstoffgehalte der *Calluna*-Zweige in Beziehung zu Nährstoffflüssen und -vorräten

Beziehungen der Nährstoffgehalte in den *Calluna*-Zweigen zu den durch Management induzierten Nährstoffflüssen und Nährstoffvorräten (Tab. 2) wurden mit Hilfe einer multiplen Regression untersucht (Tab. 3). Für das Beweidungs- und Mahd-Experiment wurde lediglich ein signifikantes Modell errechnet, das den P-Gehalt der *Calluna*-Zweige beschreibt (Tab. 3, Modell a und b). In beiden Modellen ergab sich nur ein signifikanter Prädiktor für den P-Gehalt, nämlich der Austrag an P infolge des Biomassenaustrags. Im Beweidungsexperiment betrug der P-Austrag $1,9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, und Mahd verursachte einen P-Verlust von $7,1 \text{ kg ha}^{-1}$ (Tab. 2). Im Vergleich dazu waren die P-Flüsse, die durch atmogene Depositionen ($0,3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) und durch Sickerwasserverluste ($0,2 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ in der Kontrolle) verursacht wurden, gering. Der P-Eintrag durch Exkremate (Beweidungsexperiment) war von ähnlicher Größenordnung und betrug $0,2 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Für das Brandexperiment wurden vier Regressionsmodelle berechnet, die den N-, P-, Ca- und Mg-Gehalt der *Calluna*-Zweige vorhersagten (Tab. 3, Modelle c – f). Für den N-Gehalt ergaben sich zwei Prädiktoren, der N-Eintrag mit Asche (während des Brandes) und die Deckung der Vegetation. Auch die P-, Ca- und Mg-Gehalte wurden durch die Deposition dieser Nährelemente mit der Asche signifikant beeinflusst. Zudem war der Sickerwasseraustrag ein signifikanter Prädiktor für den P-Gehalt der *Calluna*-Zweige. Wie Tab. 2 zeigt, ist der Eintrag der genannten Nährstoffe im Verlauf des Brandexperimentes beträchtlich (5,2, 6,4, 35,5, 10,9, 18,1 kg pro Hektar für N, P, Ca, Mg bzw. K). Der durch das Verbrennen der oberirdischen Biomasse verursachte Verlust an P, Ca und Mg wurde zu über 80% durch die Rückfuhr dieser Elemente mit der Asche kompensiert.

Tab. 2: Übersicht über die Nährstoffeinträge und -austräge (d. h. atmogene Einträge, Management-induzierte Austräge, Sickerwasserverluste, Exkremeteinträge bei Beweidung, Ascheeinträge bei Brand) sowie resultierende Bilanzen (für N, P, Ca, Mg, K) in den untersuchten Heideflächen (nach Daten von HÄRDTLE et al. 2006, 2007, FOTTNER et al. 2007, NIEMEYER et al. 2007; angegeben sind Mittelwerte von n = 4 Messungen, Standardabweichung (SD) in Klammern, nb = nicht berechnet).

Tab. 2: Compilation of input/output flows (due to atmospheric nutrient deposition, management-related outputs via biomass/soil removal, leaching, excrement input in the grazing experiment, ash deposition in the burning experiment) and resulting nutrient balances (for N, P, Ca, Mg, K) for the heath sites investigated (according to data from HÄRDTLE et al., 2006, 2007, FOTTNER et al., 2007, and NIEMEYER et al., 2007; means of n = 4, SD in parentheses, nb = not calculated).

Maßnahme	Nährstoff (bzw. N:P- Verhältnis)	N	P	N:P	Ca	Mg	K
	Atmogene Einträge (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	22,8 (0,8)	0,3 (0,01)	76,0	5,1 (0,5)	2,8 (0,2)	3,3 (0,5)
Beweidung	Biomassenaustrag (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	25,6 (4,5)	1,9 (0,3)	13,5	11,1 (2,0)	3,8 (0,7)	8,4 (1,5)
	Sickerwasser- austrag (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	2,2 (0,30)	0,2 (<0,01)	11,0	1,8 (0,42)	0,4 (0,09)	1,2 (0,18)
	Exkrement- einträge (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	3,5 (nb)	0,2 (nb)	17,5	0,7 (nb)	0,3 (nb)	1,5 (nb)
	Jährliche Bilanzen (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	-1,5 (nb)	-1,6 (nb)	0,9	-7,1 (nb)	-1,1 (nb)	-4,5 (nb)
		Biomassenaustrag (kg ha ⁻¹)	96,8 (6,2)	7,1 (1,2)	13,6	29,4 (1,6)	8,5 (0,8)
Mahd	Sickerwasser- austrag (Kontrolle) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	3,0 (0,10)	0,2 (<0,01)	15,0	1,1 (0,17)	1,1 (0,04)	2,5 (0,16)
	Sickerwasser- austrag (Maßnahme) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	4,0 (0,04)	0,3 (0,02)	13,3	2,1 (0,39)	2,2 (0,06)	3,5 (0,36)
	Jährliche Bilanzen* (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	9,9 (nb)	-0,6 (nb)	nb	0,7 (nb)	0,5 (nb)	-2,9 (nb)
		Biomassenaustrag (kg ha ⁻¹)	104,2 (10,3)	8,0 (0,7)	13,0	39,2 (3,7)	12,0 (0,8)
Winterbrand	Aschedeposition (kg ha ⁻¹)	5,2 (0,7)	6,4 (1,4)	0,8	35,5 (7,0)	10,9 (2,2)	18,1 (3,0)
	Sickerwasser- austrag (Kontrolle) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	2,0 (0,54)	0,2 (0,01)	10,0	2,0 (1,22)	0,6 (0,18)	1,7 (0,21)
	Sickerwasser- austrag (Maßnahme) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	3,9 (1,19)	0,3 (0,02)	13,0	5,6 (2,79)	1,7 (0,59)	2,5 (0,60)
	Jährliche Bilanzen* (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	10,2 (nb)	-0,1 (nb)	nb	1,4 (nb)	1,7 (nb)	-0,9 (nb)

Schopfern	Biomassenaustrag (kg ha ⁻¹)	155,0 (9,1)	10,0 (1,5)	15,5	36,7 (2,1)	11,9 (1,1)	34,4 (7,2)
	Austrag mit O-Horizont (kg ha ⁻¹)	833,0 (161,0)	31,6 (6,7)	26,4	89,0 (37,5)	22,1 (6,3)	28,6 (7,2)
	Sickerwasser-austrag (Kontrolle) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	6,1 (2,16)	0,2 (0,02)	30,5	4,9 (1,54)	0,7 (0,26)	1,5 (0,63)
	Sickerwasser-austrag (Maßnahme) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	9,7 (3,85)	0,3 (0,05)	32,3	6,7 (3,39)	1,0 (0,30)	2,8 (1,59)
	Jährliche Bilanzen* (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	-33,8 (nb)	-2,0 (nb)	16,9	-6,4 (nb)	0,3 (nb)	-1,4 (nb)
	Plagen	Biomassenaustrag (kg ha ⁻¹)	121,6 (24,4)	7,4 (1,6)	16,4	34,8 (8,2)	10,8 (2,4)
Austrag mit O- + A-Horizont (kg ha ⁻¹)		1561,0 (166,7)	68,7 (5,4)	22,7	187,8 (52,6)	54,0 (12,8)	216,8 (18,9)
Sickerwasser-austrag (Kontrolle) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)		3,7 (0,13)	0,3 (0,01)	12,3	3,4 (0,22)	0,9 (0,03)	2,1 (0,19)
Sickerwasser-austrag (Maßnahme) (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)		7,8 (1,39)	0,4 (0,02)	19,5	3,6 (0,43)	1,5 (0,12)	3,6 (0,47)
Jährliche Bilanzen* (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)		-38,1 (nb)	-2,5 (nb)	15,2	-5,8 (nb)	-0,4 (nb)	-7,3 (nb)

* Kalkuliert auf Basis der Annahme, dass gegenwärtig bestehende Einträge unverändert bleiben und folgende Managementzyklen bestehen: Beweidung: ganzjährig, Mahd und Winterbrand: 10 Jahre, Schopfern: 20 Jahre, Plagen: 30 Jahre.

* Calculated on the basis that deposition rates remain unchanged and the duration of management cycles are: grazing: throughout the year, mowing and prescribed burning: 10 years, choppers: 20 years, sod-cutting: 30 years.

Tab. 3: Ergebnisse der Regressionsanalysen, in denen der Nährstoffgehalt der *Calluna vulgaris*-Zweige (in 2002 und 2006) als abhängige Variable (= "Nährstoff"), und Nährstoffaus-
trag (aufgrund von Biomassen- und Bodenaustrag), Sickerwasseraustrag, Exkrementein-
trag (Beweidungsexperiment), Nährstoffeintrag mit Aschedeposition (Brandexperiment),
Vegetationsbedeckung, mittlerer monatlicher Niederschlag (von Juni bis Oktober in
2002 und 2006) und mittlere monatliche Temperatur (von Juni bis Oktober in 2002 und
2006) als Prädiktoren betrachtet wurden (d.f. = 15 für alle berechneten Modelle).

Tab. 3: Results of the stepwise linear regression analyses considering shoot nutrient contents of *Calluna vulgaris* (in 2002 and 2006) as dependent variables (= "Nutrient"), and nutrient output (due to biomass and soil removal), leaching, excrement input (grazing experiment), nutrient deposition with ash (burning experiment), vegetation cover, mean monthly precipitation (from June to October in 2002 and 2006), and mean monthly temperature (from June to October in 2002 and 2006) as predictors (d.f. = 15 for all the models calculated).

Modell	Maßnahme	Nährstoff	R	Adj. R ²	F	Prädiktor	Beta	P
a	Beweidung	P	0,74	0,55	17,0	Austrag P	- 0,74	0,001
b	Mahd	P	0,79	0,57	110,2	Austrag P	- 0,79	0,002
c		N	0,94	0,80	45,8	N-Deposition mit Asche Vegetations- Bedeckung	0,87 - 0,73	< 0,001 < 0,001
d	Winter- brand	P	0,93	0,85	44,6	P-Deposition mit Asche Sickerwasser- austrag P	0,76 0,68	< 0,001 < 0,001
e		Ca	0,84	0,66	14,7	Ca-Deposition mit Asche	0,84	0,009
f		Mg	0,97	0,94	106,0	Mg- Deposition mit Asche	0,97	< 0,001
g		N	0,92	0,83	73,6	Vegetations- bedeckung	- 0,92	< 0,001
h	Schopfern	Ca	0,97	0,92	82,9	Vegetations- bedeckung	- 0,97	< 0,001
i		K	0,99	0,97	207,9	Vegetations- bedeckung	- 0,99	< 0,001
j		N	0,94	0,86	47,1	Vegetations- bedeckung	- 0,94	< 0,001
k	Plaggen	P	0,78	0,58	21,8	Niederschlag	0,78	< 0,001
l		Ca	0,90	0,77	24,9	Vegetations- bedeckung	- 0,90	0,002

Für das Schopper- und Plaggenexperiment wurden drei Regressionsmodelle berechnet, die den N-, Ca- und K-Gehalt bzw. den N-, P- und Ca-Gehalt der *Calluna*-Zweige erklären (Tab. 3, Modelle g – i bzw. j – l). Mit der Ausnahme von P erwies sich die

Vegetationsbedeckung als bester Prädiktor für die Konzentration dieser Nährelemente in den Zweigen. Trotz der hohen Nährstoffverluste, die bei diesen Maßnahmen durch Biomassen- und Bodenaustrag bewirkt wurden (vgl. Tab. 2), waren diese keine signifikanten Prädiktoren für die Elementgehalte der *Calluna*-Zweige.

4 Diskussion

Heidemanagement kann grundsätzlich auf zwei verschiedene Weisen die Ernährungssituation von *Calluna* beeinflussen. Zum einen verändert Management das Mikroklima der Bestände, so dass durch eine stärkere Erwärmung des Oberbodens organische Auflagen mineralisiert und Nährstoffe unmittelbar mobilisiert werden können. Zum anderen beeinflusst Management die Nährstoffvorräte im System (durch Biomassen- bzw. Bodenaustrag), so dass sich interne Umsatzraten gleichermaßen ändern können (BARKER et al. 2004). In diesem Zusammenhang ist es wichtig, zwischen extensiven Maßnahmen (Beweidung, Mahd, Winterbrand) und intensiven Maßnahmen (Schopfern, Plaggen) zu unterscheiden. Extensive Maßnahmen beeinflussen lediglich die oberirdische Biomasse, während die Humushorizonte der Heiden (d. h. die organischen Auflagen und der A-Horizont) nicht beeinträchtigt werden. So haben diese Maßnahmen keinen unmittelbaren Einfluss auf die Nährstoffvorräte im Boden und das Mikroklima in den Beständen (z. B. im Beweidungsexperiment; AERTS & CHAPIN 2000). Ebenso beeinflussen extensive Maßnahmen nicht das Wurzelsystem von *Calluna*, so dass sich *Calluna* relativ rasch aus Knospen (Beweidung, Mahd) oder aus dem Wurzelstock (Winterbrand) regenerieren kann. Demgegenüber kann sich die Besenheide nach intensiven Maßnahmen nur durch eine Keimung aus Samen wieder etablieren (GIMINGHAM 1992). Dies hat wiederum Auswirkungen auf Nährstoffaufnahme- und Nährstoffverluste durch Auswaschung (HÄRDTLE et al. 2007). In der nachfolgenden Diskussion sollen deshalb die Auswirkungen extensiver und intensiver Maßnahmen auf die Nährstoffversorgung der Besenheide getrennt betrachtet werden.

4.1 Auswirkungen von extensiven Maßnahmen auf die Nährstoffgehalte der Zweige

Unter allen Managementmaßnahmen hat extensive Beweidung den geringsten Einfluss auf die Struktur und die Bodenverhältnisse von Heiden (FOTTNER et al. 2007). Änderungen der Ernährungssituation von *Calluna* sind demzufolge nicht auf Störungen der Heidestruktur oder der Humushorizonte zurückzuführen. Diese Schlussfolgerung wird durch die Regressionsanalysen bestätigt, wonach der abnehmende P-Gehalt der Zweige in den beweideten Flächen ausschließlich auf den durch den Biomassenaustrag verursachten P-Verlust zurückzuführen ist (Tab. 3). Da Schafe hauptsächlich einjährige Zweige mit vergleichsweise hohen P-Gehalten befressen, kann Beweidung zu einem besonders hohen und kontinuierlichen P-Austrag führen. In diesem Zusammenhang ist bedeutsam, dass Heideökosysteme ausgesprochen konservative P-Kreisläufe aufweisen (CHAPMAN et al. 1989). Dies wird deutlich durch die grundsätzlich geringen atmosphärischen P-Einträge, den geringen P-Verlusten mit dem Sickerwasser, die geringe Nachlieferung durch Bodenverwitterung sowie die hohe Immobilisierung von P in Heideböden

(PILKINGTON et al. 2007a; VAN MEETEREN et al. 2007; Tab. 2). Negative P-Bilanzen ($-1,6 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$; Tab. 2) führen demgemäß zu einer signifikant schlechteren P-Versorgung der Besenheide. Vergleichbare Ergebnisse schildern MOSS et al. (1981), wonach Beweidung zu einer Verschlechterung der P-Versorgung bei *Calluna* führte. Eine Abnahme der P-Gehalte koinzidiert mit einer Erhöhung der N:P-Verhältnisse in den Zweigen (Abb. 1c), da deren N-Gehalte unverändert blieben (Abb. 1a). Obgleich die gemessenen N:P-Verhältnisse (16,1 in 2006) an den beweideten Standorten keine klare P-Limitierung indizieren (GÜSEWELL 2004), kann doch der kontinuierliche und hohe P-Austrag bei Beweidung langfristig zu einer P-Limitierung in Heiden führen (FOTTNER et al. 2007).

Wie im Beweidungsexperiment ist auch im Mahdexperiment der P-Austrag durch Biomassenentnahme ein signifikanter Prädiktor für die P-Gehalte der *Calluna*-Zweige, da auch Mahd negative P-Bilanzen verursacht ($-0,6 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$; Tab. 2). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die oberirdische Biomasse im Vergleich zu den organischen Auflagen relativ niedrige N:P-Verhältnisse aufweist (13,0 – 16,4 gegenüber 24,5 – 31,3; Tab. 2, HÄRDTLE et al. 2007). Eine Entnahme der oberirdischen Biomasse führt somit stets zu einer Abnahme der P-Vorräte im System und demzufolge auch zu einer Verschlechterung der P-Versorgung von *Calluna*. Gleichwohl hat sich mit der Mahd die Versorgung mit N (in 2002), Ca (beide Jahre) und Mg (2006) verbessert. Wir führen dies darauf zurück, dass sich mit Entfernung der Zwergstrauchschicht die Oberbodentemperaturen erhöhten, und sich demzufolge Mineralisationsprozesse in den Humushorizonten verbesserten (MOHAMED et al. 2007). Zudem nehmen die Nährstoffaufnahmeleistungen von Pflanzen in gemähten Flächen ab. So lässt sich erklären, dass aufgrund der verbesserten Verfügbarkeit dieser Nährstoffe in den Humuslagen die Auswaschung von N, Ca und Mg nach Mahd zugenommen hat (Tab. 2). Das N:P-Verhältnis in 2006 (22,4) indiziert eine deutliche P-Limitierung der *Calluna*-Pflanzen. Dies koinzidiert mit einer Erhöhung der N- und einer Abnahme der P-Verfügbarkeit an den betreffenden Standorten.

Winterbrand verbesserte signifikant die Ernährungssituation von *Calluna*, wie die erhöhten Nährelementgehalte in mindestens einem der Untersuchungsjahre, und für N, P und K sogar in beiden Untersuchungsjahren zeigten. Für vier der fünf untersuchten Elemente zeigten die Regressionsanalysen, dass die Depositionen dieser Nährelemente mit der Asche die verbesserte Ernährungssituation von *Calluna* am Besten erklärte (Tab. 3). Die Nährstoffeinträge mit der Asche waren besonders hoch für P, Ca und Mg, und das N:P-Verhältnis der Asche betrug 0,8 (Tab. 2). Dies mag die signifikante Abnahme der N:P-Verhältnisse der *Calluna*-Zweige erklären, obgleich sich die N-Gehalte erhöht haben. Wie DIEMONT (1996) zeigte, ist die Verfügbarkeit an Pflanzennährstoffen nach Brand über mehrere Jahre deutlich erhöht. Dies führt der Autor auf eine kontinuierliche Mineralisation der nach Brand auf den Flächen verbleibenden Zweige bzw. Biomassenreste zurück und erklärt, warum die Nährstoffgehalte für N, P, Mg und K im Jahre 2006 jene für das Jahr 2002 sogar noch überschritten. „Düngeeffekte“ durch Winterbrand können dementsprechend über mehrere Jahre andauern (NIEMEYER et al. 2005, PILKINGTON et al. 2007b). In unserem Experiment mögen die hohen Sommertemperaturen im Jahre 2006 zusätzlich den Abbau an organischem Material beschleunigt und so zu einer verbesserten Nährstoffverfügbarkeit beigetragen haben. Dies trifft auf jeden Fall für N zu, da sich die Vegetationsbedeckung zusätzlich als signifikanter Prädiktor für die Nährstoffgehalte der *Calluna*-Zweige erwies (Tab. 3). Auch die hohen Auswaschungs-

raten für N, Ca, Mg und K nach dem Brandexperiment indizieren eine erhöhte Verfügbarkeit dieser Nährstoffe im Oberboden (Tab. 2). Die Auswaschung von P mit dem Sickerwasser nach Brand erwies sich als signifikanter Prädiktor für erhöhte P-Gehalte der Zweige (Tab. 3). Dieses Ergebnis bedeutet wiederum, dass sich geringe negative Bilanzen für P ($-0,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, ebenso auch für K mit $-0,9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) nicht in der Ernährungssituation von *Calluna* widerspiegelten.

4.2 Auswirkungen der intensiven Maßnahmen auf die Nährstoffgehalte der *Calluna*-Zweige

Als ein Ergebnis unserer Untersuchungen erwarteten wir, dass die Ernährungssituation der Besenheide die durch intensive Pflegeverfahren bewirkten Nährstoffausträge aus Heideökosystemen anzeigte. Konträr zu dieser Erwartung wiesen aber Pflanzen, die sich auf den geschoppten und geplagten Flächen nach Durchführung der Maßnahmen wieder etabliert hatten, erhöhte N-, Mg-, K- und Ca-Gehalte im ersten oder zweiten Untersuchungsjahr auf. Die Regressionsanalysen zeigten zumindest für die Nährelemente N, Ca und K, dass die erhöhten Mineralisationsraten in Folge des Freilegens der Böden die durch die Maßnahmen bewirkten Nährstoffausträge mehr als kompensierten. Dieser Befund deckt sich mit der Beobachtung, dass das vollständige Entfernen einer schattenden Zwergstrauchschicht zu deutlich erhöhten Oberbodentemperaturen und, einhergehend damit, deutlich erhöhten Mineralisationsraten führt (BERENDSE 1990). DORLAND et al. (2004) konnten nachweisen, dass nach Plaggen sogar toxische Oberbodenkonzentrationen von Ammonium erreicht wurden, welche die Keimungsrate der *Calluna*-Samen verminderten. Die hohe Nährstoffverfügbarkeit in geschoppten und geplagten Flächen mag durch verschiedene Faktoren erklärt werden. Zum einen wird das tote, im Oberboden verbleibende organische Material nach Durchführung der Maßnahme besonders rasch zersetzt (DORLAND et al. 2004). Zudem sind aber die Nährstoff-Aufnahmeraten von Pflanzen auf diesen Flächen für mehrere Jahre stark reduziert. Letzteres wird besonders durch hohe Auswaschungsraten für N, Mg und K in den geschoppten und geplagten Flächen bestätigt (Tab. 2). In 2002 war die erhöhte N-Versorgung verantwortlich für eine beträchtliche Zunahme der N:P-Verhältnisse in den *Calluna*-Zweigen, die einen Grenzwert von 20 überschritten und damit eine P-Limitierung des Wuchses von *Calluna* anzeigten (GÜSEWELL 2004).

In den geplagten Flächen waren die P-Gehalte der Zweige offensichtlich durch die unterschiedlichen Niederschlagsmengen in beiden Untersuchungsjahren beeinflusst. Nach VAN MEETEREN et al. (2007) kann die mikrobiell gesteuerte P-Mineralisation besonders dann zusammenbrechen, wenn die Oberböden stark austrocknen. Es ist daher wahrscheinlich, dass besonders die Trockenphase im Juli 2006 die P-Versorgung der Besenheide auf den geplagten Flächen erheblich verschlechterte, da dort die Wasserkapazität der Oberböden infolge der kompletten Entfernung der organischen Auflagen und der teilweise entfernten A-Horizonte noch deutlich schlechter war als in den geschoppten Flächen.

Es bleibt zu diskutieren, inwieweit die Befunde zur Ernährungssituation von *Calluna* auf das unterschiedliche Alter der *Calluna*-Pflanzen zwischen den Maßnahmen- und Kontrollflächen zurückzuführen ist. Auf den Maßnahmeflächen wurden die Zweige von

Pflanzen der Pionier- und Aufbauphase gesammelt (in 2002 bzw. 2006), während in den Kontrollflächen *Calluna*-Zweige der Reifephase beerntet wurden. Studien von ROBERTSON & DAVIES (1965) und KIRKHAM (2001) zeigen, dass die Nährstoffgehalte von einjährigen Zweigen mit dem Gesamalter von *Calluna* zunehmen. KIRKHAM (2001) fand überdies, dass die N- und P-Gehalte der einjährigen Zweige mehr durch atmogene Nährstoffeinträge beeinflusst waren als durch das Entwicklungsstadium der *Calluna*-Pflanzen. Da wir die höchsten Nährstoffgehalte in jungen Pflanzen fanden, ist es unwahrscheinlich, dass die gefundenen Elementgehalte in den einjährigen Zweigen wesentlich durch das Gesamalter der untersuchten Individuen beeinflusst wurden.

5 Schlussfolgerungen

In der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, dass *Calluna* auf der Basis der Elementgehalte einjähriger Zweige als Indikator für die Nährstoffverfügbarkeit in Heideböden herangezogen werden kann. Bei der Interpretation der Befunde muss allerdings unterschieden werden, inwieweit ein verändertes Nährstoffangebot auf veränderte Nährstoffvorräte im Gesamtsystem zurückzuführen ist (langfristig wirksame Veränderungen der Nährstoffverfügbarkeit) bzw. durch veränderte Mineralisationsraten beeinflusst wurde (aufgrund von Änderungen des Mikroklimas bzw. veränderten Bodentemperaturen, welche kurzfristige Veränderungen des Nährstoffangebotes hervorrufen können). In Bezug auf extensive Pflegemaßnahmen erwiesen sich die Nährstoffgehalte der einjährigen *Calluna*-Zweige als gute Indikatoren der Nährstoffvorräte im Boden, insbesondere für Nährelemente mit konservativen Kreisläufen (z. B. P). Je weniger also Pflegeverfahren die physischen Bedingungen des Lebensraumes Heide beeinflussen, desto besser werden langfristig wirksame Veränderungen der Nährstoffvorräte durch die Nährstoffgehalte der *Calluna*-Zweige indiziert. In den gebrannten Flächen erwies sich *Calluna* als ein guter Indikator für die Nährstoffvorräte in den organischen Auflagen, die hauptsächlich durch die Deposition von Asche beeinflusst wurden. An Standorten, die intensiven Pflegemaßnahmen unterlagen, spiegelten die Nährstoffgehalte der einjährigen Zweige nicht die durch diese Maßnahmen induzierten Änderungen der Nährstoffvorräte wider (zumindest nicht innerhalb der von uns untersuchten fünfjährigen Periode). An diesen Standorten koinzidierten die Nährstoffgehalte der Zweige in erster Linie mit veränderten Mineralisationsraten im Oberboden, die auf das vollständige Entfernen der Vegetationsdecke zurückzuführen waren. Da Pflanzenwuchs in Heiden in erster Linie durch die Verfügbarkeit an N oder P kontrolliert wird (BRITTON & FISHER 2007), sind die Auswirkungen des Managements auf die N- und P-Vorräte der Systeme von besonderem Interesse. In diesem Zusammenhang kann es hilfreich sein, die N:P-Verhältnisse der einjährigen *Calluna*-Zweige zu kennen, da diese in gewissen Grenzen anzeigen, ob betreffende Systeme durch N, P oder N und P limitiert sind (GÜSEWELL 2004). Damit ließe sich beurteilen, ob atmogene Einträge oder Managementmaßnahmen zu sichtbaren Veränderungen der N- oder P-Vorräte des Systems geführt haben.

6 Literatur

- AERTS, R. & F. S. CHAPIN (2000): The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. – *Advances Ecol. Res.* **30**: 1-67.
- BARDGETT, R. D., T. C. STREETER, L. COLE & I. R. HARTLEY (2002): Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. – *Appl. Soil Ecol.* **19**: 121-134.
- BARKER, C. G., S. A. POWER, J. N. B. BELL & C. D. L. ORME (2004): Effects of habitat management on heathland response to atmospheric nitrogen deposition. – *Biol. Conservation* **120**: 41-52.
- BERENDSE, F. (1990): Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. – *J. Ecol.* **78**: 413-427.
- BOBBINK, R., M. HORNUNG & G. M. ROELOFS (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation – a review. – *J. Ecol.* **86**: 717-738.
- BRITTON, A. & J. FISHER (2007): NP stoichiometry of low-alpine heathland: Usefulness for bio-monitoring and prediction of pollution impacts. – *Biol. Conservation* **138**: 100-108.
- CHAPMAN, S. B., R. J. ROSE & M. BASANTA (1989): Phosphorus adsorption by soils from heathlands in southern England in relation to successional change. – *J. Appl. Ecol.* **26**: 673-680.
- DIEMONT, W. H. (1996): Survival of Dutch heathlands. – *IBN Sci. Contr.* **1**.
- DORLAND, E., L. J. L. VAN DEN BERG, A. J. VAN DE BERG, M. L. VERMEER, R. BOBBINK & J. G. M. ROELOFS (2004): The effects of sod cutting and additional liming on potential net nitrification in heathland soils. – *Pl. & Soil* **265**: 267-277.
- FOTTNER, S., W. HÄRDTLE, M. NIEMEYER, T. NIEMEYER, G. VON OHEIMB, H. MEYER & M. MOCKENHAUPT (2007): Impact of sheep grazing on nutrient budgets of dry heathlands. – *Appl. Veg. Sci.* **10**: 391-398.
- GIMINGHAM, C. H. (1992): The lowland heathland management handbook. – *English Nature Science*.
- GOMBERT, S., J. ASTA & M. R. D. SEAWARD (2006): Lichens and tobacco plants as complementary biomonitors of air pollution in the Grenoble area (Isere, southeast France). – *Ecol. Indicators* **6**: 429-443.
- GÜSEWELL, S. (2004): N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. – *New Phytol.* **164**: 243-266.
- GÜSEWELL, S. & M. KOERSELMAN (2002): Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. – *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* **5**: 37-61.
- HÄRDTLE, W., M. NIEMEYER, T. NIEMEYER, T. ASSMANN & S. FOTTNER (2006): Can management compensate for atmospheric nutrient deposition in heathland ecosystems? *J. Appl. Ecol.* **43**: 759-769.
- HÄRDTLE, W., G. VON OHEIMB, M. NIEMEYER, T. NIEMEYER, T. ASSMANN & H. MEYER (2007): Nutrient leaching in dry heathland ecosystems: effects of atmospheric deposition and management. – *Biogeochemistry* **86**: 201-215.
- KIRKHAM, F.W. (2001): Nitrogen uptake and nutrient limitation in six hill moorland species in relation to atmospheric nitrogen deposition in England and Wales. – *J. Ecol.* **89**: 1041-1053.
- LAMBLE, K. J. & S. J. HILL (1998): Microwave digestion procedures for environmental matrices. – *Analyst* (1877+) **123**: 103-133.
- MITCHELL, R. J., M. H. D. AULD, J. M. HUGHES & R. H. MARRS (2000): Estimates of nutrient removal during heathland restoration on successional sites in Dorset, southern England. – *Biol. Conservation* **95**: 233-246.
- MOHAMED, A., W. HÄRDTLE, B. JIRJAHN, T. NIEMEYER & G. VON OHEIMB (2007): Effects of prescribed burning on plant available nutrients in dry heathland ecosystems. – *Pl. Ecol.* **189**: 279-289.

- MOSS, R., D. WELCH & P. ROTHERY (1981): Effects of grazing by mountain hares and red deer on the production and chemical composition of heather. – J. Appl. Ecol. **18**: 487-496.
- NIELSEN, K. E., U. L. LADEKARL & P. NØRNBERG (1999): Dynamic soil processes on heathland due to changes in vegetation to oak and Sitka spruce. – Forest Ecol. and Managem. **114**: 107-116.
- NIEMEYER, M., T. NIEMEYER, S. FOTTNER, W. HÄRDTLE & A. MOHAMED (2007): Impact of sod-cutting and choppering on nutrient budgets of dry heathlands. – Biol. Conservation **134**: 344-353.
- NIEMEYER, T., M. NIEMEYER, A. MOHAMED, S. FOTTNER & W. HÄRDTLE (2005): Impact of prescribed burning on the nutrient balance of heathlands with particular reference to nitrogen and phosphorus. – Appl. Veg. Sci. **8**: 183-192.
- PILKINGTON, M. G., S. J. M. CAPORN, J. A. CARROLL, N. CRESSWELL, J. A. LEE, B. A. EMMETT & R. BAGCHI (2007a): Phosphorus supply influences heathland responses to atmospheric nitrogen deposition. – Environm. Pollut., A. **148**: 191-200.
- PILKINGTON, M.G., S. J. M. CAPORN, J. A. CARROLL, N. CRESSWELL, G. K. PHOENIX, J. A. LEE, B. A. EMMETT & T. SPARKS (2007b): Impacts of burning and increased nitrogen deposition on nitrogen pools and leaching in an upland moor. – J. Ecol. **95**: 1195-1207.
- PITCAIRN, C.E.R., D. FOWLER, I. D. LEITH, L. J. SHEPPARD, M. A. SUTTON, V. KENNEDY & E. OKELLO (2003): Bioindicators of enhanced nitrogen deposition. – Environm. Pollut., A. **126**: 353-361.
- ROBERTSON, R. A. & G. E. DAVIES (1965): Quantities of plant nutrients in heather ecosystem. – J. Appl. Ecol. **2**: 211-219.
- UREN, S. C., N. AINSWORTH, S. A. POWER, D. A. COUSINS, L. M. HUXEDURP & M. R. ASHMORE (1997): Long-term effects of ammonium sulphate on *Calluna vulgaris*. – J. Appl. Ecol. **34**: 208-216.
- VAN MEETEREN, M. J. M., A. TIETEMA & J.W. WESTERVELD (2007): Regulation of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus transformations by temperature and moisture during decomposition of *Calluna vulgaris* litter. – Biol. Fertil. Soils **44**: 103-112.
- WALKER, T. R., P. D. CRITTENDEN, S. D. YOUNG & T. PRYSTINA (2006): An assessment of pollution impacts due to the oil and gas industries in the Pechora basin, north-eastern European Russia. – Ecol. Indicators **6**: 369-387.
- WONG, M.-K., W. GU & T. L. NG (1997): Sample preparation using microwave assisted digestion or extraction techniques. – Analytical Sci. **13**: 97-102.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Werner Härdtle
 PD Dr. Goddert v. Oheimb
 Universität Lüneburg
 Institut für Ökologie und Umweltchemie
 Scharnhorststr. 1
 21335 Lüneburg
 Germany

Mauervegetation im Stadtgebiet von Münster

Thomas Hövelmann, Münster

Abstract. In the years 1997-2001 the botanical working group of NABU Muenster surveyed wall vegetation in the town of Muenster (Northrhine-Westphalia) with special emphasis on typical fern, moss und lichen species. The most common fern species is *Asplenium ruta-muraria*, which occurred at 135 places in the municipal area. This species as well as *A. trichomanes* preferred the upper part of brick walls. Stands of these species can be classified as a fragment of the *Asplenietum trichomano-rutae-murariae*. At the lower part of nature stonewalls *Cymbalaria muralis* has its main occurrence. A strong correlation between construction of settlement before 1950 and the presence of wall vegetation could be determined. Main threats for the mural vegetation are destruction of old walls and intensive cleaning.

1 Einleitung

Eine Reihe von Pflanzenarten und -gesellschaften kommt von Natur aus nur an Felswänden der Mittel- und Hochgebirge vor. Dort haben sie sich an die extremen Standortbedingungen wie Trockenheit, Hitze, Kälte und Nährstoffarmut angepasst und entgehen so der Konkurrenz höher und schneller wüchsiger Arten (ELLENBERG 1986). Einige dieser Felsbewohner konnten sekundär anthropogen geschaffene Lebensräume im besiedelten Bereich – Mauern, Hauswände und Brunnenschächte – erobern und so ihr natürliches Verbreitungsgebiet bis weit in Tieflandbereiche ausdehnen. So ist aktuell auch in Münster, im Herzen der Münsterländischen Tieflandsbucht, Mauervegetation vorhanden, obwohl die nächstgelegenen natürlichen Felsstandorte im Teutoburger Wald ca. 35 km entfernt liegen.

Heute ist jedoch allgemein ein Rückgang dieser Mauervegetation in den Städten zu verzeichnen, was vor allem auf das Verschwinden von Brunnenschächten und alten Backsteinmauern zurückzuführen ist. Ein Erhalt der charakteristischen Mauervegetation in städtischen Bereichen ist aus Sicht des Naturschutzes zum Schutz seltener und gefährdeter Pflanzenarten, eines typisch städtischen Biotops und der Lebensgrundlage für eine Reihe von Tiergruppen, wie z. B. Reptilien, Wildbienen und Wespen (vgl. LÖLF 1988, KREMER & BELLMANN 2000), wünschenswert. Der Erhalt alter, gut entwickelter Bestände ist auch aus populationsbiologischer Sicht zur Erhöhung der genetischen Variabilität (SCHNELLER 1991) und zur raschen Wiederbesiedlung neugeschaffener Standorte erforderlich.

Die Arbeitsgruppe Botanik des Naturschutzbundes NABU Münster hatte sich daher im Rahmen eines ehrenamtlichen Naturschutzprojektes zum Ziel gesetzt, den aktuell vorhandenen Bestand in Münster möglichst vollständig aufzunehmen, Gefährdungen und Gefährdungsursachen aufzuzeigen und daraus Konzepte zum Schutz der Mauervegetation zu entwickeln (HÖVELMANN 2002). Ähnliche Untersuchungen liegen beispielsweise

aus Düsseldorf (GÖDDE 1987), Bonn-Bad Godesberg (SCHULTE & VOGGENREITER 1987, SCHULTE 1988), Ratingen, Essen, Mülheim, Gelsenkirchen und Bochum (KORDGES & KEIL 1994, KEIL & KORDGES 1996) sowie Osnabrück (VENNE-DUNKER et al. 1998) vor.

2 Methoden

Die Erfassung des Bestandes an Mauerpflanzen in Münster geschah in den Jahren 1997-2001 mit Hilfe von Erfassungsbögen, die auch Angaben zu Bestandesgröße und Standortparametern abfragten. Durch die Hilfe von mehr als zwanzig ehrenamtlichen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen der NABU-AG Botanik war eine weitgehend flächendeckende und vollständige Erfassung der Bestände gewährleistet.

Jeder Fundort wurde punktgenau in Karten (DGK, Maßstab 1:5.000) festgehalten, die Größe des Bestandes in Quadratmetern geschätzt und die vorkommenden Arten mit einer halbquantitativen Schätzskala aufgenommen.

Weiterhin wurden für jeden Bestand Angaben zum Standort gemacht. Diese betrafen:

- Art der Mauer (Backsteinmauer, Betonmauer, Natursteinmauer etc.);
- Exposition des Bestandes;
- Neigung der Mauer (schräg: <45°, steil: 45-89°, senkrecht: 90°);
- Lage des Bestandes an der Mauer (Mauerkrone, oberer Bereich, Mitte, Mauerfuß).

Zur Charakterisierung des Bestandesalters wurde auf Jungwuchs bzw. die Überalterung von Beständen geachtet. Weiterhin wurde vermerkt, ob es sich um eine freistehende Mauer oder eine mit Erde gefüllte bzw. einseitig mit Erde verfüllte Mauer handelte.

Von besonders gut entwickelten Beständen (Kategorie 3 der halbquantitativen Skala) wurden Vegetationsaufnahmen nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) angefertigt. Dabei wurden auch die Moose und Flechten bearbeitet, sofern sie die Wuchsorte der höheren Mauerpflanzen – die Mauerfugen – bewachsen.

Die Systematik und Nomenklatur der Pflanzengesellschaften richtet sich nach POTT (1995), die Nomenklatur der höheren Pflanzen, der Moose und der Farne folgt den aktuellen Florenlisten innerhalb der Roten Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 1996).

Um das Alter der Stadtviertel berücksichtigen zu können, wurde in der Auswertung der Planungsatlas der Stadt Münster (STADTPLANUNGSAMT 1996) berücksichtigt, in denen das Alter der Bebauung dargestellt ist.

3 Ergebnisse

3.1 Aktueller Bestand

Folgende für Mauern charakteristische Pflanzenarten wurden im Zuge der Untersuchung im Stadtgebiet von Münster gefunden (Tab. 1):

Tab. 1: Im Stadtgebiet von Münster vorkommende charakteristische Mauerpflanzen und deren Gefährdung nach der Roten Liste NRW (WOLFF-STRAUB & WASNER 1999). 2: stark gefährdet, 3: gefährdet, -: nicht gefährdet.

Tab. 1: Characteristic wall species in Muenster and their threat as listed in Red Data Book NRW (WOLFF-STRAUB & WASNER 1999). 2: strongly endangered, 3: endangered, - not endangered.

Art		Rote Liste	
Lateinischer Name	Deutscher Name	NRW	Westf. Bucht
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	Mauerraute	-	-
<i>Asplenium scolopendrium</i>	Gemeine Hirschwurzel	3	2
<i>Asplenium trichomanes</i>	Schwarzstieliger Streifenfarn	-	3
<i>Cymbalaria muralis</i>	Mauer-Zimbelkraut	-	-
<i>Polypodium vulgare</i>	Gemeiner Tüpfelfarn	-	-

Vom Ruprechtsfarn (*Gymnocarpium robertianum*, RL 3/2), der in Münster bislang nur von einer Stelle bekannt ist, konnten im Rahmen der Kartierung keine weiteren Wuchsorte nachgewiesen werden. Der Gelbe Lerchensporn (*Pseudofumaria lutea*) wurde nicht berücksichtigt, da diese Art häufig auch angepflanzt wird.

In Abb. 1 ist die Verbreitung der Mauerpflanzen in Münster wiedergegeben. Die häufigste Art ist die Mauerraute (*Asplenium ruta-muraria*) mit 135 Fundorten, von denen 42 in die Kategorie 3 (große Bestände) eingeordnet werden können. Erheblich seltener, aber meist mit der Mauerraute vergesellschaftet, ist der Schwarzstielige Streifenfarn (*Asplenium trichomanes*). Diese Art wurde insgesamt 19 Mal gefunden, meist als Einzelindividuen oder in kleineren Beständen. Sie gilt in Westfalen nördlich der Lippe als sehr selten (BÜSCHER 1996) und als regional gefährdet nach der regionalisierten Roten Liste der Pflanzen Nordrhein-Westfalens (LÖBF 1999). Vom Mauer-Zimbelkraut (*Cymbalaria muralis*) wurden 22 Fundorte, meist in ausgedehnten Beständen nachgewiesen.

Der Gemeine Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare*), der in der Umgebung von Münster seinen Verbreitungsschwerpunkt in alten Wallhecken hat, konnte lediglich an acht Wuchsorten nachgewiesen werden. Dabei handelt es sich zumindest bei einem Bestand in der Innenstadt von Münster nach THOMAS (1999) um die Kleinart Mittlerer Tüpfelfarn (*Polypodium interjectum*).

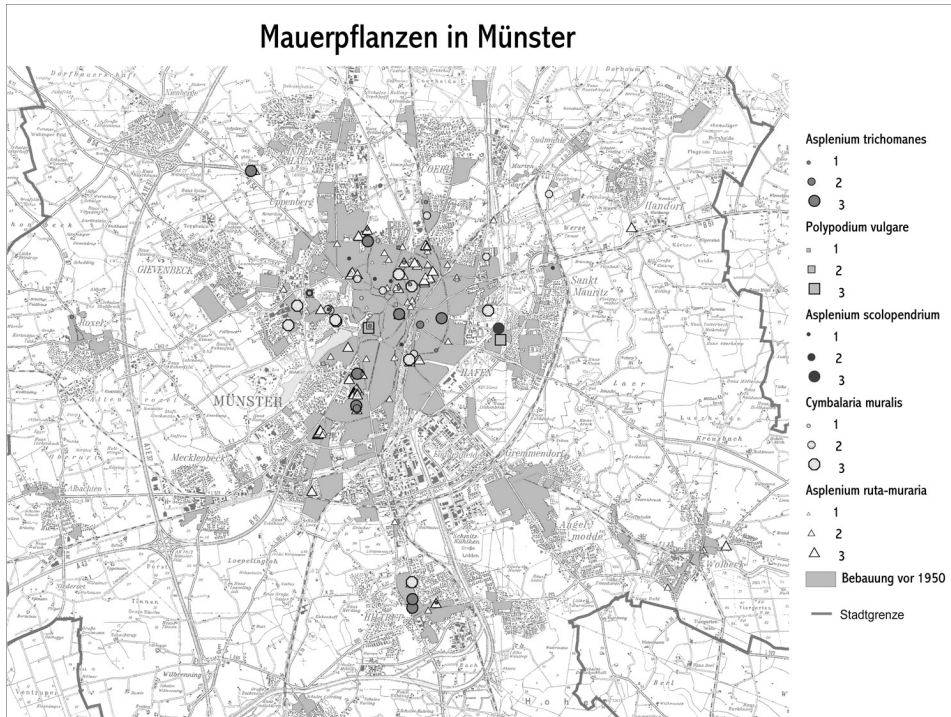


Abb. 1: Die Verbreitung von charakteristischen Mauerpflanzen im Stadtgebiet von Münster. 1: Einzelexemplare (bis drei Individuen), 2: mittelgroßer Bestand, 3: großer Bestand, gut ausgebildete Pflanzengesellschaft.

Fig. 1: Distribution of characteristic wall species in Muenster. 1: one to three individuals, 2: stand medium sized, 3: large stand, well developed vegetation type.

Bemerkenswert ist das Auffinden der Hirschzunge (*Asplenium scolopendrium*) an insgesamt zehn Stellen im gesamten Stadtgebiet (HÖVELMANN 2000, vgl. auch THOMAS 1999). Diese Art, die auch in Brunnenschächten einen Sekundärlebensraum hat, gilt in der Westfälischen Bucht als stark gefährdet (vgl. LÖBF 1999). Dennoch häufen sich in jüngster Vergangenheit Fundmeldungen aus den Großstädten Westfalens. Nach BÜSCHER (1996) kommt die Art, wenn auch sehr selten, in Kalkmörtelfugen von Mauern in Bochum, Gelsenkirchen, Hagen und Dortmund vor. KORDGES & KEIL (1994) fanden die Art an Mauern im Stadtgebiet von Ratingen, Essen, Mülheim, Gelsenkirchen und Bochum. Es ist allerdings möglich, daß es sich dabei um Verwilderungen handelt, da die Art im Fachhandel zu kaufen ist und gelegentlich in Steingärten angepflanzt wird. Es sind jedoch auch Vorkommen in Sandsteinbrunnen dicht außerhalb des Stadtgebietes von Münster bekannt (HÖVELMANN & SOLGA 2000), bei denen es sich höchstwahrscheinlich um Relikte des ehemaligen erweiterten Verbreitungsgebietes der Art handelt.

3.2 Standortparameter der häufigsten Mauerpflanzen

Die Auswertung der Angaben zum Standort kommt für die fünf Arten Mauerraute, Schwarzstieliger Streifenfarn, Zimbelkraut, Gemeiner Tüpfelfarn und Hirschzunge zu folgendem Ergebnis (Abb. 2):

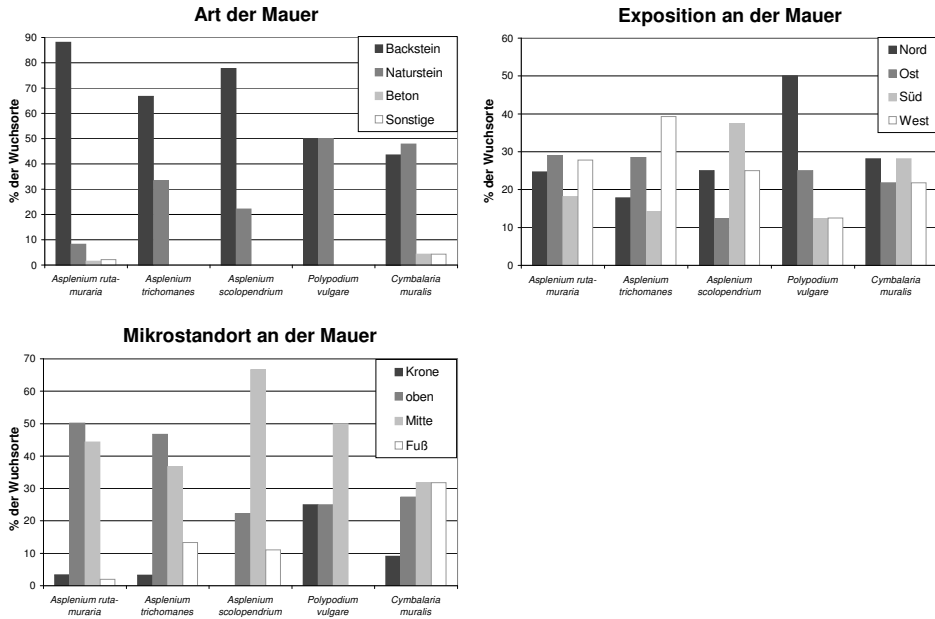


Abb. 2: Standortparameter der fünf in Münster häufigsten Mauerpflanzen.

Fig. 2: Ecological parameters of five common wall species in Muenster.

Bezüglich der Standortansprüche ergeben sich vor allem zwischen den beiden sich ähnlich verhaltenden *Asplenium*-Arten und dem Zimbelkraut Unterschiede. Während die beiden Farne fast ausschließlich im oberen bis mittleren Bereich von senkrechten Backsteinmauern vorkommen, wächst das Zimbelkraut in meist großen Beständen häufiger auch an schrägen, erdgefüllten Bauwerken der ehemaligen Stadtmauer, an Natursteinmauern und mit Vorliebe im feuchteren, nährstoffreicheren Mauerfußbereich. Wegen der unterschiedlichen Standortansprüche kommt das Zimbelkraut in Münster nur ausnahmsweise gemeinsam mit den *Asplenium*-Arten vor. In Bezug auf die Himmelsrichtung sind keine augenfälligen Bevorzugungen zu erkennen. Hier spielen eher die lokalen Beschattungsverhältnisse eine Rolle. Die Mauerkronen werden von den bearbeiteten Arten nur selten besiedelt.

Von gut ausgebildeten Beständen wurden insgesamt 12 Vegetationsaufnahmen angefertigt. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 dargestellt.

Tab. 2: Vegetationstabelle gut ausgebildeter Bestände von Mauerpflanzen im Stadtgebiet von Münster.

Tab. 2: Vegetation table of well-developed wall vegetation in Muenster.

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Größe der Aufnahmefläche in m ²	10	5	5	5	10	5	5	5	10	2	10	2
Vegetationsbedeckung in %	40	20	60	15	20	20	30	30	40	30	60	30
Exposition	W	O	O	W	W	O	O	W	O	N	S	S
Neigung in °	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90
Art der Mauer	Ba	Ba	Ba	Ba	Ba	Na	Ba	Ba	Na	Ba	Ba	Ba
Lage des Bestandes an der Mauer	m	o	o	m	m	m	o	m	o	m	Fu	m
Artenzahl	6	4	6	14	14	10	6	8	7	4	10	3
Asplenieta trichomanis												
<i>Asplenium trichomanes</i>	.	1	1	.	+	.	.	2
Asplenietum trichomano-rutae-murariae												
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	3	2	2	2	2	2	3	1
<i>Tortula muralis</i>	1	+	1	1	1	.	1	1	.	+	+	1
Cymbalarietum muralis												
<i>Cymbalaria muralis</i>	+	.	.	2	3	3	3
Sonstige höhere Pflanzen												
<i>Betula pendula</i> Klg.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.
<i>Poa annua</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	+	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	1	.	+	1
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	.
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	+
<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	.	.	1
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	1
<i>Oxalis fontana</i>	1
<i>Verbascum thapsus</i>	1
Sonstige Moose												
<i>Bryum capillare</i>	.	.	.	+	.	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	1	.	.	.	1	.	.	.
<i>Amblystegium serpens</i>	1	+	.	.	.
<i>Homalothecium sericeum</i>	1
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>	3	.	.	.
<i>Schistidium apocarpum</i> s.l.	1	.	.	.
Flechten												
<i>Caloplaca citrina</i>	1	.	+	1	1	2	1	1	.	1	2	1
<i>Lecanora dispersa</i>	.	.	+	1	1	1	1	.	.	1	1	.
<i>Lepraria incana</i>	2	.	.	2	+	.	.	2	1	.	.	.
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	1	.
<i>Caloplaca saxicola</i>	1	.

Außerdem je einmal mit Deckungsgrad +: Aufn. 4: *Sagina procumbens*, *Pseudofumaria lutea*, *Eurhynchium hians*, *Plagiomnium affine*, *Lecidella stigmataea*; Aufn. 5: *Epilobium ciliatum*, *Marchantia polymorpha*; Aufn. 6: *Poa compressa*, *Barbula unguiculata*; Aufn. 8: *Sonchus asper*; Aufn. 12: *Plantago major*, *Rinodina gennarii*.

Art der Mauer: Backstein (Ba), Naturstein (Na), Lage an Mauer: oben (o), Mitte (m), Mauerfuß (Fu)

In der Vegetationstabelle lassen sich zwei deutlich voneinander abgegrenzte Pflanzengesellschaften erkennen. Die beiden *Asplenium*-Arten bilden die Assoziation *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* (Mauerrauten-Gesellschaft), eine natürlicherweise an Kalkfelsen vorkommende Pflanzengesellschaft. Nach POTT (1995) gilt *A. trichomanes* zwar als Klassencharakterart, bleibt in Münster aber auf Bestände der oben genannten Gesellschaft beschränkt. Eine weitere Kennart der oligotraphenten, etwas wärmeliebenden Assoziation ist das Moos *Tortula muralis*, das allerdings auch regelmäßig im *Cymbalarietum muralis* (s. u.) auftritt. Häufige Begleiter sind Birken-Keimlinge, Wurmfarn und die Krustenflechten *Caloplaca citrina* und *Lecanora dispersa*. Die von Natur aus artenarme Pflanzengesellschaft ist über das Vorkommen der Kennarten gut charakterisiert. Sie gilt als häufigste *Asplenietaea*-Gesellschaft Mitteleuropas (BRANDES 1992). Dennoch wird sie wegen des allgemeinen Bestandsrückganges in der Roten Liste der Pflanzengesellschaften Nordrhein-Westfalens (VERBÜCHELN et al. 1995) als gefährdet eingestuft.

Die Vegetationsaufnahmen mit dem seit der Renaissance eingebürgerten Mauer-Zimbelkraut lassen sich der Zimbelkraut-Gesellschaft (*Cymbalarietum muralis*) zuordnen, einer Pflanzengesellschaft wärmerer, nährstoffreicherer Mauerstandorte (WERNER et al. 1989) aus der Ordnung *Parietarialia judaicae*. Weitere Kennarten der Ordnung sind im Untersuchungsgebiet nicht vorhanden, so dass es sich um eine fragmentarische Ausbildung der Gesellschaft handelt. Die Assoziation bevorzugt beschattete, feuchte, stickstoffbeeinflusste Standorte, was mit den Ergebnissen der ökologischen Bestandsaufnahme (Abb. 2) gut übereinstimmt.

3.3 Räumliche Verteilung der Fundorte und Abhängigkeit vom Alter der Bebauung

Die Fundorte der drei *Asplenium*-Arten häufen sich in einem Ring um den Stadtkern aus den Stadtvierteln, die kurz vor oder nach dem zweiten Weltkrieg entstanden sind (vgl. WERNER et al. 1989). Hier ist vor allem die Mauerraute an den dort üblichen Vorgartenbegrenzungen aus Backsteinmüerchen mit Mörtelfugen relativ häufig anzutreffen. Das Mauer-Zimbelkraut wächst dagegen zumeist im westlichen Innenstadtbereich mit seinen historischen Natursteinmauerresten und an den Seitenmauern des vollständig ausgebauten Flussbettes der Münsterschen Aa.

Der Zusammenhang zwischen Alter der Bebauung und dem Vorkommen der Mauerpflanzen ist offensichtlich. Mit ganz wenigen Ausnahmen liegen keine Fundmeldungen aus Bereichen vor, die nach 1950 bebaut worden sind (Abb. 1). Dies ist zum einen auf strukturelle Gründe wie das Fehlen besiedelbarer Backsteinmauern zurückzuführen, kann jedoch auch populationsbiologische Ursachen haben. So können die Arten einige Jahrzehnte zur Ansiedlung benötigen und eine gewisse räumliche Nähe zu vorhandenen Beständen muss gegeben sein.

Auch aus dem ländlichen Bereich liegen trotz des häufigen Vorkommens von Backsteinmauern und des meist beträchtlichen Alters der Siedlungskerne oder Höfe keine Fundmeldungen vor. Dies ist hier wohl auf zu große Abstände zwischen besiedlungsfähigen

Mauern sowie Nährstoffeintrag aus der Luft, aber auch auf übertriebenes Ordnungsdenken zurück zu führen.

4 Gefährdung und Schutz der mauertypischen Vegetation

Die Hauptgefährdungsursache für mauertypische Pflanzen und Pflanzengesellschaften im Stadtgebiet von Münster stellt die Vernichtung alter Backsteinmauern dar. Weitere potenzielle Gefährdungsursachen sind das mechanische oder chemische Reinigen sowie das Verputzen alter Mauern (LÖLF 1987). Hiervon sind vor allem die Bestände der Mauerrauten-Gesellschaft betroffen, für die ältere, rissige Backsteinmauern den Hauptlebensraum im Untersuchungsgebiet darstellen. Als Gefährdungsursache gelten außerdem Luftverschmutzung und Nährstoffeintrag, besonders für die wintergrünen Farnarten. Für die Zimbelkraut-Gesellschaft, die vornehmlich auf alten, historischen, oft denkmalgeschützten Mauern in Parkanlagen vorkommt, ist dagegen keine konkrete Gefährdung zu erkennen.

5 Literatur

- BRANDES, D. (1992): *Asplenietea*-Gesellschaften an sekundären Standorten in Mitteleuropa. – Ber. d. Reinh.Tüxen-Ges. **4**: 73-93.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien.
- BÜSCHER, D. (1996): Anmerkungen zur Gefäßpflanzenflora im mittleren Westfalen, insbesondere zu floristischen Beobachtungen in den Kartierungsjahren 1994 bis 1996. – Dortmund. Beitr. Landeskd. **30**: 113-179.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (1996): Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. – Schriftenr. Veg.kde **28**: 1-187.
- ELLENBERG, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart.
- GÖDDE, M. (1987): Mauerpflanzen-Gesellschaften in Düsseldorf. – Garten u. Landsch. **7**: 37-40.
- HÖVELMANN, T. (2000): Der Hirschezungenfarn (*Asplenium scolopendrium*) im Stadtgebiet von Münster. – Natur u. Heimat **60**: 79-82.
- HÖVELMANN, T. (2002): Mauervegetation im Stadtgebiet erhöht die Biodiversität. – LÖBF-Mitt. **4**: 55-60.
- HÖVELMANN, T. & A. SOLGA (2000): Floristische Besonderheiten in Brunnenschächten der Baumberge. – Natur u. Heimat **60**: 47-53.
- KEIL, P. & T. KORDGES (1996): Verbreitung und Häufigkeit bemerkenswerter Mauerpflanzen im Stadtgebiet von Essen. – Decheniana **150**: 65-80.
- KORDGES, T. & P. KEIL (1994): Beitrag zur Verbreitung von Mauerpflanzen im südwestlichen Ruhrgebiet und dem angrenzenden Niederbergischen Land. – Dortmund. Beitr. Landeskd., naturwiss. Mitt. **28**: 137-157.
- KREMER, B. P. & H. BELLMANN (2000): Auch Mauerwerk ist Lebensraum. – Biologie in unserer Zeit **30**: 97-104.
- LÖLF (Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung 1987, Hrsg.): Hilfsprogramm für Mauerpflanzen. – Merkbl. Biotop- und Artenschutz **73**: 1-4.
- LÖLF (1988, Hrsg.): Die Mauer als Lebensraum für Tiere. – Merkbl. zum Biotop- und Artenschutz **81**: 1-4.
- POTT, R. (1995): *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. – 2. Auflage, Ulmer, Stuttgart.

- SCHNELLER, J. J. (1991): Besiedlungsstrategie und Populationsentwicklung am Beispiel des Farns *Asplenium ruta-muraria*. – In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen. – Birkhäuser, Basel: 53-61.
- SCHULTE, W. (1988): Naturschutzrelevante Kleinstrukturen - eine bundesweit wünschenswerte Bestandsaufnahme. – Nat. Landsch. **63**(9): 379-385.
- SCHULTE, W. & V. VOGGENREITER (1987): Flächendeckende floristische Kartierung im besiedelten Bereich als Instrument der stärker naturschutzorientierten Stadtplanung. – Nat. Landsch. **62**(9): 382-384.
- STADT MÜNSTER, STADTPLANUNGSAMT (1996): Planungsatlas der Stadt Münster. Selbstverlag, Münster.
- THOMAS, W. (1999): Einige bemerkenswerte (zumeist) neophytische Pflanzenvorkommen in Münster. – Natur u. Heimat **59**: 121-128.
- VELTRUP, W. (1988): Mauergesellschaften. – Schriftenr. Bedrohte Natur **9**: 1-6.
- VENNE-DUNKER, P., I. JANßEN & I. KLOSE (1998): Vegetation an Mauern - Vergleich der Standorte "Innenstadt und Außenbereich". – Haster Beitr. Ökol. **3**: 223-256.
- VERBÜCHELN, G., D. HINTERLANG, A. PARDEY, R. POTT, U. RAABE & K. VAN DE WEYER (1995): Rote Liste der Pflanzengesellschaften in Nordrhein-Westfalen. – LÖBF-Schriftenr. **5**: 1-320.
- WERNER, W., M. GÖDDE & N. GRIMBACH (1989): Vegetation der Mauerfugen am Niederrhein und ihre Standortverhältnisse. – Tuexenia **9**: 57-73.
- WOLFF-STRAUB, R. & U. WASNER (1999): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Nordrhein-Westfalen. – LÖBF-Schriftenr. **17**: 1-641.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Thomas Hövelmann
 Lambertistr. 40
 48155 Münster
 e-mail: hoevelmann_thomas@yahoo.de

Die Stickstoffmineralisation in Erlenbruchwäldern zur Vorhersage der Vegetationsentwicklung in degradierten Wäldern im Verlauf einer Wiedervernässung

Peter Janiesch, Oldenburg und Jutta Rach, Münster

Abstract. Within the scope of a project aimed at restoring degraded alder swamps, a rise of the groundwater-table was realized. Different states of desiccation have been investigated during the rewetting period. Hydrology, soil pH, and net N mineralization were analyzed monthly along a transect during a six year period. The dry forest sites clearly differed from the wetter parts by their high N mineralization rates with a nitrification rate between 50-100 %. Between the drier and the wetter sites a transition site is located which showed low N mineralization rates ($<15 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ 8 months}^{-1}$) but high nitrification degrees (80 %) prior to rewetting. Although the highly degraded soil of the transition site offered better conditions for N mineralization, the net N-release was lower than that of the adjacent sites. At the transition site the duration of the rewetting and the annual deviation of the soil water content are significantly correlated with the nitrification degree. The floristic shift towards a more mesotraphent alder swamp at the transition site occurred with a slight delay following the reduction of the nitrification degree. The measurement of net N mineralization was shown to be a convenient method to give early information about the consequences of rewetting at desiccated fen sites.

1 Einleitung

Die Entwicklung einer industriellen Landwirtschaft in West-Europa war verbunden mit großflächigen Grundwasserabsenkungen in Mooren und Feuchtwäldern, die damit ihre Eigenschaften als Kohlenstoffsinken verloren (PFADENHAUER & GROOTJANS 1999, SUCCOW & JOOSTEN 2001). In Deutschland sind die meisten Feuchtwälder in den letzten Jahrzehnten unter Schutz gestellt worden, dennoch sind sie weiter durch Grundwasserabsenkungen, bedingt beispielsweise durch die Trinkwassergewinnung, gefährdet (PETERSEN et al. 2003). Eine weitere Bedrohung findet durch industrielle Grundwasserabsenkungen im Zusammenhang mit dem Braunkohletagebau statt (JANIESCH & RACH 1998). Die in unmittelbarer Nähe zum Naturpark Maas-Schwalm-Nette (Nordrhein-Westfalen) gelegenen Tagebaue überdecken eine Fläche von fast 50 km^2 mit einer Tiefe von bis zu 300 Metern. Durch die notwendige Absenkung des Grundwassers im Tagebau wird die Wasserbilanz der umgebenden Landschaft mit ihren Feuchtgebieten beeinflusst. Besonders betroffen davon sind die Erlen- und Birkenbruchwälder. Diese Wälder in der Nähe des Tagebaus sind bereits seit 30 Jahren durch Absenkungen bedroht (KIERCHNER 1973) und zeigen eine intensive N-Mineralisation der Moorböden.

Während unbeeinflusste Feuchtwiesen eine N-Mineralisation nicht über $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und häufig unter $50 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ aufweisen (GROOTJANS et al. 1985, 1986, KOERSEL-

MAN & VERHOEVEN 1992), werden in ausgetrockneten Torfen mehr als 10 bis 20 mal höhere Mineralisationsraten mit überwiegender Nitratanhäufung gefunden (JANIESCH 1978, GROOTJANS et al. 1985, 1986, HANLON et al. 1997, JANIESCH 1997, MÜNCHMEYER et al. 1998, WIEBE 1998, JANIESCH 2003). Die hohe Nitrifikation führt in Verbindung mit der Zufuhr basenarmen Grundwassers zu einer starken Versauerung der Böden (VAN HAESBROCK et al. 1997). Zusätzlich kann die Oxidation der vormals reduzierten Fe-, Mn- und S-Verbindungen die Freisetzung von H^+ -Ionen fördern (KAZDA 1995). Die genannten Prozesse erleichtern die Ausbreitung von Nitrophyten und säure-toleranten Pflanzenarten (DÖRING-MEDERAKE 1991, WIEBE 1998).

Während die Konsequenzen der Absenkungen in Moorböden gut erforscht sind (GROOTJANS et al. 1985, 1986, DÖRING-MEDERAKE 1991, KAZDA 1995, VAN HAESBROCK et al. 1997, MÜNCHMEYER et al. 1998, WIEBE 1998, SUCCOW & JOOSTEN 2001, ZEITZ 2002), sind die Folgen ihrer Wiedervernässung nicht umfassend untersucht. Nur wenige Arbeiten beschäftigen sich mit der Wiedervernässung von Feuchtwäldern (JANIESCH et al. 1997, WIEBE 1998, RACH 2001).

Im vorliegenden Untersuchungsgebiet wurde in 1986 im Zusammenhang mit weiteren Planungen für die Erweiterung des Braunkohletagebaus ein umfangreiches Wiedervernässungsprojekt eingerichtet. Es wurde vom Betreiber ein Infiltrationssystem erprobt, das in der Lage war, eine gezielte Anhebung des Grundwasserspiegels zu bewirken. Das Infiltrationswasser stammt aus den Sumpfpumpen des Tagebaus und wird vor der Infiltration in einem Wasserwerk gereinigt. Das Infiltrationssystem hat eine Kapazität von $2,7 * 10^6$ (in 1994) bis $5,5 * 10^6 \text{ m}^3 \text{ a}^{-1}$ (in 2005). Es wurde 1993 eingerichtet und führte schrittweise zu einem Anstieg des Grundwassers in den Feuchtgebieten. Anders als bei anderen Systemen konnte damit der Wasserspiegel langsam Zentimeter für Zentimeter gehoben werden.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, die Dynamik der Stickstoffmineralisation in den Böden während der Wiedervernässung im Verlauf von sechs Jahren zu dokumentieren. Mit dieser Methode sollten Veränderungen diagnostiziert werden, noch bevor sie in der Vegetation sichtbar wurden, um dann Prognosen der zukünftigen Entwicklung degradierter Erlenwälder daraus abzuleiten. Dazu wurde ein Transekt eingerichtet, welcher bedingt durch seinen Verlauf vom Talrand bis zu einem Bach hin einen Feuchtigkeitsgradienten im Boden aufwies. Es wurde erwartet, dass es im Verlauf der Wiedervernässung zu einer Verringerung messbarer N-Mineralisations- und Nitrifikationsprozesse im Boden des Transektes kommen wird.

2 Untersuchungsgebiet

Der Transekt wurde in einem Feuchtwald im Maas-Schwalm-Nette Gebiet ($51^{\circ}9'N$, $6^{\circ}19'E$), TK25 (MTB) 4803 Wegberg, eingerichtet. Geographisch zum Niederrheingebiet gehörend, ist der Naturraum durch Moore, Sumpfwälder und ein Mosaik größerer und kleinerer Seen gekennzeichnet. Gleye und Niedermoortorfe sind die häufigsten Bodentypen der Bruchwälder und der Niederungen. Das Gebiet wird durch ein atlantisches Klima mit durchschnittlichen Regenfällen von 700 mm a^{-1} und einer mittleren Temperatur von $9^{\circ}C$ geprägt.

Die Untersuchungsflächen liegen in einem Bachtal, in dem überwiegend Erlenbruchwälder von unterschiedlichem Degradationsgrad vorkommen. In der Vergangenheit existierten in diesem Raum *Sphagnum*-reiche Erlenwälder (VERBÜCHELN et al. 1990). DENZ (1998) berichtete von einer Veränderung der ursprünglich mesotrophen Feuchtwälder zu trockenen Erlenwäldern.

Der Transekt ist etwa 120 m lang und wurde pflanzensoziologisch von DENZ (2002) beschrieben. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden fünf Probestellen (EL 1-EL 5) eingerichtet, die in der Nähe von Dauerbeobachtungsflächen in Transektnähe lagen. Während die Probestellen EL 1-3 zu frisch bis feuchten Vegetationseinheiten gehören (Tab. 1), repräsentiert EL 4 mit dem Vorkommen von *Carex acutiformis* und *Sphagnum palustre* einen Grenzstandort. In 1994 wuchsen im Bereich der Probestelle EL 4 hauptsächlich *Rubus idaeus*, *Dryopteris carthusiana* und *Oxalis acetosella*. Die Probestelle EL 5 liegt sechs Meter vom Bachrand entfernt. Sie stellt eine eutrophe Untereinheit des Erlenbruches dar und wird von *Carex acutiformis* dominiert (DENZ 2002).

3 Material und Methoden

3.1 Probennahme

Die Grundwasserpegel wurden in Bodenrohren (PVC, 100 mm Durchmesser, 1,5 m tief) gemessen, die vom Betreiber des Tagebaus betreut und einrichtet worden waren. Von April bis November wurden in den Jahren 1994, 1995, 1997, 1998 und 2000 monatlich Bodenmischproben an den Probestellen EL 1-EL 5 entnommen. Dazu wurde jeweils ein Bodenmonolith (Tiefe 20 cm, Länge 25 x 25 cm) ausgehoben und in vier Teilproben (je ca. 250 g) geteilt. Der Oberboden (0-5 cm) von zwei Teilproben wurde entfernt und zu einer Mischprobe vereinigt. Die Mischprobe wurde bis zur Analyse im Labor gekühlt in Polyethylenbeuteln aufbewahrt.

Die beiden übrigen Teilproben wurden ebenfalls zu einer Mischprobe vereinigt und in gasdurchlässigen Polyethylenbeuteln an der Probestelle vergraben. Um eine Zerstörung der Naturflächen über den sechsjährigen Untersuchungszeitraum zu vermeiden, musste die Probenzahl stark reduziert und mit Mischproben (n=1) gearbeitet werden.

In Anlehnung an die Standortbebrütung nach RUNGE (1965) wurden die Proben acht Wochen im Gelände inkubiert. Damit wurde gewährleistet, dass sowohl die lag-Phase mikrobieller Mineralisation und die Phase kontinuierlicher Akkumulation (log-Phase) von Mineralstickstoff erfasst wurden. Nach ZÖTTL (1960) kann die lag-Phase je nach Wachstumsbedingungen für die Mikroorganismen 2-3 Wochen andauern (siehe auch RUNGE 1965).

3.2 Analysen

Der Bodenwassergehalt, die Trockenraumdichte und die Feldkapazität wurden thermogravimetrisch bestimmt. Der Boden-pH wurde in einer mit destilliertem Wasser auf-

geschwemmten Bodenmischung (1/2,5; gew./gew.) nach 24 h bestimmt. Gesamt-C und -N wurden im CNS Autoanalyser (Fisons NA 2000) gemessen.

Die Bestimmung der Mineralstickstoffkonzentration im Boden erfolgte nach GERLACH (1973). Dazu wurde der frische Boden gesiebt (5 mm) und mit $\text{KAl}(\text{SO}_4)_2$ (1 %, 30 min.) ausgeschüttelt. NH_4^+ und NO_3^- in den gefilterten Extrakten wurden nach einer Mikrodestillation titrimetrisch bestimmt.

3.3 Berechnung und Statistik

Die mittlere Abweichung des Bodenwassergehaltes wurde aus acht Einzelproben, die von April bis November entnommen worden waren, bestimmt. Der Einfluss der Niederschläge auf den Bodenwassergehalt wurde mit multipler linearer Regression getestet.

Die Bodenprobennahme erfolgte stets in der ersten Woche eines Monats. Die Stickstoff-Netto-Mineralisationsrate wurde als arithmetisches Mittel zweier Inkubationsperioden berechnet und für jeden Monat (auf Basis von vier Wochen) kalkuliert. Durch diese Kalkulationsmethode sollte eine Annäherung an die in der log-Phase akkumulierten Mineralstickstoffkonzentrationen erreicht werden.

Die Mineralisationsraten wurden auf die Periode von April bis November summiert. Der Nitrifikationsgrad wurde in Prozent des gesamt akkumulierten Mineralstickstoffs (NH_4^+ , NO_3^-) kalkuliert. Als Maß für den Zusammenhang zwischen Boden-pH, Bodenfeuchte und N-Mineralisation wurde der Pearson Korrelations-Koeffizient berechnet.

Alle Statistikanalysen wurden mit dem Programm SYSTAT 10 (SPSS, 2000) berechnet.

4 Ergebnisse

4.1 Hydrologie

Wie erwartet waren die Grundwasserstände in Bachnähe am höchsten (Abb. 1). Die mittleren Bodenwassergehalte korrelierten negativ mit der Entfernung vom Bach ($r = -0.86$, $n=40$, $p<0.005$). Alle Probenstellen zeigten einen signifikanten Anstieg des Bodenwassergehaltes im Verlauf der Wiedervernässung im Untersuchungszeitraum (Tab. 2). Dieser Effekt war hoch signifikant an den am tiefsten gelegenen Probenstellen EL 4 und EL 5 ($p<0,0005$). Im Untersuchungszeitraum konnte keine Korrelation zwischen den Niederschlagsmengen und dem mittleren Bodenwassergehalt nachgewiesen werden (Tab. 2).

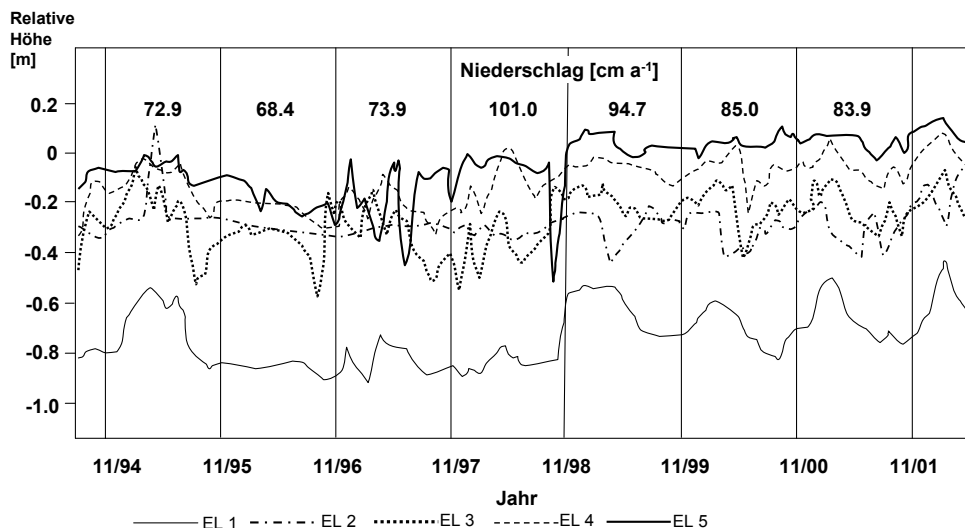


Abb. 1: Schwankungen des Grundwasserspiegels und der Niederschläge an den Untersuchungsstandorten EL 1 bis EL 5 zwischen September 1994 und März 2002. Niederschlagswerte sind oben angegeben.

Fig. 1: Fluctuation of the water levels in the study sites between September 1994 and March 2002. The annual precipitation is indicated above.

Tab. 1: Charakteristika der Untersuchungsflächen vor Beginn der Wiedervernässung in 1994.

Tab. 1: Characteristics of the study sites. Data collection occurred before the start of the rewetting measures in 1994.

Probenstelle	Höhe über NN [m]	Entfernung zum Bach [m]	Vegetationseinheit ¹	Bodenklassifizierung	Mächtigkeit d. org. Horizonts [cm]	Trockenraumdichte [g cm ⁻³]	Total-C [gew. %]	C:N	median pH (H ₂ O)
EL 1	63.76	115	Lonicero-pericyclimifagetum	Niedermoorgley	10	0,232	23,7	16,7	3,3
EL 2	63.35	90	Betulo-Quercetum molinietosum	Niedermoorgley	12	0,253	23,5	12,5	3,5
EL 3	63.20	70	Betulo-Quercetum alnetosum	Niedermoorgley	12	0,171	43,5	18,8	3,4
EL 4	63.04	40	Betulo-Quercetum alnetosum	Niedermoorgley	15	0,192	37,2	14,9	3,9
EL 5	62.69	6	Carici-elongatae-Alnetum glutinosae typicum	Niedermoor	35	0,148	44,3	14,8	6,1

Tab. 2: Einfluss von Zeit und Niederschlag auf den Bodenwassergehalt an den Probenstellen. Ergebnisse der multiplen Regressionsanalyse: F-Werte und Signifikanzniveaus (***) $p < 0.0005$, ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$).

Tab. 2: Effect of time and precipitation on the soil water content at the study sites, tested by multiple linear regression. F values and levels of significance are shown (***) $p < 0.0005$, ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$).

	df	EL 1	EL 2	EL 3	EL 4	EL 5
Jahr	1,0	7,2*	8,6*	8,2*	35,6***	19,1***
Niederschlag	1,0	0,5	2,0	1,5	3,7	3,8
Jahr*Niederschlag	3,0	3,9*	3,3*	2,6	11,6***	6,2**

4.2 N-Mineralisation und pH-Werte im Boden

Die Grenze zwischen den degradierten und naturnahen Bruchwäldern lässt sich deutlich an der Höhe der Nitrifikation im Vergleich zur Ammonifikation nachweisen (Tab. 3; EL 1-3). Die Summe der N-Netto-Mineralisation in den Böden der naturnahen Probenstelle EL 5 (30-51 kg N ha⁻¹ 8 Monate⁻¹) erreichte ähnliche Werte wie in den trockeneren degradierten Bereichen, allerdings wurde hier nahezu nur NH₄⁺ akkumuliert. Bis 1998 wurde an der Probenstelle EL 4 nur eine niedrige N-Mineralisationsrate mit Vorkommen sowohl von NO₃⁻ und NH₄⁺ gemessen.

Tab. 3: Verlauf der NH₄⁺ und NO₃⁻-Anreicherung sowie des Nitrifikationsgrads in den Böden von 1994 bis 2000 (April bis November).

Tab. 3: NH₄⁺ and NO₃⁻-accumulation and nitrification degree in soils of the study area from 1994 to 2000 (April to November).

Probenstelle/ Jahr	1994	1995	1997	1998	2000	
EL 1	NH ₄ ⁺ ¹	18,2	25,9	4,1	4,0	1,1
	NO ₃ ⁻ ¹	26,3	24,8	40,7	38,7	33,4
	NG ²	59,0	49,0	91,0	91,0	97,0
EL 2	NH ₄ ⁺	5,0	10,8	0,2	1,5	0,1
	NO ₃ ⁻	56,5	46,5	63,5	50,1	35,3
	NG	92,0	81,0	100,0	97,0	100,0
EL 3	NH ₄ ⁺	-1,1	13,4	-1,0	0,6	0,1
	NO ₃ ⁻	23,1	38,7	53,1	52,9	35,1
	NG	100,0	74,0	100,0	99,0	100,0
EL 4	NH ₄ ⁺	2,5	2,7	5,2	9,7	5,1
	NO ₃ ⁻	11,6	9,7	6,0	6,0	-0,3
	NG	82,0	78,0	54,0	38,0	0,0
EL 5	NH ₄ ⁺	51,4	35,1	42,0	29,7	30,0
	NO ₃ ⁻	-0,3	0,2	-0,2	-0,6	0,0
	NG	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0

¹ [kg N ha⁻¹ 8 Monate⁻¹]

² NG: Nitrifikationsgrad [NO₃⁻-N/ (NH₄⁺-N + NO₃⁻-N)*100%]

In den Böden der höher gelegenen Probenstellen EL 1-3 war im Verlauf der Zeit kein signifikanter Einfluss der Wiedervernässung auf die N-Netto-Mineralisationsrate festzustellen ($p > 0,05$, $n=5$, Tab. 4). Die Konzentration an NO_3^- war an den Probenstellen EL 1-3 stets höher als die von NH_4^+ . In allen untersuchten Jahren wurden N-Netto-Mineralisationsraten von mehr als $20 \text{ kg N ha}^{-1} 8 \text{ Monate}^{-1}$ gemessen.

Tab. 4: Pearson Korrelation der mit dem Umsatz von Mineralstickstoff verbundenen Parameter und Zeit, Bodenwassergehalt und der jährlichen mittleren Abweichung des Bodenwassergehalts. Gezeigt werden Korrelations-Koeffizienten und Bonferroni-Wahrscheinlichkeiten ($n=5$; *** $p < 0.0005$, ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$).

Tab. 4: Pearson correlation of the N_{min} -related parameters and time, soil water content and annual deviation of the soil water content. Correlation coefficients and Bonferroni-Probabilities are shown ($n=5$; *** $p < 0.0005$, ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$).

	Proben- stelle	Jahr	Bodenwasser gehalt	mittlere jährliche Abweichung des Bodenwassergehalts
N-Netto- Mineralisation ¹	EL 1	-0,811	-0,294	0,991***
	EL 2	-0,809	-0,447	-0,391
	EL 3	0,239	0,545	-0,586
	EL 4	-0,642	-0,349	0,134
	EL 5	-0,765	-0,730	0,163
Nitrifikationsgrad	EL 1	0,885*	0,542	-0,782
	EL 2	0,703	0,497	0,534
	EL 3	0,403	0,330	-0,204
	EL 4	-0,983***	-0,777	0,928*

¹ Akkumulation von $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$

An der Probenstelle EL 4 überstieg die N-Netto-Mineralisationsrate nie $20 \text{ kg N ha}^{-1} 8 \text{ Monate}^{-1}$. Die Nitrifikation nahm in den Jahren 1994 bis 2000 kontinuierlich bis zu einer Beendigung der NO_3^- -Akkumulation ab (Tab. 3). Die Nitrifikationsrate an Probenstelle EL 4 korrelierte positiv mit der jährlichen mittleren Abweichung des Bodenwassergehaltes ($r=0,919$) und sank im Einfluss lang anhaltend hoher Bodenfeuchte (Abb. 2a, 2b).

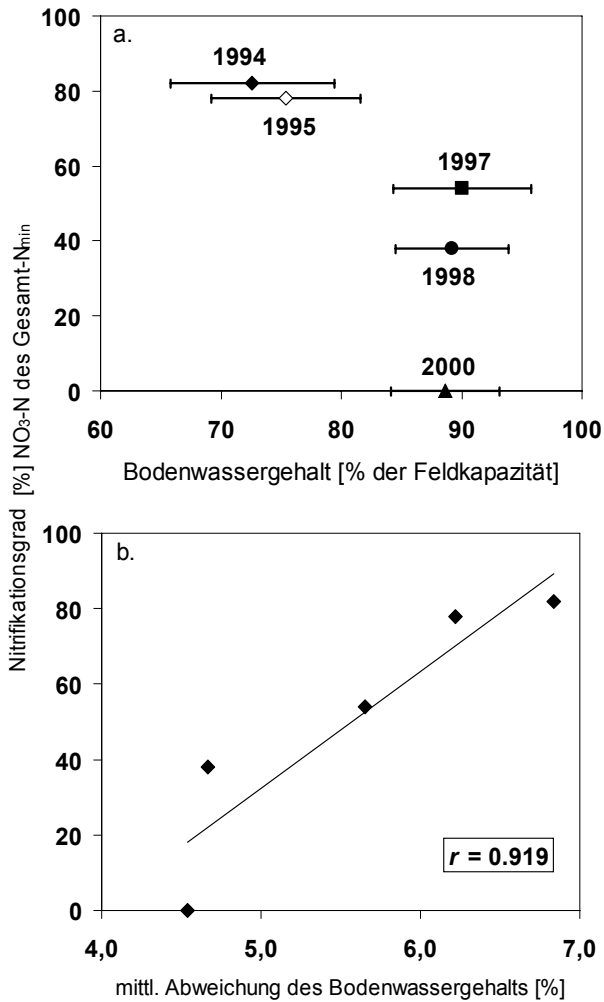


Abb. 2: (a.) Nitrifikationsgrad in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt an Probenstelle EL 4 von 1994 bis 2000. Die Fehlerbalken zeigen die jährlichen Schwankungen des mittleren Bodenwassergehaltes ($n=8$). (b.) Pearson Korrelation zwischen dem Nitrifikationsgrad und der jährlichen Schwankung des Bodenwassergehaltes.

Fig. 2: (a.) Nitrification degree in response to the soil water content at site EL 4 from 1994 to 2000. Error bars indicate the annual deviation of the average soil water content ($n=8$). (b.) Pearson correlation between nitrification degree and the annual deviation of the soil water content.

Die feuchteste Stelle EL 5 zeigte die höchsten N-Mineralisationsraten in 1994 ($51 \text{ kg N ha}^{-1} 8 \text{ Monate}^{-1}$) and die niedrigsten in 1998 ($29 \text{ kg N ha}^{-1} 8 \text{ Monate}^{-1}$). Eine signifikante Abnahme konnte jedoch nicht nachgewiesen werden.

Mit der Bodenfeuchtigkeit änderte sich entlang des Transektes auch die Bodenazidität. An den trockeneren Probenstellen (EL 1-4) wurden niedrige pH-Werte (Median: pH 3,3-3,9) gefunden. Mit der Feuchtigkeit im Boden (EL 5) stieg auch der pH-Wert (Median: pH 6,1) (Tab. 1). In den Böden der Probenstellen EL 4 and EL 5 war ein signifikanter pH-Anstieg ($p < 0,0005$, $n=40$) während der Wiedervernässungsperiode zu verzeichnen. Nach 1997 wurden in den Böden des Probenstandortes EL 5 pH-Werte von 6,0-6,4 gemessen (Abb. 3a). Der Übergangsstandort EL 4 wies zwischen 1994 und 1998 konstante pH-Werte von pH 3,5 bis 3,9 auf. Ab dem Jahr 2000 erfolgte eine deutliche Erhöhung der pH-Werte im Boden, die stets 4,0 überstiegen (Abb. 3b). Es zeigte sich keine Korrelation zwischen dem Wassergehalt und dem pH-Wert im Boden, jedoch eine signifikant negative Korrelation zwischen Boden-pH und Nitrifikationsrate am Standort EL 4 ($p < 0,0005$, $n=40$).

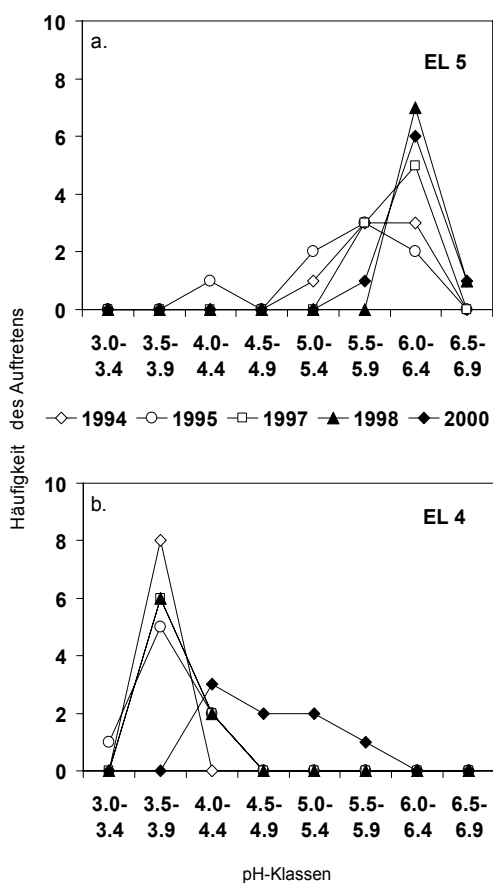


Abb. 3: Häufigkeit des Auftretens von Boden-pH-Werten während der Untersuchungsperiode an den Probestellen EL 5 (a.) und EL 4 (b.).

Fig. 3: Frequency of occurrence of the soil pH during the investigation periods at sites EL 5 (a.) and EL 4 (b.).

5 Diskussion

In der Nähe des Baches (EL 5) ist der Einfluss von Entwässerung naturgemäß gering. Durch die starke Fluktuation des Wasserspiegels kann es jedoch zeitweise zur Austrocknung des Oberbodens kommen, was eine Erhöhung der Stoffumsätze zur Folge hat. HEFTING et al. (2004), die bachnahe Böden untersuchten, fanden in gewöhnlich sehr nassen Böden eine erhöhte Ammoniumakkumulation, sobald der Grundwasserpegel auf weniger als 10 cm unterhalb der Bodenoberfläche sank. Die hohe Ammonifikation dieser Standorte hängt wahrscheinlich mit der Zufuhr von nährstoffreichen Erlenblättern zusammen (RACH & ZEISS 2003), die leicht von Mikroorganismen abgebaut werden können.

Nitrifikationsprozesse finden nur in Phasen guter Sauerstoffversorgung im Boden statt. Da der Bodenwassergehalt an EL 5 stets über 90 % der Feldkapazität lag, war die Ammonifikation der dominierende Prozess an diesem Standort. Der leicht höher gelegene Standort EL 4 war in den Jahren vor der Wiedervernässung länger von Absenkungen des Grundwasserspiegels beeinflusst als EL 5. Der Standort EL 4 zeigte auffälligerweise niedrigere Mineralisationsraten im Vergleich mit anderen degradierten Erlenwäldern (DÖRING-MEDERAKE 1991, JANIESCH et al. 1997, WIEBE 1998). Ursache dafür ist möglicherweise der geringmächtige organische Horizont von weniger als 15 cm.

Die Standorte EL 3 und EL 2 zeigen die typischen Merkmale eines degradierten versauerten Erlenbruchwaldes. Es wurden N-Netto-Mineralisationsraten in vergleichbarer Höhe wie in trockenen Laubwäldern gefunden ($35-64 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ 8 Monate}^{-1}$; vgl. ELLENBERG 1977). Die Nitrifikation war mit 74-100 % der Gesamt N-Mineralisation der dominierende Prozess und verursachte wahrscheinlich auch den niedrigen pH-Wert an diesem Standort.

Die Untersuchungsergebnisse belegen den deutlichen Einfluss der Wiedervernässungsmaßnahmen. Alle Standorte wiesen eine leichte, zum Teil allerdings nicht signifikante Abnahme der N-Netto-Mineralisation während der Untersuchungsperiode auf. Dies steht im Gegensatz zu anderen Untersuchungen, die eine starke Mineralstickstoff-Freisetzung nach einer Wiedervernässung zeigen (TERRY & TATE 1980, HANLON ET AL. 1997). Alle diese Untersuchungen gingen jedoch von wesentlich trockeneren Böden aus, als es hier der Fall war.

Wie erwartet waren am nassesten Standort (EL 5), der schon vor der Wiedervernässung keine Nitratakkumulation zeigte, auch nach 1999 keine Nitrifikationsprozesse aufgrund der kontinuierlich anoxischen Bedingungen messbar.

Der trockenere Standort EL 4 mit geringer Nitrifikation vor der Wiedervernässung bot dagegen eine gute Möglichkeit für Denitrifikationsprozesse nach der Wiedervernässung. Die N-Netto-Mineralisation wurde deutlich reduziert und eine Nitrifikation wurde zum Ende der Untersuchungsperiode nicht mehr nachgewiesen. Hier traten N-Netto-Mineralisationsraten auf, wie sie in naturnahen Erlenbruchwäldern nachgewiesen werden können (JANIESCH et al. 1997, RACH 2001). Am weiter höher gelegenen Standort (EL 3) wurde die Nitrifikation nur wenig durch die Wiedervernässung beeinflusst. Eine

Akkumulation von Ammonium wurde nicht nachgewiesen, was anzeigt, dass die Bedingungen zur Nitrifikation optimal waren.

Der Wiedervernässungsprozess an den tiefer gelegenen Standorten ist deutlich an der Erhöhung des Boden-pH festzustellen. Ein direkter Zusammenhang konnte statistisch jedoch nicht belegt werden. Möglicherweise pufferte der Zufluss des basenreichen Grundwassers den Boden-pH ab und beeinflusste ihn zudem indirekt, indem die steigende Bodenfeuchte Nitrifikationsprozesse hemmte und damit die Säureproduktion stoppte. Nitrifikation ist ein Versauerungsprozess in Böden, da die Abgabe von zwei Mol Protonen bei der Oxidation von einem Mol Stickstoff erfolgt. Dies könnte erklären, warum die Abnahme der Nitrifikation mit höheren pH-Werten korreliert ist.

Betrachtet man das C:N-Verhältnis im Boden und den Boden-pH, sollte Standort EL 4 bessere Bedingungen für die Mineralstickstoffumsetzung aufweisen als Standort EL 3. Die unterschiedliche Höhe der N-Umsätze an den Standorten EL 3 und 4 wird offensichtlich durch die qualitative Zusammensetzung von Streuschicht und Boden verursacht. So konnten RACH & ZEISS (2003) zeigen, dass die Streu des Standortes EL 4 aus Seggen- und Eichenblättern (C:N > 30) bestand, während die Streu der angrenzenden Standorte EL 3 und EL 5 sich hauptsächlich aus großen Mengen von N-reichen Erlenblättern zusammensetzte (C:N \approx 20). Um die niedrigen N-Netto-Mineralisationsraten an Probenstelle EL 4 zu erklären, wäre es notwendig gewesen, die Verfügbarkeit des organisch gebundenen Stickstoffs zu analysieren. KELLEY & STEVENSON (1995) berichten, dass 25 bis 35 % des organischen N im Boden säureunlöslich überwiegend an strukturelle Komponenten der Huminstoffe gebunden sein kann. Die Stabilisierung von N-Verbindungen in Huminstoffen kann damit die Verfügbarkeit des Stickstoffs für Pflanzen negativ beeinflussen, wenn Humifizierungsprozesse vorherrschen und Stickstoff somit aus dem labilen in den stabilen N-Pool übergeht.

6 Fazit

Die vorliegende Studie zeigt, dass es innerhalb der sechsjährigen Untersuchungsperiode zu deutlichen Veränderungen der Mineralstickstoffdynamik in dem untersuchten Transekt kam.

Schon im ersten Jahr der Untersuchung verringerten sich die Nitrifikationsprozesse am Grenzstandort EL 4, der vor Beginn der Wiedervernässung zwischen einer eutraphenten, nassen Vegetationseinheit und einem abgetrockneten, degradierten Bereich lag.

Die Langzeituntersuchungen an diesen Standorten belegen, dass mit einem langsamen kontinuierlich steigenden Wasserspiegel die Mineralisationsprozesse stabilisiert werden und eine Wiedervernässung in Erlenwäldern langfristig zu Mineralstickstoff-Umsatzraten und zu pH-Werten führen kann, die charakteristisch für naturnahe, ungestörter Erlenbruchwälder sind (JANIESCH et al. 1997, RACH 2001). In den durch DENZ (2002) vorgenommenen vegetationskundlichen Untersuchungen an den beschriebenen Standorten zeigte sich deutlich, dass Veränderungen der Vegetation mit einer zeitlichen Verzögerung von einigen Jahren auftraten. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass die Höhe der N-Netto-Mineralisation in Erlenbruchwäldern als guter Indikator für die

Prognose der zukünftigen Vegetationsentwicklung gelten kann. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass eine langsame und kontrollierte Anhebung des Wasserspiegels eine schonende Maßnahme zur Renaturierung degradierter Erlenwälder ist. Studien, die ähnliche Gebiete im Rahmen einer schnellen Anhebung des Grundwasserspiegels untersuchten, zeigten, dass der schnell steigende Wasserspiegel zu stark erhöhten N-Umsätzen führte und damit unter anderem das Absterben älterer Erlen förderte (JANIESCH 2002, RACH & JANIESCH 2002).

7 Literatur

- DENZ, O. (1998): Monitoring waldreicher Feuchtgebietsvegetation im Nordraum des Rheinischen Braunkohlenreviers 1986-1996. – *Tuexenia* **18**: 85-93.
- DENZ, O. (2002): Regenerationspotenzial entwässerter Bruch- und Erlen-Eschenauenwälder. – *Naturschutz Landschaftsplanung* **34**: 247-251.
- DÖRING-MEDERAKE, U. (1991): Feuchtwälder im nordwestdeutschen Tiefland, Gliederung–Ökologie–Schutz. – *Scripta Geobot.* **19**.
- ELLENBERG, H. (1977): Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. – *Oecol. Pl.* **12**: 1-22.
- GERLACH, A. (1973): Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoff-Netto-Mineralisation. – *Scripta Geobot.* **5**.
- GROOTJANS, A. P., P. C. SCHIPPER & H. J. VAN DER WINDT (1985): Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows. I. – *Calthion palustris* stands. – *Oecol. Pl.* **6**: 403-417.
- GROOTJANS, A. P., P. C. SCHIPPER & H. J. VAN DER WINDT (1986): Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows II. – *Cirsio-Molinietum* stands. – *Oecol. Pl.* **7**: 3-14.
- HANLON, E. A., D. L. ANDERSON & O. A. DIAZ (1997): Nitrogen mineralization in histosols of the Everglades agricultural area. – *Commun. Soil Sci. Pl. Analysis* **28**: 73-87.
- HEFTING, M., J. C. CLÉMENT, D. DOWRICK, A. C. COSANDEY, S. BERNAL, C. CIMPIAN, A. TATUR, T. P. BURT & G. PINAY. (2004): Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient. – *Biogeochemistry* **67**: 113-134.
- JANIESCH, P. (2003): Vegetationsökologische Untersuchungen in einem Erlenwald im nördlichen Münsterland – 25 Jahre im Vergleich. – *Abh. Westfäl. Mus. Naturk.* **65**: 71-79.
- JANIESCH, P. (2002): Rewetting of different types of drained Alder swamps. – *Verh. Ges. Ökol.* **32**: 314-315.
- JANIESCH, P. (1997): Die nährstoffökologische Situation unterschiedlich stark entwässerter Erlenbruchwälder im Emsland. – *Abh. Westfäl. Mus. Naturk.* **59**(4): 65-74.
- JANIESCH, P. (1978): Ökophysiologische Untersuchungen von Erlenbruchwäldern. I. Die edaphischen Faktoren. – *Oecol. Pl.* **13**: 43-57.
- JANIESCH, P., R. VON LEMM & R. NIEDRINGHAUS (1997): Das biologische Potential einer intensiv genutzten Agrarlandschaft in Nordwestdeutschland – Erfassung und Bewertung der Zustandsituation als Grundlage für ein zielorientiertes Renaturierungskonzept. – *Abh. Westfäl. Mus. Naturk.* **59**: 3-255.
- JANIESCH, P. & J. RACH (1998) Braunkohletagebau – eine ökologische Herausforderung. – *Einblicke* **28**: 18-20.
- KAZDA, M. (1995): Changes in alder fens following a decrease in the ground water table: results of a geographical information system application. – *J. Appl. Ecol.* **32**: 100-110.
- KELLEY, K. R. & F. J. STEVENSON (1995): Forms and nature of organic N in soil. – *Fert. Res.* **42**: 1-11.

- KIERCHNER, G.-J. (1973): Landschafts- und Einrichtungsplan Naturpark Schwalm-Nette. – In: DAHMEN, F. W., G.-J. KIERCHNER, H. SCHWANN, F. WENDEBOURG, W. WESTPHAL & R. WOLFF-STRAUB (eds.): Beiträge zur Landesentwicklung **30**.
- KOERSELMAN, W. & J. T. A. VERHOEVEN (1992): Nutrient dynamics in mires of various trophic status: nutrient inputs and outputs and the internal nutrient cycle. – In: VERHOEVEN, J. T. A. (ed.): Fens and Bogs in the Netherlands: Vegetation, History, Nutrient Dynamics and Conservation: 397-432. – Kluwer Acad. Publ.
- MÜNCHMEYER, U., D. KOPPISCH, J. AUGUSTIN, W. MERBACH & M. SUCCOW (1998): Untersuchungen zur Stickstoff-Netto-Mineralisierung unter Wald- und Wiesenstandorten des Niedermoors "Friedländer Große Wiese" in Mecklenburg-Vorpommern. – In: MERBACH, W. (Hrsg.): 8. Borkheider Seminar zur Ökophysiologie des Wurzelraumes: 13-20. – B.G. Teubner Verlagsgesellschaft Stuttgart, Leipzig, Borkheide.
- PETERSEN, J., R. POTT, P. JANIESCH & J. WOLFF (2003): Umweltverträgliche Grundwasserbewirtschaftung in hydrogeologisch und ökologisch sensiblen Bereichen der Nordseeküste. – Husum Verlag, Husum.
- PFADENHAUER, J. & A. P. GROOTJANS (1999): Wetland restoration in Central Europe: aims and methods. – Appl. Veg. Sci. **2**: 95-106.
- RACH, J. (2001): Charakterisierung von Renaturierungsprozessen in Bruchwäldern – Ökologische Untersuchungen in zwei Landschaftsräumen Nordwestdeutschlands. – Diss. CVO-Univ. Oldenburg.
- RACH, J. & P. JANIESCH (2002): The smooth and the rigorous method: Comparison of two rewetting measures in drained alder forests. – Contr. 3. Europ. Conf. Restor. Ecol.: 97-98.
- RACH, J. & S. ZEISS (2003): Ursachen des N-Freisetzungspotenzials an entwässerten Erlenbruchwaldstandorten. – Mitt. Deutsch. Bodenk. Ges. **102**: 319-320.
- RUNGE, M. (1965): Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. – Flora **155**: 353-386.
- SUCCOW, M. & H. JOOSTEN (2001): Landschaftsökologische Moorkunde, 2. Ed. – E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchh., Stuttgart.
- TERRY, R. E. & R. L. TATE III. (1980): Effect of flooding on microbial activities in organic soils: nitrogen transformations. – Soil Sci. **129**: 88-91.
- VAN HAESBROCK, V., D. BOEYE, B. VERHAGEN & R. F. VERHEYEN (1997): Experimental investigation of drought induced acidification in a rich fen soil. – Biogeochemistry **37**: 15-32.
- VERBÜCHELN, G., R. KRECHEL & R. WITTIG (1990): Die erlenreichen Waldgesellschaften der Schwalm-Nette-Platten und ihrer Randgebiete. Mit einer Übersicht der niederrheinischen Erlenwälder. – Tuexenia **10**: 419-432.
- WIEBE, C. (1998): Ökologische Charakterisierung von Erlenbruchwäldern und ihren Entwässerungsstadien: Vegetation und Standortverhältnisse. – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein & Hamburg **56**.
- ZEITZ, J. & S. VELTY (2002): Soil properties of drained and rewetted fen soils. – J. Pl. Nutr. Soil Sci. **165**: 618-626.
- ZÖTTL, H. (1960): Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoffnachlieferung des Waldbodens. – Forstwiss. Centralbl. **79**: 72-90.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Peter Janiesch
 Carl v. Ossietzky Universität Oldenburg
 Inst. f. Biologie u. Umweltwissenschaften
 26111 Oldenburg
 peter.janiesch@uni-oldenburg.de

Dr. Jutta Rach
 Westfälische Wilhelms-Universität Münster
 Zentrum für Didaktik, FB Biologie
 Hindenburgplatz 55
 48143 Münster
 jutta.rach@uni-muenster.de

Succession in lichen-rich vegetation in coastal dunes between 1995 and 2005.

Rita Ketner-Oostra, Bennekom (NL) &
Karlè V. Sýkora, Wageningen (NL)

Abstract. Succession in lichen-rich stages of primary succession in calcium-poor coastal sand dunes was monitored from 1995 to 2005. The changes from lichen-rich to moss-dominated stages in *Corynephorus canescens* grassland were related to acidification in connection with ageing of calcium-poor dune soil. Lichen diversity decreased and the terrestrial growing usually epiphytic species disappeared. The final stage in succession in the *Violo-Corynephorum* (V.-C.) with mats of *Cladina portentosa* changed very slowly and this stage needs protection, especially from grazing, as it is a very vulnerable, and, if fragmented, it will be replaced by the neophytic moss *Campylopus introflexus*. Lichen diversity was neither restored by superficial cutting of sods in moss-encroached vegetation nor by fire in graminoid encroached V.-C. The best option in maintaining lichen vegetation in the V.-C. is to allow sand with a relatively high CaCO₃ content to blow in. For sustainable conservation, formation of new dune ridges by natural processes is optimal or even necessary.

1 Introduction

In 1995 the State Forestry Service (province of Friesland) commissioned the first author to monitor actual lichen-rich *Corynephorus* grassland, threatened by moss and grass encroachment. The Monitoring project was initiated because of concern with the biodiversity decline in the 'grey dunes' on the West Frisian Islands. According to Natura 2000, within Europe, the Netherlands has a special responsibility for this habitat type. These lichen-rich 'grey dunes' were well developed in the dry coastal calcium-poor dunes in the Netherlands, and especially on the island of Terschelling (Fig. 1).

Until the mid-1970s these dunes were famous for their lichen-rich pioneer grasslands, developed in the course of primary succession in the xeroseries. The greater part of the older dune slopes was covered by short grassland, dominated by grey hairgrass (*Corynephorus canescens*) and sand sedge (*Carex arenaria*) and rich in the lichen genera *Cladonia* and *Cladina*. Lichens, such as *Bryoria fuscescens*, *Evernia prunastri*, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Platismatia glauca* and *Pseudevernia furfuracea*, which are usually epiphytic, were growing terrestrially on dune sand or on moss carpets (WESTHOFF 1947; BRAND & KETNER-OOSTRA 1983).

Since the 1970s the vegetation changed over large areas due to encroachment of graminoids, mainly *Ammophila arenaria* and *Carex arenaria*, while on secondary open sand the dominance of *Campylopus introflexus* increased (BIERMANN & DANIÉLS 1995; KETNER-OOSTRA & VAN DER LOO 1998). These changes in the flora, both of phanerogams and cryptogams, in dry oligotrophic habitats, have been attributed to increased dry and wet atmospheric deposition of nitrogen (NH₄-N, NO₃-N and organic compounds) throughout

the Netherlands as a result of intensified livestock farming, the so-called bio-industry, and industrial output. The results of this increase in nitrogen deposition have been monitored for Terschelling by comparing the cryptogam vegetation inside dry dune-grassland in the 1960s, a time with a relatively low deposition of atmospheric nitrogen, with the same vegetation in the 1990s, a time with strongly increased deposition (KETNER-OOSTRA & ŠÝKORA 2004).

TERSCHELLING

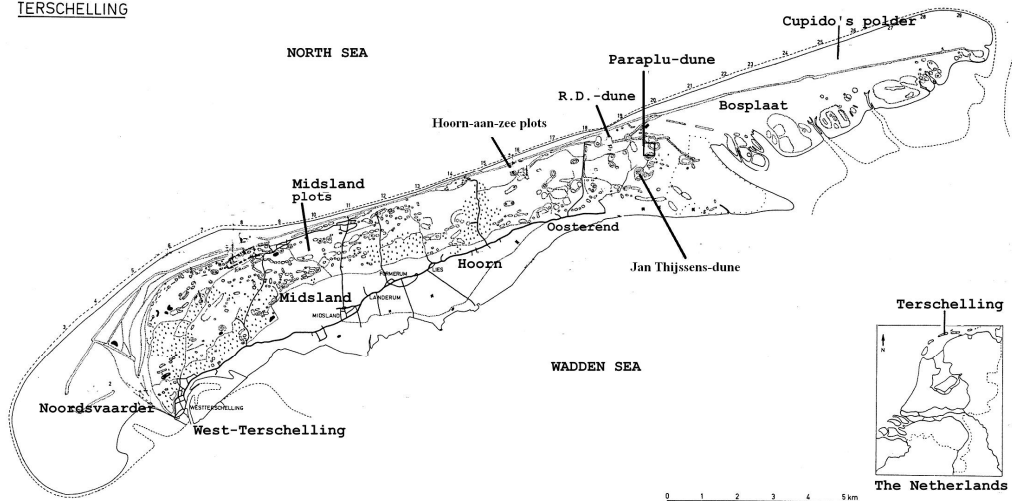


Fig. 1: The island Terschelling, with some of the mentioned study sites.

Earlier investigations showed a high biodiversity in the *Violo-Corynephorum* (*V.-C.*), mainly of lichens in recently formed dunes outside the main stabilized sand dune area of Terschelling (KETNER-OOSTRA & ŠÝKORA 2000). Such lichen-rich pioneer vegetations were found on slightly calcareous dune ridges on the Noordsvaarder, within groups of dunes in Cupido's polder and on the slope of a mobile dune, the Paraplu-dune. These locations as well as the final stages of succession in the *V.-C.* with carpets of reindeer lichens in the stabilized dunes north of Midsland were selected to be monitored.

Some sites were managed by the State Forestry Service, for instance by sod cutting. Moreover, the effect of blowing-in of sand, resulting from changes in coastal management by the National Institute of Coastal and Marine Management (Rijkswaterstaat), was included. Like the wildfire in 1993 and 2004, these are examples of 'unintended management' (WESTHOFF 1985). The aim was to ascertain the effect of such management and to give advice on future management.

We set out with the following research questions:

- Will natural succession in lichen-rich vegetation lead to decrease in biodiversity?
- Are the effects of former management or of a wildfire and sand-suppletion temporary?
- What future management can be advised?

2 Study Area

2.1 Soil origin and characteristics

Terschelling is one of the West Frisian Islands. It is part of the so-called Wadden district. This phytogeographic district is mainly characterized by Early and Middle Pleistocene sands re-deposited in the Saalien by the rivers Meuse and Rhine (EISMA 1968). The parent material is poor in lime and iron, and no shell fragments have been deposited in recent times, partly because the coast is retreating. The result is that only a limited amount of weatherable minerals, like iron and lime, are present (EISMA 1968). Furthermore the mineral ions are less bound than in the calcium-rich dunes. Through natural acidification leaching was reinforced, and the older dunes almost completely decalcified. According to KOOIJMAN et al. (1998), phosphorus availability in these dune soils may be relatively high, due to the comparatively loose nature of phosphorus sorption, resulting in nitrogen-limitation

2.2 Climate

The climate of the Wadden sea area can almost be called 'eu-atlantic', especially as far as temperature, humidity and wind are concerned. The average rainfall is 720 mm yr^{-1} . Winter and spring are foggier than inland. For more details, see KETNER (1972) and KETNER-OOSTRA & SÝKORA (2000).

Compared with the inland area of the Netherlands, in Terschelling the summer temperatures are lower and in winter there are fewer days of frost. Because there are more hours with sun in the growing season, the evapotranspiration is high, especially in the dry dune sands, where the interstitial pores are small. This is especially important for lichen and moss vegetation.

2.3 Sites at Terschelling (Fig. 1)

Five monitor areas are spread over Terschelling, each with several sites to study natural succession and to study intended and unintended dune management.

2.3.1 Sites to study natural succession

2.3.1.1 Noordsvaarder

Pioneer vegetation was studied by two PQs on a succession of young dune ridges on the Noordsvaarder at the west-end of the island (Fig. 1). The youngest dune ridge closest to the sea was about 20 yr old, and consisted of drifting sand with 0.3% CaCO_3 and a pH_{KCl} of 6.9. The second and the third ridge, with each a PQ, are respectively 30 and 40 yr old with in the superficial soil layer (0-2 cm), respectively 0.3% and 0.0% CaCO_3 , and respectively a pH_{KCl} of 5.6 and 4.5 in 1995 (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000).

2.3.1.2 Paraplu-dune

The Paraplu-dune, a mobile dune at the east side of the island in the Bosplaat nature reserve, has a pioneer vegetation on the outer, steep, SW-facing slope with shifting sand. Here one PQ was laid out in 1995. 0.1% CaCO₃ and pH_{KCl} of 6.0 was measured in the 0-2 cm layer in 1995 (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000).

2.3.1.3 Cupido's polder

The Cupido's polder, a young dune area at the eastern end of the island developed since 1940 on the wide beach flat north of an artificial sand embankment. Here two PQs were laid out in 1995, both with an equal distance to the foredune. The shifting sand in this foredune had 1.2% CaCO₃ and a pH_{KCl} of 8.1 in 1995. The superficial soil layer (0-2 cm) in the two PQs had respectively 0.2% and 0.1% CaCO₃ and respectively a pH_{KCl} of 6.8 and 6.5 in 1995 (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000).

2.3.1.4 Midsland

On the older stabilized dunes north of Midsland, the end of succession in the V.-C is characterized by a dune grassland with *Festuca ovina* s.l. and a high cover of *Cladonia portentosa* and *Cladonia uncialis* (BÖCHER 1952; BIERMANN 1999; KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2004). Here two PQs were laid out. 0.0% CaCO₃ was found and the pH_{KCl} in the superficial layer was 3.5 and 3.7 respectively. We studied the re-establishment of the mentioned lichens with one PQ in a nearby, more open vegetation with some in-blowing slightly acid sand (0.0% CaCO₃ and pH_{KCl} 4.3).

2.3.2 Sites to study intended and unintended dune management

2.3.2.1 Sod cutting

In order to restore biodiversity, the State Forestry Service cleaned 200 m² of dry dune grassland with a high moss cover (*Campylopus introflexus* and *Dicranum scoparium*) from mosses by sod cutting on dune ridge four on the Noordsvaarder (Fig. 1). The sods were superficially cut with a spade until the mineral sand was reached (pH_{KCl} 4.3 and 0.0% CaCO₃ in 1995). All organic matter was manually removed and barrowed away (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000). This site was studied since 1990 with one PQ.

2.3.2.2 Wildfire

Vegetation recovery after a wildfire in 1993 in former grass-encroached dry dune vegetation, could be studied north of Oosterend. This so-called R.D.-dune or Rita's dune (Fig. 1) had a monitoring history going back to 1966. It was studied in 1990 to reveal the differences between the graminoid-encroached dune vegetation on acid dune soil (pH_{KCl} 4.1

in the 0-10 cm layer) and the original lichen-rich vegetation of 1966. With one PQ the regenerating vegetation after fire was yearly followed (KETNER-OOSTRA et al. 2006).

On the Jan Thijssens-dune graminoid-encroached dune vegetation was studied with two adjoining PQs till 2004 when the vegetation burned down by a wildfire. In the two PQs the regenerating vegetation was recorded in 2004 and 2005, however, with a combined soil sample for the two PQs, taken at three depths according par. 3.2.

2.3.2.3 In-blowing sand

The effect of in-blowing sand over acid dune grassland was studied along the coastline between Hoorn-aan-zee and Oosterend with six PQs, three installed in 1995 and three in 2000. From 1990 onwards the National Institute for Coastal and Marine Management changed its management for coastal protection in this area and left these dunes unmanaged. The artificial sea bed replenishing just offshore between Hoorn and Oosterend in 1993 (SPANHOFF 1998) intensified the inland transportation of sand. Stabilized dunes between Hoorn and Oosterend were exposed to reactivated sand from the first foredunes and the beach with 0.8% CaCO₃ and pH_{KCl} 7.4 in 1995.

3 Vegetation and soil analysis

3.1 Vegetation sampling

Fourteen permanent quadrates (PQs), with a plot size of 4 to 16 m², were laid out in 1995 to study changes in vegetation in detail in 1998, 2000, 2002 and 2005. In 2000 three more PQs were added and followed in 2002 and 2005 to follow the effects of in-blowing sand over existing vegetation. In the sod cutting experiment on the Noordsvaarder the original PQ relevé of 1990 was added, as was the PQ relevé on the R.D.-dune from before the wildfire (1990) and the one on the Jan Thijssens-dune after the wildfire in 2004.

A total of 40 relevés resulted from the PQs at the sites with natural vegetation development and 46 relevés from the PQs at the sites with vegetation development after management, including the repetitive studies.

The PQs were monitored according to the Braun-Blanquet method (WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1973) with a modified version of the Braun Blanquet scale (BARKMAN et al. 1964). The values were transformed into the 1-9 scale (VAN DER MAAREL 1979).

3.2 Soil sampling

In 1995 (results used in KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000) and 2005, soil samples were taken at a distance of 10-15 cm from all PQs. Besides, in the same years, from the first dune ridge (foredune) with drifting sand, on the Noordsvaarder, near Hoorn-aan-zee and

in Cupido's polder, respectively, one soil sample was taken for reference. Bulk samples consisting of 8-10 subsamples per plot were used in all cases.

The soil samples were taken and analysed stratified from 0-2 cm, 2-10 cm and 10-30 cm depth. As the reference samples from the foredunes were taken from 0-10 cm depth, the values of 0-2 cm and the 2-10 cm layer from the PQs were recalculated into one value for the 0-10 cm layer. Besides differences between the 0-2 cm upper layer (important for cryptogams) and the total 0-10 cm layer were made visible.

The soil samples were chemically analysed for pH_{KCl} and % CaCO_3 . For methods of analysis, see KETNER-OOSTRA & SÝKORA (2000).

3.4 Data analysis

3.4.1 Vegetation classification and ordination

The total of 86 relevés originating from the PQs in all research locations, see above, were both ordinated and classified using multivariate analysis (TWINSPAN, HILL 1979). The TWINSPAN table (not reproduced here) was used to construct a TWINSPAN dendrogram, based on presence and characteristic cover. Characteristic cover is the sum of the cover of a species within a cluster, divided by the number of relevés within this cluster, in which the species actually occurred.

3.4.2 Vegetation change

The coverage of the phanerogams, bryophytes, lichens, bare sand and litter in the relevés of some PQs, and as such reported in KETNER-OOSTRA (2006), are used in diagrams to depict the vegetation change in the period 1995-2005. Selected were four PQs in the pioneer stage, three on slightly calcareous sand dunes (one on the third dune ridge at the Noordsvaarder, one on the slope of the Paraplu-dune, one in Cupido's polder) and one in the stabilized acid dunes north of Midsland. These PQs were the most explicit in their vegetation change seen from the perspective of lichen-development during the 10-year period.

3.5 Nomenclature

The nomenclature of the plant communities follows WEEDA et al. (1996) and STORTELDER et al. (1996). The nomenclature for the phanerogams follows VAN DER MEIJDEN (1996), with the exception of *Festuca ovina* which has always been treated as sensu lato. For the mosses we follow DIRKSE et al. (1999), and for the lichens APTROOT et al. (2004).

4 Results

4.1 Vegetation of all study sites

Table 1 consists of a TWINSpan dendrogram based on the total data set of 86 relevés. The 15 clusters distinguished were grouped into three groups: A, B and C (see Table 1). The three groups are characterized by the presence of species characteristic of the *Koelerio-Corynephoretea*. Group AB contains the pioneer and subsequent succession stages and group C covers the graminoid-encroached situation.

Within group AB, group B differs from group A in the cover and species composition especially of the moss layer. Whereas group A is characterized by the calciphilous mosses *Ceratodon purpureus* and *Brachythecium albicans* and lichens *Cladonia humilis* and *C. pocillum*, group B is characterized by a higher proportion of phanerogams.

Group A1-3 can be assigned to the *Phleo-Tortuletum ruraliformis* (*Ph.-T.*), a community of sunny, dry sites on calcium containing dune sand, poor in humus with in Group A1+2 an open *Hippophae rhamnoides* shrub, with the sub-neutral *Cladonia foliacea* in cluster A1 and *Eryngium maritimum* and the calciphilous moss *Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis* in cluster A2. Cluster A3 consists of a transition between the *Ph.-T.* and the *V.-C.* with calciphilous herbs, like *Galium verum*, and the lime-indicating lichens *Peltigera rufescens* and *Cladonia rangiformis*.

Cluster A4 is characterized by the almost exclusive presence of the usually epiphytic lichen species *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa* and *Parmelia sulcata*.

Group B1-6 contains, apart from eutrophic grasses, sub-neutral lichens, while group B7+8 consists of pioneer vegetation on artificially or naturally bare soil characterized by Green algae and mosses.

Group B1-4 is characterized by *Holcus lanatus* and *Campylopus introflexus*, while group B5+6 has more herbaceous species, among which *Hieracium peleterianum*. The latter species combined with *Empetrum nigrum* is also differentiating group B1+2 against group B3+4. Due to overblowing with sand, species of the foredune are present in cluster B1, while cluster B2 represents a typical *Pyrolo-Salicetum*, a *Salix repens* scrub with *Empetrum nigrum* and *Pyrola rotundifolia*.

In group B3+4 species of the *V.-C.* are combined with *Campylopus introflexus*. Cluster B3 represents the final stage after sod cutting, which forms a transition to dwarf shrub heath and is as such a connection to cluster B2 and B5 with a high cover of herbaceous plants and a moss cover of 80% (not to see in Tab.1). Cluster B4 consists of a *V.-C.* with pioneer lichens, like *Cladonia foliacea*, *C. scabriuscula* and *C. furcata*, but with an increase of mosses during succession, like *Campylopus introflexus* and *Dicranum scoparium* (*D. scoparium* not differential on this level, but frequent according to the TWINSpan table).

Group B5+6 are richer in herbaceous species, typical of rabbits grazing and with influence of airborne sand. Here *Hieracium peleterianum*, *Veronica officinalis* and *Cladonia rangiformis* have their optimum. While in cluster B5 succession into the

Polypodio-Empetretum can be seen, cluster B6 represents an earlier succession stage without dwarf shrubs.

Within the pioneer vegetation of group B7+8, cluster B7 contains vegetation that developed after sod cutting or after a wildfire, and cluster B8 represents the succession on naturally open acidic sand with intrusion of the neophyte *Campylopus introflexus*.

Group C with the graminoid-encroached situation contains group C1+2 with cluster C1 representing the pre-fire situation and cluster C2 the recovering vegetation after wildfire in a time sequence (both from the R.D.-dune and the Jan Thijssens-dune). Cluster C3 finally covers the end of succession in the V.-C. with *Festuca ovina* and mats of *Cladina portentosa* and *Cladonia uncialis*.

4.2 Sites to study natural succession

4.2.1 Noordsvaarder

In the research period 1990-1995 the second and the third dune ridge on the Noordsvaarder were characterized by a V.-C. very rich in *Cladonia*-species, with some species characteristic for lime-rich dune sand, like *Cladonia pocillum* and usually epiphytic lichens growing terrestrially (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2004).

Between 1995 and 2005 on the second dune ridge still several of such epiphytes like *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Evernia prunastri* and *Parmelia sulcata* were present (Tab.1, cluster A4). In the relatively high moss cover the species composition changed from 1995 to 2005, with *Ceratodon purpureus* almost disappearing and *Dicranum scoparium* and *Hypnum cupressiforme* increasing, the latter species from 5% till 60% between 1995 and 2005. These changes are clearly related to the decrease of CaCO₃. In 1995 the top soil layer of the second dune ridge contained 0.3% CaCO₃, decreasing till < 0.1% in 2005, which was also measured in the 0-10 cm layer; however for both soil layers the pH_{KCl} indicated a sub-neutral habitat (Tab. 2).

In 2005 the vegetation of dune ridge 2 on the Noordsvaarder very much resembled that of dune ridge 3 in 1995. Both *Hypogymnia*-species disappeared from the second dune ridge since 2003 and sub-neutral *Cladonia*-species like *Cladonia foliacea*, *C. scabriuscula* and *C. humilis* remained (TWINSPAN table; not shown here).

On dune ridge 3 (Tab.1, cluster B4) the lichen cover diminished from 75% to 7% while the moss layer increased from 8% to 85% between 1995 and 2005, with *Dicranum scoparium* as dominant species (Fig. 2). Locally, an *Empetrum nigrum* heath developed, covering 50% of the PQ in 2005, while its pH_{KCl} in both the 0-2 cm and the 0-10 cm soil layer stabilised around 4.5 (Tab. 2).

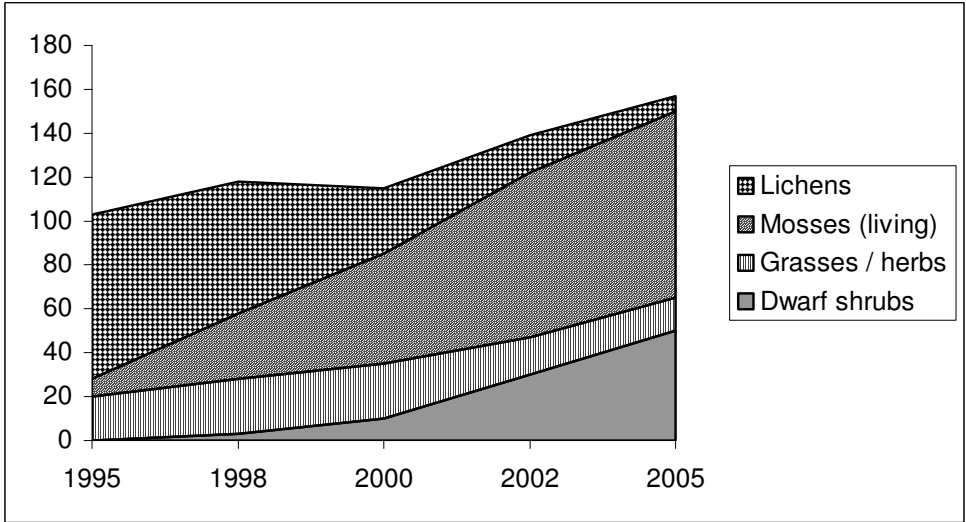


Fig. 2: Change in cover % of different vegetation elements between 1995 and 2005 in the PQ on the third dune ridge of the Noordsvaarder. After: KETNER-OOSTRA (2006).

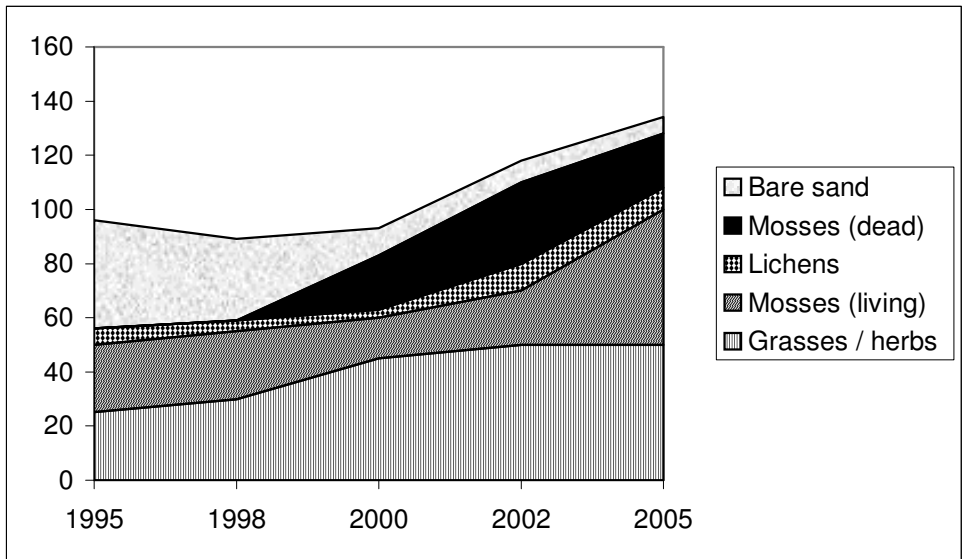


Fig. 3: Change in cover % of different vegetation elements and bare sand between 1995 and 2005 in the PQ on the Paraplu-dune. After: KETNER-OOSTRA (2006).

4.2.2 Paraplu-dune

In 1995 the Paraplu-dune was covered with a transition between an open *Ph.-T.* and a *V.-C.* rich in lichens, including some terrestrial growing epiphytes (Tab.1, cluster A3) and with 0.1% CaCO₃ in the 0-2 cm soil layer of in-blowing sand. Since 1995 the amount of bare sand clearly decreased and much litter was produced (Fig. 3). In 2005 no (0.0%) calcium was found and the pH_{KCl} dropped from 6.0 to 5.3 (Tab.2) in the 0-2 cm soil layer. Mosses were the winners (Fig. 3). Among the mosses, *Hypnum cupressiforme* increased from 2% to 45% and replaced the calciphilous *Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis* (TWINSPAN table, not shown here). The original seven lichen species remained with an equal cover of 8%, from which *Cladonia foliacea* and *C. rangiformis* indicated the sub-neutral habitat. However, the terrestrial growing epiphyte *Evernia prunastri* disappeared since 1998, while the calciphilous *Peltigera rufescens* increased in cover in the research period.

4.2.3 Cupido's polder

The young dunes in Cupido's polder were not very lichen-rich in 1995, but with much lime-rich in-blowing sand from the foredune (1.2% CaCO₃ in 1995) more lichens were expected in the following years (two PQs, one as cluster A1 and one in cluster A2 in Tab. 1). Indeed, total lichen cover increased from 20% to 80% in the research period, while the moss layer with the calciphilous *Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis* and *Brachythecium albicans* (TWINSPAN table; not shown here) decreased from 50% to 5% (Fig. 4). Species like *Cladonia pocillum*, *C. humilis* and *C. fimbriata* had a temporary optimum, while the rare *C. cariosa* was found only in 2002 (KETNER-OOSTRA 2006). The soil is gradually reaching the sub-neutral phase with not much lime in the 0-2 cm and 0-10 cm layer. However, the samples of the 10-30 cm layer (not shown here) contained 0.4 % CaCO₃ in 2005, which explained the lasting presence of the deeper rooting *Hippophae rhamnoides* and *Eryngium maritimum*.

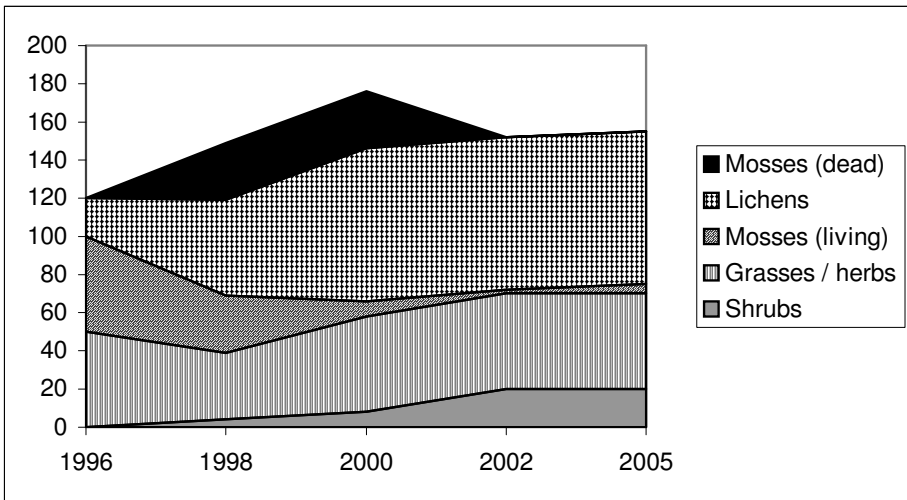


Fig. 4: Change in cover % of different vegetation elements between 1996 and 2005 in a PQ in Cupido's polder. After: KETNER-OOSTRA (2006).

Tab. 1: TWINSPAN dendrogram of the total data set of Terschelling relevés in the period 1995-2005, including one pre-fire relevé and some relevés after sod cutting in 1990. Cluster groups A, B, C and D (see Text) are indicated. At each dichotomous division the main differential species are indicated.

Division 1	2	3	4	5	6
AB	A	A1-3	A1-2	A1	
Corynephorus canescens Festuca rubra Hypnum cupressiforme Cladonia foliacea Cladonia furcata	Sedum acre Phleum arenarium Cerastium diffusum Cerastodon purpureus Brachythecium albicans Cladonia humilis Cladonia pocillum	Festuca rubra dead Ammophila arenaria Leontodon saxatilis Arenaria serpyllifolia Hypochaeris radicata Tortula ruralis	Hippophae rhamnoides Festuca rubra Cladonia foliacea Cladonia pocillum Cladonia scabriuscula	Hippophae rhamnoides Festuca rubra Cladonia foliacea	
				A2	
				Eryngium maritimum Polypodium vulgare Phleum arenarium Jasione montanum Tortula ruralis	
			A3		
			Corynephorus canescens Galium verum Viola canina Eryngium maritimum Cladonia rangiformis Peltigera rufescens Coelocaulon aculeatum		
		A4			
		Dicranum scoparium Campylopus introflexus Cephalozelle divaricata Cladonia scabriuscula Hypogymnia physodes Hypogymnia tubulosa Parmelia sulcata			
	B	B1-6	B1-4	B1+2	B1
	Lotus corniculatus Luzula campestris Calamagrostis canescens Cerastium fontanum Cladina portentosa	Agrostis capillaris Holcus lanatus Cladonia foliacea Cladonia scabriuscula	Holcus lanatus Campylopus introflexus	Hieracium peleterianum Empetrum nigrum	Ammophila arenaria Sonchus arvensis Salsola kali Lonicera peryclimenum
					B2
					Salix repens Pyrola rotundifolia Polypodium vulgare Dicranum scoparium Cladina portentosa
				B3+4	B3
				Corynephorus canescens Aira praecox Holcus lanatus Hieracium umbellatum Rumex acetosella Campylopus introflexus	Leontodon saxatilis Agrostis capillaris Festuca rubra dead Ammophila arenaria dead
					B4
					Cladonia foliacea Cladonia furcata Cladonia scabriuscula Campylopus introflexus
			B5+6	B5	
			Hieracium peleterianum Veronica officinalis Viola curtisii Arenaria serpyllifolia Cladonia rangiformis	Empetrum nigrum Polypodium vulgare Festuca ovina Ammophila dead Dicranum scoparium Cladina portentosa	
				B6	
				Negatively differentiated by absence of species B5	
		B7+8	B7		
		Green algae Polytrichum juniperinum Cerastodon purpureus Campylopus introflexus	Festuca rubra Aira praecox Jasione montana Hieracium umbellatum Hypochaeris radicata Polytrichum juniperinum		
			B8		
			Cladonia zopfii Cladonia cervicornis Placynthiella icmalea		
C	C1-2	C1			
Ammophila arenaria alive Carex arenaria alive	Ammophila arenaria alive Carex arenaria alive Hieracium umbellatum	Carex arenaria dead Ammophila arenaria dead Dicranum scoparium Campylopus introflexus Cladina portentosa			
		C2			
		Negatively differentiated by absence of species C1			
	C3				
	Festuca ovina Corynephorus canescens Jasione montana Dicranum scoparium Cladina portentosa Cladonia uncialis				

4.2.4 Dunes north of Midsland

All relevés of the plant community of *Festuca ovina* s.l. with a high cover of *Cladina portentosa* and *Cladonia uncialis* in the dunes north of Midsland, occur together in one cluster (Tab.1, cluster C3). Gradually the cover of *Festuca ovina* increased, while *Corynephorus canescens* disappeared from the PQs in 2000. *Empetrum nigrum* and *Calluna vulgaris* seedlings established in the PQs and cover of *Dicranum scoparium* increased, but the reindeer lichens still had a high cover. A gradual succession into a heath might be possible in the future, however, an extreme hot summer might give a throw-back on the dwarf shrub seedlings.

In the PQ on a north-facing slope (Fig. 5) with 90% bare, acid sand (pH_{KCl} 4.3) in 1995 and with several pioneer lichens like *Cladonia zopfii*, *C. cervicornis*, *C. foliacea* and *Cetraria aculeata* and covered by Green algae in the early monitoring years (Tab.1, cluster B8), moss encroachment with *Campylopus introflexus* followed, ending with 80% in 2005 (Fig. 5). However, the mentioned pioneer lichens survived.

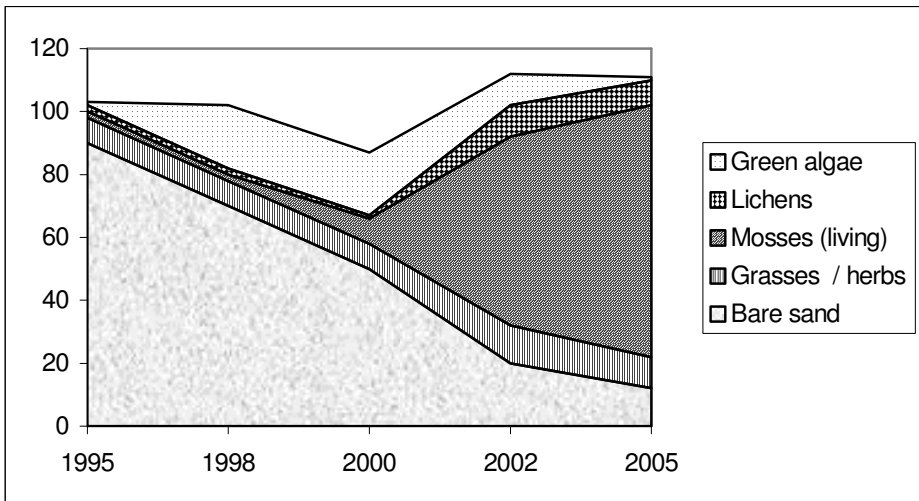


Fig. 5: Moss-encroachment with *Campylopus introflexus* in a PQ with pioneer lichens (*Cladonia foliacea*, *C. zopfii*, *C. cervicornis* and *Cetraria aculeata*) in stabilized older dunes with acid sand north of Midsland between 1995 and 2005 (data in %). After: KETNER-OOSTRA (2006).

4.3 Sites to study the effects of intended and unintended dune management

4.3.1 Noordsvaarder

On the site at the Noordsvaarder with the sod cutting experiment in 1990 phanerogams and mosses were gradually increasing till 1995 (Tab.1, cluster B7; see also Table 4 in KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000). *Campylopus introflexus* died in the very dry summer of 1994

and was replaced by *Dicranum scoparium* and *Hypnum cupressiforme*. The latter species dominated in 2005 with 70% of the moss cover of 80%. In cluster B3 a high cover of herbaceous plants and a moss cover of 80% represents the final stage after sod cutting. This forms a transition to dwarf shrub heath. Between 2002 and 2005 the herb-rich vegetation was replaced by a *Polypodio-Empetretum*, with a 75% covering.

4.3.2 R.D.-dune

The results after the wildfire at the R.D.-dune in 1993 were published in KETNER-OOSTRA et al. (2006). These results, summarized in Fig. 6, were calculated from many subplots, yearly monitored between 1993 and 2001 (except 2000). They include the PQ of the monitoring project, which was also visited in 2003 and 2005. This graminoid-encroached PQ (pre-fire in 1990) and the two graminoid-encroached PQs on the Jan Thijssens-dune (pre-fire in 1995, 1998, 2000 and 2003) are included in Tab.1, cluster C1, and after fire in cluster C2.

In 2005 it became apparent that the PQ on the R.D.-dune was additionally influenced by in-blowing sand from the nearby foredune. This is clearly visible in the soil data, especially from the 0-2 cm soil layer (Tab. 2), where in 2005 the pH_{KCl} was with 6.7 very clearly much higher than with 4.5 in 1995. Such a remarkable difference could not be found on the Jan Thijssens-dune, where one year after the wildfire (2005) almost no difference in the soil pH_{KCl} is seen compared with the graminoid-encroached situation in 1995 (2005: 4.0, 1995: 3.9, both in the 0-10 cm soil layer). Here even the ashes seemed to make no difference.

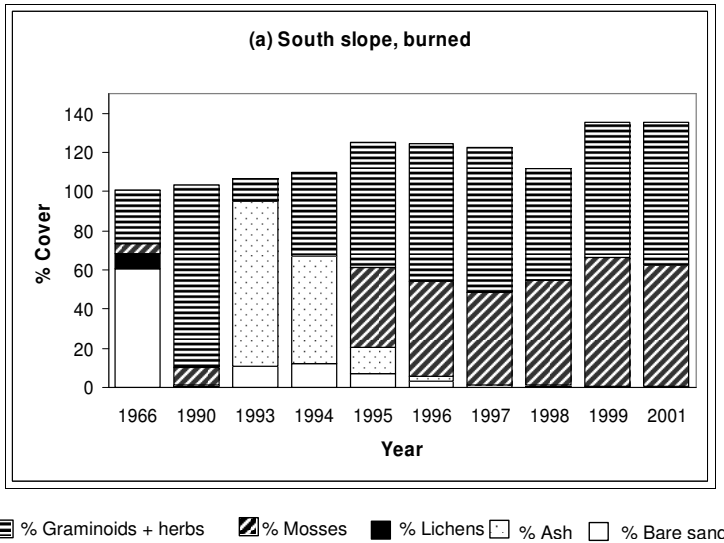


Fig. 6: Changes in cover % of different vegetation elements, bare sand and ash on the R.D.-dune, Oosterend, between 1966 and 2001. From: KETNER-OOSTRA et al. (2006).

Tab. 2: Results of the soil analysis of the 0 - 10 cm layer for five locations on Terschelling in 1995 and 2005. All plots on Dune ridge 1 are Reference plots, all other plots are Permanent quadrats (PQs). A second value for the 0 - 2 cm layer is added, if different from the 0 - 10 cm layer. Bold: clearly lime containing.

* second dune with the same distance to Dune ridge 1; ** in 2000; *** after a wildfire in 2004; **** after a wildfire in 1993; ***** with influence of inblowing sand.

	Dune ridge	pH _{KCl} (1995)	pH _{KCl} (2005)	% CaCO ₃ (1995)	% CaCO ₃ (2005)
Noordsvaarder	1	6.9	7.4	0.3	0.3
	2	5.7 (5.6)	6.2 (6.6)	0.2 (0.3)	<0.1
	3	4.4 (4.5)	4.6 (4.3)	<0.1	<0.1
	4	4.3 (4.1)	4.3 (4.2)	<0.1	<0.1
Hoorn-aan-zee	1	7.4	8.1	0.8	1.0
	2	6.0 (6.1)	6.2 (6.4)	<0.1	<0.1
	3	4.6 (5.4)	4.7 (5.2)	<0.1	<0.1
	4	-	5.0 (5.9)	-	<0.1
Paraplu-dune		6.2 (6.0)	5.7 (5.3)	0.1	<0.1
Cupido's polder	1	8.1	8.1	1.2	1.0
	2	7.0 (6.8)**	7.0 (6.4)	0.2**	0.1 (<0.1)
	2*	7.0 (6.5)**	6.1 (5.8)	0.1**	<0.1
Dunes north of	north slope	3.9 (3.7)	4.0 (3.8)	<0.1	<0.1
Midsland	+/- flat	3.7 (3.5)	4.1 (3.9)	<0.1	<0.1
	pioneer	4.3	4.5	<0.1	<0.1
Jan Thijssens-dune	south slope	3.9 (3.7)	4.0***	<0.1	<0.1
R.D.- dune (Rita's dune)	west slope	4.3 (4.5)	5.6 (6.7)	<0.1	<0.1 (0.1)
		****	*****		

4.3.3 Dunes near Hoorn-aan-zee

In the dunes near Hoorn-aan-zee in-blowing sand is often signaled, however, it is not visible in the CaCO₃ content of the plots (Tab. 2). In the period 1995-2005 the soil in the 0-2 and in the 0-10 cm layer of dune ridge 2 continued to be sub-neutral. In the PQ on the second dune ridge *Hieracium peleterianum* increased from a 20% cover till 70%, with *Cladonia rangiformis* as the surviving sub-neutral species, but in this period decreasing from 20% in 1995 to 4% in 2005 (Tab.1, cluster B6, period 1995-2005).

In 1995, in the PQ on dune ridge 3 near Hoorn-aan-zee with acid soil of pH_{KCl} 4.6 (Tab. 2), the lichen vegetation covered 90% and consisted of a mosaic of calciphilous, neutral and acidophilous lichen species (Tab.1, cluster B5). In 2005 the herb-layer and the moss layer had increased considerably with the composite *Hieracium peleterianum* settled in 2000 and *Hypnum cupressiforme* becoming the dominant moss with an increase from 4% to 60% between 1995 and 2005. The lichen cover decreased from 90% to 20% with *Cladonia rangiformis* diminishing from 40% to < 1% and the acidophilous *Cladina portentosa* remained at 20%. Some other acidophilous species like *Cladina ciliata*, *Cladonia ramulosa* and *Cetraria aculeata* were new arrivals.

On ridge 4 near Hoorn-aan-zee grows an interesting *Pyrolo-Salicetum* with *Empetrum nigrum* on a sub-neutral dune soil with probably some influence of in-blowing sand,

which seems to stabilize the *Pyrola rotundifolia* population already for decades (Tab.1, cluster B2).

Between Hoorn-aan-zee and Oosterend in-blowing sand gradually covered the original vegetation with *Empetrum nigrum*. *Ammophila arenaria* and species of the foredune established themselves on the sand, like *Salsola kali* and *Sonchus arvensis* var. *maritimus* (see in Tab.1, cluster B1), while some of the PQ relevés before 2002 are present in Tab.1, cluster B5.

5 Discussion

Concerning our first research question: natural succession in lichen-rich vegetation leads to a decrease in biodiversity. In 1995, relatively open dune grassland communities were still present in young recently formed young dunes, dune ridges and on the slopes of a mobile dune (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000). At that time PQs were laid out in such transition stages of the *V.-C.* to the *Ph.-T.* and in the *Ph.-T.* itself, that formed a suitable environment for some lichen pioneer species of slightly calcareous or sub-neutral sand, including some of the epigeic growing epiphytes. In this ten-years study on these PQs changes from lichen-rich to moss-dominated stages were observed, together with a corresponding soil development and acidification associated with the ageing of dune soil.

In several PQs the lichen-rich vegetation gradually changed in a moss-dominated vegetation with the increase of *Hypnum cupressiforme*, being the dominant moss in 2005. This resulted in the decrease in the lichen cover and mainly acidophilous *Cladonia* species remained, but still some sub-neutral lichen species were present in 2005.

In the main area of stabilized acid dunes, encroachment with long graminoids changed the dunes in the last decades (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2004). However, carpets of the reindeer lichen *Cladina portentosa* still occur, and are especially well developed north of Midsland. This final stage in succession in the *V.-C.* changed very slowly and the same applies to its biodiversity. This almost permanent condition was studied in the dunes on the island of Læsø (BÖCHER 1952, CHRISTENSEN 1989). On Terschelling this final stage needs protection from mechanical disturbance by the public or by new management measures like grazing. Grazing will very much harm the structure of these carpets, as was seen in autumn 2005, when the introduced goats totally disturbed some of the reindeer lichen PQs (KETNER-OOSTRA 2006). It will take decades to reach such a final stage and probably *Campylopus introflexus* encroachment will occur in open spaces (most moss cover in PQ shown in Fig. 5).

Most terrestrially growing epiphytes disappeared during the dune succession. At a first glance, a relation between the decrease of epiphytic lichens on soil and the decrease of % CaCO₃ seems the most obvious conclusion; however, it seems more plausible that the epiphytes established in rather open dry grassland with short grasses with much bare sand without much humus. The microclimate in such vegetation promotes the poikilohydric uptake and loss of water in lichens, which are connected with the passive accumulation of macronutrients through alternating periods of drying out and

remoistening (NASH III 1996; KETNER-OOSTRA 2007). Encroachment by mosses and graminoids maintains a moist microclimate over a much longer period of time, which is harmful for lichens.

Besides the loss of epiphytes, natural succession in lichen-rich vegetation indeed leads to a decrease in lichen diversity, but this does not always apply for the diversity of phanerogams. However, when soil acidification succeeds, encroachment with graminoids and consequent species loss might occur (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000).

Management by skimming off the sods in moss-encroached vegetation appeared to be an unsuccessful technique for restoring the biodiversity of cryptogams. Lichens did not return because succession proceeded into a graminoid-rich vegetation, which later turned into dune heath (KETNER-OOSTRA 2006). No positive effect was found, neither temporarily nor on the long-term. Only deep sod-cutting down to not leached sand will possibly be effective.

Also after the wildfire, lichen colonization was probably partly limited by the rapid moss colonization and partly by the quick regrowth of vascular plants (graminoids and rosette plants) from their unburned roots. Ashes as fertilizers also did not favour the little competitive lichens when the rapid moss encroachment occurred. After the ash had been leached out or blown away, vegetation turned to the graminoid dominant stage before the fire, most probably a result of the same environmental factors that promoted the dominance of graminoids before, namely (1) nitrogen deposition in combination with the available phosphates in the soil (KOOIJMAN et al. 1998); (2) the impact of acidification on the soil micro-organisms which has been shown to influence the regrowth of *Ammophila arenaria* (DE BOER et al. 1998) and (3) litter decomposition and soil formation during succession (KOOIJMAN & BESSE 2002).

As on present young dunes, lichen diversity is still high, and several rare lichen species, like the Red List species *Cladonia cariosa* and the epiphytes like *Evernia prunastri*, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Pseudevernia furfuracea* and *Ramalina farinacea* can still be found (noted by APTROOT et al. 2000), blowing-in of fresh sand appears to be most effective in restoring lichen diversity. In the foredunes also the phanerogams seemed to profit from the supply of fresh sand, especially on the second and third dunes ridges. Here the composite *Hieracium peleterianum* is found and expanded into exuberance, which is spectacular for a species that established on Terschelling rather recently (WEEDA et al. 1991). If too much sand is blowing in older dune stages, the original vegetation is covered and replaced by *Ammophila arenaria* and species of the foredune can settle again.

Our findings suggest that the best option for future management in maintaining lichen vegetation in the V.-C. is to allow sand with a sub-neutral, neutral or basic pH from foredunes and from natural or reactivated blowouts to blow in (KETNER-OOSTRA & SÝKORA 2000). For the distant future it is necessary that new dune ridges will be stimulated to develop in order to guarantee the continued lichen richness in the 'grey dunes' for the future.

Acknowledgements. This paper is dedicated to Prof. Fred Daniëls our highly esteemed colleague who advised us as a referee and provided us with valuable comments on several of our publications on lichen-rich sand dunes. A grant from the Overlevingsplan Bos- en Natuur (OBN, the National survival plan for Forests and Nature) funded the evaluation of this project in 2005. We thank André Aptroot and Klaas van Dort for verifying the lichen and moss identification.

6 References

- APTROOT, A. & C. M. VAN HERK & L. B. SPARRIUS (2000): Lichenen van het najaarsweekend op Terschelling en enkele kerken in noordwest Friesland. - *Buxbaumiella* **53**: 46-52.
- APTROOT, A., C. M. VAN HERK, L. B. SPARRIUS & J. L. SPIER (2004): Checklist van de Nederlandse korstmossen en korstmosparasieten. - *Buxbaumiella* **69**: 17-55.
- BARKMAN, J. J., H. DOING & S. SEGAL (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. - *Acta Bot. Neerl.* **13**: 394-419.
- BIERMANN, R. (1999): Vegetationsökologische Untersuchungen der *Corynephorus canescens*-Vegetation der südlichen und östlichen Nordseeküste sowie der Kattegatinsel Læsø unter besonderer Berücksichtigung von *Campylopus introflexus*. - *Mitt. Arbgem. Geobot. Schleswig-Holstein & Hamburg* **59**: 1-148.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIËLS (1995): *Campylopus introflexus* (*Dicranaceae*, *Bryopsida*) in flechtenreichen Silberrasfluren Mitteleuropas. - In: DANIËLS, F. J. A., M. SCHULZ & J. PEINE (eds.): Flechten Follmann. Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann. - Botanical Institute, University of Cologne: 493-500.
- BÖCHER, T. W. (1952): Lichen-heaths and plant successions at Østerby on the isle of Læsø in the Kattegat. - *K. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* **7**(4): 3-24.
- BRAND, A. M. & R. KETNER-OOSTRA (1983): Lichens. - In: DIJKEMA, K. S. & W. J. WOLFF (eds.): Flora and vegetation of the Wadden sea islands and coastal areas. - Stichting Veth, Leiden: 73-84.
- CHRISTENSEN, S. N. (1989): Floristic and vegetational changes in a permanent plot in a Danish coastal dune heath. - *Ann. Bot. Fennici* **26**: 389-397.
- DE BOER, W., P. J. A. KLEIN GUNNEWIEK & J. W. WOLDENDORP (1998): Suppression of hyphal growth of soil-borne fungi by dune soils from vigorous and declining stands of *Ammophila arenaria*. - *New Phytol.* **138**: 107-116.
- DIRKSE, G., H. DURING & H. SIEBEL (1999): Standaardlijst van de Nederlandse blad-, lever- en hauwmossen. - *Buxbaumiella* **50**: 68-128.
- EISMA, D. (1968): Composition, origin and distribution of Dutch coastal sands between Hoek van Holland and the island of Vlieland. - E. J. Brill, Leiden.
- HILL, M. O. (1979): TWINSPAN – A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. - Cornell University, Ithaca, NY.
- KETNER, P. (1972): Primary production of salt-marsh communities on the island of Terschelling in the Netherlands. - PhD thesis, University of Nijmegen.
- KETNER-OOSTRA, R. (2006): De toekomst van het korstmosrijke Buntgrasduin op Terschelling. Eindrapport Monitorprogramma 1995 - 2005. - Report Staatsbosbeheer Fryslân, Leeuwarden.
- KETNER-OOSTRA, R. (2007): Veranderingen van de mos- en licheenvegetatie in de droge duinen van Terschelling sinds 1970 (II): microklimaat. - *Buxbaumiella* **79**: 14-22.
- KETNER-OOSTRA, R. & H. VAN DER LOO (1998): Is lichen-rich dry dune grassland (*Viola-Corynephorum dunense*) on the verge of disappearing from the West-Frisian Islands, through aerial eutrophication? - *Senckenb. Marit.* **29**: 45-49.
- KETNER-OOSTRA, R. & K. V. SÝKORA (2000): Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. - *J. Coast. Conserv.* **6**: 191-206.

- KETNER-OOSTRA, R. & K. V. SÝKORA (2004): Decline of lichen-diversity in calcium-poor coastal dune vegetation since the 1970s, related to grass and moss encroachment. - *Phytocoenologia* **34**: 521-549.
- KETNER-OOSTRA, R., M. J. VAN DER PEIJL & K. V. SÝKORA (2006): Restoration of lichen diversity in grass-dominated vegetation of coastal dunes after wildfire. - *J. Veg. Sci.* **17**: 147-156.
- KOOIJMAN, A. M. & M. BESSE (2002): The higher availability of N and P in lime-poor than in lime-rich coastal dunes in the Netherlands. - *J. Ecol.* **90**: 394-403.
- KOOIJMAN, A. M., J. C. R. DOPHEIDE, J. SEVINK, I. TAKKEN & J. M. VERSTRATEN (1998): Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. - *J. Ecol.* **86**: 511-526.
- NASH III, T. H. (1996): *Lichen biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SPANHOFF, R. 1998. Success of the shoreface nourishment at Terschelling. - *Wadden Sea Newsletter* **1998**: 9-15.
- STORTELDER, A. H. F., J. T. DE SMIDT & C. A. SWERTZ (1996): *Calluno-Ulicetea*. Klasse der droge heiden. - In: SCHAMINÉE, J. H. J., A. H. F. STORTELDER & E. J. WEEDA (eds.): *De Vegetatie van Nederland*, part 3. - Opulus Press, Uppsala: 287-316
- VAN DER MAAREL, E. (1979): Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. - *Vegetatio* **39**: 97-114.
- VAN DER MELDEN, R. (1996): *Heukels's Flora van Nederland*. - Wolters-Noordhoff, Groningen.
- WEEDA, E. J., R. WESTRA, C. WESTRA & T. WESTRA (1991): *Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties*, part 4. - IVN, VARA, Amsterdam. 213-215.
- WEEDA, E. J., H. DOING, H. & J. H. J. SCHAMINÉE (1996): *Koelerio-Corynephoretea*. Klasse der droge graslanden op zandgrond. - In: SCHAMINÉE, J. H. J., A. H. F. STORTELDER & E. J. WEEDA (eds.): *De Vegetatie van Nederland*, part 3. - Opulus Press, Uppsala: 61-144.
- WESTHOFF, V. (1947): *The vegetation of the dunes and saltmarches on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel*. PhD thesis, University of Utrecht. - Utrecht.
- WESTHOFF, V. (1985): Nature management in coastal areas of Western Europe. - *Vegetatio* **62**: 523-532.
- WESTHOFF, V. & E. VAN DER MAAREL (1973): The Braun-Blanquet approach. - In: WHITTAKER, R. H. (ed.): *Ordination and classification of communities*. - Junk, The Hague: 619-726.

Addresses of the authors:

Dr. Rita Ketner-Oostra, freelance ecologist
 Algemeer 42
 6721 GD Bennekom
 The Netherlands
 E-mail: rita.ketner.oostra@gmail.com (corresponding author)

Prof. Dr. Karlè V. Sýkora
 Wageningen University
 Department of Environmental Sciences
 Nature Conservation and Plant Ecology Group
 Droevendaalsesteeg 3a
 6708 PB Wageningen
 The Netherlands

Der Einfluss von Rinderbeweidung auf die Jahresphänologie von Silbergrasfluren (*Spergulo-Corynephorum*) – eine digitale Strukturanalyse

Anselm Kratochwil, Sandra Müller und Dominique Remy, Osnabrück

Abstract. The influence of cattle grazing on the annual phenology of *Corynephorus* grassland (*Spergulo-Corynephorum*) – a digital image analysis.

Within a vegetation complex of a traditional pasture landscape situated in the Emsland region (northwestern Germany) the effects of extensive cattle grazing on the vegetation structure of *Spergulo-Corynephorum typicum* and *S.-C. cladonietosum* in comparison to non-grazed sites were studied on 12 specific dates during the vegetation period. Besides relevés of plant species composition and vegetation cover, the study focuses on VESTA, a specific method of analysing vertical vegetation structure, and the software SIDELOOK to extract the spatiotemporal characteristics of vertical vegetation structure. Analyses were applied concerning various spatial parameters such as altitudinal profile of vegetation (profile of the highest points within the column intervals of the image), column denseness (black pixel area of a column interval in relation to the total column width), row denseness (black pixel area of a row height interval in relation to the total row area), row-hole count (number of holes for given height intervals) and average row-hole sizes for a given height interval. Moreover, seasonal changes of structural parameters were analysed with the help of graphs. The results of the structural analyses show remarkable differences, concerning specific structural parameters, between the grazed and non-grazed sites of *S.-C. typicum* and *S.-C. cladonietosum* and between the two subassociations themselves. Whereas in the *S.-C. typicum*, effects of cattle trampling turned out to be the major factor influencing specific vegetation structure, in the *S.-C. cladonietosum*, those parameters are mainly influenced by selective grazing, compensatory growth of palatable grasses and avoidance of unpalatable plant species. Detailed analyses demonstrate differences between the specific structural parameters. The results of the ordination of plant species composition and cover are compared with the analyses of vertical vegetation structure based on digital image processing.

1 Einführung

Pionierfluren würden ohne den steten Einfluss eines abiotischen oder biotischen Störungsregimes relativ schnell im Rahmen einer progressiven Sukzession durch fortgeschrittenere Sukzessionsstadien ersetzt. Zahlreiche Pioniergesellschaften besitzen aus Naturschutzsicht einen hohen Wert, denn aufgrund ihrer starken Gefährdung, insbesondere durch intensive landwirtschaftliche Maßnahmen, und ihres inzwischen erheblichen Rückgangs sind einzelne Lebensraumtypen, darunter auch Silbergrasfluren, in die Liste der Fauna-Flora-Habitat-Lebensräume aufgenommen worden. In den Silbergrasfluren des norddeutschen Tieflandes (*Spergulo-Corynephorum* Libbert 1933) bilden die pleistozänen Sande der Eiszeit das Ausgangssubstrat. Durch den dynamisierenden Faktor Wind werden kleinräumig immer wieder neue, offene Sandstellen gebildet, wo sich

diese konkurrenzschwachen Pflanzengesellschaften etablieren und erhalten können. In den flussnahen Bereichen entstehen auch unter natürlichen Bedingungen durch großflächige Überflutungen und Sedimentationsprozesse immer wieder neue Sandfelder für eine Besiedlung (SCHWABE & KRATOCHWIL 2008). Eine dynamisierende und die Sukzession retardierende Wirkung kann auch durch Beweidung geschehen (FINCK et al. 1997, PREISING et al. 1997). So sind viele Silbergrasfluren im Norddeutschen Tiefland Bestandteile eines Hudelandschaftsmosaiks und vielerorts seit dem Mittelalter einer extensiven Beweidung ausgesetzt. Silbergrasfluren bieten Weidetieren zwar wenig Phytomasse, dennoch suchen zum Beispiel Rinder oft solche Sandbereiche aufgrund ihres trockeneren Substrates, der höheren Insolation, des stärkeren Windes und – damit verbunden – des geringeren Insektenbefalls auf und nutzen sie zum Ruhen und Wiederkäuen (STROH & KRATOCHWIL 2004).

Bislang gibt es nur wenige Untersuchungen, die den Einfluss einer Rinderbeweidung auf Silbergrasfluren genauer analysieren. Eine Möglichkeit bieten mehrjährige Untersuchungen, bei denen Vegetationsvergleiche beweideter und unbeweideter Bestände über pflanzensoziologische Aufnahmen oder eine Frequenzanalyse geführt werden (STROH & KRATOCHWIL 2004, STROH et al. 2005, STROH 2006). Gegenüber einer solchen eher „grobkörnigen“ Vorgehensweise bietet sich auch eine „feinkörnigere“ Methode an, bei der der Einfluss von Beweidung bzw. Nichtbeweidung auf die Vegetationsstruktur unmittelbar innerhalb einer Vegetationsperiode aufgeschlüsselt wird. Dies geschieht über die phänologische Entwicklung der horizontalen und vertikalen Strukturen des Pflanzenbestandes. Neben der Analyse des Artenbestandes bietet sich besonders auch eine digitale Bildanalyse an (ZEHM 2003, ZEHM et al. 2003, ZEHM 2006), bei der verschiedene Verfahren der Pixelauswertung auch sehr geringe Strukturveränderungen auflösen können.

Untersuchungen zur Vegetationsstruktur wurden in der Vergangenheit hilfreich eingesetzt, z. B. zur Beschreibung der kleinräumigen Heterogenität von Vegetationsbeständen (LOTZ & OLFF 1987), zum Nachweis ihrer Wirkung auf das reproduktive Potenzial einer Pflanzengesellschaft (SUNDERMEIER 1999), zur Analyse ihres Einflusses auf abiotische Faktoren wie zum Beispiel Wind (SMITH et al. 1995), zur Erfassung des Bodenklimas (CERNUSCA 1977, PARTON 1984, BARKMAN & STOUTJESDIJK 1987, OLIVER et al. 1987, SCHWABE et al. 2004) oder zur Analyse von Tierartenvorkommen in bestimmten Strukturen (KRATOCHWIL & SCHWABE 2001 und ZEHM et al. 2003).

Wir möchten diese Arbeit unserem Kollegen Fred Daniëls anlässlich seines 65. Geburtstages widmen, der sich über Jahrzehnte unter anderem auch mit der Erforschung von Silbergrasfluren beschäftigt hat (u. a. BIERMANN & DANIËLS 1997, 2001, DANIËLS 2000, MINARSKI & DANIËLS 2006, HASSE & DANIËLS 2006a, b).

Folgende Fragen sollen beantwortet werden:

- Welchen Einfluss hat eine extensive Rinderbeweidung auf das *Spergulo-Corynephorum typicum* und das *S.-C. cladonietosum* im Laufe einer Vegetationsperiode?
- Welche Unterschiede sind in der Entwicklung des Artenbestandes (Artmächtigkeiten) an 12 aufeinanderfolgenden Zeitpunkten einer Vegetationsperiode feststellbar und welchen Einfluss hat die Beweidung?

- Welche Unterschiede gibt es zwischen beweideten und unbeweideten Flächen in Bezug auf die Strukturparameter Vegetationshöhe, Vegetationsobergrenze, Vegetationsdichte (Spalten, Zeilen), Lückenzahl und mittlere Lückengröße verschiedener Vegetationsschichten, und können diese mit der Beweidung korreliert werden?

2 Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet und untersuchte Pflanzengesellschaften

Die Untersuchungen fanden im unmittelbar östlich der Ems gelegenen Naturschutzgebiet „Sandtrockenrasen am Biener Busch“ nördlich von Lingen statt (7°15 E, 52°34 N; MTB 3409/1+2; Naturraum 586.01 Meppener Emstal). Es handelt sich um einen Offenlandbereich eines 24 ha großen Hudelandschaftskomplexes, bestehend unter anderem aus Flutrasen, Sandtrockenrasen, Heidenelkenfluren, Weidelgrasweiden und eingesprengten Grauweidenbeständen. Untersucht wurden ein *S.-C. typicum* in ebener Lage und ein *S.-C. cladonietosum* auf einer Dünenkuppe. Diese Gesellschaften stehen im Gebiet nachweislich seit mehreren Jahrhunderten unter Weideeinfluss (POTT & HÜPPE 1991). Die untersuchten Bestände werden in Tab. 1 durch Belegaufnahmen dokumentiert.

2.2 Probeflächendesign und Zeitraum

Für jede dieser Subassoziationen wurden jeweils drei beweidete und drei unbeweidete Beobachtungsflächen eingerichtet. Letztere befanden sich innerhalb von Exclosures, die zuvor aufgebaut wurden (s. STROH & KRATOCHWIL 2004). Die in diesen Flächen vorkommenden Arten umfassen die wesentlichen Charakter- und Differentialarten sowie weitere bezeichnende Arten des *S.-Corynephorum*. Die Strukturaufnahmen fanden im Jahr 2002 in einem vierzehntägigen Rhythmus an den folgenden 12 Terminen statt: 17.04., 06.05., 22.05., 03.06., 18.06., 01.07., 15.07., 29.07., 14.08., 28.08., 11.09., 23.09. Die Rinderbeweidung mit 0,7 Großvieheinheiten setzte Anfang Juni ein. Die mittleren monatlichen Temperaturen lagen im Vergleich zu den Daten von 1961-1990 um durchschnittlich 1,5 °C höher (Messstation Lingen).

2.3 Erfassung der Artmächtigkeiten im Phänologieverlauf und ihre Auswertung

Die Erfassung des Artenbestandes und der Artmächtigkeiten erfolgte nach der Methode von BRAUN-BLANQUET modifiziert nach BARKMAN et al. (1964) in jeweils drei Flächen von 1 m x 0,3 m Größe. Die vegetationskundlichen Aufnahmen der Strukturflächen vom 17.04. bis 01.07.2002 entstammen einer Staatsexamensarbeit (ROTTMANN 2002), die vom 15.07. bis 23.09. von MÜLLER (2003). Die Artmächtigkeiten wurde nach DIERSCHKE (1994) durch Prozentzahlen ersetzt und ein Mittelwert gebildet. Die multivariate Auswertung erfolgte über eine PCA mit dem Programm PC-ORD 5.0, wobei die Vege-

tationsveränderung im Jahresverlauf bei beweideten und unbeweideten Beständen über Zeittrajektorien dargestellt wird.

2.4 Strukturaufnahmen mittels Digitalfotografie und Auswertung

In denselben Flächen wurden die Strukturaufnahmen durchgeführt, wobei hier jedoch nur die Beweidungsphase (15.07 bis 23.09.) Berücksichtigung findet (MÜLLER 2003). Die digitalen Fotoaufnahmen (OLYMPUS CAMEDIA C-1400XL, 1,4 Millionen, Pixel, Brennweite 36-110 mm, Objektivhöhe 15 cm vom Boden) wurden gegen eine senkrecht aufgerichtete, faltenfreie, in einen Aluminiumrahmen eingespannte schwarze Plane (80 cm hoch, 100 cm breit) angefertigt, die die Strukturfläche nach hinten direkt über der Bodenoberfläche abschließt. Nach vorne wurde die Fläche durch eine ebene Plane begrenzt, sodass zwischen Bildwand und Plane auf genau 100 cm Breite und 30 cm Tiefe die Vegetation erkennbar war. Die Analyse der Digitalaufnahmen erfolgte mit dem Programm VESTA = Vertical Vegetation Structure Analysis, die Bearbeitung mit der Software SIDELOOK (NOBIS 2002, ZEHM et al. 2003, ZEHM 2006) für folgende Strukturparameter (Abb. 1):

- a) Vegetationsobergrenze in cm: maximale Höhe je 1 cm-Intervall.
- b) Vegetationsfüllung der Spalten (column denseness) in cm: Menge der schwarzen Pixel (Dichte der Vegetation) pro Streckenabschnitt auf der x-Achse und ihre Höhe auf der y-Achse (Vegetationshöhe).
- c) Vegetationsfüllung der Zeilen (row denseness) in %. Dichte der Vegetation je Höhenstufe (Anteile schwarzer Pixel pro Zeilen-Intervall) unter Berücksichtigung der jeweiligen Percentile, die den Prozentsatz darunter befindlicher Phytomasse angibt (hier 90 %).
- d) Mittlere Lückengröße in cm und Lückenzahl in % (average row-hole sizes and row-hole count) innerhalb eines Höhenintervalls (1 cm). Bei einer Lückenzahl 0 % gibt es entweder keine Lücke oder nur eine große, bei 100 % ist das Verhältnis von Lückenzahl zu vorhandener Vegetation 50:50.

Bei der graphischen Darstellung der Strukturparameter sind die Mittelwerte der sechs Termine der Beweidungsphase (15.07 bis 23.09.), die wiederum Mittelwerte der drei Teilflächen darstellen, angegeben sowie ihr mittlerer Fehler (Standardfehler) zur Kennzeichnung der mittleren Streuung.

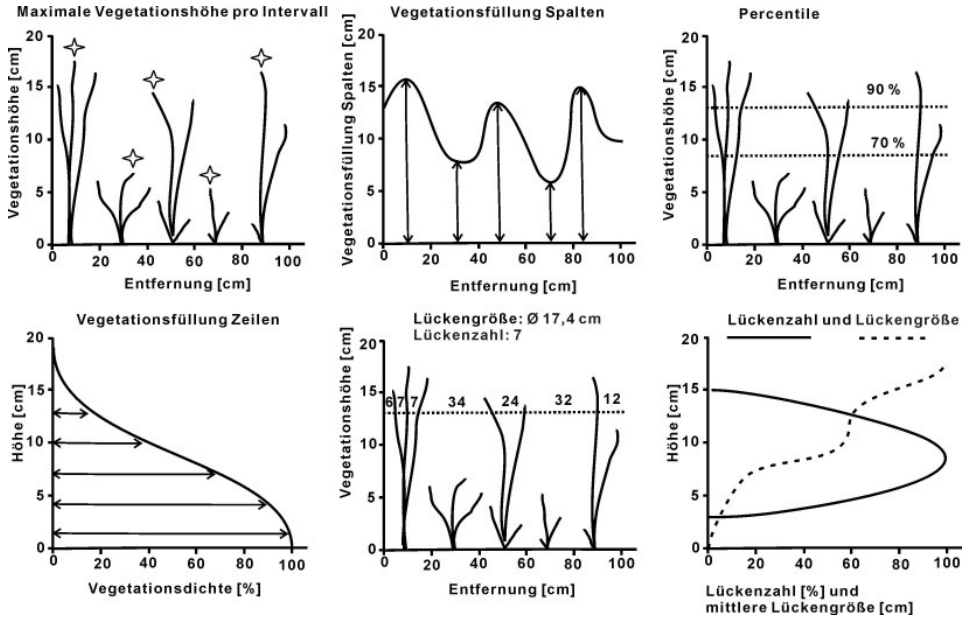


Abb. 1: Verschiedene Strukturparameter: Maximale Vegetationshöhe pro Intervall, Vegetationsfüllung „Spalten“, 70 %- und 90 %- Percentile, Vegetationsfüllung „Zeilen“, Lückengröße und Lückenzahl (in Anlehnung an ZEHM 2003).

Fig. 1: Different structural parameters (from left to right): Altitudinal profile of vegetation (profile of the highest points within the column intervals), column denseness (black pixel area of a column interval in relation to the total column width), 70 %- and 90 %- percentile, row denseness (black pixel area of a row height interval in relation to the total row area), row-hole count (number of holes for given height intervals) and average row-hole sizes for a given height interval (according to ZEHM 2003).

3 Ergebnisse

3.1 Artzusammensetzung und Artmächtigkeit im phänologischen Verlauf – Vergleich beweidet/unbeweidet

Ein Vergleich mit vier großflächigeren Aufnahmen aus dem Gebiet belegt, dass die Auswahl der Flächen vom Artenspektrum her repräsentativ ist (Tab. 1). Dennoch zeigen sowohl die Tab. 2, die die Phänologie der beiden Subassoziationen darstellt, als auch die Abb. 2a und 2b (Ordinationen), dass die Vegetation der Exclosureflächen und der Weideflächen schon vor Beginn der Untersuchung in der Artenkombination und Artmächtigkeit Unterschiede aufwiesen.

Im *S.-C. typicum* (Tab. 2) konnten 29 Arten in den unbeweideten und 22 Arten in den ab Juni beweideten Flächen untersucht werden. Die Gruppen A und B umfassen Arten, die in allen Flächen vorkommen (A: über fast die gesamte Zeit vegetativ oder blühend, B: zu Beginn bzw. Ende der Vegetationsperiode). Die Gruppe C setzt sich aus Arten zusammen, die innerhalb der Exclosureflächen über die gesamte Vegetationsperiode in hoher Artmächtigkeit vorkamen. In den beweideten Flächen traten sie zu Beginn der Ve-

getationsperiode nicht auf, erst nach Einsetzen der Beweidung kamen sie in geringerer Dichte vor. Die Gruppe D umfasst Arten, die nur in den unbeweideten, die Gruppe E, die nur in den beweideten Flächen vorhanden waren.

Im *S.-C. cladonietosum* (Tab. 2) sind in den unbeweideten Flächen 11 Arten sowie 17 Arten in den beweideten untersucht worden. Auch hier finden sich Arten (Gruppen A und B), die in allen Flächen vorkommen, und solche mit einem Schwerpunkt nur in den unbeweideten und beweideten Flächen.

Tab. 1: Aufnahmen des *Spergulo-Corynephoretum* im Untersuchungsgebiet (2002): ctb = *S.-C. typicum* beweidet, ctu = *S.-C. typicum* unbeweidet, ccb = *S.-C. cladonietosum* beweidet, ccu = *S.-C. cladonietosum* unbeweidet. Arten mit * finden bei der digitalen Strukturanalyse Berücksichtigung.

Tab. 1: Relevés of *Spergulo-Corynephoretum* in the study area (2002): ctb = *S.-C. typicum* grazed, ctu = *S.-C. typicum* non-grazed, ccb = *S.-C. cladonietosum* grazed, ccu = *S.-C. cladonietosum* non-grazed; species with * are characterized by in the digital structural analysis.

Untersuchungsfläche		Ctb	Ctu	Ccb	Ccu
Jahr		2002	2002	2002	2002
Deckung offener Boden (%)		50	20	10	2
Kryptogamendeckung (%)		8	20	20	55
Kräuterdeckung (%)		5	10	10	8
Gräserdeckung (%)		30	35	50	65
Streudeckung (%)		10	25	10	1
Gesamtdeckung (%)		50	80	90	98
Feldschichtdeckung (%)		35	40	60	70
Aufnahmefläche (m²)		25	25	25	25
Ch	Corynephorus canescens*	2b.3	3.3	2m.2	2m.2
	Spergula morisonii*	1.1	1.1	2m.1	+
	Teesdalia nudicaulis*	2m.1	2m.1	2m.1	2m.1
d	Cladonia furcata agg.*	2m.2	2m.2	1.1	2m.2
	Cladonia arbuscula	.	.	2m.1	2b.3
	Cladonia ciliata	.	.	2m.1	2m.2
	Cladonia coccifera*	.	.	1.1	2m.2
	Cladonia floerkeana	.	.	2m.1	2m.2
	Cladonia portentos	.	.	2m.1	2m.2
	Cladonia pyxidata agg.	.	.	2m.1	2m.2
	Cladonia uncialis	.	.	.	+
	Cetraria aculeata	.	.	.	+
	Cetraria islandica	.	.	.	+
	Cladonia phylophora	.	.	.	+
Degradationszeiger					
	Calluna vulgaris*	.	.	2a.3	2a.3

		Ctb	Ctu	Ccb	Ccu
	Pleurozium schreberi	.	.	2m.2	2m.2
	Hypnum cupressiforme agg.	.	.	2m.2	2m.2
	Koelerio-Corynephoretea				
	Agrostis vinealis*	2m.2	2m.2	2b.2	2a.2
	Aira praecox*	2m.2	2m.2	2m.2	1.1
	Carex arenaria*	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2
	Cerastium semidecandrum*	2m.1	2m.1	1.1	1.1
	Rumex acetosella*	2m.1	2m.2	2a.2	2m.2
	Arenaria serpyllifolia*	2m.1	2m.1	1.1	.
	Erophila verna*	2m.1	2m.1	.	+
	Sedum acre*	2m.2	2a.2	.	+
	Poa humilis*	2m.1	1.1	.	.
	Trifolium arvense*	+	1.1	.	.
	Erodium cicutarium	1.2	.	.	.
	Trifolium campestre	1.1	.	.	.
	Ornithopus perpusillus	+	.	.	.
	Potentilla argentea	.	+	.	.
	Sonstige: Phanerogamen				
	Agrostis capillaris*	1.1	2m.2	1.1	1.2
	Festuca tenuifolia*	2a.3	2m.1	2b.3	3.3
	Veronica arvensis*	2m.1	2m.1	1.1	1.1
	Luzula campestris*	2m.2	2m.2	2m.2	1.2
	Stellaria media	1.1	1.1	.	1.1
	Hypochoeris radicata*	+	+	.	.
	Anthoxanthum aristatum	1.1	1.1	.	.
	Arabidopsis thaliana*	2m.1	1.1	.	.

		Ctb	Ctu	Ccb	Ccu
	Scleranthus annuus agg.*	2m.2	+	.	.
	Leontodon saxatilis*	1.1	1.1	.	.
	Cylisus scoparius juv.	1.1	+	.	.
	Festuca rubra ssp. rubra	1.1	+	.	.
	Coryza canadensis	+	+	.	.
	Trifolium dubium	+	+	.	.
	Quercus robur (juv.)	.	+	+	.
	Bromus hordeaceus*	1.1	.	.	.
	Cerastium glomeratum	1.1	.	.	.
	Claytonia perfoliata	1.1	.	.	.
	Aphanes inexpectata	+	.	.	.
	Vicia angustifolia	r	.	.	.
	Bromus sterilis	.	1.1	.	.
	Capsella bursa-pastoris	.	+	.	.
	Geranium pusillum	.	+	.	.
	Cerastium holosteoides	.	.	.	+
	Sonstige: Moose				
	Ceratodon purpureus*	2m.2	2a.2	2a.3	2m.2
	Dicranum scoparium*	1.2	2m.2	1.2	2m.2
	Polytrichum piliferum*	2m.2	2m.2	2a.3	2m.2
	Rhytidiadelphus squarrosus*	1.2	1.2	2m.2	2m.2
	Polytrichum juniperinum*	2m.2	.	2m.2	1.2
	Campylopus introflexus*	.	2m.2	2m.2	3.4
	Brachythecium albicans*	2m.2	2m.2	.	.
	Brachythecium rutabulum	.	1.2	.	.
	Scleropodium purum	.	1.2	.	.

Die Abb. 2a belegt die phänologische Entwicklung im *S.-C. typicum* auf der Basis einer PCA. Die unbeweideten Flächen zeigen größere Veränderungen als die beweideten, was an der Länge der Zeittrajektorien erkennbar ist. Eine deutliche Abnahme der Artenzahl kann mit Einsetzen der Beweidung nicht korreliert werden (Tab. 2; im Durchschnitt $14,3 \pm 1,3$ zu $12,8 \pm 1,5$ Arten). Im *S.-C. cladonietosum* (Abb. 2b) kehren sich die Phänomene um. Unter Nichtbeweidung sind die Veränderungen gering, wohingegen unter Beweidung die Ordinationspunkte zum Teil weit auseinanderliegen. Eine deutliche Abnahme der Artenzahl kann auch hier mit Einsetzen der Beweidung nicht festgestellt werden (Tab. 2; im Durchschnitt $14,5 \pm 0,6$ zu $13,8 \pm 0,8$).

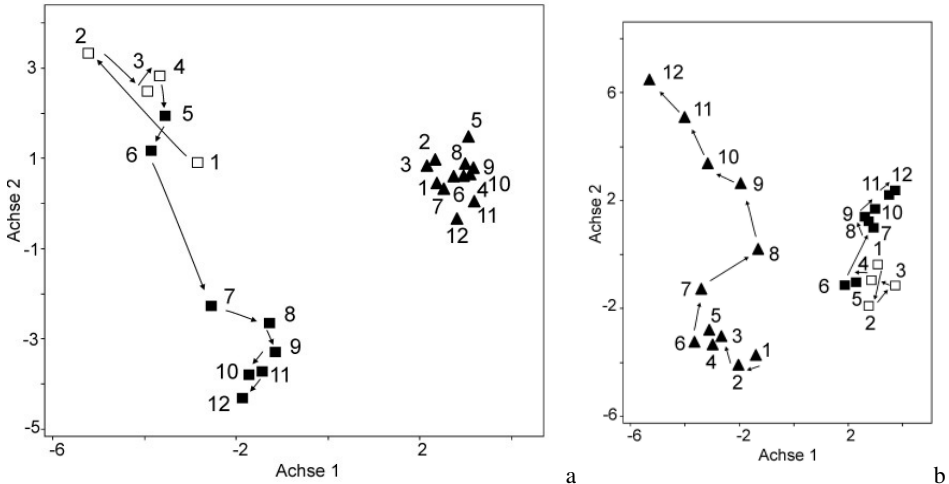


Abb. 2: PCA der Vegetationsaufnahmen der beweideten und unbeweideten Flächen zu 12 verschiedenen Zeitpunkten der Vegetationsperiode. Schwarze Dreiecke: unbeweidet; nicht ausgefüllte Quadrate: Beweidung noch nicht begonnen; schwarze Quadrate: beweidet: a) *S.-C. typicum*: Achse 1: $\lambda = 9,2$; 31,8 % Var., Achse 2: $\lambda = 7,6$; 26,4 % Var., b) *S.-C. cladonietosum*: Achse 1: $\lambda = 8,5$; 44,4 % Var., Achse 2: $\lambda = 4,5$; 23,8 % Var.

Fig.2: PCA of the vegetation relevés taken from the grazed and non-grazed sites on 12 dates during the vegetation period. Black triangles: non-grazed; white squares: grazing not yet started; black squares: grazed. a) *S.-C. typicum*: axis 1: $\lambda = 9.2$; 31.8 % var., axis 2: $\lambda = 7.6$; 26.4 % var., b) *S.-C. cladonietosum*: axis 1: $\lambda = 8.5$; 44.4 % var., axis 2: $\lambda = 4.5$; 23.8 % var.

3.2 Vegetationsobergrenze

Da eine Beweidung erst ab Juni auf den Flächen einsetzte und ein merklicher Weideeinfluss, wie vergleichende Analysen zeigen, erst nach ca. 5-6 Wochen feststellbar war, erfolgt hier eine differenzierte Analyse aller Strukturparameter nur für den Zeitraum 15.07. bis 23.09. Die Diagramme zeigen den Mittelwert und die mittlere Streuung für 6 Termine.

Während die durchschnittliche Vegetationsobergrenze im *S.-C. typicum* unter Beweidung bei nur 10,1 cm liegt, erreicht sie bei Nichtbeweidung 21,7 cm (Abb. 3a). Im *S.-C.*

cladonietosum hingegen (Abb. 3b) ist die Obergrenze bei Beweidung höher (26,6 cm) als bei Nicht-Beweidung (22,1 cm).

Nimmt man den Wert der mittleren Streuung als Maß für die Variation der Vegetationsobergrenzen zwischen den verschiedenen Terminen, so ist im unbeweideten *S.-C. typicum* eine größere Streuung feststellbar ($\pm 3,3$ cm) als im beweideten ($\pm 1,0$ cm). Im *S.-C. cladonietosum* unterscheidet sich in dieser Hinsicht der unbeweidete Bereich nicht vom beweideten ($\pm 1,1$ und $\pm 1,4$ cm).

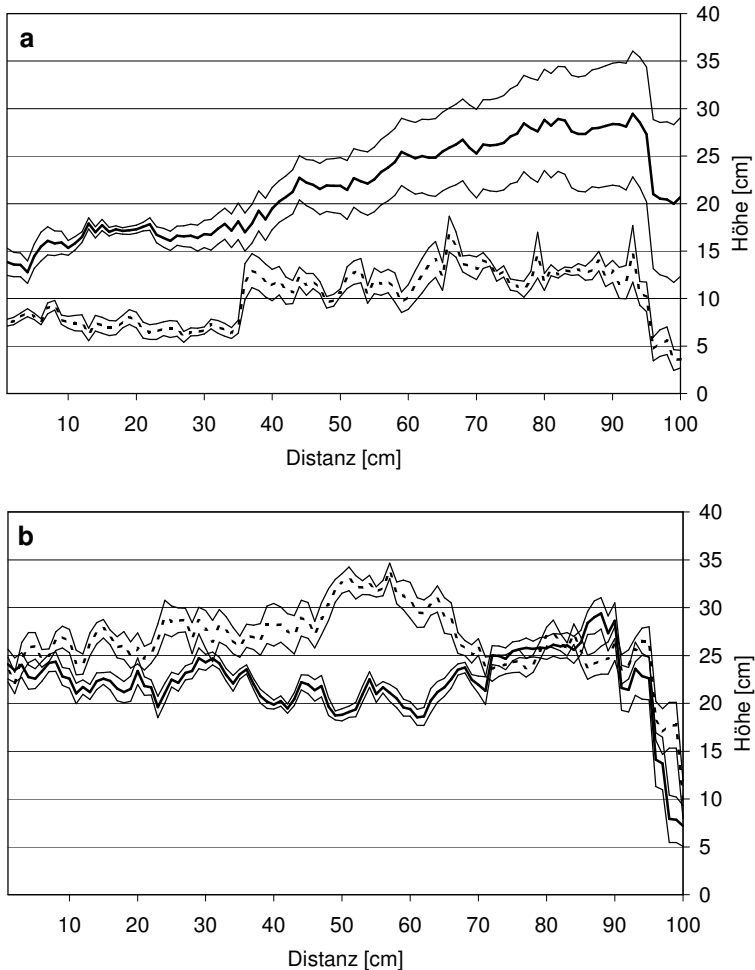


Abb. 3: Vegetationsobergrenzen der beweideten (gebrochene Linie) und unbeweideten Flächen (durchgezogene Linie) zwischen dem 15.07. und 23.09. (6 Termine): a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

Fig. 3: Altitudinal profile of vegetation (highest points within the column intervals of the image) in grazed (broken line) and non-grazed (continuous line) sites (15.7.-23.9.; 6 dates). a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

3.3 Vertikale Strukturdichtevertelung (x-Achse)

Der Kurvenverlauf der vertikalen Strukturdichtevertelung (Vegetationsfüllung „Spalten“) ähnelt bei der typischen Subassoziation dem der Vegetationsobergrenze (Abb. 4a). Der unbeweidete Bestand hat eine höhere vertikale Strukturdichte als der beweidete ($9,8 \text{ cm} \pm 0,5$ gegenüber $3,7 \text{ cm} \pm 0,3$). Auch im Falle des *S.-C. cladonietosum* (Abb. 4b) ist der Verlauf der vertikalen Strukturdichtevertelung dem der Vegetationsobergrenze sehr ähnlich. Der unbeweidete Bestand hat eine annähernd gleich vertikale Strukturdichte wie der beweidete ($12,1 \text{ cm} \pm 0,7$ gegenüber $12,2 \text{ cm} \pm 0,7$). In keinem der Fälle gibt es erhebliche Unterschiede in der mittleren Streuung der Werte.

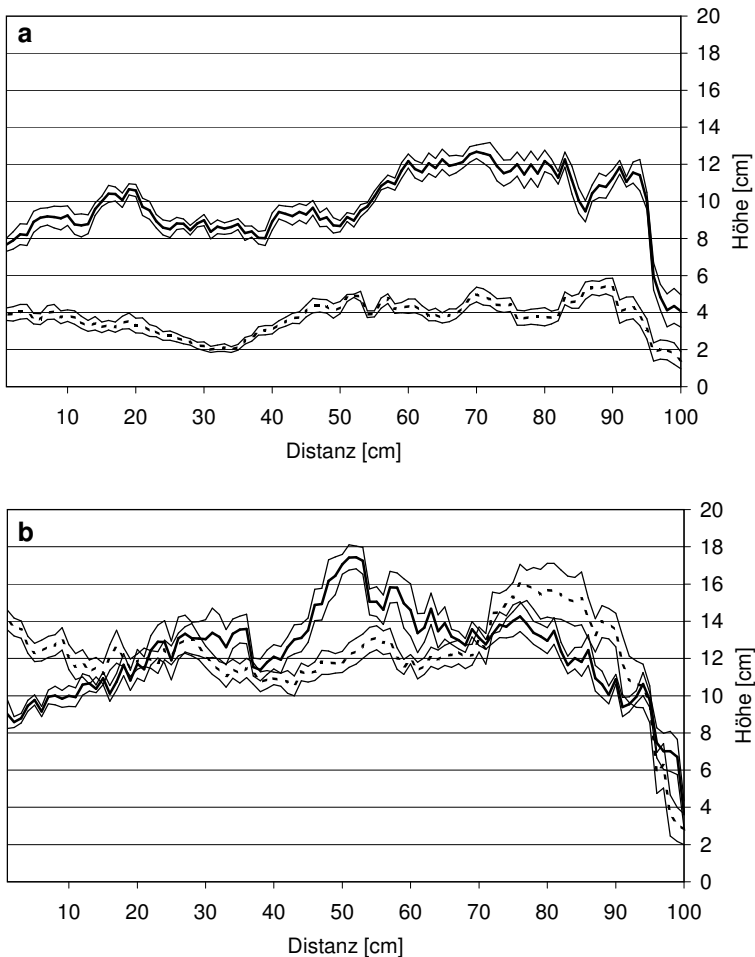


Abb. 4: Verlauf der vertikalen Strukturdichte (Vegetationsfüllung „Spalten“) in beweideten (gebrochene Linie) und unbeweideten Flächen (durchgezogene Linie) zwischen dem 15.07. und 23.09. (6 Termine): a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

Fig. 4: Column denseness (black pixel area of a column interval in relation to the total column width) in grazed (broken line) and non-grazed (continuous line) sites (15.7.-23.9.; 6 dates). a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

3.4 Vertikale Strukturdichtevertelung (y-Achse)

Die Analyse der vertikalen Strukturdichte (Zeilenfüllung) zeigt, dass die Vegetationsdichte im *S.-C. cladonietosum* im Vergleich zum *S.-C. typicum* höher ist (Abb. 5a und b). Im *S.-C. typicum* existiert eine höhere Vegetationsdichte bei Nichtbeweidung, eine geringere bei Beweidung. Im *S.-C. cladonietosum* sind die Verhältnisse komplizierter. Im beweideten Bestand ist die Vegetation im Vergleich zum unbeweideten Bestand unterhalb von 15 cm Vegetationshöhe von geringerer Dichte, oberhalb davon jedoch von höherer.

Im *S.-C. typicum* streuen die Werte im beweideten Bereich mit zunehmender Vegetationshöhe im Gegensatz zum unbeweideten Bestand, der eine gleichmäßig geringe mittlere Streuung aufweist. Letzteres gilt auch für die beweideten und unbeweideten Flächen des *S.-C. cladonietosum*.

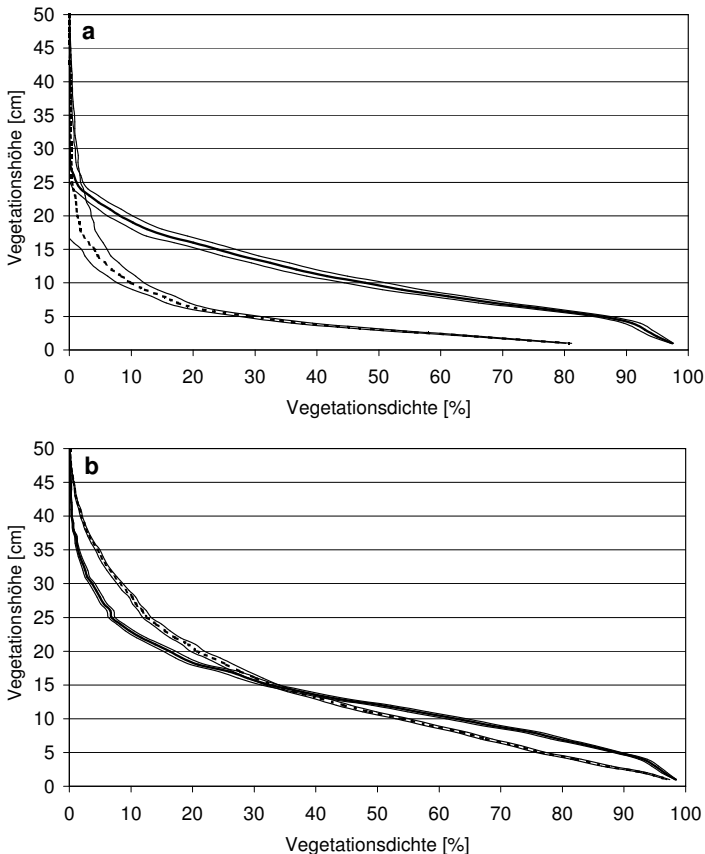


Abb. 5: Verlauf der vertikalen Strukturdichte (Vegetationsfüllung „Zeilen“) in beweideten (gebrochene Linie) und unbeweideten Flächen (durchgezogene Linie) zwischen dem 15.07. und 23.09. (6 Termine): a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

Fig. 5: Row denseness (black pixel area of a row height interval in relation to the total row area) in grazed (broken line) and non-grazed (continuous line) sites (15.7.-23.9.; 6 dates). a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

3.5 Lückenzahl und mittlere Lückengröße

Das beweidete *S.-C. typicum* hat weniger Lücken als das unbeweidete (Abb. 6a). Entsprechend sind die mittleren Lückengrößen aufgrund der geringeren Vegetationshöhe und -dichte in den beweideten Flächen größer als in den unbeweideten (Abb. 7a). Ihr Kurvenverlauf zeigt in einer Höhe von ca. 14-23 cm eine größere Streuung. In den beweideten Flächen erreicht die Lückenzahl in 5 cm Vegetationshöhe ihr Maximum, in den unbeweideten in 10 cm Höhe. Die Lückenzahl direkt an der Bodenoberfläche ist in den beweideten Flächen doppelt so groß (20 %) wie in den unbeweideten (10 %). Im Vergleich zum *S.-C. typicum* hat das *S.-C. cladonietosum* eine allgemein höhere Lückenzahl sowohl in den beweideten als auch in den unbeweideten Flächen (Abb. 6b). Hinsichtlich der mittleren Lückengröße sind unterhalb 20 cm keine Unterschiede zwischen beiden feststellbar, oberhalb sind die mittleren Lückengrößen der beweideten Fläche geringer als in den unbeweideten, was mit ihrer höheren Vegetationsdichte in größerer Vegetationshöhe korreliert (Abb. 7b).

Für die Lückenzahl und Lückengröße ist die mittlere Streuung in den beweideten und unbeweideten Bereichen gleich groß. Eine Ausnahme betrifft die mittlere Lückengröße in den ersten 20 cm Vegetationshöhe, wo keine Streuung feststellbar ist.

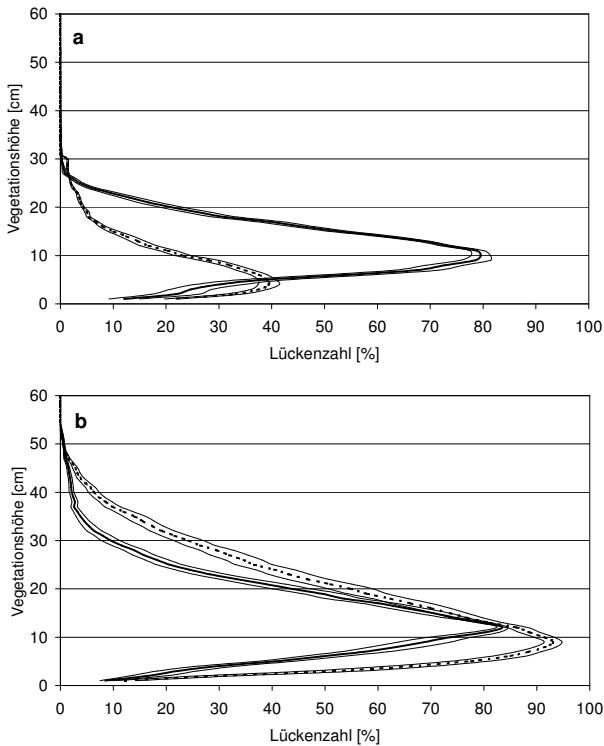


Abb. 6: Lückenzahl in beweideten (gebrochene Linie) und unbeweideten Flächen (durchgezogene Linie) zwischen dem 15.07. und 23.09. (6 Termine): a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

Fig. 6: Row-hole count (number of holes for given height intervals) in grazed (broken line) and non-grazed (continuous line) sites (15.7.-23.9.; 6 dates). a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

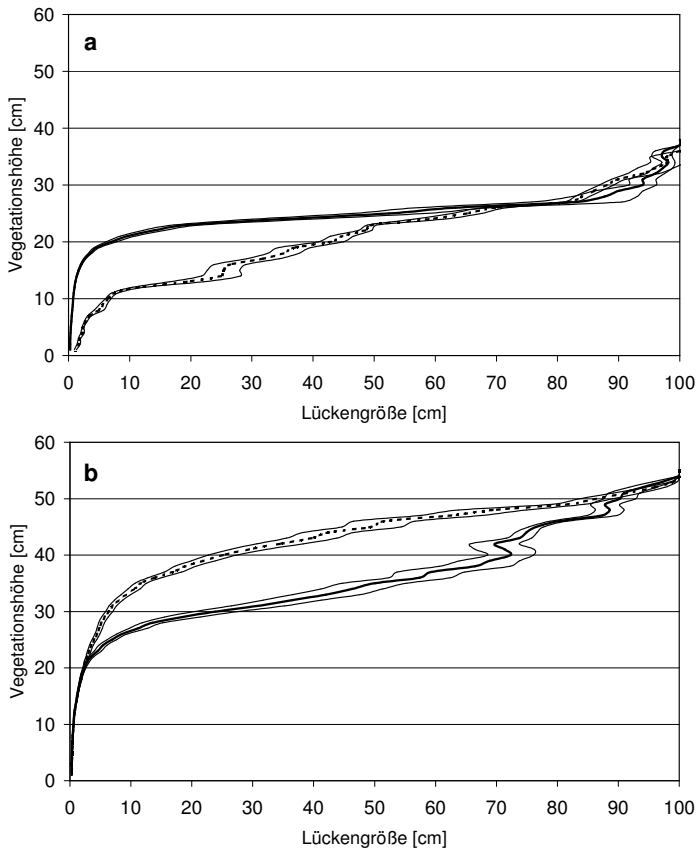


Abb. 7: Lückengröße in beweideten (gebrochene Linie) und unbeweideten Flächen (durchgezogene Linie) zwischen dem 15.07. und 23.09. (6 Termine). a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

Fig. 7: Average row-hole sizes for a given height interval in grazed (broken line) and non-grazed (continuous line) sites (15.7.-23.9.; 6 dates). a) *S.-C. typicum*, b) *S.-C. cladonietosum*.

3.6 Vergleich der Parameter

In Tab. 3 sind die verschiedenen Parameter einander gegenübergestellt. Im *S.-C. typicum* haben die unbeweideten Flächen eine höhere Vegetationsobergrenze, eine höhere Strukturdichte (Zeilen, Spalten) und größere Lückenzahl als die beweideten. Eine große zeitliche Variation (Streuung) zeigt sich nur in den unbeweideten Flächen hinsichtlich Vegetationsobergrenze, Vegetationsfüllung Spalten, Lückenzahl und Lückengröße (letzterer nur in einem Bereich von weniger als 25 cm Vegetationshöhe).

Das *S.-C. cladonietosum* verhält sich zum Teil genau entgegengesetzt. Dies gilt besonders bei dem Vergleich beweidet/unbeweidet bei der Vegetationsobergrenze, aber auch bei der Vegetationsfüllung „Zeilen“ und Lückenzahl. Eine größere Streuung haben nur die Werte der mittleren Lückengröße im beweideten Bestand.

Tab. 3: Synoptischer Vergleich der verschiedenen untersuchten Parameter im *S.-C. typicum* und *S.-C. cladonietosum* sowohl im unbeweideten als auch im beweideten Bereich für den Zeitraum 15.07. bis 23.09.

Tab. 3: Synoptic comparison of the specific parameters in the *S.-C. typicum* and *S.-C. cladonietosum* in grazed and non-grazed sites (15.7. and 23.9.)

	„typicum“ unbeweidet	„typicum“ beweidet	„cladonietosum“ unbeweidet	„cladonietosum“ beweidet
Veränderungen Artenzusammensetzung/ Artmächtigkeit	groß	gering	gering	groß
Vegetationsobergrenze (Mittelwert ± Streuung)	höher (21,7 ± 3,3)	niedriger (10,1 ± 1,0)	niedriger (22,1 ± 1,1)	höher (26,6 ± 1,4)
Streuung	größer	geringer	gleich	gleich
Vegetationsfüllung „Spalten“ (Mittelwert ± Streuung)	höher (9,8 ± 0,5)	niedriger (3,7 ± 0,3)	gleich (12,1 ± 0,7)	gleich (12,2 ± 0,7)
Streuung	gleich	gleich	gleich	gleich
Vegetationsfüllung „Zeilen“	höher	niedriger	oberhalb 90 %- Percentile geringer, unterhalb höher	oberhalb 90 %- Percentile höher, unterhalb geringer
Streuung	> 5 cm	wenig	kaum	kaum
Lückenzahl im Maximum	Größer	geringer	geringer	wesentlich größer
Streuung	Wenig	wenig	wenig	wenig
Lückengröße	korreliert mit Vegetations- füllung	korreliert mit Vegetations- füllung	korreliert mit Vegetationsfüllung „Zeilen“	korreliert mit Vegetationsfüllung „Zeilen“
Streuung	größer	wenig	gleich	gleich

4 Diskussion

4.1 *Spergulo-Corynephorum typicum*: Vergleich unbeweidete/beweidete Bestände

Veränderungen in der phänologischen Entwicklung eines Bestandes können auf bestimmten Entwicklungszyklen (Frühlingsgeophyten, perennierende Arten), aber auch auf dem Einfluss der Beweidung (Fraß, Überschüttung mit Bodensubstrat, kompensatorisches Wachstum) beruhen. Bei der Analyse der Artenzusammensetzung und Artmächtigkeit waren im unbeweideten Bestand größere, im beweideten geringere Unterschiede in der Jahresphänologie feststellbar. Eine Analyse auf Artebene zeigt, dass die Unterschiede im unbeweideten Bereich vor allem auf einem gestaffelten Phänologiewechsel einzelner Artengruppen beruhen. Einer im April erscheinende Artengruppe (*Erophila verna*, *Cerastium semidecandrum*, *Hypochaeris radicata*, *Teesdalia nudicaulis* u. a.) mit einem frühen Abschluss ihrer Entwicklung folgt im Mai eine zweite aufwachsende Gruppe (*Poa humilis*, *Festuca tenuifolia*, *Bromus hordeaceus*). Im Juli wächst *Leontodon saxatilis* auf, gefolgt von einer weiteren Gruppe (*Dicranum scoparium*, *Ceratodon purpureus* u. a.), die den Spätaspekt dominiert. Der beweidete Bestand war schon von Beginn der Untersuchungen artenärmer (Ausfall der Artengruppe

D), auch zeigt er keine so deutliche Staffelung. Der „phänologische Verlust“ der früh aufwachsenden Arten (*Erophila verna*, *Cerastium semidecandrum*, *Hypochaeris radicata*, *Teesdalia nudicaulis* u. a.) wird in der zweiten Jahreshälfte durch eine annähernd gleiche Anzahl neuer Arten kompensiert (*Leontodon saxatilis*, *Trifolium arvense*, *Ceratodon purpureus*, *Agrostis vinealis* u. a.). Auch beruhen die unterschiedlichen Ergebnisse zwischen den beweideten und unbeweideten Flächen bei den Ordinationen darauf, dass beide Flächen zu Beginn der Untersuchungen einige Unterschiede aufwiesen. Sie trennen sich in der PCA entlang der x-Achse bereits zu Beginn der Untersuchung.

Von einem Beweidungseinfluss sind nicht alle Arten der Gruppen A und B, die den Bestand dominieren, gleich stark betroffen. Eine Abnahme der Artmächtigkeit ist besonders bei *Corynephorus canescens* und *Rumex acetosella* feststellbar. Die Reduktion erfolgte in diesem Falle durch Tritt.

Die beweidete Fläche besitzt viele offene Flächen und kaum Vegetationsdeckung. Da nur wenig Phytomasse zur Verfügung steht, wird das *S.-C. typicum* eher zum Ruhen und Wiederkäuen aufgesucht. Die Fläche zeigt zahlreiche Faeces-Ablagerungen. Der lockere Sand wird häufig umgelagert und kann leicht verweht werden. Die Vegetation ist stark zertreten. Unter diesen Gesichtspunkten sind auch die unterschiedlichen Ergebnisse in der Analyse der Strukturparameter zwischen den beweideten und unbeweideten Flächen zu interpretieren. So ist es bemerkenswert und ein Beleg für den Einfluss des Viehtritts, dass die Vegetationsdichte bis auf 2 cm Vegetationshöhe reduziert wird. In einer von Fraß geprägten Fläche ist dies nicht der Fall (s. die Diskussion bei *S.-C. cladonietosum*).

Die durchschnittliche Vegetationshöhe ist im *S.-C. typicum* unter dem Viehtritt wesentlich niedriger. In der unbeweideten Fläche verläuft die Vegetationsobergrenze recht ungleichmäßig und wird durch *Corynephorus canescens*, zum Teil auch *Leontodon saxatilis* gebildet. Die beweideten Flächen besitzen keine größeren Unterschiede im Vegetationsobergrenzenverlauf, da der Viehtritt im Vergleich zu den unbeweideten Flächen (größere Streuung) sich nivellierend auswirkt. Die Vegetationsfüllung „Spalten“ korreliert aufgrund der geringen Phytomasse des Bestands mit der Vegetationsobergrenze. Tritt wirkt sich auf die Deckung von *Corynephorus canescens* negativ aus. So ist diese auch in der unbeweideten Fläche höher. Auf der anderen Seite bleibt der Sand unter Viehtritt verwehungsunfähig, was für eine Etablierung günstig ist. Auch benötigt *Corynephorus canescens* stete Sandzufuhr für sein Wachstum (ELLENBERG 1996). Andere Arten (*Agrostis capillaris*, *Festuca tenuifolia*, *Carex arenaria*) bleiben ebenfalls in der Fläche erhalten, jedoch in geringerer Deckung.

Bei der Vegetationsfüllung „Zeilen“ ist die Vegetationsdichte der unbeweideten Flächen wesentlich höher, die der beweideten geringer und unterschreitet auch hier wieder die Marke unter 5 cm deutlich. Die Kurven der beweideten Flächen haben einen exponentiellen Verlauf, die der unbeweideten sind geradliniger. Durch Tritt nimmt anders als bei Fraß die Vegetationsdichte nicht gleichmäßig über alle Straten hinweg ab.

Die phänologische Analyse der Vegetationsdichte ergibt eine erhebliche Streuung in den beweideten Flächen insbesondere oberhalb von 5 cm, was auch auf Tritt zurückgeführt werden kann.

Die höhere Dichte in den unbeweideten Flächen des *S.-C. typicum* spiegelt sich auch in der größeren Lückenzahl wider. Bei einer höheren Strukturdichte können viele kleine Lücken entstehen, wohingegen durch den Viehtritt wenige, große Lücken erzeugt werden, was gleichzeitig eine geringe Streuung in der Lückengröße im zeitlichen Verlauf bewirkt. Dies belegen die Ergebnisse der Analyse Lückenzahl und mittlere Lückengröße. SILVERTON & SMITH (1988) weisen darauf hin, dass durch Tritt zusätzliche Lücken („gaps“) entstehen, die einen Durchmesser von 1-2 cm bis 10-20 cm haben. An solchen Stellen kommt es zu einer „in-situ“-Aktivierung der Samenbank im Boden. Eine solche Aktivierung setzt voraus, dass die lagernden Diasporen an die Bodenoberfläche gelangen; dies geschieht über Tritt des Weideviehs und über die durch den Wind verursachten Sandverlagerungen. Unsere Untersuchungen zeigen, dass eine Etablierung zahlreicher Arten (insbesondere *Carex arenaria* und *Corynephorus canescens*, die beide eine persistente Diasporenbank aufbauen) gut möglich ist (KRATOCHWIL et al. 2002, EICHBERG et al. 2006). Aber auch Diasporen, die von außen über Endo- und Exozoochorie durch Weidetiere eingebracht werden (EICHBERG et al. 2007, WESSELS 2007), finden an offenen Stellen gute Keimbedingungen. Vor allem können sich konkurrenzschwache Arten hier ausbreiten (BULLOCK et al. 1994, SCHWABE et al. 2004). Konkurrenzstarke Pflanzen, die hoch aufwachsen und ein dichtes Blattwerk haben, werden durch Beweidung dagegen niedrig gehalten (MARRIOT & CARRERE 1998).

4.2 *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*: Vergleich unbeweidete/beweidete Bestände

Im *S.-C. cladonietosum* zeigen bei der Analyse der Artenzusammensetzung und Artmächtigkeit die beweideten Flächen die größeren Veränderungen und nicht die unbeweideten wie im Falle des *S.-C. typicum*. Während im unbeweideten Bestand das Ende der Entwicklung von *Spergula morisonii* und *Teesdalia nudicaulis* durch das Aufwachsen von *Calluna vulgaris* und *Agrostis vinealis* kompensiert wird, sind die Veränderungen im beweideten *S.-C. cladonietosum* größer (Ende der Entwicklung von *Spergula morisonii*, *Teesdalia nudicaulis*, *Aira praecox*, *Cladonia coccifera*, deutlicher Rückgang von *Rumex acetosella*, Aufwachsen von *Dicranum scoparium* und *Luzula campestris*). Nach längerer Beweidung verändert sich die Artenzahl nicht, wohl aber verringert sich die Artmächtigkeit von *Rumex acetosella*. Dies gilt aber auch für den unbeweideten Bereich. *Corynephorus canescens* nimmt unter Beweidung nicht ab, die Art wird von Rindern gemieden (PORZIG & SAMBRAUS 1991, BUTTENSCHØN & BUTTENSCHØN 1982). *Agrostis vinealis* wird in der beweideten Fläche von Rindern verschmäht (im Gegensatz zu *Agrostis capillaris*) und dadurch indirekt gefördert (BUTTENSCHØN & BUTTENSCHØN 1982, KRATOCHWIL et al. 2002). Geschmack, Oberflächenstrukturen, Rohfasergehalt u. a. m. können für die Wahl einer Pflanzenart ausschlaggebend sein (BUTTENSCHØN & BUTTENSCHØN 1982). Neuere Beobachtungen im *Diantho-Armerietum* zeigen, dass jedoch auch gelegentlich (ob zufällig?) *A. vinealis* verbissen wird (DITTRICH 2008).

Die Vegetationsobergrenze ist im beweideten *S.-C. cladonietosum* höher als im unbeweideten. Dies wird durch *Agrostis vinealis* bewirkt, das vom Vieh gemieden wird, aber auch durch *Corynephorus canescens* und *Rumex acetosella*. Bei der unbeweideten Fläche bildet *Festuca tenuifolia* und *Agrostis vinealis* (allerdings in geringerer Deckung)

die Obergrenze. Die dichteren Bestände von *Festuca tenuifolia* bewirken hier einen gleichmäßigeren Verlauf der Vegetationsobergrenze. Ab dem 14.08. wachsen einzelne Sprosse von *F. tenuifolia* nach, während einzelne *Agrostis vinealis*-Blütenstände länger stehen bleiben.

Bei der vertikalen Strukturdichtevertelung (Spalten) korrelieren die Ergebnisse mit der Analyse der Vegetationsobergrenze. Der unbeweidete Bereich unterscheidet sich von dem beweideten nicht erheblich. Ein Grund liegt in der größeren Phytomasse des *S.-C. cladonietosum*.

Wie im *S.-C. typicum* sind besonders in den beweideten Beständen, aber auch im unbeweideten Bestand, Variationen in der Vegetationsobergrenze zwischen dem 15.07. und 23.09. feststellbar, aber nur wenige Variationen der Vegetationsfüllung „Spalten“. Auch dies kann dadurch begründet werden, dass ein ständiges kompensatorisches Wachstum für einen größeren Ausgleich der verlorenen Phytomasse sorgt (s. z. B. TURNER et al. 1993, LENNARTSON et al. 1998, HUHTA et al. 2000a, 2000b).

Veränderungen durch Fraß finden sich erst oberhalb von 5 cm, da Rinder die Pflanzen mangels fehlender Zähne im Oberkiefer nicht abbeißen, sondern unter Zuhilfenahme der Zunge abreißen und mit den Zähnen des Unterkiefers gegen die Oberkieferplatte quetschen müssen. So weist auch SAMBRAUS (1991) darauf hin, dass Weidepflanzen nur bis zu einer Höhe von 3-5 cm über dem Boden erfasst werden können. Das beweidete *S.-C. cladonietosum* wird jedoch nicht bis auf 5 cm niedergefressen, dafür sorgt neben dem kompensatorischen Wachstum insbesondere auch das Stehenbleiben nicht schmackhafter Arten oder die Anwesenheit von Geilstellen, die vom Vieh gemieden werden.

Analog zum *S.-C. typicum* ist auch im unbeweideten *S.-C. cladonietosum* die vertikale Strukturdichte (Zeilen) bis in etwa 15 cm über dem Boden höher, hervorgerufen durch den dichten Wuchs von *Festuca tenuifolia*-Horsten. In der beweideten Fläche wird dies durch die dicht wachsende *Calluna vulgaris* und die dichten Horste von *Corynephorus canescens* bewirkt. Zusammen erreichen sie aber nicht die gleiche Strukturdichte wie *Festuca tenuifolia*. Oberhalb von 15 cm haben die beweideten Flächen eine höhere Strukturdichte, bedingt durch das Auftreten von *Agrostis vinealis* (Abb. 6b). Auch dieses Ergebnis kann nur durch das selektive Meiden von *A. vinealis* interpretiert werden.

Sowohl im unbeweideten als auch im beweideten Bereich ist eine geringe Variation der Strukturdichten erkennbar; Letzteres kann auf einen kontinuierlichen Beweidungsdruck zurückgeführt werden. Dies zeigt auch die gleichmäßig verlaufende Kurve der mittleren Lückengröße. Die Kurve der unbeweideten Flächen hingegen zeigt einen unruhigeren Verlauf, der auf Blüten- und Fruchtstände in 40 cm und 50 cm Höhe zurückzuführen ist (u.a. von *Festuca tenuifolia*). Die Lückenzahl ist im *S.-C. cladonietosum* im beweideten Bestand größer als im unbeweideten. Auch dies wird durch Fraß bewirkt, weniger durch Tritt. Die Zunahme der Lückengröße ist auch in den höchsten Vegetationsschichten am stärksten ausgeprägt und deutlicher im beweideten Bereich, wo ja auch die Vegetationsdichte größer ist (gemiedene Arten und Arten mit einem kompensatorischen Wachstum) als im unbeweideten.

4.3 Synoptische Betrachtung

Über die PCA der Artenzusammensetzung und Artenmächtigkeit konnten Unterschiede zwischen der beweideten und unbeweideten Fläche aufgezeigt werden. In vielen Fällen korrelieren diese Veränderungen mit den Ergebnissen einzelner Strukturparameter, jedoch nicht immer. Die hier vorgestellte Strukturanalyse mit VESTA und SIDELOOK ermöglicht jedoch wesentlich präzisere Ergebnisse. Sie belegen, dass extensive Beweidung einen deutlichen Einfluss auf die Vegetationsstruktur des *S.-C. typicum* und *S.-C. cladonietosum* ausübt. Im *S.-C. typicum* ist der entscheidende Faktor, der auf die einzelnen Strukturparameter Einfluss nimmt, die Wirkung des Viehtritts, im *S.-C. cladonietosum* sind es die Faktoren selektiver Fraß, kompensatorisches Wachstum schmackhafter beweideter Gräser und Meiden schlecht schmeckender Arten. Diese unterschiedlichen Faktoren führen zu unterschiedlichen Ergebnissen (Vegetationsobergrenze, Vegetationsfüllung „Spalten“ und „Zeilen“, Lückenzahl, Lückengröße).

Das *S.-C. typicum* hat im Gebiet für Rinder eine wichtige Bedeutung als trockener Lagerplatz zum Ruhen und Wiederkäuen. Dabei führt der Tritt der Rinder zu einer Verringerung der Vegetationsobergrenze im *S.-C. typicum* und ermöglicht immer wieder die Schaffung offener Flächen und gibt damit konkurrenzschwachen Pflanzenarten die Möglichkeit einer Etablierung über die Samenbank. Das *S.-C. typicum* ist in den beweideten Flächen durch eine sehr hohe Dynamik charakterisiert. Beweidung führt im *S.-C. typicum* zu wenigen, dafür aber großen Lücken in der Vegetationsstruktur und damit zu einer Fixierung des frühen Pionierstadiums.

Im *S.-C. cladonietosum* ist der entscheidende Faktor der selektive Fraß, der zu einem kompensatorischen Wachstum schmackhafter Arten und einem Meiden schlecht schmeckender Arten führt. Dadurch kommt es zu einer sehr dichten Vegetation in den tieferen Straten. Auch wird die Vegetation von Geilstellen lange Zeit gemieden. Durch das Weideverhalten wird die Vegetationsstruktur nur oberhalb 5-10 cm beeinflusst. Dies hat eine verdämmende Wirkung auf eine Neuetablierung von Arten aus der Samenbank zur Folge. Durch das Stehenlassen nicht schmackhafter Gräser nimmt die Dichte in den höheren Straten zu. Sie bestimmen die Vegetationsobergrenze im *S.-C. cladonietosum*. In den hier untersuchten Flächen wird *Agrostis vinealis* gegenüber *Festuca tenuifolia* gefördert, was in der beweideten Fläche zu einer höheren Vegetationsobergrenze führt. Extensive Beweidung führt im *S.-C. cladonietosum* lediglich zu einer Sukzessionsretardierung. Eine Förderung des von Rindern gemiedenen *Agrostis vinealis* mindert auf Dauer die Attraktivität dieser Bestände für die Rinder. Es wird in Zukunft zu prüfen sein, ob sich die hier gewonnen Ergebnisse auch am Beispiel anderer Pflanzengesellschaften und auf der Basis anderer Beweidungssysteme übertragen lassen.

Danksagung

Wir danken recht herzlich Herrn Dr. Andreas Zehm (Bayer, Landesamt für Umwelt, Augsburg, ehemals Technische Universität Darmstadt) für die Einführung in die digitale Bildaufnahme-Technik und in die Programme Vesta und Sidelook, ebenso Herrn Dr. Michael Nobis (Birmensdorf). Auch sind wir A. Zehm für die zahlreichen konstruktiven Diskussionen sehr dankbar. Herr Axel Tschuschke (Arbeitsgruppe Ökologie, Universität Osnabrück) konstruierte die für Geländeaufnahmen notwendigen Geräte und unterstützte

uns in technischen Fragen. Auch ihm sei herzlich gedankt. Die Digitalaufnahmen wurden von Frau Dr. Marion Beil (Technische Universität Darmstadt) mit dem Programm Sidelook bearbeitet.

5 Literatur

- BARKMAN, J. J. & P. STOUTJESDIJK (1987): Microklimaat, vegetatie an fauna. – Pudoc, Wageningen.
- BARKMAN, J. J., H. DOING & A. SEGAL (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – Acta Bot. Neerl. **13**: 394-419.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIÉLS (1997): Changes in a lichen-rich dry sandgrassland vegetation with special reference to lichen-synusiae and *Campylopus introflexus*. – Phytocoenologia **27**: 257-273.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIÉLS (2001): Vegetationsdynamik im *Spergulo-Corynephorum* unter besonderer Berücksichtigung des neophytischen Laubmooses *Campylopus introflexus*. – Braunschweig. Geobot. Arbeiten **8**: 27-37.
- BULLOCK, J. M., B. CLEAR HILL, M. P. DALE & J. SILVERTOWN (1994): An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. – J. Appl. Ecol. **31**: 493-507.
- BUTTENSCHØN, J. & R. M. BUTTENSCHØN (1982): Grazing experiments with cattle and sheep on nutrient poor, acidic grassland and heath. II. Grazing impact. – Nat. Jutlandica **21**: 19-27. Aarhus.
- CERNUSCA, A. (1977): Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandsklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. Erste Ergebnisse der Projektstudie 1976. – In: CERNUSCA, A. (Ed.): Alpine Grasheide Hohe Tauern, Veröff. Österr. MaB Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern **1**: 25-45. Innsbruck.
- DANIÉLS, F. J. A. (2000): Über die Dynamik im *Spergulo-Corynephorum* in den Niederlanden. – Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth **24**: 313-314.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie, Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart.
- DITTRICH, S. (2008): Vegetationskundliche Untersuchungen in den Restitutionsgebieten „Hammer Schleife“ und „Wester Schleife“. – Diplomarbeit Universität Osnabrück.
- EICHBERG, C., C. STORM, A. KRATOCHWIL & A. SCHWABE (2006): A differentiating method for seed bank analysis: validation and application in successional stages of *Koelerio-Corynephoretea* vegetation. – Phytocoenologia **36**: 191-212.
- EICHBERG, C., C. STORM & A. SCHWABE (2007): Endozoochorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep-grazed inland sand ecosystems. – Flora **202**: 3-26.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas und der Alpen. 5. A. – Ulmer, Stuttgart.
- FINCK, P., U. HAUKE, E. SCHRÖDER, R. FORST & G. WOITHE (1997): Naturschutzfachliche Landschafts-Leitbilder: Rahmenvorstellungen für das Nordwestdeutsche Tiefland aus bundesweiter Sicht. – Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz **50**: 1-265.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIÉLS (2006a): Kleinräumige Vegetationsdynamik in Silbergrasfluren und ihre Bedeutung für ein Pflegemanagement auf Landschaftsebene. – Arbeiten Inst. Landschaftsökol. Münster **15**: 15-26.
- HASSE, T. & F. J. A. DANIÉLS (2006b): Species response to experimentally induced habitat change in a *Corynephorus* grassland. – J. Veg. Sci. **17**: 135-146.
- HUHTA, A. P., K. HELLSTROM, P. RAUTIO & J. TUOMI (2000a): A test of the compensatory continuum: fertilization increases and below-ground competition decrease the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). – Evol. Ecol. **14**: 353-372.

- HUHTA, A. P., T. LEMNARTSSON, J. TUOMI, P. RAUTIO & K. LAINE (2000b): Tolerance of *Gentianella campestris* in relation to damage intensity: An interplay between apical dominance and herbivory. – *Evol. Ecol.* **14**: 373-392.
- KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften: Bioökologie. – UTB-Reihe. Ulmer, Stuttgart.
- KRATOCHWIL, A., S. FOCK, D. REMY & A. SCHWABE (2002): Responses of flower phenology and seed production under cattle grazing impact in sandy grasslands. – *Phytocoenologia* **32**: 531-552.
- LENNARTSON, T., P. NILSSON & J. TUOMI (1998): Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. – *Ecology* **79**: 1061-1072.
- LOTZ, L. A. P. & H. OLFF (1987): Variation in biomass and architecture of plants due to small-scale environmental heterogeneity. – In: WERGER, M. et al. (Ed.): *Plant Form and Vegetation Structure*: 109-119.
- MARRIOTT, C. A. & P. CARRERE (1998): Vegetation dynamic – structure and dynamics of grazed vegetation. – *Ann. zootechnie* **47**: 359-370.
- MINARSKI, A. & F. J. A. DANIÉLS (2006): Veränderungen im Dominanzmuster von Kryptogamen-Synusien und Gräsern in einem Sandtrockenrasen-Bestand in den Niederlanden im Zeitraum von 1981 bis 2004. – *Arbeiten Inst. Landschaftsökol. Münster* **15**: 39-41.
- MÜLLER, S. (2003): Die vertikale Vegetationsstruktur Heidenelkenflur (*Dianthus deltoidis-Armerietum elongatae*) und Silbergrasflur (*Spergulo vernalis-Corynephorum typicum*) im Emsland (Niedersachsen). – Bachelorarbeit, Univ. Osnabrück.
- NOBIS, M. (2002): SIDELOOK 1.0. – Application Design & Software Engineering. ApplEco-Applications for Ecology, www.appleco.ch.
- OLIVER, H., H. R. OLIVER, J. S. WALLACE & A. M. ROBERTS (1987): Soil heat flux and temperature variation with vegetation, soil type and climate. – *Agric. Forest Meteorol.* **39**: 257-269.
- PARTON, W. J. (1984): Predicting soil temperatures in a shortgrass steppe. – *Soil Sci.* **138**: 93-101.
- PORZIG, E. & H. H. SAMBRAUS (Ed.) (1991) *Nahrungsaufnahmeverhalten landwirtschaftlicher Nutztiere*. – Berlin, Deutscher Landwirtschaftsverlag.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – *Abh. Westfälischen Mus. Naturk. Münster* **53**(1/2): 1-313.
- PREISING, E., H.-C. VAHLE, D. BRANDES, J. TÜXEN & H. E. WEBER (1997): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens – Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme: Rasen-, Fels- und Geröllgesellschaften. – *Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen* **20**(5): 1-146.
- ROTTMANN, K. (2002): „Die vertikale Vegetationsstruktur beweideter und unbeweideter Silbergrasfluren (*Spergulo vernalis-Corynephorum canescentis typicum* und *Spergulo vernalis-Corynephorum canescentis cladonietosum*) im Emsland (Niedersachsen). – Staatsexamensarbeit, Univ. Osnabrück.
- SAMBRAUS, H. H. (1991): *Nutztierkunde: Biologie, Verhalten, Leistung und Tierschutz*. – Ulmer, Stuttgart.
- SCHWABE, A. & A. KRATOCHWIL (2008): Sandökosysteme im Binnenland. – In: ZERBE, S. & G. WIEGLEB (Hrsg.): *Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa*. Elsevier.
- SCHWABE, A., A. ZEHM, C. EICHBERG, M. STROH, C. STORM & A. KRATOCHWIL (2004): Extensive Beweidungssysteme als Mittel zur Erhaltung und Restitution von Sandökosystemen und ihre naturschutzfachliche Bedeutung. – *Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz* **78**: 63-92.
- SILVERTOWN, J. & B. A. SMITH (1988): Gaps in the canopy – the missing dimension in vegetation dynamics. – *Vegetatio* **77**: 57-60.
- SMITH, B., A. F. MARK & J. B. WILSON (1995): A functional analysis of New Zealand alpine vegetation: Variation in canopy roughness and functional diversity in response to an experimental wind barrier. – *Funct. Ecol.* **9**: 904-912.
- STROH, M. (2006): *Vegetationsökologische Untersuchungen zur Restitution von Sandökosystemen*. – Diss., Tech. Univ. Darmstadt. 129 S.
- STROH, M. & A. KRATOCHWIL (2004): Vegetationsentwicklung von restituierten flussnahen Sand-Ökosystemen und Feuchtgrünland im Vergleich zu Leitbildflächen (Emsland, Nieder-

- sachsen). – In: Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? – NNA-Ber. **17**: 55-68.
- STROH, M., A. KRATOCHWIL, D. REMY, K. ZIMMERMANN & A. SCHWABE (2005): Rehabilitation of alluvial landscapes along the River Hase (Ems river basin, Germany). – Arch. Hydrobiol. **155**: 243-260.
- SUNDERMEIER, A. (1999): Zur Vegetationsdichte der Xerothermrasen nordwestlich von Halle/Saale – Erfassungsmethoden, strukturelle Vegetationstypen und der Einfluss der Vegetationsdichte auf das reproduktive Potential von Xerothermrasen. – Diss. Bot. **316**. Berlin, Stuttgart.
- TURNER, C. L., T. R. SEASTEDT & M. I. DYER (1993): Maximization of aboveground grassland production: The role of defoliation frequency intensity, and history. – Ecol. Applic. **3**: 175-186.
- WESSELS, S. (2007): The contribution of sheep zoochory to the conservation and restoration of target plant communities in isolated sand ecosystems. – PhD thesis, Techn. Univ. Darmstadt.
- ZEHM, A. (2003): Analyse der vertikalen Vegetationsstruktur: Methodenentwicklung und Beziehungen zu Pflanzengesellschaften, Mikroklima, Beweidung und Heuschreckengemeinschaften. – Diss., Techn. Univ. Darmstadt.
- ZEHM, A. (2006): Beiträge zur Typisierung der vertikalen Vegetationsstruktur am Beispiel von Sukzessionsserien in primär basenreichen Binnendünen. – Tuexenia **26**: 121-143.
- ZEHM, A., M. NOBIS & A. SCHWABE (2003): Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. – Flora **198**: 142-160.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Anselm Kratochwil, Sandra Müller¹⁾, Dr. Dominique Remy
 Universität Osnabrück
 FB 5, Ökologie
 Barbarastr. 13, 49069 Osnabrück
 E-Mail: kratochwil@biologie.uni-osnabrueck.de, remy@biologie.uni-osnabrueck.de

¹⁾Jetzt: Max-Planck-Institut für Biogeochemie
 Hans-Knöll-Str. 10, 07745 Jena.
 E-Mail: smueller@bgc-jena.mpg.de

Erkenntnisse zum ökologischen Verhalten von *Prunus serotina* Ehrh. (Späte Traubenkirsche) aus nordwestdeutscher, regionaler und globaler Sicht

Jens Pallas, Münster und Erik Welk, Halle

Abstract. *Prunus serotina* s. str. (Black Cherry) is known as a neophytic and regionally invasive plant in western European pine plantations. This joint article provides new information about its ecological behaviour in natural acidophytic mixed oak forests in north-western Germany. In Northwest-Germany, *P. serotina* prefers vegetation types of the north-temperate oceanic (i. e. atlantic and west-subatlantic) phytogeographical regions for invasion. These are the *Deschampsio-Quercetum vaccinietosum* Pallas 1996 and the *Betulo-Quercetum* Tüxen 1930. Very poor and dry sites are hardly colonized by the species. Young individuals of *P. serotina* occur more frequently in older stands with dominant oak than in younger ones dominated by birch that are characterized by lower humidity in terms of indicator values of the total species composition. Where *P. serotina* forms a dense shrub layer, the physiognomy of the woods changes. The cover of the herb and moss layer is strongly reduced, and the oceanic species form the 'majority fraction' within the species composition. These acidophytic oakwoods are described as a new subassociation *prunetosum serotinae* of the *Betulo-Quercetum* Tüxen 1930. This local to regional approach is accompanied by a rangewide macroecological analysis of the species' distribution data, i. e. from the global point of view. The results of the ecological niche analyses and derived distribution models show that the European neophytic range is situated ecologically in the 'cool-dry corner' of the native climatic niche. However, regarding harsh stresses like freezing and drought effects, *P. serotina* seems not to have yet reached the limits of its potential neophytic distribution range in Middle Europe. Furthermore it is shown that the failure of forestry to raise high quality furniture trees in Europe was absolutely predictable, that it is understandable from a biogeographical point of view, and that it stands not in contrast to the successful naturalization of the species.

1 Einleitung

Prunus serotina EHRH., die Spätblühende Traubenkirsche, ist heute ein charakteristisches Gehölz der von pleistozänen Sandböden geprägten Gebiete Norddeutschlands. In der umfangreichen Literatur wird sie vor allem als in Forsten, besonders in Kiefern- und Lärchenforsten bzw. in Hecken vorkommend beschrieben (u. a. LOHMEYER & SUKOPP 1992, STARFINGER 1997, KOWARIK 2003, STARFINGER et al. 2003, BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 2008). Ihr Ausbreitungsverhalten in naturnahe Wälder ist dagegen kaum wissenschaftlich belegt und analysiert worden. Daher hat sich Jens Pallas (Münster) im Rahmen der vegetationskundlichen Bearbeitung bodensaurer Eichenwälder mit dem Verhalten und den Auswirkungen der *Prunus-serotina*-Ausbreitung in diesen selten gewordenen Vegetationstypen beschäftigt und stellt Ergebnisse seiner Freilanduntersuchungen vor. In einem weiteren Teilbeitrag befasst sich Erik Welk (Halle) mit arealkundlichen Aspekten der Ökologie der Art. Er stellt eine makroökologische Analyse des Heimatareals vor und betrachtet die neophytische Arealbildung in Europa und das weitere Ausbreitungspotential der Art in Mitteleuropa.

2 Teil 1: Vegetationsökologie von *Prunus serotina*-Stieleichenwäldern in Nordwestdeutschland

Jens Pallas, Münster

2.1 Einleitung

Der Verfasser hat im Rahmen seiner Dissertation in den Jahren 1988 bis 1993 in der Westfälischen Bucht, in Teilen der Niederrheinebene und im westlichen Niedersachsen bodensaure Buchen- und Eichenwälder vegetationskundlich analysiert. Auch geeignet erscheinende *Prunus serotina*-Eichenwälder wurden pflanzensoziologisch dokumentiert. Das Ordnen der Vegetationsaufnahmen erfolgte nach den quantitativen Kriterien der ostdeutschen Autoren (Details in PALLAS 2000). Die Typologie und Klassifikation der nordwestdeutschen Eichenwald-Syntaxa nach standörtlichen und geographischen Kriterien kamen, anhand von etwa 1300 eigenen Vegetationsaufnahmen, Ende 1994 zum Abschluss. Die hier publizierte Tabelle *Prunus serotina*-reicher Eichenwälder stammt aus dieser Zeit.

2.2 Untersuchungsgebiet

Das nordwestdeutsche Untersuchungsgebiet ist bereits in zwei Publikationen des Verfassers ausführlich beschrieben worden (PALLAS 2000: 7-17, PALLAS 2002: 6-12). Dort sind jeweils auch eine Tabelle der Klimadaten und eine Übersichtskarte der Forstlichen Wuchsbezirke publiziert, so dass an dieser Stelle, auch aus Platzgründen, auf weitere Details verzichtet werden muss.

2.3 Methoden

Die angewendeten Methoden sind bereits an anderer Stelle ausführlich beschrieben worden (PALLAS 2000: 17-36, PALLAS 2002: 12-20), so dass hier nur für das Verständnis unerlässliche Abschnitte wiederholt werden.

Im Laufe der Bearbeitung wurden im relativ trockenen Flügel der bodensauren Eichenmischwälder Aufnahmen mit hoher Strauchschichtdeckung ausgesondert. Für birkenreiche Wälder wurde dieses Kriterium später aufgegeben, weil nicht auszuschließen war, dass die Sträucher später von der Eiche ausgedunkelt würden, das heißt, dass es sich lediglich um vorübergehende Sukzessionsstadien handelte. Für eichendominierte Wälder wurde die Abtrennung strauchreicher Ausbildungen jedoch beibehalten, denn hier konnte es sich nicht mehr um vorübergehende Stadien handeln. Von diesen Wäldern, stets nach Ausweis der Flora überdurchschnittlich luftfeucht und von *Prunus serotina*, *Rhamnus frangula*, *Sorbus aucuparia*, *Sambucus nigra* oder *Ilex aquifolium* dominiert, sind die *Prunus serotina*-Eichenwälder Gegenstand dieser Arbeit. Folgende Details sind zu beachten:

- a) Trophische Differentialarten sind in den Tabellen mit „*“ gekennzeichnet und differenzieren in unterschiedlichen relativen Anteilen gegenüber den armen Eichenwäldern vom Typ des *Deschampsio-Quercetum* Passarge 1966. Eine vollständige Liste der trophischen Differentialarten mit den Zeigerwerten nach Ellenberg siehe bei PALLAS (2000: 29-31).
- b) Chorologische Aspekte. Zur chorologischen Beurteilung der einzelnen Syntaxa werden atlantische, atlantisch-subatlantische und weitere ozeanische Arten (MEUSEL et al. 1965: 37) herangezogen, die sich im Sinne von MEUSEL (1941) durch ein deutliches Arealgefälle nach Osten auszeichnen oder im Untersuchungsgebiet luftfeuchte Standorte vorziehen. Diese Arten werden im Folgenden vereinfachend als "Westgruppe" bezeichnet. Geographische Differentialarten östlicher Eichenwälder kommen im Bearbeitungsgebiet kaum vor.
Zur „Westgruppe“ werden folgende Arten gerechnet (Art, Arealtyp nach MEUSEL & JÄGER 1992): SS, juv. *Ilex aquifolium* 8.5., SS *Amelanchier lamarckii* Neophyt, SS *Prunus serotina* Neophyt 8.2. (s. WELK in Teil 2), *Sarothamnus scoparius* 8.2.; die *Lonicera periclymenum*-Gruppe mit B2, SS, KS *Lonicera periclymenum* 8.2, *Dryopteris carthusiana* TA 10(11.)10., *Dryopteris dilatata* 8(11).3.pr, *Pteridium aquilinum* 7.7.S, *Galium saxatile* 8.2., *Teucrium scorodonia* 8.2., *Corydalis claviculata* 8.1. und weiteren Arten; *Hedera helix* 8(1).6., *Dryopteris filix-mas* 10.2., *Athyrium filix-femina* 10.2., *Erica tetralix* 8.2., *Myrica gale* 11.1., alle *Rubus*-Arten, auch *Rubus idaeus* 10(11).0., M *Mnium hornum*, M *Isopterygium elegans*, M *Eurhynchium praelongum*.
- c) Stetigkeitstabellen und mittlere Deckungswerte. In den Stetigkeitstabellen sind zwei Spalten pro Vegetationseinheit aufgeführt. Die erste enthält die Stetigkeitsangabe in Prozent (bei weniger als fünf Aufnahmen die absolute), die zweite den kursivgedruckten mittleren Deckungswert nach BRAUN-BLANQUET (1964: 39 und 53). Er entspricht dem Gesamtdeckungswert (Total Cover Value TCV nach BARKMAN 1989). Die links stehende Spalte enthält zusätzlich die absoluten Stetigkeiten der Arten (abgekürzt als „ste abs“). Zur Berechnung des TCV einer Pflanzensippe werden die Deckungsgrade unter Modifizierung des Vorschlages von TÜXEN & ELLENBERG (1937) in Prozentwerte umgerechnet, pro Vegetationseinheit summiert, mit 100 multipliziert und durch die Aufnahmezahl dividiert. Man erhält eine höchstens vierstellige Zahl, welche die durchschnittliche Deckung einer Art pro Aufnahme im betrachteten Vegetationstyp angibt. Es bedeutet beispielsweise *Betula pendula* **1003880**, dass die Birke in allen Aufnahmen vorhanden ist mit einer durchschnittlichen Deckung von 38,8 % pro Aufnahme.

2.4 *Prunus serotina*-Pflanzungen im Emsland in der forstlichen Literatur und der Erinnerung von Zeitzeugen

Im Zuge der nach dem 2. Weltkrieg begonnenen großen Trockenrasen- und Heideaufforstungen im Emsland empfiehlt VON JAGOW (1954: 26, 28), „der Kiefer die anspruchslöse, spätblühende Traubenkirsche beizugesellen“. Dies geschah, damit sich die „niedrige und buschige Traubenkirsche als Dauermischung mit ihrer späteren

Naturverjüngung unter der Kiefer als Bodenpflege- und Bodenschutzholzart“ (VON JAGOW 1957: 32, 33) etablieren sollte. Er plädiert für eine Pflanzung zwischen die Forstbäume und nicht nur am Bestandesinnen- oder Außenrand. BARELMANN (1959: 109) erwähnt für den Raum Nordhorn die Traubenkirsche neben anderen Arten „nur in Einzelbeimischungen“. Auch hier wurde die Art (BARELMANN 1963: 652, 653) eingebracht zur Bodenverbesserung, als Schutzholz und zur „Landschaftspflege“. KLEYMANN (1981: 202) erwähnt die Art ebenfalls als Beimischung zu den großen Aufforstungen. W. Koopmann, Meppen (mdl. Mitt. 2008), der selbst noch bei Aufforstungen mitgeholfen hat, erinnert sich, dass bis Anfang der 1960er Jahre die Kiefern- und Lärchenforste mit einem 5 bis 8 Meter breiten Streifen aus Traubenkirsche eingefasst wurden, das Ganze wurde dann eingezäunt. Dieses sei so Vorschrift gewesen. Zu den Größenordnungen der gepflanzten Stückzahlen vgl. STARFINGER et al. (2003: 328).

Im Gegensatz zum Kleinprivatwald ist nach W. Frölich, Arenberg'sche Forstverwaltung, Meppen (mdl. Mitt. 2008) die Art in die ehemals herzoglichen Waldungen im Zuge von Wiederaufforstungen nicht oder kaum eingebracht worden.

Dann muss bis 1970 der Meinungsumschwung eingesetzt haben. J. Nick (mdl. Mitt. 2008), der etwa 1970 im Naturschutz beim Landkreis Emsland zu arbeiten begann, kennt die Art bereits nur noch unter dem Namen „Waldpest“. In den Niederlanden ist Art bereits 1963 als *bospest* bezeichnet worden (BAKKER 1963: 202). Der Namensgeber in Deutschland war nach H. E. Weber (mdl. Mitt. 2008) wahrscheinlich kein geringerer als Reinhold Tüxen (vgl. auch WEBER 1995: 265). Wie sehr sich die heutige Beurteilung der Art im Vergleich zu den Aufforstungsjahren geändert hat und wieviel Aufwand mittlerweile zur Bekämpfung betrieben wird, ist der Arbeit von SCHEPKER & KOWARIK (2002) zu entnehmen, nach der *Prunus serotina* in „großen Teilen des norddeutschen Tieflandes für nicht mehr rückholbar“ eingestuft wird.

2.5 Das *Betulo pendulae-Quercetum roboris prunetosum serotinae* Pallas 2008 subass. nov. hoc loco

2.5.1 Originaldiagnose

Vegetationstabelle 1 im Anhang. HOLOTYPUS: Aufn. 25 der Veg.-Tab. 1: A.4 am 27.6.1991, MTB 3514/23 Vörden. Wittefeld, nördlich Sickendiek und Höhe 44,4 m. (Rechts- und Hochwert siehe Liste im Anhang, vgl. auch Abb. 1 und Stetigkeits- und Übersichtstabelle 1 im Anhang).



Abb. 1: *Betulo-Quercetum prunetosum serotinae* Pallas 2008. HOLOTYPUS. Wittefeld, MTB 3514 Vörden. Foto vom Verf. am 15.7.1995. Im Vordergrund ein Beerstrauch-Eichenwald (*Betulo-Quercetum*) mit einwandernder *Prunus serotina*, im Hintergrund die Typusfläche der *Prunus serotina*-Subassoziation, der die Krauschicht schon fast fehlt.

Fig. 1: *Betulo-Quercetum prunetosum serotinae* Pallas 2008. HOLOTYPUS. Wittefeld, MTB 3514 Vörden. Photograph by the author on 15.7.1995. In the foreground an Oak wood (*Betulo-Quercetum*) with blueberries and invading *Prunus serotina*, in the background the type area of the subass. *prunetosum serotinae* that is almost missing a herb layer.

2.5.2 Struktur

Baumschicht-Gesamtdeckung (72 %), B1-Deckung (69 %) und -höhe (20 m) liegen im Rahmen der bei anderen bodensauren Eichenwaldeinheiten gefundenen Werte. Die mittlere Deckung der B2 ist mit <7 % selbst für stieleichendominierte Wälder auffallend niedrig, in anderen Syntaxa ohne hohe Strauchschichtdeckung liegt sie über 10 %. Die mittlere Strauchschichtdeckung ist mit 65 % die höchste unter allen strauchreichen Eichenwäldern. Sie übertrifft sogar die der *Ilex*-Eichenwälder, die aber >20 % B2-Deckung aufweisen. Die mittlere Krautschichtdeckung ist mit etwa 10 % für diese Trophieverhältnisse gering, bedingt durch die schattende Strauchschicht. Auch die mittlere Moosschichtdeckung ist mit 1,5 % nur gering.

2.5.3 Artenzahlen

Die Artenzahlen sind gegenüber den entsprechenden Ausbildungen der Beerstrauch-Stieleichen- und -Traubeneichenwälder nicht auffallend erniedrigt, jedoch sind Deckung und Individuenzahl deutlich herabgesetzt (vgl. Schichtung).

2.5.4 Floristische Charakterisierung und Charakteristische Artenverbindung

Im Gesamtbild zeigen die *Prunus serotina*-Eichenwälder eine recht einheitliche floristische Zusammensetzung. Dominante Holzart ist *Quercus robur*, der *Betula pendula* und *B. pubescens* in geringen Mengen beigemischt sind. Die Strauchschicht wird von *Prunus serotina* dominiert, die in manchen Beständen bis in die zweite Baumschicht vordringt. *Sorbus aucuparia* fehlt in kaum einer Aufnahme und belegt den kühl-frischen Standortsscharakter, *Rhamnus frangula* dagegen wird nach Nordwesten in Niedersachsen seltener. *Sambucus nigra* tritt als Anzeiger hoher Stickstoffeinträge in Erscheinung, oder zeigt mit *Crataegus* eine Tendenz zum Eichen-Auwald an. In der Artenzusammensetzung der Krautschicht bilden die ozeanisch-westlichen Arten (u. a. *Lonicera*- und *Rubus*-Gruppen, die Brombeeren kommen aber nicht zur Blüte) die stärkste Fraktion und weisen diesen Waldtyp als ozeanisches Syntaxon aus. Weder Beersträucher noch die Gräser der *Agrostis capillaris*-Gruppe sind stärker vertreten, unter den allgemein verbreiteten Säurezeigern ist *Avenella flexuosa* die häufigste Art. In der Moosschicht sind *Hypnum cupressiforme*, *Pohlia nutans*, die Rohhumusbewohner der *Plagiothecium curvifolium*-Gruppe sowie *Dicranella heteromalla* und *Mnium hornum* die vorherrschenden Arten. *Polytrichum formosum* und *Dicranum scoparium* treten zurück.

Die Charakteristische Artenverbindung zeigt Tab. 1.

Tab. 1: Die Charakteristische Artenverbindung (ste $\geq 50\%$) nach BRAUN-BLANQUET (1964: 122) der *Prunus serotina*-Eichenwälder (32 Aufn.) *BQp* sind (ste in Prozent, dahinter die Stetigkeitsklasse, != diagnostisch wichtige Art):

Tab. 1: The characteristic species combination (const. $\geq 50\%$) after BRAUN-BLANQUET (1964: 122) of the *Prunus serotina*-oakwoods (32 relev.) *BQp* are (const. in percent, followed by the constancy class, != diagnostically important species):

1. <i>Quercus robur</i>	B 100	V	Unter den Arten mit $\geq 50\%$ Stetigkeit sind:
2.! <i>Prunus serotina</i>	S 100	V	3 Bäume, 3 Sträucher,
3. <i>Hypnum cupressiforme</i>	M 100	V	6 Kräuter, 7 Moose, insgesamt 19 Arten
4.! <i>Sorbus aucuparia</i>	S 97	V	(ca. 72 % der mittleren Artenzahl 26,4).
5.! <i>Lonicera periclymenum</i>	K 75	IV	
6. <i>Plagiothecium curvifolium</i>	M 75	IV	In denselben Kriterien wie bei den
7. <i>Dicranella heteromalla</i>	M 75	IV	Artenzahlen der Tabellen:
8. <i>Avenella flexuosa</i>	K 72	IV	6 Gehölze, 6 Kräuter, 7 Moose.
9.! <i>Holcus mollis</i>	K 72	IV	80 % der mGAZ, 53 % der mKAZ, 95 % der mMAZ.
10. <i>Lophocolea heterophylla</i>	M 72	IV	
11.! <i>Dryopteris carthusiana</i>	K 69	IV	
12. <i>Rhamnus frangula</i>	S 63	IV	
13.! <i>Rubus gratus</i>	K 63	IV	
14.! <i>Mnium hornum</i>	M 59	III	
15. <i>Betula pendula</i>	B 56	III	
16. <i>Pohlia nutans</i>	M 56	III	
17. <i>Betula pubescens</i>	B 50	III	
18. <i>Agrostis capillaris</i>	K 50	III	
19. <i>Aulacomnium androgynum</i>	M 50	III	

Der Anteil trophischer Differentialarten (Dges) an der mittleren Artenzahl (mAZ) in den einzelnen Aufnahmen reicht von 17 bis 41 %. In sechs Aufnahmen liegt der Anteil unter 25 %, was lediglich dem Trophiestatus einer Subassoziation des *Deschampsio-Quercetum* entspricht. Im Mittel jedoch liegt der Anteil bei 30 %, was dem Niveau einer trophisch ausreichend vom *Deschampsio-Quercetum* „distanzierten“ Assoziation entspricht. Daher wurden alle Aufnahmen in der Tabelle belassen und die Einheit wird dem *Betulo-Quercetum* Tüxen 1930 unterstellt.

Zur Beantwortung der Frage, in welche Syntaxa *Prunus serotina* sich bevorzugt einnischen kann, sind folgende Daten hilfreich: In allen Subassoziationen des *Deschampsio-Quercetum* (PALLAS 2002) ist, im Gegensatz zu den Beobachtungen von WITTIG (1979), der Jungwuchs von *Prunus serotina* in den eichenreichen Einheiten häufiger als in den birkenreichen: In *DQtB* 25 % und in *DQtE* 36 %; in *rDQtB* 31 % und in *rDQtE* 44 %; in *DQvB* 40 % und in *DQvE* 71 %; in *DQpB* 31 % und in *DQpE* 36 %. Diese Tendenz findet sich in allen Einheiten der bodensauren Eichenwälder wieder, und auch die Präferenz für die beerstrauchreiche und luftfeuchtere Subassoziation *vaccinietosum* findet ihre Fortsetzung in den Beerstrauch-Eichenwäldern: Unter Birke in luftfeuchten Einheiten finden sich folgende Stetigkeiten von *Prunus serotina*: Str. bis 16 %, juv. bis 50 %; unter Stieleiche Str. 22 %, juv. 56 %, unter Traubeneiche Str. 46 %, juv. 70 %. Diese Werte werden auch von den Pfeifengras-Eichenwäldern nicht übertroffen.

Die nordtemperate reichere Subassoziation *vaccinietosum* Pallas 1996 des *Deschampsio-Quercetum* Passarge 1966 und die Beerstrauch-Eichenwälder des *Betulo-Quercetum* Tüxen 1930 dürften daher – dies stimmt auch gut mit den Trophieverhältnissen in der Tabelle überein – die von *Prunus serotina* bevorzugten Syntaxa sein. Massenbestände von *Prunus serotina* finden sich daher in naturnahen bodensauren Eichenwäldern nur unter nachhaltig frischen Bedingungen. Ihre bevorzugten Einnischungsstellen sind die der Hauptwindrichtung abgewandten Bestandes-Ostränder. An Westrändern kommt sie mitunter noch schlechter fort als im Bestandesinneren. Unter günstigen Bedingungen kann sie nicht wenige Beerstrauch-Eichenwälder in *Prunus-serotina*-Eichenwälder „umbauen“. Nicht alle *Prunus serotina*-Eichenwälder müssen jedoch aus Beerstrauch-Eichenwäldern hervorgegangen sein. Bei den Eichenwäldern kann es sich um (dann allerdings naturnahe!) Forste handeln, und natürlich kann auch *Prunus serotina* untergepflanzt worden sein. Sehr arme und trockene Standorte sind von der Art nur schwer zu besiedeln (vgl. auch BAKKER 1963).

Der mittlere relative Anteil westlicher und ozeanischer Arten ist in dieser Einheit nach den *Ilex*-Eichenwäldern mit fast 32 % am höchsten unter den untersuchten Eichenwäldern. Dies war für den Verfasser seinerzeit der Grund, die Art zur Westgruppe zu stellen. Auch in der Charakteristischen Artenverbindung gehören 6 von 19 Arten (31,6 %) zur „Westgruppe“.

Zusammenfassung der Ergebnisse nach dem Stand von etwa 1995:

1. In den bodensauren Eichenwäldern siedelt sich *Prunus serotina* bevorzugt in kühl-nordtemperaten Einheiten an, am erfolgreichsten in Beerstrauch-Eichenwäldern.
2. Sie bevorzugt innerhalb dieser Einheiten die eichendominierten alten, zwar dunkleren Bestände, die nach Ausweis der Flora (PALLAS 2002) aber luftfeuchter sind als die jüngeren birkenreichen.
3. Sie baut eine mächtige Strauchschicht auf und macht dadurch einen ohnehin schon ozeanischen Waldtyp im Mikroklima noch ozeanischer. Ähnlich verhält sich unter zusagenden Bedingungen *Ilex aquifolium*.

2.5.5 Verbreitung

Die Lage der Aufnahmeflächen ist der Abb. 2 zu entnehmen. Sie verteilen sich wie folgt auf die Wuchsbezirke: Leda-Moorniederung (LM) 9, Ems-Hase-Geest (EH) 16, Hohe Heide (HH) 1, Westmünsterland (WMü) 2, Ostmünsterland (OMü) 4. Somit stammen über 80 % der Aufnahmen aus dem niedersächsischen Tiefland und weniger als 20 % aus der Westfälischen Bucht. Ohne dass eine vollständige Erfassung zugrunde gelegt werden kann, zeigt die Verteilung doch einen nordtemperaten Schwerpunkt. Aber auch relativ weit südlich in der Westfälischen Tieflandsbucht, in der Senne, wo die Jahresniederschläge im Stau des Teutoburger Waldes relativ hoch sind, beklagte der Naturschutz 1994 die unkontrollierbar gewordene Ausbreitung von *Prunus serotina*.

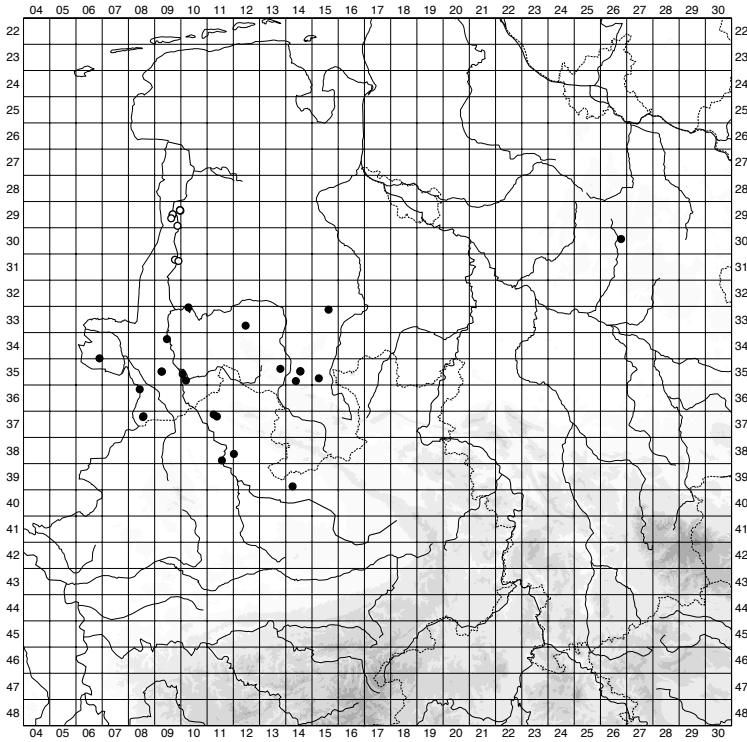


Abb. 2: Punktverbreitungskarte der Aufnahmeflächen des *Betulo-Quercetum prunetosum serotinae*. Weiße Kreise: Ausbildung des Wuchsbezirks Leda-Moorniederung; schwarze Kreise: Ausbildung der anderen Wuchsbezirke, vorwiegend Ems-Hase-Geest.

Fig. 2: Dot distribution map showing the areas of relevés of the *Betulo-Quercetum prunetosum serotinae*. White circles: Form of the Leda-Moorniederung, black circles: Form of the other areas, mainly in the Ems-Hase-Geest.

2.5.6 Synsystematik im Rahmen höherer Einheiten

Da die aktuelle, in der Karte der natürlichen Vegetation Europas (PALLAS 2003) publizierte Auffassung des Verfassers sich in wichtigen Aspekten von der älteren (PALLAS 2000) unterscheidet, soll sie hier der Vollständigkeit und Klarheit halber in Abbildung 3 dargestellt werden.

Nummehr wurde ausschließlich nach chorologischen Kriterien gegliedert. Die Grenze zwischen westlichen und östlichen Einheiten liegt hier zwischen der Subatlantischen und der Zentraleuropäischen Florenprovinz. Für die nord- und südtemperaten Assoziationen wurde östlich dieser Grenze jeweils nur ein Verband belassen. Im äußersten Westen blieben die beiden „hyperozeanischen“ Verbände stehen. Für die verbleibenden Territorien der Atlantischen und Subatlantischen Provinz musste dagegen nördlich des *Quercion roboris* mit südtemperatem Typus ein weiterer nordtemperater Verband etabliert werden. Hierfür hat das *Molinio-Quercion* Scamoni et Passarge 1959 Priorität. Dieser Einheit wird auch das *Betulo-Quercetum* zugeordnet.

Quercetea robori-petraeae Braun-Blanquet et Tüxen 1943
Quercetalia roboris Tüxen 1931

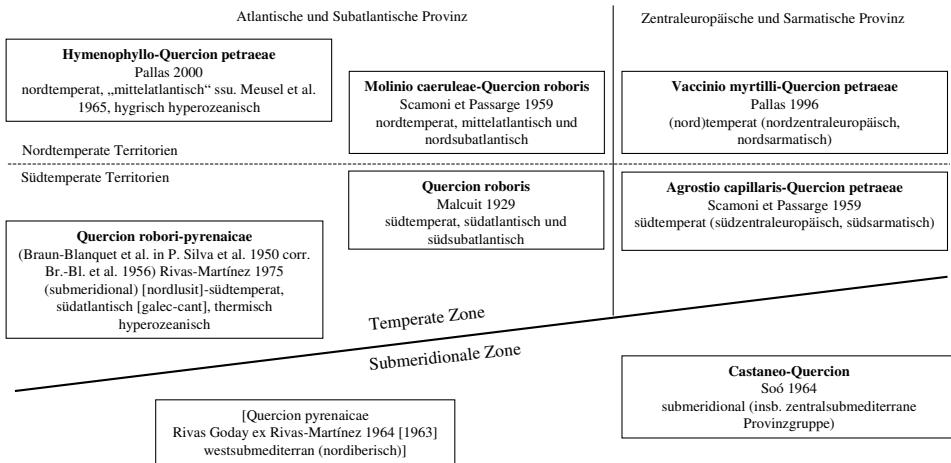


Abb. 3: Übersicht der Syntaxa der temperaten bodensauren Eichenwälder Europas (nach PALLAS 2003)

Fig. 3: Survey of syntaxa of the temperate acidophytic European oakwoods (after PALLAS 2003).

Das *Quercion pyrenaicae* gehört bereits zu den submediterranen bodensauren Eichenwäldern. Das ebenfalls submediterrane *Castaneo-Quercion*, das 2003 noch in der Ordnung *Quercetalia* belassen wurde, könnte man konsequenterweise ebenfalls herausnehmen.

Im größten Teil Europas sind die bodensauren Eichenwälder mit der autochthonen Vielfalt charakteristischer europäischer Laubwaldpflanzen ausgestattet, die sehr bezeichnend von Süd nach Nord abnimmt (MEUSEL & JÄGER 1989, 1992). Dagegen sind die beiden hyperozeanischen Verbände im Westen Europas durch eine allochthone Artenvielfalt charakterisiert, denn kaum eine andere Einheit der sommergrünen Falllaubwälder integriert derart zahlreich Lorbeerwaldrelikte in ihre Artenverbindung. Zur hygrischen und thermischen Ozeanität vgl. JÄGER (1968).

2.5.7 Untergliederung

Nach den bisher vorliegenden Aufnahmen lässt sich die Subassoziation in zwei geographische Rassen trennen, eine Rasse des Wuchsbezirks Leda-Moorniederung und eine Rasse der übrigen ozeanischen Wuchsbezirke, hier vorwiegend die Ems-Hase Geest. Die Charakteristischen Artenverbindungen beider Einheiten enthalten die Tab. 2 und 3.

Tab. 2: Die Charakteristische Artenverbindung (ste $\geq 50\%$) nach BRAUN-BLANQUET (1964: 122) der *Prunus serotina*-Eichenwälder aus LM (9 Aufn.) *BQp*-LM sind (ste in Prozent, dahinter die Stetigkeitsklasse, != diagnostisch wichtige Art):

Tab. 2: The characteristic species combination (const. $\geq 50\%$) after BRAUN-BLANQUET (1964: 122) of the *Prunus serotina*-oakwoods from LM (9 relev.) *BQp*-LM are (const. in percent, followed by the constancy class, != diagnostically important species):

1. <i>Quercus robur</i>	B 100	V	Unter den Arten mit $\geq 50\%$ Stetigkeit sind:
2.! <i>Prunus serotina</i>	S 100	V	1 Baum, 3 Sträucher,
3.! <i>Sorbus aucuparia</i>	S 100	V	8 Kräuter, 7 Moose, insgesamt 19 Arten
4. <i>Hypnum cupressiforme</i>	M 100	V	(ca. 78 % der mittleren Artenzahl 24,3).
5.! <i>Lonicera periclymenum</i>	K 89	V	
6. <i>Lophocolea heterophylla</i>	M 89	V	In denselben Kriterien wie bei den
7. <i>Avenella flexuosa</i>	K 78	IV	Artenzahlen der Tabellen:
8.! <i>Dryopteris dilatata</i>	K 78	IV	4 Gehölze, 8 Kräuter, 7 Moose.
9.! <i>Rubus gratus</i>	K 78	IV	
10.! <i>Dryopteris carthusiana</i>	K 67	IV	
11. <i>Polygonatum multiflorum</i>	K 67	IV	
12. <i>Plagiothecium curvifolium</i>	M 67	IV	
13. <i>Dicranella heteromalla</i>	M 67	IV	
14.! <i>Mnium hornum</i>	M 67	IV	
15. <i>Sambucus nigra</i>	S 56	III	
16.! <i>Holcus mollis</i>	K 56	III	
17.! <i>Rubus plicatus</i>	K 56	III	
18. <i>Pohlia nutans</i>	M 56	III	
19. <i>Aulacomnium androgynum</i>	M 56	III	

Tab. 3: Die Charakteristische Artenverbindung (ste $\geq 50\%$) nach BRAUN-BLANQUET (1964: 122) der *Prunus serotina*-Eichenwälder aus EH (23 Aufn.) *BQp*-EH sind (ste in Prozent, dahinter die Stetigkeitsklasse, != diagnostisch wichtige Art):

Tab. 3: The characteristic species combination (const. $\geq 50\%$) after BRAUN-BLANQUET (1964: 122) of the *Prunus serotina*-oakwoods from EH (23 relev.) *BQp*-EH are (const. in percent, followed by the constancy class, != diagnostically important species):

1. <i>Quercus robur</i>	B 100	V	Unter den Arten mit $\geq 50\%$ Stetigkeit sind:
2.! <i>Prunus serotina</i>	S 100	V	3 Bäume, 3 Sträucher,
3. <i>Hypnum cupressiforme</i>	M 100	V	6 Kräuter, 6 Moose, insgesamt 18 Arten
4.! <i>Sorbus aucuparia</i>	S 96	V	(ca. 66 % der mittleren Artenzahl 27,2).
5. <i>Rhamnus frangula</i>	S 78	IV	
6.! <i>Holcus mollis</i>	K 78	IV	In denselben Kriterien wie bei den
7. <i>Plagiothecium curvifolium</i>	M 78	IV	Artenzahlen der Tabellen:
8. <i>Dicranella heteromalla</i>	M 78	IV	6 Gehölze, 6 Kräuter, 6 Moose.
9. <i>Betula pendula</i>	B 70	IV	
10.! <i>Lonicera periclymenum</i>	K 70	V	
11.! <i>Dryopteris carthusiana</i>	K 70	IV	
12. <i>Avenella flexuosa</i>	K 70	IV	
13. <i>Lophocolea heterophylla</i>	M 65	IV	
14. <i>Betula pubescens</i>	B 61	IV	
15. <i>Agrostis capillaris</i>	K 57	III	
16.! <i>Rubus gratus</i>	K 57	III	
17. <i>Pohlia nutans</i>	M 57	III	
18.! <i>Mnium hornum</i>	M 57	III	

Tab. 4: Artenzahlen, absolute und relative Anteile trophischer Differentialarten und ozeanischer Arten im *Betulo-Quercetum prunetosum serotinae* insgesamt und in den Aufnahmen aus LM und EH

Tab. 4: Species numbers, absolute and relative amounts of trophic differential species and oceanic species in the *Betulo-Quercetum prunetosum serotinae* (in total and differentiated into releves from LM and EH

Einheit	BQp-LM	BQp-EH	BQp alle
Zahl der Aufnahmen	9	23	32
Gesamtartenvorkommen	219	626	845
Gesamtartenvorkommen troph. Diff.-Arten	66	187	253
Gesamtartenvorkommen ozeanischer Arten	81	187	268
mittlere Artenzahl (mAZ)	24,3	27,2	26,4
Troph. Diff.-Arten (Dges) pro Aufnahme	7,3	8,1	7,9
Troph. Diff.-Arten in Prozent d. mAZ	30,1%	29,9%	29,9%
westlich-ozeanische Arten pro Aufnahme	9,0	8,1	8,4
westl.-ocean. Arten in Prozent d. mAZ	37,0%	29,9%	31,7%

In der Einheit *BQp*-LM sind, verglichen mit der gesamten Subassoziation, folgende Arten nicht mehr vertreten: *Rhamnus frangula*, *Betula pendula*, *Betula pubescens* und *Agrostis capillaris*. Neu dazugekommen sind *Polygonatum multiflorum*, *Dryopteris dilatata*, *Sambucus nigra* und *Rubus plicatus*. In der Einheit *BQp*-EH sind bis auf *Aulacomnium androgynum* alle Arten der gesamten Subassoziation noch vorhanden. Somit gehören in *BQp*-LM 8 von 19 Arten (42,1 %) der Charakteristischen Artenverbindung zur „Westgruppe“, in *BQp*-EH 6 von 18 (33,4 %), wie in der gesamten Einheit *BQp*. Der auch in der Gesamtartenzusammensetzung nochmals deutlich ozeanischere Charakter von *BQp*-LM geht auch aus Tab. 4 hervor: Während sich die mittleren Anteile trophischer Differentialarten kaum verändern, nehmen die der westlichen und ozeanischen Arten in LM nochmals zu, die in EH fallen dagegen unter 30 %. Die Ozeanität von LM wird auch strukturell durch das Auftreten von *Lonicera periclymenum* in SS und B2 unterstrichen.

Die Schwäche von *Betula pendula* und *Rhamnus frangula* im Wuchsbezirk Leda-Moorniederung ist auch aus anderen bodensauren Eichenwaldgesellschaften bekannt (PALLAS 2002). Dies entspricht den Beobachtungen von BARKMAN & WESTHOFF (1969) aus Drenthe, wo die Hängebirke ebenfalls sehr selten ist bzw. fehlt. Die Ursache ist möglicherweise mangelnde Sommerwärme. Der Wuchsbezirk LM zeigt mit Ausnahme des Emstales bereits dieselbe klimatische Ungunst wie die Provinz Drenthe und wird daher zum drentheschen Florendistrikt, wie die Niederländer ihn nennen, gerechnet. Zu weiteren Details und Literatur s. PALLAS (2002: 80-85).

2.6 Diskussion

Trotz aller Skepsis, mit der KOWARIK (2003) und STARFINGER et al. (2003) das spontane Ausbreitungsvermögen von *P. serotina* beurteilen, entscheidet am Ende nur der Erfolg der Bekämpfungsbemühungen: Eine ausbreitungsschwache Art kann man wieder ausrotten, eine ausbreitungsstarke dagegen wohl kaum. Die Ansicht von SCHEPKER & KOWARIK (2002), *Prunus serotina* sei in „großen Teilen des norddeutschen Tieflandes nicht mehr rückholbar“, spricht hier für sich. Zur Eindämmung trägt es auch nicht bei, dass die Art in Hegerichtlinien der Jägerschaft zur Anpflanzung empfohlen wurde (KOWARIK 2003: 173; Schepker, mdl. Mitt. 2008), während man sie im Forst längst bekämpfte.

Aus Sicht des Naturschutzes ist auch nicht nur das Eindringen in Offenlandbiotope bedenklich. Mag man die durch *P. serotina* verursachten Vegetationsveränderungen in Nadelholzforsten noch für wenig problematisch halten (KOWARIK 2003: 179), so ist diese Ansicht wohl spätestens dann zu revidieren, wenn die Art insbesondere auch in Naturschutzgebieten die bodensauren Eichenwälder unterwandert. Viele dieser Bestände repräsentieren den FFH-Biototyp 9190 „Alte bodensaure Eichenwälder mit *Quercus robur* auf Sandebenen“. Nach vollständiger Invasion durch *Prunus serotina* ist ein Beerstrauch-Eichenwald nicht mehr als solcher anzusprechen. Hier besetzt die Art möglicherweise eine Nische, die bei etwas besserer Nährstoffversorgung *Ilex aquifolium* nutzen könnte. Es spricht vieles dafür, dass *Prunus serotina* im ozeanischen Nordwesteuropa konkurrenzstärker, aggressiver und erfolgreicher ist als weiter östlich.

Wahrscheinlich kann die Art auch von den zunehmenden Stickstoffeinträgen in die Landschaft profitieren. Bei der Zusammenstellung der Vegetationstabelle notierte der Verfasser seinerzeit „*Prunus serotina* durch zunehmende Eutrophierung laufend gefördert“. Erwähnt seien hier die von STARFINGER et al. (2003: 325) angeführten Untersuchungen, wonach der Gesamtstickstoff unter *P. serotina* in der Auflage und im Mineralboden höher war als in Vergleichsflächen ohne die Art.

3 Teil 2: Makroökologie von *Prunus serotina* im Heimatareal und im neophytischen Areal

Erik Welk, Halle

3.1 Einleitung

Der Ausbreitungserfolg von *Prunus serotina* in Mitteleuropa besteht vorrangig in ihrer starken selbständigen Etablierung. Die damit verbundene Wahrnehmung als problematischer Neophyt steht im vermeintlichen Gegensatz zum oft beschriebenen Misserfolg der forstwirtschaftlichen *Prunus-serotina*-Kultivierung. Dieses Paradoxon soll in diesem Teilbeitrag von Erik Welk (Halle) aus arealkundlicher Sicht betrachtet werden. Er war der letzte Doktorand in der Arbeitsgruppe Chorologie bei Professor E. J. Jäger (Halle/Saale) und hat sich dort das Kartieren und Auswerten arealgeographischer Daten angeeignet. Ein wichtiger Forschungsschwerpunkt seiner Arbeit beinhaltet Ausbreitungsprognosen für neophytische Arten, und daher beurteilt er hier durch makroökologische Analysen des Heimatareals von *P. serotina* das weitere Ausbreitungspotential der Art in Mitteleuropa und betrachtet die neophytische Arealbildung in Europa im Allgemeinen.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Systematik und Taxonomie

Voraussetzung für eine fundierte Arealerfassung bzw. -analyse ist stets eine gute Kenntnis der Systematik und Taxonomie der betreffenden Sippe. Insbesondere die infraspezifische Gliederung der morphologisch variablen *Prunus serotina* musste genau erfasst werden. Im Rahmen einer Datenrecherche zu Nomenklatur, Taxonomie und Systematik wurde folgende Quellen ausgewertet: International Organization for Plant Information, Provisional Global Plant Checklist (IOPI 2008), Catalogue of Life: 2008 Annual Checklist (Catalogue of Life 2008), The Integrated Taxonomic Information System (ITIS 2008), Germplasm Resources Information Network (GRIN 2008), The PLANTS National Database (USDA 2008), MARQUIS (1990), UCHITYL (1991), McVaugh (1951). Erfasst wurden nomenklatorische Daten (Basionyme, Synonymie), Zuordnungen zu taxonomischen Rangstufen und die systematische Gliederung der Gesamtart.

3.2.2 Verbreitungsdatenerfassung

Die Heimatverbreitung der *Prunus-serotina*-Sippen in Nordamerika wurde mit Hilfe von publizierten floristischen Daten (MCVAUGH 1951, LITTLE 1971, USDA 2008, GBIF 2008) ermittelt. Auch für die Erfassung der neophytischen Verbreitung in Europa wurden zahlreiche regionale und nationale Florenatlanten und Florenwerke, die hier nicht alle zitiert werden können, ausgewertet. Alle Verbreitungsdaten wurden georeferenziert und in ArcGIS zu shapefiles (Punktdaten, Polygondaten) weiterverarbeitet.

3.2.3 Makroökologische Analysen

Die in Polygonen vorliegenden Verbreitungsdaten wurden in ArcGIS in Punktdaten umgewandelt, die einem einheitlichen Raster von 10 Gradminuten entsprechen. Diese wurden mit den übrigen erfassten Punktdaten vereinigt. Mit der GIS-Analyse-Software DIVA-GIS wurden für die nun als Punkt-shapefiles vorliegenden Heimatgebiete klimatische Daten aus einer daran gekoppelten Klimadatenbank (Worldclim, HIJMANS et al. 2005) extrahiert. Diese wurde ebenfalls in einer Version mit der räumlichen Auflösung von 10 Gradminuten verwendet und für jeden Punkt die in der entsprechenden Rasterzelle herrschenden Klimawerte für 19 "bioklimatisch" relevante Variablen ausgelesen und in Tabellenform überführt.

Um die klimatische Einordnung des neophytischen Areal im Vergleich zur Heimat der Art vornehmen zu können, wurden arealweite Nischenmodelle aufgestellt. Sie beschreiben die makroökologischen Ansprüche und die realisierte Nische von Arten in Form statistischer oder logik-basierter Modellformulierungen, indem sie den Zusammenhang zwischen dem Artenvorkommen und der Umwelt (Klima etc.) quantifizieren. Verändert sich das Gefüge der Umweltvariablen, wie es in neu besiedelten Kontinenten fast unweigerlich der Fall ist, so lässt sich mit gut angepassten Modellen die Vorkommenswahrscheinlichkeit schätzen. Voraussetzung ist, dass möglichst vollständige Fundortdaten vorliegen bzw. dass die vorliegenden Daten eine Stichprobe aus der ganzen Breite der ökologischen Amplitude repräsentieren.

Für die vorliegende Studie wurden zwei Modellierungsmethoden vergleichend verwendet. BIOCLIM (BUSBY 1986, NIX 1986) ist eine einfache Methode auf der Basis von klimatischen Amplituden. Hier werden die Variablen unabhängig voneinander betrachtet und in Form von Frequenzkurven ausgewertet. Den besiedelten Rasterzellen werden Perzentilwerte zugeordnet die ausdrücken, in welchem Bereich der Häufigkeitsverteilung entlang von Klimagradierten sie gelegen sind, bzw. potentiell liegen würden. Diese Perzentilwerte werden über alle verwendeten Klimavariablen gemittelt. Rasterzellen, die vollständig außerhalb aller 0-100 Prozentbereiche des Heimatarealklimas liegen erhalten den Wert „0“. Die Zellen, die in einer oder mehreren Klimavariablen Werte aufweisen, die auch im Heimatareal vorliegen, erhalten die entsprechend gemittelten Perzentilwerte, die also maximal den Wert 50 erreichen können.

Die zweite verwendete Methode ist DOMAIN (CARPENTER et al. 1993). Die Domain-Methodik errechnet die Gower Ähnlichkeits-Statistik zwischen jeder Rasterzelle der Vorhersagekarte und jedem Vorkommenspunkt der untersuchten Art. Die Distanz bzw. Ähnlichkeit zwischen Vorkommenspunkt X (im Heimatareal in Nordamerika) und Rasterzelle Y (z. B. in Europa) wird für jede einzelne Variable als Quotient aus der absoluten Differenz zwischen den dort herrschenden Klimawerten und der Wertespanne der jeweiligen Variable im Heimatareal (alle Vorkommenspunkte) ermittelt. Die multivariate Gower-Ähnlichkeit ist dann das arithmetische Mittel über alle Klimavariablen. Der maximal erreichbare Wert ist 1 bzw. 100% Ähnlichkeit.

Beide Methoden wurden verwendet, um auf Grundlage der Heimatarealvorkommen und des dort herrschenden Klimas einfache Modelle potentieller klimatischer Eignung zu

kartieren. BIOCLIM und DOMAIN wurden noch einmal verwendet, um auf Grundlage der Klimawerte im Bereich der neophytischen Vorkommen in Europa zu berechnen, ob und wo klimatisch ähnliche Gebiete in Nordamerika existieren. So kann geprüft werden, ob diese Klimabereiche in Nordamerika überhaupt für *Prunus serotina* erreichbar bzw. besiedelbar sind.

Um die multivariat klimatischen Ähnlichkeiten bzw. Unähnlichkeiten zwischen Heimat und neophytem Areal besser interpretieren zu können, wurden noch die klimatischen Daten für Nordamerika, das Heimatareal und das neophytische Areal entlang charakteristischer Klimavariablen (mittlere Jahrestemperatur - mittlerer Jahresniederschlag, Mitteltemperatur des wärmsten Quartals - mittlerer Niederschlag des wärmsten Quartals, Mitteltemperatur des kältesten Quartals - mittlerer Niederschlag des trockensten Quartals) in Streudiagrammen gegeneinander aufgetragen. Diese Temperatur-Niederschlag-Diagramme sollen helfen, die Nischenposition des europäischen Areals in Bezug zum Heimatareal besser interpretieren zu können.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Systematik und Taxonomie

Die Datenrecherche zu Systematik und Taxonomie ergab dass die Sippen, die *Prunus serotina* sensu lato als Gesamtart umfasst, weitgehend übereinstimmend aufgeführt werden:

Prunus serotina var. *serotina*
= *Prunus serotina* subsp. *serotina*

Prunus serotina var. *eximia* (SMALL) LITTLE – Phytologia 4(5): 309 (1953)
= *Prunus serotina* subsp. *eximia* (SMALL) MCVAUGH – Brittonia 7(4): 302 (1951)

Prunus serotina var. *salicifolia* (H.B.KUNTH) KOEHNE – Deutsche Dendr. 305: (1893).
= *Prunus serotina* subsp. *capuli* (CAV. ex SPRENG.) MCVAUGH – Brittonia 7(4): 308 (1951)

Prunus serotina var. *virens* (WOOTON & STANDL.) MCVAUGH – Brittonia 7(4): 303 (1951)
= *Prunus serotina* subsp. *virens* (WOOTON & STANDL.) MCVAUGH – Brittonia 7(4): 303 (1951)

Prunus serotina var. *rufula* (WOOTON & STANDL.) MCVAUGH – Brittonia 7(4): 307 (1951)
= *Prunus virens* var. *rufula* (WOOTON & STANDL.) SARG. – Journ. Arnold Arb. 2: 117 (1920)

Letztendlich beziehen sich die meisten Einschätzungen auf MCVAUGH (1951)¹, der aber noch *Prunus alabamensis* MOHR, als subsp. *hirsuta* (ELLIOT) MCVAUGH zu *P. serotina* stellt. Allerdings stellte er fest: "Prunus 'hirsutus' differs from the other representatives of the serotina complex in so many ways that one could with considerable justification

¹ Nach meiner Einschätzung ist die Bearbeitung MCVAUGHS die bisher gründlichste und aufschlussreichste zu Taxonomie, Systematik und Biogeographie von *Prunus serotina* s. l.

consider it a distinct species ..." (MCVAUGH 1951: 302). Unterschiede zwischen den infraspezifischen Gliederungsansätzen bestehen in der Zuordnung taxonomischer Rangstufen. Letztendlich stehen die einzelnen Sippen einander relativ gleichwertig gegenüber. Einzig die Sippe "*rufula*" wurde von MCVAUGH als Varietät in eine Subspezies "*virens*" eingeordnet. Die makroökologischen Untersuchungen beziehen sich auf *Prunus serotina* s. str. exklusive aller weiteren infraspezifischen Taxa.

3.3.2 Verbreitungsdaten

Prunus serotina s. l. kommt im östlichen Nordamerika in einem kompakten Areal vom westlichen Minnesota südwärts bis Ost-Texas und weiter östlich bis zum Atlantik von Zentral-Florida bis Nova Scotia in Kanada vor (Abb. 4). Es umfasst Gebiete mit Jahresniederschlägen von ca. 600-1100 mm und ca. 7 bis 20 °C Jahresmitteltemperatur. Disjunkte Teilareale, Exklaven und Vorposten sind im Südwesten Nordamerikas in Zentral-Texas (Edwards-Plateau), in den Gebirgszügen West-Texas', Neumexikos und Arizonas sowie Nordmexikos nachgewiesen. Ein kleineres, zusammenhängendes Gebirgsareal erstreckt sich von Nordmexiko bis zum Bergland Guatemalas.

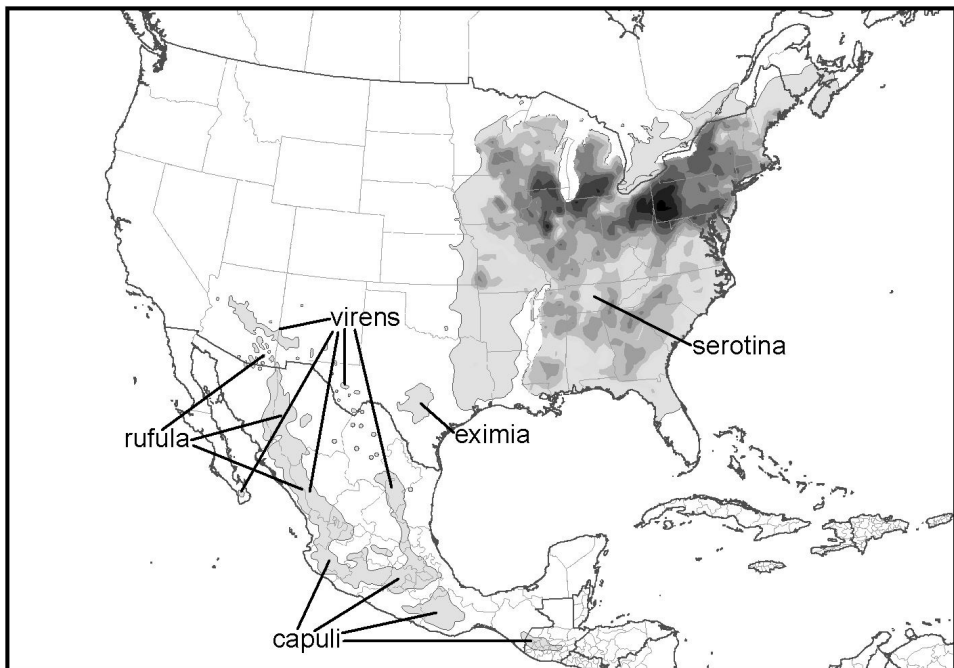


Abb. 4: Verbreitungsgebiete der *Prunus-serotina*-Sippen in Nord- und Mittelamerika. Graustufen im *P. serotina* s. str. Areal entsprechen interpolierten forstwirtschaftlichen 'importance values' nach PRASAD & IVERSON (2003). Die Werte reichen von hellgrau (1-1,5) bis schwarzgrau (25-40).

Fig. 4: Distribution ranges of *Prunus-serotina*-taxa in North- and Latin America. The grey scale of the *P. serotina* s. str. range represents classes of interpolated forestry 'importance values' according to PRASAD & IVERSON (2003). The values ranging between lightgrey (1-1,5) and darkgrey (25-40).

Die infraspezifischen Taxa sind folgendermaßen verbreitet (vgl. Abb. 4): *Prunus serotina* s. str. von Nova Scotia im Nordosten westlich bis Zentral-Minnesota, entlang 95° w. L. südwärts bis Ost-Texas und ostwärts bis Zentral-Florida; *P. serotina eximia* Edward-Plateau Region in Zentral-Texas; *P. serotina capuli* Gebirge Zentral-Mexikos bis Guatemala; *P. serotina virens* von W-Texas, Südwest-Neumexiko und Nord-Arizona südwärts bis Zentral-Mexiko; *P. serotina rufula* von W-Texas [?], Südwest-Neumexiko und Süd-Arizona südwärts bis Zentral-Mexiko.

Das Heimatareal von *P. serotina* s. str. entspricht dem 'Eastern Regional Element' nach MCLAUGHLIN (2007). Dieser auf Familienniveau (phylogenetisch relativ alt) aufgestellte Arealtyp weist seine größte Sippendichte in den Gulf Coastal Plains auf. Auf Gattungsebene findet er seine Entsprechung besonders im 'Carolinian Provincial Element', das auf Gattungsebene abgegrenzt wurde. Seinem Sippenzentrum entspricht auf Artebene das 'Austroriparian Subprovincial Element', das gemeinsam mit dem 'Illinoian SE', dem 'Appalachian SE' und teilweise dem 'Comanchian SE'* am 'Carolinian PE' beteiligt ist. Als Arealformel im Sinne von MEUSEL (vgl. WELK 2002) wäre anzugeben: **m-temp·c₁₋₆**
O-NAM.

P. serotina s. str. ist in ihrem Heimatareal in weiten Bereichen in mittlerer bis relativ hoher Frequenz anzutreffen. So gilt sie selbst am nördlichen Arealrand, auf der nördlichen Halbinsel von Michigan in mehreren Counties als 8- bis 10-häufigste Gehölzart (von 30-40 Arten) (COOK 1998). Die Art kommt zerstreut in sehr zahlreichen Waldtypen und -gesellschaften Ost-Nordamerikas vor. Der coenologische Schwerpunkt liegt in artenreichen Laubwäldern, welche unseren artenreichsten Eichen-Hainbuchenwäldern ähnlich sind, auf nährstoffreichen, nachhaltig frischen, oft etwas sauren Böden. Als auch mengenmäßig dominante Hauptbaumart ist sie allerdings nur regional auf dem Allegheny-Plateau (W-Pennsylvania, O-Ohio, W-Virginia) anzutreffen. Nur hier ist eine nennenswerte kommerzielle Nutzung als Furnierholz möglich (EYRE 1980, MARQUIS 1990). Zerstreut kommen hochwüchsige Bäume noch entlang der südlichen Appalachen und in hochgelegenen Gebieten der Gulf Coastal Plains vor. Überall sonst in dem riesigen Areal ist *P. serotina* s. str. ein meist kleiner Baumstrauch von geringem forstwirtschaftlich-kommerziellem Wert. In Abb. 4 sind für *P. serotina* s. str. in das Verbreitungsgebiet auch interpolierte forstwirtschaftliche 'importance values' nach PRASAD & IVERSON (2003) eingetragen, die auch die Regionen S-Wisconsin, S-Michigan, N-Indiana und N-Illinois als Gebiete erhöhter Individuendichte und Holzmasse (die Werte beruhen auf basal areas) erkennen lassen. Die Art gilt in ihrem Heimatareal als beschattungsintolerant und kann sich in reiferen Wald-Sukzessionsstadien nur in seltenen Fällen im Kronenraum halten. Bezüglich der Bodeneigenschaften ist eine breite ökologische Amplitude zu erkennen, doch sind die meisten Bodentypen recht sauer und durch grobe Korngrößen-Fraktionen gekennzeichnet (MARQUIS 1990). Staufeuchte und zu große, expositionsbedingte Bodentrockenheit gelten als limitierende edaphische Faktoren (HALL 1955).

Das bisher feststellbare neophytische Areal von *Prunus serotina* s. str. in Europa (Abb. 5 - 6) ist gegenwärtig auf die mitteleuropäische Florenregion sensu MEUSEL & JÄGER (1992) beschränkt. Die Art konnte sich ausgehend von extensiven Anpflanzungen in Forsten und Hecken in einem Gebiet etablieren, das von Mittelengland im Nordwesten

über Dänemark bis nach Ostpolen und Litauen im Nordosten, nach Südosten bis nach Slowenien und Kroatien und bis nach Südwestfrankreich reicht. Momentan entspricht sie mit dem Verbreitungsschwerpunkt in der nordtemperaten Florenzone und der vorrangigen Besiedlung der Kontinentalitätsstufen 1-3 am ehesten dem Erica-tetralix Arealtyp [8.2.] (MEUSEL & JÄGER 1992), dem auch *Lonicera periclymenum* angehört, deren Verbreitungsgebiet dem gegenwärtigen von *P. serotina* s. str. recht gut entspricht. Allerdings ist diese Zuordnung vorläufig und unsicher; es bestehen auch Ähnlichkeiten mit dem Fagus-sylvatica-Typ [8.7.].

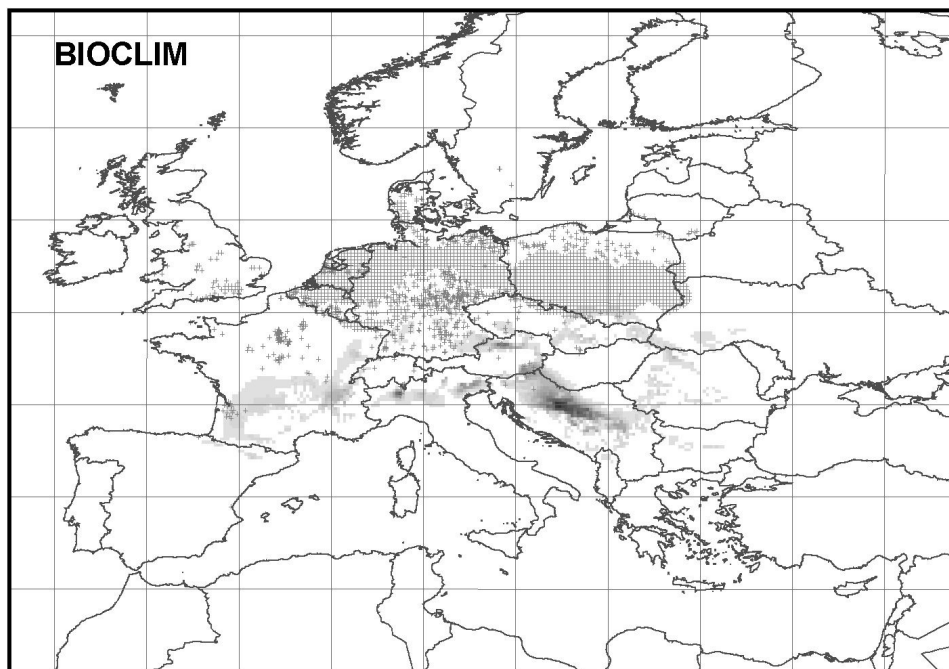


Abb. 5: Projektion des klimabasierten BIOCLIM-Modells nach Europa. Die Werteskala reicht von Perzentilwerten $>0,2$ (hellgrau) bis zu Werten von 5-10 (dunkelgrau). Kreuzsignaturen zeigen nachgewiesene neophytische Vorkommen.

Fig. 5: Projection of the climate-based BIOCLIM-model to Europe. Percentile values are ranging from >0.2 (lightgrey) to values between 5 and 10 (darkgrey). Cross signs are representing recorded neophytic occurrences.

3.3.3 Makroökologische Analysen

Die Ergebnisse der klimabasierten Nischenmodellierungen sind in den Abbildungen 5 und 6 dargestellt. Das BIOCLIM-Modell (Abb. 5) zeigt für Mitteleuropa, dass eigentlich wärmere, aber auch sommerfeuchtere Gebiete den vorherrschenden Klimabedingungen im nordamerikanischen Heimatareal besser entsprechen würden, als die bisher neophytisch besiedelten Gebiete. Allerdings erreichen selbst die als am geeignetsten gekennzeichneten, dunkelgrauen Flächen in den warm feuchten illyrischen und insubrischen Regionen nur maximale Entsprechungsbereiche innerhalb des 5-10er

Perzentilbereichs (maximal 7.8). Nur diese könnten als 'high suitability'-Regionen interpretiert werden, während die restlichen, hellgrauen Flächen 'low suitability' anzeigen.

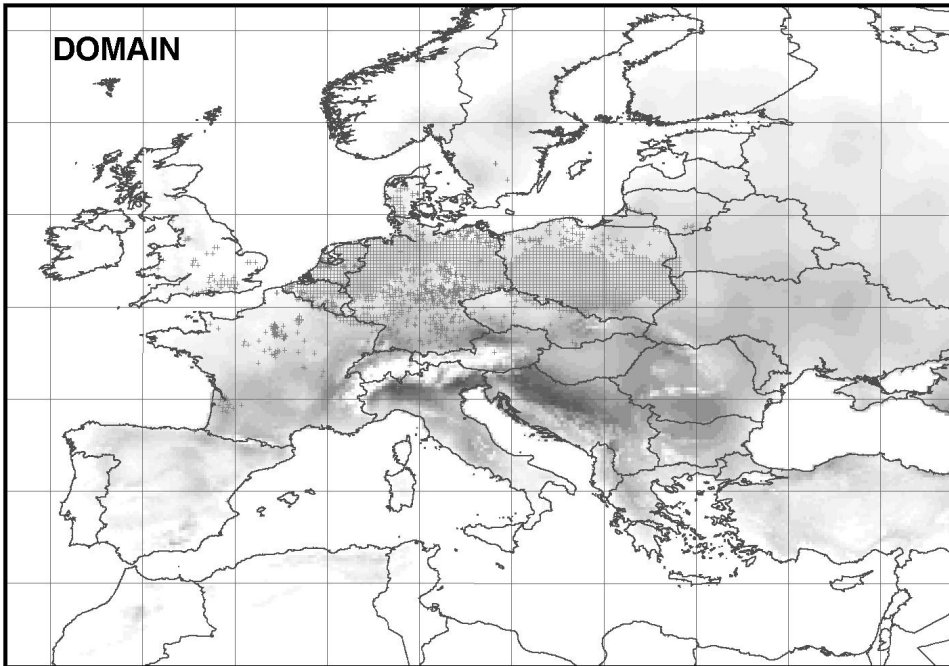


Abb. 6: Projektion des klimabasierten DOMAIN-Modells nach Europa. Die Werteskala reicht von Ähnlichkeitswerten >67 % (hellgrau) bis zu Werten von ca. 80 % (dunkelgrau). Kreuzsignaturen zeigen nachgewiesene neophytische Vorkommen.

Fig. 6: Projection of the climate-based DOMAIN-model to Europe. Similarity values are ranging from >67% (lightgrey) to values of ca. 80% (darkgrey). Cross signs are representing recorded neophytic occurrences.

Das DOMAIN-Modell (Abb. 6) zeigt insgesamt ähnliche Ergebnisse. Die multivariat ermittelten mittleren Ähnlichkeiten aus den Werten der 19 betrachteten bioklimatisch relevanten Variablen erreichen mit 81 % ihre höchsten Werte im Illyricum, im Südalpenraum und im oberösterreichischen Voralpenraum bzw. in Wald- und Mühlviertel. Diese entsprechen aus rein klimatischer Sicht nur 'medium suitability' in der Interpretation ihrer Eignung für die erfolgreiche natürliche Etablierung der Art.

Nicht kartographisch dargestellt wurde die Projektion der Modelle auf Grundlage der Klimadaten in den neophytisch besiedelten Rasterfeldern auf den Heimatkontinent Nordamerika. Die BIOCLIM-Perzentil-Werte liegen dort nur in einem eng begrenzten Gebiet Neu-Englands höher als 0.1. Das Maximum wird mit 0.7 im Raum Barnstable/Cape Cod in Massachusetts erreicht, die weiteren Gebiete beschränken sich auf Long Island und die Südspitze von Nova Scotia. Auch hier liefert DOMAIN ähnliche Ergebnisse. Die Maximalwerte klimatischer Ähnlichkeit werden hier mit 90 bis 92 % (medium suitability) der Südspitze von Nova Scotia zugewiesen. 'Low suitability'-Bereiche mit Ähnlichkeitswerten von mehr als 85 % liegen im Bereich von N-Ohio und der Seeflächen

von Lake Erie, Lake Huron und Lake Michigan. Das heißt salopp ausgedrückt, dass es den nordwestdeutschen Klimatyp in Nordamerika nur ganz lokal in Küstennähe und über nördlich gelegenen, großen Wasserflächen gibt.

Die Streudiagramme charakteristischer Klimavariablen (mittlere Jahrestemperatur – mittlerer Jahresniederschlag, Mitteltemperatur des wärmsten Quartals - mittlerer Niederschlag des wärmsten Quartals, Mitteltemperatur des kältesten Quartals - mittlerer Niederschlag des trockensten Quartals) sind in den Abb. 7 - 9 zusammengestellt.

Abb. 7 zeigt, dass die neophytischen Vorkommen entlang der Nischendimensionen mittlere Jahrestemperatur - mittlerer Jahresniederschlag zwar teilweise mit den nordamerikanischen Heimatgebieten überlappen, aber im trocken-kühlen Bereich auch außerhalb der Heimatnische gelegen sind. Die Sommerbedingungen (Mitteltemperatur des wärmsten Quartals - mittlerer Niederschlag des wärmsten Quartals) in Abb. 8 lassen erkennen, dass sich die neophytischen Arealbereiche Mitteleuropas am kalten Grenzbereich der heimatisch "besiedelten" Sommertemperaturen einordnen und sich auch hier zu großen Teilen außerhalb der Heimatnische befinden. Die Gegenüberstellung der hauptsächlich vermuteten Stressfaktoren Kälte und Trockenheit (Abb. 9, Mitteltemperatur des kältesten Quartals - mittlerer Niederschlag des trockensten Quartals) weist darauf hin, dass die neophytischen Vorkommen im Bereich von Trocken- und Kältestress komplett innerhalb der realisierten Heimatnische streuen. Sowohl hinsichtlich Kälte als auch Trockenheit ist demnach die potentielle klimatische Nische in Europa noch nicht ausgeschöpft.

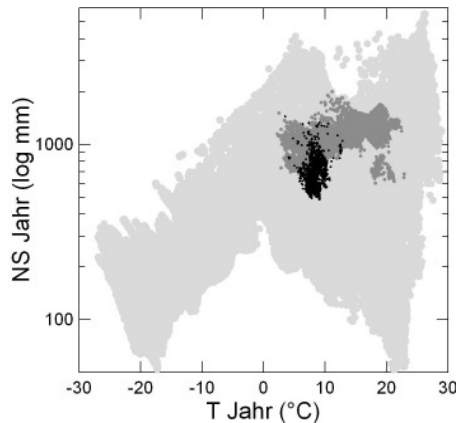


Abb. 7: Streudiagramm Mittlere Jahrestemperatur (°C) - Mittlerer Jahresniederschlag (log mm). Hellgrauer Hintergrund: Nordamerika, dunkelgrau: Heimatareal, schwarz: neophytische Vorkommen.

Fig. 7: Scatterplot of Mean annual temperature (°C) versus mean annual precipitation (log mm). Lightgrey background: North America, dark grey: native range, black: neophytic range.

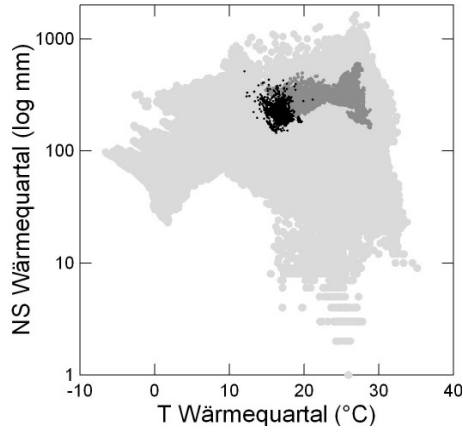


Abb. 8: Streudiagramm Mitteltemperatur des wärmsten Quartals (°C) - mittlerer Niederschlag des wärmsten Quartals (log mm). Hellgrauer Hintergrund: Nordamerika, dunkelgrau: Heimatareal, schwarz: neophytische Vorkommen.

Fig. 8: Scatterplot of mean temperature of warmest quarter (°C) versus mean precipitation of warmest quarter (log mm). Lightgrey background: North America, dark grey: native range, black: neophytic range.

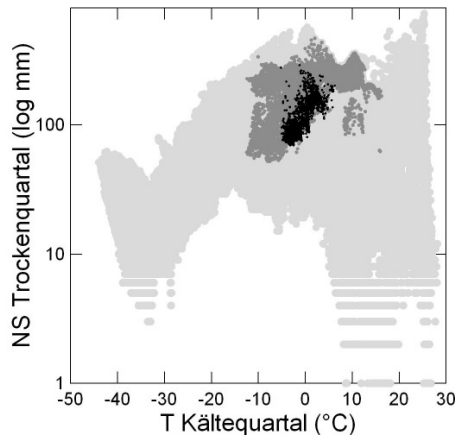


Abb. 9: Streudiagramm Mitteltemperatur des kältesten Quartals (°C) - mittlerer Niederschlag des trockensten Quartals (log mm). Hellgrauer Hintergrund: Nordamerika, dunkelgrau: Heimatareal, schwarz: neophytische Vorkommen.

Fig. 9: Scatterplot of mean temperature of coldest quarter (°C) versus mean precipitation of driest quarter (log mm). Lightgrey background: North America, dark grey: native range, black: neophytic range.

3.4 Diskussion

Die Ergebnisse der systematisch-taxonomischen Datenrecherche zeigen, dass in Europa gegenwärtig die Nominatform des Sippenkomplexes, also *Prunus serotina* s. str. neophytisch etabliert vorkommt. Diese besiedelt in einem riesigen ostnordamerikanischen Areal verschiedenste Waldvegetations-Typen meist bodensaurer Standorte. Die Fähigkeit, im Bereich niedriger pH-Werte gute Samenproduktion bzw. Zuwachsleistungen zu erzielen, ist gemeinsam mit der massiven "Starthilfe" durch forstliche Anpflanzungen und der ebenfalls forstwirtschaftlich verantworteten Dominanz lichter Kiefernplantagen die Hauptursache für den Etablierungserfolg der Art im nordwestlichen Mitteleuropa. Diese Faktoren bestimmen gemeinsam mit ausreichender Sommerfeuchtigkeit das gegenwärtige Arealbild. Die rein klimabasierten Modellierungen und Nischenanalysen deuten an, dass sich die bisherigen neophytischen Ansiedlungen nicht in Bereichen höchst möglicher klimatischer Eignung befinden. Klimatisch gesehen existiert das ostnordamerikanische Klima in Europa ebenfalls nur ganz regional (Abb. 5, 6). Das atlantisch-westeuropäische hat zwar feuchte, aber zu kühle Sommer, der subozeanisch-subkontinentale Osten Europas weist zwar ausreichende Sommerwärme auf, doch sind die Sommer oft zu trocken und die Winter zu kalt.

Da aber die Modellierungsergebnisse auch durch räumliche Autokorrelation der Klimadaten in unterschiedlich großen Ökoregionen (unterschiedliche Replikationszahlen) beeinflusst werden, sind die geringen "Eignungszahlen" des neophytisch doch so erfolgreich besiedelten Areals kritisch zu hinterfragen. Die Streudiagramme zeigen zwar deutlich, dass das neophytische Areal sich am trocken-kühlen Grenzbereich der sommerlichen Nischenbedingungen einordnet, doch lässt die Betrachtung fundamentaler Stressfaktoren wie Kälte und Trockenheit erkennen, dass sich die neophytischen Vorkommen durchaus im Hauptbereich der nordamerikanischen realisierten Nische befinden.

Noch interessanter erscheint die Betrachtung der klimabasierten Rückmodellierung des neophytischen Areals nach Nordamerika. Zwar sind Bereiche höherer klimatischer Entsprechung nur ganz regional bzw. fast lokal anzutreffen. Doch *Prunus serotina* s. str. ist in diesen Gebieten eine dominante, strauchförmig wachsende Gehölzart der küstennahen natürlichen Strauchvegetation (HARRISON 2004). Die Tatsache, dass derartige Klimate erfolgreich besiedelt werden, aber schlicht nicht in größerer Flächenausdehnung vorhanden sind, relativiert die Annahme, dass *Prunus serotina* s. str. in Norddeutschland nur wegen des ungünstigen Klimas ein forstwirtschaftlich-kommerzieller Misserfolg sei. Dieser oft zitierte Misserfolg keine Werthölzer erzielen zu können, ist aus Betrachtung des Gesamtareals fast als zwangsläufig anzusehen. Denn auch in ihrem sommerfeuchteren Heimatareal ist *Prunus serotina* s. str. in mehr als 95 % der untersuchten Bestände eine untergeordnete, kommerziell wertlose Art der Strauchschichten, Waldränder und Auflichtungen (PRASAD & IVERSON 2003).

Generell bleibt jedoch festzuhalten, dass die europäischen Gebiete relativ hoher klimatischer Eignung wirklich dem Klima nahe kommen, unter dem sich die Art zu 30 bis 40 Meter großen Baumindividuen entwickeln kann. Deren Lage in den gehölzartenreichsten, sommerfeuchten submediterranen Regionen unterstreicht wieder einmal die Ergebnisse von MEUSEL & JÄGER (1989), die zeigten, dass die gegenwärtige "Baumartenarmut" des

nördlichen Mitteleuropa neben historischen auch ganz klar aktuell-klimatische Ursachen hat. Der oft zitierte "Alpenriegel" hat sicher die Nordwanderung vieler Arten erschwert, doch hat die jahrzehntelange Präsenz hunderter Gehölzarten in Gärten und Landschaftsparks trotzdem noch immer nicht zur massenhaften Etablierung der angeblich nur durch die ungünstige Streichrichtung der Alpen fehlenden Gattungen und Arten geführt.

4 Gemeinsame Zusammenfassung

Die wissenschaftliche Untersuchung des ökologischen Verhaltens einer Pflanzenart in einer bestimmten Region konnte durch die Berücksichtigung arealgeographischer Aspekte inhaltlich sehr gewinnen. Sowohl die mit chorologischen Artengruppen untermauerte, verbesserte syntaxonomische Gliederung von Vegetationsdaten, als auch die makroökologische Analyse von Gesamtarealdaten zeitigen neue Erkenntnisse zu der viel untersuchten Art *Prunus serotina*. Die Ausprägung des gegenwärtigen neophytisch besiedelten Areals widerspiegelt sich in der regionalen Vergesellschaftung mit einheimischen Arten des gleichen Arealtyps. Die Tendenz innerhalb natürlicher Eichenwälder die luftfeuchteren Ausprägungen zu bevorzugen, bestätigt wiederum die arealweite Bevorzugung sommerfeuchter Laubwaldklimare. Die Ausbildung von Dominanzbeständen, die auch als invasives Verhalten bewertet wird, ist allerdings vorrangig nur in lichtreichen, relativ konkurrenzarmen Vegetationstypen bodensaurer Sandstandorte zu erwarten. In den für sie klimatisch optimalen, sommerlich feucht-warmen Gebieten Europas wird sich *P. serotina* aufgrund der dort herrschenden Konkurrenzverhältnisse nicht so erfolgreich etablieren können.

5 Literatur

- BAKKER, M. J. (1963): De ontwikkelingsgeschiedenis van *Prunus serotina* Ehrh. in Nederland. – Ned. Bosbouw Tijdschr. **35**: 201-206.
- BARELMANN, H. (1959): Zur Emslandaufforstung. – Forst- Holzwirt **(5)**: 108-110.
- BARELMANN, H. (1963): Bodenbearbeitung, Düngung und Baumartenwahl bei der Ödlandaufforstung im Emslanderschließungsgebiet. – Allg. Forstz. **18**(42): 649-653.
- BARKMAN, J. J. & V. WESTHOFF (1969): Botanical evaluation of the Drenthian District. – Vegetatio **19**: 330-388.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl., 865 S. – Springer: Wien, New York.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2008): <http://www.floraweb.de/neoflora/handbuch/prunusserotina.html>. Auch als pdf.
- BUSBY, J. R. (1986): A biogeographical analysis of *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. in southeastern Australia. – Austral. J. Ecol. **11**: 1-7.
- CARPENTER, G., A. N. GILLISON & J. WINTER (1993): DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. – Biodivers. & Conservation **2**: 667-680.
- Catalogue of Life (2008): <http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2008/search.php>
- COOK, W. (1998): Upper Peninsula Tree Identification Key. Michigan State University Extension, Upper Peninsula Tree Improvement Center, Escanaba, Michigan. – Available on-line at <http://uptreed.com>.
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER, & D. PAULISSEN (1992): Zeiger-

- werte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. – Scripta Geobot. **18**: 1-258.
- EYRE, F. H. (ed.) (1980): Forest cover types of the United States and Canada. Washington, DC: – Society of American Foresters. 148 p.
- GRIN (2008): Germplasm Resources Information Network, <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/index.pl>
- HALL, T. F. & G. E. SMITH (1955): Effects of flooding on woody plants, West Sandy dewatering project, Kentucky Reservoir. – J. Forest. (Washington, DC) **53**: 281-285.
- HARRISON, J.W. (2004): Classification of vegetation communities of Maryland: First iteration. NatureServe and Maryland Natural Heritage Program, Wildlife and Heritage Service, Maryland Department of Natural Resources. Annapolis, MD., available online at http://www.dnr.state.md.us/wildlife/Md_Veg_Com/toc.asp
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES & A. JARVIS (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – Int. J. Climatology **25**: 1965-1978.
- IOPI (2008): International Organization for Plant Information - Provisional Global Plant Checklist, <http://www.bgbm.org/IOPI/GPC/query.asp>
- ITIS (2008): The Integrated Taxonomic Information System, – <http://www.itis.gov/>
- JÄGER, E. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. – Feddes Repert. **79**: 157-335.
- JAGOW, G. von (1954): Aufforstung im Emsland. – Jahrb. Emsländ. Heimatvereins **2**: 22-32.
- JAGOW, G. von (1957): Ödlandaufforstung im Emsland. – Neues Arch. Niedersachsen **9**: 28-38.
- KLEYMANN, M. (1981): Wald – zwischen Wunsch und Wirklichkeit. – Jahrb. Emsländ. Heimatbundes **27**: 191-223.
- KOWARIK, I. (2003): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. – 320 S., Ulmer, Stuttgart.
- LITTLE, E. L., Jr., (1971): Atlas of United States trees, volume 1, conifers and important hardwoods: U.S. Department of Agriculture Miscellaneous Publication 1146, 9 p., 200 maps.
- LOHMEYER, W. & H. SUKOPP (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. – Schriftenreihe Vegetationsk. **25**: 185 S.
- MARQUIS, D. A. (1990): *Prunus serotina* Ehrh. Black cherry. – In: Burns, R. M.; Honkala, B. H., (technical coordinators): Silvics of North America. Volume **2**. Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 594-604.
- MCCLAUGHLIN, S. P. (2007): Tundra to Tropics: the floristic plant geography of North America. – Sida Bot. Misc. **30**:1-58.
- MCVAUGH, R. (1951): A revision of the North American Black Cherries (*Prunus serotina* Ehrh., and relatives). – Brittonia **7** (4): 279-315.
- MEUSEL, H. (1941): Pflanzengeographische Betrachtungen über mitteleuropäische Waldgesellschaften. 1. Über die pflanzengeographische Stellung des nordwestdeutschen Eichen-Birkenwaldes. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. **59**: 69-82.
- MEUSEL, H. & E. JÄGER (1989): Ecogeographical differentiation of the Submediterranean deciduous forest flora. – Pl. Syst. Evol. **162**: 315-329.
- MEUSEL, H. & E. JÄGER (1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora III: Textbd. I-IX + 1-333, Kartenbd. I-IX + 422-688. – G. Fischer, Jena.
- MEUSEL, H., E. JÄGER & E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora I: Textbd. 1-583, Kartenbd. 1-258. – G. Fischer, Jena.
- MEUSEL, H., E. JÄGER, S. RAUSCHERT & E. WEINERT (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora II: Textbd. I-XI + 1-418, Kartenbd. 259-421. – G. Fischer, Jena.
- NIX, H. A. (1986) A biogeographic analysis of Australian Elapid Snakes. – In: LONGMORE, R. (ed.): Atlas of Elapid Snakes of Australia. Australian Flora and Fauna Series Number **7**. Australian Government Publishing Service: Canberra: 4-15.

- PALLAS, J. (2000): Zur Synsystematik und Verbreitung der europäischen bodensauren Eichenmischwälder (*Quercetalia roboris* Tüxen 1931). – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **62**(3): 1-125.
- PALLAS, J. (2002): Artenarme bodensaure Eichenmischwälder (*Deschampsio-Quercetum* Passarge 1966) in Nordwestdeutschland. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **64**(4): 1-132.
- PALLAS, J. (2003): Formation F.1 Artenarme azidophile Eichen- und Eichenmischwälder. – In: BOHN, U., G. GOLLUB, C. HETTWER, Z. NEUHÄUSLOVÁ, H. SCHLÜTER & H. WEBER (Bearb.)(2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas. Maßstab 1: 2.500.000. Teil 1: Erläuterungstext mit CD-ROM: Kapitel Charakterisierung und typologische Abgrenzung; geographische Verbreitung (mit J. CROSS): 246-247; Kapitel Floristische Zusammensetzung (Artengefüge): 247-250; Kapitel Stellung im pflanzensoziologischen System (Syntaxa): 250-253; Kapitel Gliederung in Untereinheiten: 256-270. – Landwirtschaftsverlag, Münster.
- PRASAD, A. M. & L. R. IVERSON (2003): Little's range and FIA importance value database for 135 eastern US tree species. - <http://www.fs.fed.us/ne/delaware/4153/global/littlefia/index.html>, Northeastern Research Station, USDA Forest Service, Delaware, Ohio.
- SCHEPKER, H. & I. KOWARIK: Bekämpfung von Neophyten in Niedersachsen: Ursachen, Umfang, Erfolg. – In: KOWARIK, I. & U. STARFINGER (2002): Biologische Invasionen. Herausforderung zum Handeln? – Neobiota **1**: 343-354.
- STARFINGER, U. (1997): Introduction and naturalization of *Prunus serotina* in Central Europe. – In: STARFINGER, U., K. EDWARDS, I. KOWARIK & M. WILLIAMSON (eds.): Plant Invasions: Ecological mechanisms and human responses, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands: 161-171.
- STARFINGER, U., (1990): Die Einbürgerung der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* Ehrh.) in Mitteleuropa. – Landschaftsentw. Umweltforsch. **69**, 119 S., Techn. Univ. Berlin
- STARFINGER, U., I. KOWARIK, M. RODE & H. SCHEPKER (2003): From desirable ornamental plant to pest to accepted addition of the flora? – the perception of an alien tree species through the centuries. – Biol. Invas. **5**: 323-335.
- TÜXEN, R. & H. ELLENBERG (1937): Der systematische und der ökologische Gruppenwert. – Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **3**: 171-184.
- UCHYTIL, R. J. (1991): *Prunus serotina*. – In: Fire Effects Information System, [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis/> [2008, May 23].
- USDA (2008): The PLANTS National Database, <http://plants.usda.gov/>, - National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA.
- WEBER, H. E. (1995): Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen. – 770 S. Wenner, Osnabrück.
- WELK, E. (2002): Arealkundliche Analyse und Bewertung der Schutzrelevanz seltener und gefährdeter Gefäßpflanzen Deutschlands. – Schriftenreihe Vegetationsk. **37**: 1-337.
- WITTIG, R. (1979): Verbreitung, Vergesellschaftung und Status der Späten Traubenkirsche (*Prunus serotina* Ehrh., *Rosaceae*) in der Westfälischen Bucht. – Natur & Heimat (Münster) **39**(2): 48-52.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Jens Pallas, Kanalstraße 81, 48147 Münster, Germany

Dr. Erik Welk, Institut für Biologie / Geobotanik und Botanischer Garten
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Neuwerk 21, 06108 Halle, Germany

Anhang / Appendix:

- 1) Vegetationstabelle 1 [vier Seiten]
- 2) Stetigkeitstabelle 1 [zwei Seiten]
- 3) Liste mit den Rechts- und Hochwerten der einzelnen Aufnahmen (List containing the Gauß-Krüger coordinates of the releve plots)

Aufnahme-Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	1ste
<i>Holcus lanatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7
<i>Galeopsis spec. /bifida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7
<i>Epilobium angustifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5
<i>Stellaria media</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3
<i>Urtica dioica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3
<i>Senecio sylvaticus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Galium aparine</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Polygonum convolvulus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
Moosschicht Deckung (%)	1	<1	<1	1	2	<2	<1	<1	<1	1	<1	4	4	4	<1	<1	<1	<1	5	1	<2	<1	1	<2	<1	2	<1	<2	2	1	<1	<1	
Moosschicht Höhe (cm)	<2	5	4	2	<2	<4	<2	4	4	5	5	4	4	3	<3	4	4	<3	2	<5	<3	4	<2	1	2	<2	<2	4	3	<2	<3		
<i>Hyernum cupressiforme</i>	+	+	+	+	1	1	+	1	+	1	+	1a	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	32
<i>Pohlia nutans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1b	+	1a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	18
<i>Polytrichum attenuatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	e	e	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	15
<i>Dicranum scoparium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	e	e	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11
<i>Plagiothecium curvif/laet</i>	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	24
<i>Lophocolea heterophylla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	e	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	23
<i>Aulacomnium androgynum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	e	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	16
<i>Leucobryum glaucum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5
<i>Campylopus pyriformis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Sharpia seligera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Dicranella heteromalla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	24
<i>Pinum hornum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	e	+	+	+	+	+	+	+	+	19
<i>Isoperlygium elegans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7
<i>Atrichum undulatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	e	+	+	+	+	+	+	+	+	e	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10
<i>Eurhynchium praelongum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	8
<i>Rhytidadelphus squarros.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3
<i>Plagiothecium denticulata.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Scleropodium purum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2

Außerdem (Aufn.-Numm.: Art, Deckung):
1: ju, Kl Fraxinus excelstor +, ju Philadelphus coronarius (+); 2: ss Sambucus racemosa +, ju Prunus padus +; 4: ss Malus domestica 1; 5: *ss Prunus spinosa (+);
10: Polygonum dumetorum +, Pleurozium schreberi +; 14: ju Crataegus monogyna +, Eurhynchium striatum +; 17: B2 Larix sp. 1, *B2 Picea abies +; 19: Isoetecium mysuroides +, Dicranum montanum +;
20: *B1, *B2 Quercus petraea +, Lamium galeobdolon ssp. argentatum +; 21: Poa trivialis +, Campylopus flexuosus +, C. introflexus +, Tetraphis pellucida +; 26: Geranium robertianum (+), Senecio viscosus +; 27: *ss, ju Prunus avium +; 28: ss, ju Acer pseudoplatanus 1, +, Reynoutria Japonica (+); 29: *ss Evonymus europaeus +, Melandrium rubrum +;
30: Impatiens parviflora +, Lophocolea bidentata +; 31: *B2 Populus tremula (+); 32: ju Quercus petraea 1, ju Pinus sylvestris +.
Aufnahmeorte: Berge, Borsum, Nordhorn-Brandlecht, Dalum, Dörgen, NSG Dreiberge n Aschendorf, Ellberger Moor, Fresenburger Moor, Gildehaus, Heede, Hesselte, Hörstel, Hunteburg, Iitenbeck, Ladbergen, Lappenstuhl, Löhne, Oerrel, Rheede, Sassenberg, Ihliener Feld, Vögdener Feld, Weintruper Berge bei Greven.

Stetigkeits- und Übersichtstabelle 1:
 Prunus serotina-Stieleichenwälder,
 Betulo pendulae-Quercetum roboris prunetosum serotinae Pallas 2008 (BQp)

* = trophische Differentialarten

Einheit-Nummer	ste abs	1
Zahl der Aufnahmen	32	32
Assoziations-/Subass.-Name		BQp
Luftfeuchte-kategorie		alle
mittlere Flächengröße (m ²)		539
mittlere Meereshöhe (m NN)		31
mittl. Ges.-Deck. Veget. (%)		93.9
mittl. Artenzahl (mAZ) ges.		26.4
mittl. Zahl Gehölze		7.5
mittl. Zahl Kräuter		11.4
mittl. Zahl Moose		7.4
mAZ Baumschicht		3.5
mAZ Strauchschicht		3.9
mAZ Jungbäume in Str.		0.5
mAZ echte Sträucher in Str.		3.4
mAZ juvenile u. Keimlinge		4.8
mittl. Zahl troph. D-Arten		7.9
mittl. Proz. troph. D-Arten		29.9
mittl. Zahl mes. Maianth.Gr.		1.0
mittl. Zahl trDA trocken.St.		7.4
mittl. Zahl Erlenwaldarten		0.3
mittl. Zahl Hainbuchenbegl.		0.3
westliche Arten pro Aufn.		8.4
westl. Arten in Proz. d. mAZ		31.7
Gesamtartensumme der Aufn.		845
Gesamtartensumme troph. DA		253
westliche Arten Summe		268
mittl. Deck. Baumschicht (%)		71.7
mittl. Deckung B1 (%)		68.9
mittl. Höhe B1 (m)		19.9
mittl. Deckung B2 (%)		6.9
mittl. Höhe B2 (m)		11.8
Stetigkeit/mittl. Deckung(%)	ste	TCV
B1 Quercus robor	32	100 6331
B2 Quercus robor	28	87 472
B1 Quercus robor x petraea	1	3 9
B2 Quercus robor x petraea	2	6 6
*B1 Quercus petraea	1	3 6
*B2 Quercus petraea	1	3 3
B1 Betula pendula	15	46 363
B2 Betula pendula	6	18 25
B1 Betula pubescens	8	25 59
B2 Betula pubescens	11	34 75
B1 Pinus sylvestris	8	25 53
B2 Pinus sylvestris	1	3 3
*B1 Fagus sylvatica	4	12 28
*B2 Fagus sylvatica	6	18 19
*B1 Alnus glutinosa	2	6 38
B2 Larix spec.	1	3 9
*B2 Picea abies	1	3 3
*B2 Populus tremula	1	3 3
*B1 Prunus serotina	7	21 138
*B2 Prunus serotina	5	15 34
*B1 Sorbus aucuparia	2	6 13
*B2 Sorbus aucuparia	8	25 53
*B1 Ilex aquifolium	1	3 6
*B2 Lonicera periclymenum	2	6 13
*B2 Crataegus monogyna	1	3 3
B2 Rhamnus frangula	1	3 3
*B2 Amelanchier lamarckii	1	3 3

Einheit-Nummer	ste abs	1
Zahl der Aufnahmen	32	32
mittl. Deck. Strauchsch. (%)		64.8
mittl. Höhe Strauchsch. (m)		3.9
mittl. Höhe juv. Hölzer (cm)		43.6
SS Quercus robor	8	25 38
ju Quercus robor	9	28 19
Kl Quercus robor	23	71 61
ju Quercus petraea	1	3 9
SS Betula pubescens	3	9 9
ju Betula pubescens	3	9 4
SS Betula pendula	3	9 9
ju Betula pendula	1	3 1
*SS Fagus sylvatica	1	3 3
ju Fagus sylvatica	4	12 5
Kl Fagus sylvatica	2	6 3
SS Acer pseudoplatanus	1	3 9
ju Acer pseudoplatanus	2	6 3
*SS Prunus avium	1	3 3
ju Prunus avium	1	3 1
ju Populus tremula	3	9 4
ju Fraxinus excelsior	1	3 1
Kl Fraxinus excelsior	1	3 1
ju Pinus sylvestris	1	3 1
*SS Prunus serotina	31	96 5872
ju Prunus serotina	31	96 393
Kl Prunus serotina	6	18 24
*SS Sorbus aucuparia	28	87 344
ju Sorbus aucuparia	31	96 115
Kl Sorbus aucuparia	3	9 4
SS Rhamnus frangula	18	56 219
ju Rhamnus frangula	13	40 16
Kl Rhamnus frangula	1	3 1
SS Sambucus nigra	10	31 81
ju Sambucus nigra	6	18 16
Kl Sambucus nigra	1	3 1
*SS Crataegus monogyna	5	15 22
ju Crataegus monogyna	1	3 1
*SS Lonicera periclymenum	5	15 22
*SS Ilex aquifolium	2	6 6
ju Ilex aquifolium	12	37 39
*SS Amelanchier lamarckii	2	6 6
ju Amelanchier lamarckii	6	18 8
*SS Corylus avellana	2	6 6
ju Corylus avellana	1	3 1
Kl Corylus avellana	2	6 3
*SS Ribes rubrum	1	3 3
ju Ribes rubrum	1	3 1
SS Sambucus racemosa	1	3 3
SS Malus domestica	1	3 9
*SS Prunus spinosa	1	3 3
*SS Evonymus europaeus	1	3 3
ju Ribes uva-crispa	5	15 6
ju Philadelphus coronarius	1	3 1
ju Prunus padus	1	3 1
mittl. Deckung Krautsch. (%)		10.1
mittl. Höhe Krautsch. (cm)		37.5
Avenella flexuosa	23	71 136
Carex pilulifera	9	28 19
*Melampyrum pratense	1	3 1
*Vaccinium myrtillus	5	15 23
*Trientalis europaea	2	6 11
*Maianthemum bifolium	1	3 6

Einheit-Nummer	ste abs	1
Zahl der Aufnahmen	32	32
*Lonicera periclymenum	23	71 188
*Holcus mollis	23	71 78
Dryopteris carthusiana	22	68 68
Dryopteris dilatata	15	46 59
Corydalis claviculata	12	37 31
Polypodium vulgare	7	21 14
*Galium saxatile	4	12 5
*Pteridium aquilinum	1	3 1
*Teucrium scorodonia	1	3 1
*Polygonatum multiflorum	11	34 27
*Moehringia trinervia	8	25 15
*Hedera helix	5	15 14
*Convallaria majalis	2	6 48
*Dryopteris filix-mas	2	6 3
*Luzula albida	1	3 1
Rubus gratus	20	62 49
Rubus plicatus	15	46 19
Rubus frutic. agg. indet.	10	31 13
Rubus idaeus	6	18 8
Rubus silvaticus	4	12 13
Rubus flexuosus	4	12 21
Rubus pyramidalis	4	12 59
Rubus corylifolius agg.	4	12 21
Rubus adpersus	2	6 3
Rubus sprengelii	1	3 1
Rubus amisiensis	1	3 1
Rubus vigorosus	1	3 1
Agrostis vinealis	7	21 22
Festuca tenuifolia	5	15 6
Carex arenaria	3	9 12
Rumex acetosella	3	9 4
*Luzula campestris	1	3 1
Nardus stricta	1	3 9
*Danthonia decumbens	1	3 1
*Agrostis capillaris	16	50 44
*Luzula multiflora	5	15 6
*Anthoxanthum odoratum	3	9 9
*Poa pratensis	3	9 4
*Epipactis helleborine	2	6 3
*Festuca rubra	2	6 3
*Hieracium laevigatum	2	6 3
*Calamagrostis epigeios	1	3 1
*Dactylis glomerata	1	3 1
Molinia coerulea	9	28 44
Carex nigra	3	9 4
Carex leporina	2	6 3
Agrostis canina	1	3 1
*Solanum dulcamara	3	9 4
*Juncus effusus	2	6 3
*Deschampsia caespitosa	1	3 1
*Calamagrostis canescens	1	3 1
*Lysimachia vulgaris	1	3 1

Einheit-Nummer	ste abs	1
Zahl der Aufnahmen	32	32
Holcus lanatus	7	21 9
Galeopsis spec.	6	18 8
Epilobium angustifolium	5	15 14
Stellaria media	3	9 4
Urtica dioica	3	9 4
Senecio sylvaticus	2	6 3
Galium aparine	2	6 3
Polygonum convolvulus	2	6 3
Polygonum dumetorum	1	3 1
Lamium galeobd. ssp. arg.	1	3 1
Poa trivialis	1	3 1
Galeopsis bifida	1	3 1
Senecio viscosus	1	3 1
Geranium robertianum	1	3 1
Reynoutria japonica	1	3 1
Melandrium rubrum	1	3 1
Impatiens parviflora	1	3 1
mittl. Deckung Moosch. (%)		1.5
mittl. Höhe Moosch. (cm)		3.2
Hypnum cupressiforme	32	100 43
Pohlia nutans	18	56 11
Polytrichum formosum	15	46 29
Dicranum scoparium	11	34 9
Plagiothecium curvif./laet.	24	75 33
Lophocolea heterophylla	23	71 17
Aulacomnium androgynum	16	50 15
Leucobryum glaucum	5	15 6
Campylopus pyriformis	2	6 1
Sharpiella seligeri	2	6 1
Dicranoweisia cirrata	1	3 1
Pleurozium schreberi	1	3 1
Dicranum montanum	1	3 1
Campylopus flexuosus	1	3 1
Campylopus introflexus	1	3 1
Tetraphis pellucida	1	3 1
Dicranella heteromalla	24	75 15
Mnium hornum	19	59 19
*Isopterygium elegans	7	22 7
*Atrichum undulatum	6	18 4
Brachythecium rutabulum	10	31 6
*Eurhynchium praelongum	8	25 5
*Rhytidiadelphus squarrosus	3	9 2
Plagiothecium denticulatum	2	6 4
*Scleropodium purum	2	6 1
Eurhynchium striatum	1	3 1
Isothecium myosuroides	1	3 1
Lophocolea bidentata	1	3 1

Nr.	Datum	MTB.QV	Rechtsw.	Hochw.	Ass.	FWB	Höhe	Alter	Qual.
BQp									
A.2	22.10.1989	3914.34	3434330	5764650	BQp	OMü	60	m-alt	**
A.1	12.06.1990	3711.12	3401900	5794900	BQp	OMü	42	alt	**
A.1	10.08.1990	3812.31	3409010	5778840	BQp	OMü	47	alt	**
A.2	14.08.1990	3711.11	3400460	5795770	BQp	EH	42	alt	**
A.1	21.09.1990	2909.23	2586910	5880500	BQp	LM	5	alt	***
A.2	21.09.1990	2909.23	2586940	5880370	BQp	LM	3	alt	***
A.1	27.09.1990	2909.24	2588980	5882310	BQp	LM	3	alt	**
A.2	27.09.1990	2909.24	2588980	5882220	BQp	LM	4	alt	**
A.5	27.09.1990	2909.24	2589170	5882080	BQp	LM	4	m	**
A.1	28.05.1991	3514.23	3438380	5813280	BQp	EH	44	m-alt	***
A.6	02.06.1991	3409.14	2584380	5827440	BQp	EH	20	m-alt	***
A.1	06.06.1991	3514.34	3436260	5809380	BQp	EH	48	m-alt	**
A.4	27.06.1991	3514.23	3438380	5813520	BQp	EH	44	alt	***
A.4	21.07.1991	3109.24	2588680	5860720	BQp	LM	8	m	**
A.10	21.07.1991	3109.22	2587290	5861180	BQp	LM	8	m-alt	***
A.2	06.08.1991	3510.33	2592840	5810030	BQp	EH	33	j-m	**
A.4	06.08.1991	3510.31	2591460	5812750	BQp	EH	29	alt	**
A.3	09.08.1991	3509.14	2582310	5813610	BQp	EH	32	alt	***
A.5	09.08.1991	3509.14	2582400	5813650	BQp	EH	32	alt	***
A.1	25.08.1991	3515.32	3446220	5810410	BQp	EH	44	m	**
A.9	27.08.1991	3406.44	2555480	5818860	BQp	EH	46	alt	****
A.5	05.09.1991	3315.21	3450770	5839490	BQp	EH	51	m	**
A.6	21.09.1991	3026.24	3575920	5869820	BQp	HH	70	alt	****
A.2	10.10.1992	2909.41	2585310	5878790	BQp	LM	15	m-alt	***
A.3	10.10.1992	2909.44	2587950	5875660	BQp	LM	4	m	**
A.3	11.10.1992	3312.32	3415000	5833210	BQp	EH	42	m	***
A.2	13.10.1992	3513.24	3429720	5814630	BQp	EH	41	alt	***
A.1	18.10.1992	3310.12	2593450	5841100	BQp	EH	20	alt	***
A.2	28.10.1992	3708.21	2574480	5794230	BQp	WMü	37	alt	***
A.3	28.10.1992	3708.21	2574700	5794600	BQp	WMü	38	alt	**
A.2	04.11.1992	3811.43	3403730	5776190	BQp	OMü	40	m-alt	***
A.1	10.11.1992	3608.12	2572960	5805950	BQp	EH	26	m-alt	***

Naturschutzfachliche Bedeutung und Biodiversität kulturhistorischer Wälder und Hudelandschaften in Nordwestdeutschland

Richard Pott & Joachim Hüppe, Hannover

Unserem Freund und Kollegen Fred Daniëls mit allen guten Wünschen zum Geburtstag und herzlichem Dank für das jahrzehntelange Zusammenwirken. Ad multos annos!

Abstract. Originally a mainly closed woodland cover could be found in Central Europe; in prehistoric times and in the Middle Ages, this was being changed by man into a mosaic of highly varying, half-natural and half-open vegetation structures, like meadows, hedges, shrubs, heathlands interspersed with juniper and a large number of different woodland types. The increase in structural variety also led to a distinct enrichment of flora and vegetation. Today, these forests are of extraordinary importance as biological reservation landscapes; they serve as refugees for numerous plant and animal species and for a high level of biodiversity. In our landscape, some witnesses of the old utilization forms can still be found; however, since their number is continually decreasing, it can be foreseen when they will have disappeared too. The exemplary protection and preservation of these last witnesses is therefore to be recommended, using all possibilities of and all the knowledge gathered in the fields of landscape and forest planning. There are new tools: The new European Directive 92/43/EEC the Fauna – Flora – Habitat (FFH) – Guideline from 1992 is nowadays transformed to national environmental laws, like the 92/43/EEC – Guideline to the German “Umweltschadensgesetz” from 14. November 2007. Corresponding programs have to be developed by an ecological management, under the guidance of qualified ecologists.

Key words: Ancient woodland, community diversity, species diversity, woodland structures, FFH – European Directive 2007

1 Einleitung

Schon immer wurde auf die besondere Rolle der Altwälder, vor allem der alten Bannwälder mit ihren mehrhundertjährigen Baumbeständen und alten Waldböden hinsichtlich ihres Naturschutzwertes und ihrer Biodiversität im Vergleich zu modernen Forsten oder jüngeren Waldbeständen hingewiesen (s. u. a. WEHAGE 1930; HESMER & SCHROEDER 1963; DIETERICH et al. 1970; FALINSKI 1986; ELLENBERG 1986; HERMY 1989; HERMY & STIEPERAERE 1981; PETERKEN & GAME 1981, 1984; BRUNET 1992; KORPEL 1995; HAUCK 1995; WULF 1997 sowie POTT & HÜPPE 2007). Der Begriff “**Ancient Woodland**“ für Waldparzellen mit einer nachweislichen Bestockungskontinuität seit dem Stichjahr 1600 wird für die Altwälder heute international benutzt. Damit sind sie als kulturhistorische Wälder definiert. Diese sind also über einen Zeitraum von mehr als 400 Jahren ununterbrochen mit Wald bestückt, weisen demzufolge alte, tiefgründige Waldböden mit entsprechender Vegetation auf und unterscheiden sich da-

durch von den jüngeren Forsten und Waldpflanzungen, die man als **”Recent Woodland“** bezeichnet. Viele charakteristische Waldpflanzen – vor allem waldbewohnende Gräser, Farne und charakteristische Buchenwald-Arten, wie auch Moose, Pilze und Flechten – besitzen in Nordwestdeutschland typische Reliktstandorte in diesen Altwäldern.

2 Walderhaltende Maßnahmen als Grundlage für die heutige Existenz naturnaher Altwälder

Niederwaldwirtschaft, Waldhude und Schneitelbetrieb sind in Mitteleuropa traditionelle, heute jedoch meist vergangene Betriebsformen in den Wäldern ehemaliger Allmendgebiete, d. h. der Gemeinen Marken. Sie hatten großflächige Öffnungen ehemals geschlossener Waldlandschaften zur Folge mit allen Konsequenzen wie Degradation, Bodenzerstörung und Erosion. Eine allgemeine Wende in der Bewirtschaftung der Wälder wurde in Mitteleuropa durch die Markenteilung bewirkt, die im wesentlichen in der letzten Hälfte des 18. Jahrhunderts begann, sich aber gebietsweise bis in das 19. Jahrhundert erstreckte. Diese Allmendteilungen bedeuteten gleichzeitig den Beginn mehr oder weniger geregelter Wald- und Forstwirtschaft, so dass auf die Phase der **Waldverwüstungszeit** die Phase der **Waldbauzeit** folgte.

Es gab aber auch schon vor der Markenteilung an vielen Stellen sogenannte **”privative Gehölze“**, die von den **”cumulativen Gehölzen“** der Gemeinen Mark unterschieden wurden. Die Privativgehölze waren größtenteils Besitz der Landesherrn, des Adels oder der kirchlichen Institutionen. Sie wurden, was ihre Privatisierung betrifft, entweder aus Marken-Verfassungsstrukturen überführt oder aus der Gemeinen Mark ausgesondert (Sundern, Tiergärten), bzw. lagen von vornherein auf angestammtem Privatbesitz. Die Cumulativgehölze dagegen sind alte Waldflächen auf Markengrund, die in der Regel einer geschlossenen Gesellschaft von Berechtigten gehörten und an denen die jeweiligen Landesherrn einen Anteil hatten. Zwischen den beiden Grundformen, der Gemeinen Mark auf der einen und dem Privativgehölz auf der anderen Seite, bestanden alle denkbaren Übergänge.

Oft kann man die ehemaligen Besitzverhältnisse bereits am Namen des Waldes erkennen: Bezeichnungen wie "Klosterholz", "Paterholz", "Papenbusch", "Nonnenbusch", "Reichswald", "Königsforst" und "Herrenholz" weisen unmissverständlich auf die früheren Besitzverhältnisse hin. Der Name "Tiergarten" zeigt, dass die betreffende Waldung dem Landesherrn oder anderen Adligen als Jagdrevier diente. Die Jagdwälder waren in der Regel eingefriedet und somit vor der für die Degradation der Allmendwälder besonders bedeutsamen Waldweide geschützt. Sie gehören daher heute zu den artenreichsten Waldstandorten (DINTER 1991; POTT 1981, 1985, 1988, 1994, 1999). Alte Wälder stellen häufig auch die **”Sundern“** dar, denn diese wurden, wie der Name sagt, bereits früh von den Adligen aus der allgemeinen Mark ausgesondert und zu Privatbesitz erklärt. Es handelt sich bei ihnen also ebenfalls um **”Herrschaftswälder“**.

Im allgemeinen waren die Waldverwüstungen aber so verheerend, dass sich schon im Spätmittelalter zahlreiche Institutionen oder die jeweiligen Landesherrn genötigt sahen, in einigen Allmendbezirken ihres Herrschaftsbereiches alle Nutzungsbefugnisse an sich zu ziehen und neben ihrem Privatbesitz umfangreiche Flächen mit Bannvorschriften zu

belegen, denen nicht selten jagdliche Interessen zugrunde lagen. Auf diese Weise konnte die Extensivnutzung in gemäßigte Bahnen gelenkt und die drohende Devastierung der betreffenden Wälder und Landstriche verhindert werden.

Zu solchen **Bannwäldern** gehörten z. B. im waldarmen Norddeutschland der Bentheimer Wald, der Neuenburger Wald bei Varel in Oldenburg, der Hasbruch bei Delmenhorst und das Gebiet Baumweg nordöstlich Cloppenburg (Abb. 1 – 5) wie auch die ausgedehnten Waldungen im Nationalpark Müritz und im Biosphärenreservat Schorfheide/Chorin in Brandenburg (s. KNAPP & JESCHKE 1991; KNAPP 1992). Ähnliche und vergleichbare besitzrechtliche Überführungen und Einschränkungen markengenossenschaftlicher Nutzungsrechte zu Bannwäldern sind für alle Regionen Mitteleuropas vielfach beschrieben und dokumentiert worden (u. a. HESMER & SCHRÖDER 1963; PETERKEN 1981; POTT & BURRICHTER 1983; PRUSA 1985; BURSCHEL & HUSS 1987; MAKER et al. 1987; MANTEL 1990; POTT & Hüppe 1991; POTT 1993, 1996, 1998, 2005; LEIBUNDGUT 1993; HÄRDITL 1995; HÄRDITL et al. 2004).



Abb. 1: Die Laubwaldreste im „Tinner Loh“ nördlich von Meppen im Emsland erklären noch heute in besonderem Maße die Funktion und Bedeutung des Waldes in der Vergangenheit. Das Wort „Loh“ bzw. die Wortendung „-loh“ bezeichnen im ursprünglichen Sinne einen lichten Wald oder einen mit Holz bestandenen Weideplatz. Dieser alte Hudewald unterstand bis zur Markenteilung im Jahre 1835 als Cumulativgehölz nutzungsrechtlich der benachbarten Markengemeinde Tinnen. Zur Sicherung der Waldweide und der Holznutzung blieben Waldreste mit Mast- und Schneitelbuchen seitdem erhalten.

Fig. 1: The relic deciduous forest „Tinner Loh“ northwards Meppen in the Emsland-district demonstrates up to now especially the function and importance of the ancient forests in the past. The term „loh“ resp. the suffix „loh“ describe originally open pasture woodlands or a wooded pastureland. This former „Hudewald“ (sensu POTT 1998) has been supervised up to the division of commonland in the year 1835 as „cumulativ-woodland“ of the neighbouring municipality of Tinnen. For the guarantee of grazing of domestic animals in forests (Waldhude) and the use of timber those relic forests remained up to now with their specific pollarded mast-bearing beeches.



Abb. 2: Bestandsaufbau und Struktur eines für Hude- und Schneitelwirtschaft genutzten Bannwaldes werden noch heute erkennbar an den überragenden Masteichen, den darunter angeordneten, kandelaberförmig wachsenden Schneitel-Hainbuchen, der ausgeprägten Strauchschicht von verbissresistentem *Ilex aquifolium* sowie den teilweise offen gehaltenen und mit Gräsern und lichtbedürftigen Pflanzen bestückten Waldboden im Bentheimer Wald. Weidenutzung, Laubheugewinnung und Mastzeugung endeten hier gleichzeitig im Jahre 1888.

Fig. 2: Stand composition and general structure of a hunting forest reserve: the highest mast oaks tower above the forest aspect, the inferior tree stratum mainly consists of old pollarded hornbeams, which were subject to lopping (in order to obtain leaf hay) or simply used to gain pollard. The shrublayer is dominated by browsing-resistant *Ilex aquifolium* as well as open forest ground with grasses and other heliophytic plants in the Bentheim-Forest. Grazing, pollarding and mast-production ended simultaneously in the year 1888.

In den Privatwäldern stand gewöhnlich jegliche Nutzung allein dem Einzelbesitzer zu, aber die allgemeine Beweidung war mit bestimmten Einschränkungen in vielen Fällen üblich. Schon mit Beginn des 12. bis Anfang des 13. Jahrhunderts übernahmen zahlreiche Landesherren die Nutzungsbefugnis aller ehemaligen Markenwälder ihres Herrschaftsbereiches und belegten große Gebiete mit dem **Jagd-** oder **Wildbann**, dem **Rode-** und **Baubann** – also dem Verbot, unkontrolliert Eichen zu schlagen – sowie dem **Mastbann**. Diese Einschränkungen waren bis in die Neuzeit hinein besonders dort sehr streng, wo es vorrangig um die jagdlichen Interessen der einzelnen Landesherren ging, daher existieren in solchen Gebieten – ohne die schädliche Waldweide – sogar noch heute naturnahe Hochwälder als Zufluchtstätten des Großwildes.

Allmähliche damalige besitzrechtliche Überführungen geeigneter Waldparzellen von den markenartigen Verfassungen des Mittelalters zu Bannwäldern gingen oftmals mit starken Einschränkungen der ehemaligen markengenossenschaftlichen Nutzungsrechte einher, und das war letztlich die Voraussetzung dafür, dass zahlreiche Waldflächen zwar extensiv genutzt, aber nicht total übernutzt wurden. So spielten bei den nutzungsbedingten Unterschieden die jeweiligen Markenverfassungen eine ausschlaggebende Rolle. Waldmarken mit landesherrlichen Anteilsrechten waren in jener Zeit meist aus jagdlichen Gründen auf Schonung und Erhaltung des Baumbestandes ausgerichtet, während in den Gemeinen Marken mit ihren mehr oder minder offenen Hutungen der extensiven Weidewirtschaft mehr Bedeutung zugemessen wurde als dem Fortbestand des Waldes. Die Marken unterlagen nämlich zahlreichen, oft einschneidenden Nutzungen und waren daher zum Ende der Markenwirtschaft vor allem in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts entweder völlig entwaldet oder aber trugen oft nur noch lockere Buschwälder, wie uns dies die Abb. 3 noch immer verdeutlicht.



Abb. 3: Bizarr verformte Hudebuchen, Schneitel-Hainbuchen und Eichen bezeugen noch heute die ehemalige markenrechtliche Allmendnutzung im „Baumweg“ bei Ahlhorn, dem Wildbann der Fürstbischöfe von Köln und Münster. Seit 1938 ist dieses Waldstück bereits als Naturschutzgebiet ausgewiesen (Fotoarchiv des LWL-Museums für Naturkunde, Münster).

Fig. 3: Bizarre deformations of relic beeches, pollarded hornbeams and oak trunks in the nature preserve “Baumweg” near Ahlhorn in Oldenburg, the former game preserve of the prince-bishop of Cologne and Muenster. Since 1938 this woodland is protected as a nature-serve area (foto-archiv of the LWL-Museum of Natural History, Muenster).



Abb. 4: Von Weidevieh aufgelichteter Wald mit Trifrasen, Gebüschinseln und Waldresten als „Parklandschaft“ im Borkener Paradies im Emstal bei Meppen im Jahre 1980.

Fig. 4: Park lands which developed due to wood-pasture with zonally arranged vegetation complexes, consisting of pastures, shrubs, and woodlands in the “Borkener Paradies”, in the Ems-valley near Meppen in the year 1980.

Bannverordnungen galten beispielsweise für die Schonung von Eichen und Buchen zur Mastnutzung oder auch zur Bauholzgewinnung (vor allem Eichen), die bereits im Mittelalter einsetzte. Diese für die Mast wichtigen Waldbestände waren vielfach derart übernutzt, dass als letzte Reste des Waldes schließlich nur noch überalterte Eichen- oder Buchenhochstämme aus veralteten Buschbeständen herausragten, mit deren natürlichem Abgang dann allerdings auch das Ende des Waldes gekommen war.

Daher unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Nutzungsgeschichte diejenigen Wälder, die vom Mittelalter bis zum Beginn der Neuzeit im Besitz des jeweiligen Landesherrn, anderer Adelliger oder von Klöstern waren, oft deutlich von denjenigen, die vom Siedlungsbeginn bis ins 18. Jahrhundert hinein zur Allgemeinen Mark gehört haben, d. h. im Besitz der Gesamtheit der Bauern einer Bauernschaft oder eines Dorfes standen.

In ihrem strukturellen Aufbau zeigen vor allem die beweideten **Bannwälder** heute noch auffällige Gemeinsamkeiten, die mit ihrer viehwirtschaftlichen Produktion in engem Zusammenhang stehen: Die höchsten Mastbäume überragen im Waldespekt; eine unterständige Baumschicht besteht vorwiegend aus alten Kopfhainbuchen, die der Kopfschneitelung für die Laubheugewinnung oder auch einfach der Kopfholznutzung unterlagen. Diese Form der Waldnutzung hatte verschiedene Vorteile, denn derselbe Waldbestand konnte sowohl als Hude- wie auch als Schneitelwald genutzt werden, da die Gertenaustriebe bei den üblichen Schneitelhöhen von 2 bis 2,50 Meter nicht mehr durch

Viehverbiss gefährdet wurden. Eine mehrjährige Beweidungsschonfrist war daher unnötig, und der Hudewald war gleichzeitig in drei Etagen unterschiedlich zu nutzen: Unten am Boden als Weide, in Übermannshöhe als Laubheuproduzent und ganz oben als Mastproduzent. Diese kombinierte Wirtschaftsform ist mit dem modernen Mähweidebetrieb vergleichbar; ihre verschiedene Nutzung vollzog sich allerdings nicht im zeitlichen Wechsel, sondern in verschiedenen Ebenen, wie dies die Abb. 2 und Tab. 1 aus dem Bentheimer Wald noch immer verdeutlichen.



Abb. 5: Das bäuerliche Hudewaldgebiet „Brögbern“ nordwestlich von Lingen besitzt mit waldartig geschlossenen Buchen-Eichen-Hudewaldparzellen, ausgedehnten Gebüschmänteln und Borstgrastriften eine abwechslungsreiche Kulisse von hoher Struktur-, Biotop- und Artenvielfalt.

Fig. 5: The rural pasture-woodland “Brögbern” northwest Lingen demonstrates the patterns and processes of Hudewald-communities with more or less closed beech-oak-woodland-islands, with enlarged zonally arranged vegetation complexes as grassland, tall-herb fringes, shrub and *Nardus-stricta*-pastureland. This creates a varied scenery of high diversity in structure, biotopes and species.

Häufig wurden solche Bannwälder auch in Grenzregionen belassen; sie waren gewissermaßen große natürliche Pufferzonen zwischen Territorialinteressen: der Hasbruch und der Neuenburger Urwald liegen in den Grenzmarken des ehemaligen Großherzogtums Oldenburg zu seinen Nachbarn; der Bentheimer Wald markiert die Grenzlage zwischen den Bentheimer Fürsten und den Münsteraner Bischöfen; der Sachsenwald liegt auf der holsteinisch-hannoverschen Grenze; der Bialowiecza-Wald in Polen liegt im Grenzgebiet zu Weißrussland usw.

Vielfach waren es auch unzugängliche und für eine Landwirtschaft nach Rodung untaugliche Waldgebiete; oft gehören sie zum Gesellschaftskomplex der feuchten Eichen-Hainbuchen-Wälder vom Typ des *Stellario-Carpinetum* (pflanzensoziologische Bezeichnung nach POTT 1995). Diese Wälder konnten auch wegen ihrer staunassen und vergleyten Lehmböden erst vergleichsweise spät – im Mittelalter – dauerhaft in Kultur genommen werden. Sie haben sich außerdem durch ihre hohe Regenerationskraft mittlerweile sehr schnell nach Ablösung der extensiven Wald- und Holznutzungen von den ehemaligen Schäden erholt und inzwischen zwar nicht das Bild natürlicher, sondern nur überformter Wälder angenommen (Abb. 2 u. 3).

Tab. 1: Strukturunterschiede im Bentheimer Wald (aus POTT & BURRICHTER 1983)

Tab. 1: Structural differences in the "Bentheimer Wald" (taken from POTT & BURRICHTER 1983).

Wirtschaftshochwald	Ehemaliger Hude- und Schneitelwald, Altwald
Gleichaltriger und gleichmäßiger Bestandsaufbau	Verschiedenaltriger und ungleichmäßiger Bestandsaufbau (Wechsel von Lichtungen und schattigen Partien)
Gering ausgebildete Strauchschicht	Ausgeprägte und unregelmäßig verteilte Strauchschicht
Wenig bewehrte Sträucher	Überwiegend bewehrte Sträucher von faziesbildendem <i>Ilex aquifolium</i>
Relativ gleichmäßig verteilte Krautflora	Unregelmäßig verteilte Krautflora mit stark unterschiedlichen Deckungsgraden

3 Naturschutzfachliche Bedeutung und Biodiversität naturnaher Altwälder

Wie POTT & HÜPPE (1991, 1994) sowie POTT (1993, 1996, 2005) ausführlich schildern, kann das geobotanische Studium naturnaher Altwälder Grundlagenwissen liefern für vegetationsgeschichtliche, pflanzensoziologisch-systematische, synökologische und umweltbezogene Fragestellungen. Gleichzeitig bilden die Altwälder aus landschaftsökologisch-geographischer Sicht Musterbeispiele für unterschiedliche Typen der historischen Landschaft, denn die Pflanzendecke zeigt noch heute überall die Zeugnisse und Spuren früherer Nutzung. Man kann sogar so weit gehen, wirtschaftsspezifische Vegetationseinheiten früherer Epochen zu rekonstruieren und die aktuelle Vegetation danach zu interpretieren. Die heutigen Landschaften, ihre Vegetation und insbesondere auch die Waldbestände besitzen eine durch ihre ehemalige Nutzungsgeschichte bedingte Individualität.

Die halboffenen, stark dynamischen Hudelandschaften mit ihren offenen Triften, mit buschigen oder parkartigen Strichen und gelockerten Baumbeständen sowie die Hude- und Bannwälder als eigentliche Restwälder sind als traditionell genutzte Flächen in der heutigen Kulturlandschaft bedeutsam als biologische Reservatlandschaften mit hoher Biodiversität. Das zeigen unter vegetationskundlich-floristischem Aspekt die Arbeiten von BURRICHTER et al. (1980) sowie von POTT & HÜPPE (1991).

3.1 Biozöologische Aspekte

Aufbauend auf den vegetationskundlichen Daten von POTT & HÜPPE (1991) beschäftigten sich vorwiegend biozöologisch orientierte Studien aus der Osnabrücker Arbeitsgruppe (ASSMANN & KRATOCHWIL 1995 und KRATOCHWIL 1999) mit den Hudelandschaften. Viele grundsätzliche Fragestellungen und Zielsetzungen biozöotischer Forschung sind in einem aktuellen Lehrbuch von KRATOCHWIL & SCHWABE (2001) zusammengestellt.

Aus diesen Studien sollen wegen ihrer besonderen wissenschaftlichen Bedeutung für den Erhalt dieser Lebensräume mit ihrer hohen biologischen Diversität die wichtigsten Aspekte im folgenden wiedergegeben werden. Eindrucksvoll sind in diesem Zusammenhang auch die Ergebnisse der Untersuchungen von ASSMANN (1991) sowie von ASSMANN et al. (1993) zu den Coleopteren-Zönosen unterschiedlicher Hudewaldbiotope. Der Einfluss historischer Prozesse auf das heutige Artengefüge der Coleopteren, die Populationsstruktur und die geographische Differenzierung von Reliktarten stehen dabei im Vordergrund der Betrachtungen. Ähnliche Bedeutungen der Altwälder für die Biodiversität sehen SCHAEFER (1999), SCHWABE (1999) und MATTES (1999) hinsichtlich der Fauna, der Flora und der Vegetation in verschiedenen Laub- und Nadelholzwäldern Mitteleuropas. Die mittelalterlichen Hudelandschaften des Emslandes, wie sie von POTT & HÜPPE (1991) zusammenfassend dokumentiert sind, weisen ferner eine Reihe von besonderen Teillebensräumen auf, die in der umgebenden heutigen Kulturlandschaft fast ausnahmslos verschwunden sind. Zu diesen Habitattypen gehören Tot- und Altholzbestände, die von vielen Xylobionten bewohnt werden (Abb. 6). Da die meisten Arten dieser Lebensform differenzierte Ansprüche an ihren Entwicklungsort stellen (z. B. günstige Exposition oder Rindenverletzung an Bäumen), sind unterschiedliche Synusien bei den vielgestaltigen Wuchsformen der Mast- und Solitär bäume zu erwarten. In den biozöologischen Untersuchungen sind bereits eine Reihe stark gefährdeter Arten für diese Hudewälder nachgewiesen, von denen hier nur *Colydium elongatum*, *Harpalus neglectus* und *Harpalus seripes* oder *Elaphrus aureus* erwähnt sein sollen.

Reliktäre silvicole Tierarten sind für die großen Bannwälder (z. B. Tinner Loh, Baumweg, Bentheimer Wald, Hasbruch, Neuenburger Urwald) charakteristisch. Hierzu gehören beispielsweise *Carabus glabratus*, *Carabus auronitens*, *Carabus problematicus*, *Carabus violaceus* (HOCKMANN et al. 1992 sowie ASSMANN 1991), die Laufkäfer *Pterostichus metallicus*, *Abax ovalis*, *A. parallelus* und auch der Feuersalamander (*Salamandra salamandra*, FELDMANN 1981). Diese Arten gelten aber nur regional als Zeigerorganismen! Besonders erwähnenswert sind totholzbewohnende Käfer, wie z. B. die Scarabäusart *Osmoderma eremitica*, der Eremit, und der Hirschkäfer (*Lucanus cervus*), die noch in größeren Populationen in solchen Altwäldern vereinzelt vorkommen

(Abb. 7). Die Vielzahl an Kleinhabitaten der alten, teilweise morschen Hudeebäume ist Voraussetzung für den Artenreichtum der holzbewohnenden Tierarten. Eine Analyse von Käfergilden in alten Eichen zeigt nach KRATOCHWIL & SCHWABE (2001) folgende Nutzungsansprüche und eine entsprechende Ressourcenverteilung:

- Blattfresser, z. B. der Eichenspringrüssler *Rhynchaenus quercus* (*Curculionidae*, Rüsselkäfer),
- Saftlecker im Bereich der Rinde, z. B. *Glischrochilus* (*Nitidulidae*, Glanzkäfer), auch in den Zerfallsstadien des Kambiums,
- Rinden-/Holzfresser, insbesondere Bast-, Pilzfresser, z.B. *Xyloterus domesticus* (*Scolytidae*, Borkenkäfer),
- Holzfresser, insbesondere an Borken-freien Stellen, Pilzfresser, z. B. *Lymexylon navale* (*Lymexilidae*, Werftkäfer),
- Holzfresser an trockenen Stämmen, z.B. *Ptilinus pectinicornis* (*Anobiidae*, Pochkäfer, "Holzwurm"),
- im sich zersetzenden, noch nicht weichen Holz lebend, z.B. Larven verschiedener Bockkäferarten (*Cerambycidae*),
- im morschen, verpilzten Holz, Stachelkäfer (*Mordellidae*),
- Räuber, z.B. in Gangbereichen von Borkenkäfern, *Tachyta nana* (*Carabidae*),
- vor allem im Stadium der Weichzersetzung lebend, Hirschkäferlarven (*Lucanidae*), z. B. *Lucanus cervus* (Adulte: Saftlecker),
- Tierbautenbewohner, z.B. *Dermestes* (*Dermestidae*, Speckkäfer) (Höhlen, Kobel u. a.),
- *Cantharis obscura* (*Cantharidae*, Weichkäfer) (Eichentriebe?, Stockausschläge?),
- Mulmbewohner, z. B. der Pinselkäfer *Trichius fasciatus* (*Scarabaeidae*, Mist- und Laubkäfer) (Larven).

Die seit geraumer Zeit – wahrscheinlich seit den mittelalterlichen Wüstungs- und Waldvernichtungsperioden – voneinander isolierten Populationen solcher waldbewohnenden Arten sind nicht nur in faunistischer Hinsicht, sondern auch in evolutionsbiologischer Hinsicht herausragend. Besonders deutlich tritt dieses Phänomen bei den stenöken, silvicolen Nacktschnecken (*Limax cinereoniger*, *Limax tenellus*) zutage (Abb. 7). Nicht nur die genetische Variabilität, sondern auch Isolationsphänomene dieser stenöken Tierpopulationen können in solchen alten Restwäldern untersucht werden.

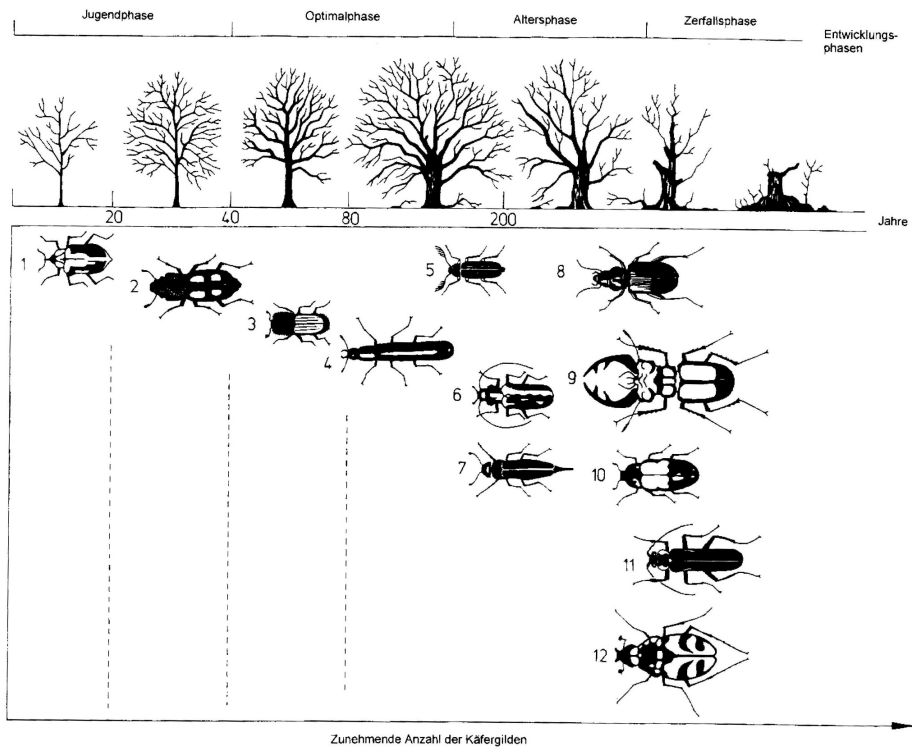


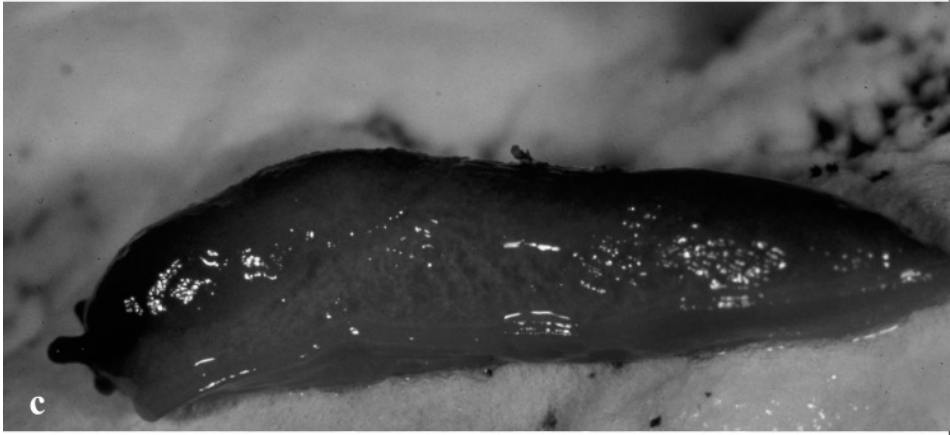
Abb. 6: Vereinfachte Darstellung von Vertretern wichtiger Käfergilden in den Altersstadien einer Eiche (aus KRATOCHWIL & SCHWABE, 2001).

Fig. 6: Simplified picture of representative carabids in different stages of nature of an oak (from KRATOCHWIL & SCHWABE 2001).

[Erläuterungen zur Abbildung auf der folgende Seite]

Abb. 7: Zeigerorganismen für kulturhistorische Wälder: a: *Lucanus cervus*, b: *Carabus auronitens*, c: *Limax tenellus*, d: *Limax cinereoniger* (Fotos: T. Assmann).

Fig. 7: Indicator organisms for ancient forests: a: *Lucanus cervus*, b: *Carabus auronitens*, c: *Limax tenellus*, d: *Limax cinereoniger* (foto: T. Assmann).



3.2 Feinstandörtliche Differenzierung von Hudelandschaften

Ein Landschaftsmosaik unterschiedlichster anthropo-zoogener Vegetationsstadien von Offenland bis hin zu Waldstandorten ist ein Lebensraum von hoher kleinräumlicher Variabilität. Er weist im Vergleich zur ursprünglich geschlossenen Waldlandschaft eine weitaus größere Faunen- und Florenmannigfaltigkeit auf. Das zeigt sich besonders im Vegetationsmosaik von Magerweiden, Sandtrockenrasen, Gebüsch und Waldresten, wie wir sie in den erhaltenen Hudeflächen an der Ems vielerorts noch sehen können (Abb. 4). Dies sind:

- Teile des Hudewaldes mit Spuren altertümlicher Nutzung und Totholzreichtum und Bäume mit Spuren der Kopfschnitelung, sowie Spuren der Astschnitelung,
- Ökotonbereiche mit lockerer Baumbestockung, Schlehengebüsch (*Prunetalia*), Frischsäume (*Calystegietalia*, Zaunwindengesellschaften), Weiderasen vom Typ sehr magerer *Lolio-Cynosuretum*-Weidelgrasweiden,
- Offenlandbereiche auf Flugsand mit Silbergrasfluren vom Typ des *Spergulo-Corynephorum* und Rasen auf tonigerem Substrat, z.B. Grasnelkenfluren aus dem Gesellschaftstyp des *Diantho deltoidis-Armerietum*.

Entsprechend groß ist auch die feinstandörtliche Differenzierung solcher Hudeflächen. So kommt es vor allem zu recht extremen und sich deutlich abstuften Gradientänderungen zahlreicher Standortfaktoren auf engem Raum, die bewirken, dass immer spezialisierte Arten das Vegetationsbild prägen (s. POTT & HÜPPE 1991, 2007). Das erzeugt die vergleichsweise hohe Biodiversität solcher Altwälder und Hudeflächen.

Die Biotopenentwicklung folgt dem Prinzip der "*variety in space*" (hoher Grad des ständigen räumlichen Wechsels der Faktoren-Konstellationen, s. LEEUWEN 1966); somit entstehen Ökosysteme, die sich durch hohe Kontinuität in der Erhaltung des Mosaik-Charakters auszeichnen. Stabilisatoren und systemerhaltende Faktoren sind in diesem Falle nicht die von REMMERT (1985, 1991) für Waldökosysteme postulierten natürlichen Faktoren, sondern gerade die anthropo-zoogenen Einflüsse, zumal sich diese seit dem Neolithikum auf die Vegetationsentwicklung und natürlich auch auf die Tierwelt ausgewirkt haben. Ziel künftiger Forschung muss es deshalb vor allem sein, solche Extensiv-Biozönosen in ihrem Mosaik-Charakter, in ihrer Dynamik mit dem Wechsel von Degradations- und Regenerationskomplexen, in ihrer landschaftsräumlichen Bindung und gesetzmäßig wiederkehrenden Artenkombination und Vergesellschaftung noch intensiver zu erfassen und zu typisieren.

Die in den vergangenen Jahrzehnten durch land- und forstwirtschaftliche Intensivierung erfolgten Landschaftsveränderungen haben ein Überleben sogenannter "extensiver" Lebensgemeinschaften nur noch an wenigen Standorten, beispielsweise in den Hudelandschaften und den Altwäldern, ermöglicht. Somit sind diese zu besonders wichtigen Refugialräumen bedrohter Tier- und Pflanzenarten sowie deren Gemeinschaften geworden. Aber auch in solchen Landschaftstypen blieben Veränderungen nicht aus. So haben während der vergangenen Jahre die Aufgabe tradierter Nutzungsformen sowie intensive Agrar- und Forstwirtschaft auch in Hudegebieten zum sukzessiven Umbau bezeichnender Biozönosen geführt; die bekannten Phänomene der Strukturnivellierung, Eutrophierung und Ruderalisierung sind überall sichtbar. Ein langfristiger Schutz dieser

speziellen halbnatürlichen Lebensräume und Lebensgemeinschaften ist deshalb nur möglich, wenn umfassende Kenntnisse über Phyto- und Zoozöosen in ihrem "biozönotischen Miteinander", d. h. in ihrer funktionalen Verknüpfung vorliegen, und wenn Wirkungsweisen und -mechanismen gegenwärtiger Störgrößen und Stressoren auf die bezeichnenden Zöosen und ihre Einzelglieder bekannt sind (KRATOCHWIL & SCHWABE 2001).

3.3 Waldpflanzen als Indikatoren

Stenöke Waldarten hatten in den weniger intensiv genutzten "**Herrschaftswäldern**" bessere Überlebenschancen als in den Wäldern der Gemeinen Mark (vgl. HESMER & SCHROEDER 1963; EMANUELSSON et al. 1985; POTT & HÜPPE 1991, 2007; WITTIG 1991; SCHAEFER 1999). Solche **Altwälder** sind daher wertvolle Reliktstandorte für stenöke Waldarten und weisen eine entsprechend hohe Biodiversität auf. Charakteristische Waldpflanzen in diesen Bannwäldern sind unter den Blütenpflanzen, deren Areal bis nach Nordwestdeutschland reicht, z. B. *Sanicula europaea*, *Anemone nemorosa*, *Viola reichenbachiana*, *Paris quadrifolia*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Gagea spathacea* und *Stellaria holostea*. Viele dieser Waldpflanzen haben spezielle Ausbreitungsstrategien, über Schnecken bei *Paris quadrifolia* oder mittels Elaiosomen und Ameisen bei den Samen von *Sanicula europaea* und *Viola reichenbachiana*. Von den Waldgräsern sind in diesem Zusammenhang für unser Gebiet besonders *Milium effusum* und *Melica uniflora* zu nennen. Das ist im Grunde genommen nichts Besonderes und wird aus der Entwicklung und der langen, meist moderaten Nutzung dieser alten Waldparzellen auch verständlich. Pollenanalysen aus Kleinstmooren in der Umgebung solcher Wälder und aus Bodenprofilen bezeugen die Einwanderungszeiten und Überdauerungsraten solcher Pflanzen (vgl. u. a. ISENBERG 1979; AABY 1983; O'CONNELL 1986; ELERIE et al. 1993; POTT 1993; POTT & HÜPPE 2001).

Es sind vor allem die Waldpflanzen, die bereits im Atlantikum mit der Ausbreitung der Laubwald-Elemente aus ihren eiszeitlichen Refugialgebieten mit den Edellaubwaldarten wie Eiche, Ulme, Esche, Linde, Erle, usw. weit nach Norden bis an ihre heutigen Arealgrenzen vorgedrungen sind und sich seither an entsprechenden Waldstandorten an Ort und Stelle halten konnten. Im Zuge der nacheiszeitlichen Nordausbreitung der Buche und ihrer Begleiter wurden dann viele der teilweise lichtbedürftigen *Fagetalia*-Arten auf die Eichen-Hainbuchen-Wälder vom Typ des *Stellario-Carpinetum* und andere Feuchtwälder wie Hang- oder Schluchtwälder des *Tilio-Acerion* abgedrängt. Dort haben sie sich an entsprechenden Standorten bis heute gehalten, z. B. *Stellaria holostea*, *Carex sylvatica*, *Paris quadrifolia*, *Viola reichenbachiana*, *Circaea lutetiana*, *Gagea spathacea*, *Sanicula europaea*, *Festuca gigantea* und *Stachys sylvatica* sowie die Moose *Isoetes macrospora* und *Thuidium tamariscinum* oder andere Arten, wie sie schon in den Vegetationstabellen der Bannwälder Hasbruch, Bentheimer Wald, Neuenburger Urwald, Baumweg und Tinner Loh bei POTT & HÜPPE (1991) angeführt sind (Tab. 2, Abb. 8). Die Populationen solcher Waldelemente erreichen an Primärstandorten oft ein Alter von 200 bis 300 Jahren (z. B. *Hepatica nobilis* und *Sanicula europaea*, INGHE & TAMM 1985); ihre Langlebigkeit erklärt ihre Empfindlichkeit gegen Waldvernichtungen und Standortveränderungen.



[Erläuterungen zur Abbildung auf der vorherigen Seite]

Abb. 8: Zeigerpflanzen für kulturhistorische Wälder und alte Zierpflanzen: a: *Gagea spathacea*, b: *Anemone nemorosa*, c: *Eranthis hyemalis* (alte Zierpflanze), d: *Paris quadrifolia*, e: *Festuca altissima*, f: *Vinca minor* als Beispiele für viele weitere Arten, die im Text genannt sind.

Fig. 8: Indicator-species for ancient forests and ancient and ornamental plants: a: *Gagea spathacea*, b: *Anemone nemorosa*, c: *Eranthis hyemalis* (ornamental plant), d: *Paris quadrifolia*, e: *Festuca altissima*, f: *Vinca minor* as examples, mentioned in the text.

Stellenweise konnten sich diese Arten mit Beginn der modernen Forstwirtschaft von hier aus in benachbarte Wälder wieder ausbreiten; nicht selten aber sind sie immer noch auf diese Reliktstandorte oder zumindest deren engere Umgebung beschränkt.

Auffällig reich jedoch sind solche Altwälder an alten Zier- oder Kulturpflanzen, die sich noch heute als "Waldpflanzen" halten können: hierzu zählen insbesondere das mittlere eingebürgerte Immergrün (*Vinca minor*), der kaukasisch-hyrkanische Seltsame Lauch (*Allium paradoxum*), die ebenfalls eingebürgerte, eher kontinentale Gewöhnliche Akelei (*Aquilegia vulgaris*) und der zentralsubmediterrane Winterling (*Eranthis hyemalis*) zu nennen. Hier kommt den naturnahen Altwäldern wiederum die entscheidende Rolle als Refugialgebiet zu. Mitunter werden diese Waldpflanzen sogar als "Indikatoren" für solche alten Wälder bezeichnet (s. HERMY et al. 1993). Solche Definitionen sind natürlich hinsichtlich des Refugialcharakters dieser Arten nicht ganz korrekt; die jeweiligen oft lokalen Vorkommen von Waldpflanzen sind teilweise individuell begründbar, denn die Wälder haben ihre eigene historische Entwicklung mit vielen Gemeinsamkeiten, aber auch Eigenheiten.

Indikatoren für "Historisch alte Wälder" werden diese Arten auch genannt (s. WULF 1997, 2004). Derartige Pleonasmen sollten künftig vermieden werden. Der Begriff "**kulturhistorisch**" für mehrhundertjährige traditionell genutzte, noch erhaltene Waldparzellen und ihre Böden ist wohl angemessener. Das gleiche sollte für die "**Indikatorarten**" und natürlichen Elemente aus Flora und Fauna solcher alten Waldgebiete gelten.

Indikatoren für diese Wälder sind vielmehr die Zeiger der traditionellen Hude- und Schneitelnutzungen, wie das gehäufte Vorkommen verbiss- und trittresistenter Arten (z. B. *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, *Crataegus oxyacantha*, *Rosa canina*, *Ilex aquifolium*) und die durchweg veränderte Struktur dieser Wälder (s. Tab. 1). Das unterscheidet sie auch deutlich von den modernen Wirtschaftswäldern.

Tab. 2: Vergleich der Waldgesellschaften im Neuenburger Urwald 1989 und 2006.

Tab. 2: Comparison of woodland-communities in the "Neuenburger Urwald" 1989 and 2006.

[Erläuterungen zu den Seiten 215 und 216]

- Nr. 1 - 3: Fago-Quercetum (= Periclymeno-Fagetum)
 Nr. 4 - 5: Stellario-Carpinetum stachyetosum
 Nr. 6 - 7: Stellario-Carpinetum stachyetosum, Variante von *Primula elatior*
 Nr. 8 - 9: Galio-odorati Fagetum milietosum (= Milio-Fagetum, = Maianthemo-Fagetum)
 Nr. 11-16: *Fagus sylvatica*-reiches Stellario-Carpinetum nach Drainage

Lfde. Nr.	1989										2006					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Größe der Aufn. Fl. (m²)	490	350	350	300	300	400	400	400	350	300	350	400	400	350	400	450
Baumschicht, Deckung (%)	90	70	85	90	95	95	95	95	90	80	80	90	80	90	95	90
Strauchschicht, Deckung (%)	60	60	70	10	10	10	10	5	10	30	40	60	60	50	50	40
Krautschicht, Deckung (%)	10	15	10	50	70	70	70	75	60	15	50	50	50	30	70	50
<u>Bäume / Sträucher</u>																
<i>Fagus sylvatica</i> B.	5	5	5	+	1	1	+	5	4	4	1	1	2	3	4	4
<i>Fagus sylvatica</i> Str. u. Klg.	+	1	+	.	+	.	.	+	.	+	1	1	+	1	1	1
<i>Quercus robur</i> B.	1	1	1	3	2	3	2	1	2	+	3	2	3	3	1	1
<i>Quercus robur</i> Str. u. Klg.	+	r	+	.	+	.	1	.	.	.	1	+	+	+	+	+
<i>Carpinus betulus</i> B.	.	.	.	5	5	5	5	+	1	+	4	3	3	1	3	2
<i>Carpinus betulus</i> Str. u. Klg.	+	.	.	+	1	+	.	.	.	+	+	1	1	1	+	.
<i>Quercus petraea</i> B.	1	+	+	+	1	.	+	+	+	.
<i>Quercus petraea</i> Str. u. Klg.	.	+	.	.	+
<i>Fraxinus excelsior</i> B. u. Str.	.	.	+	+	1	+	1	+	1
<i>Acer pseudoplatanus</i> B. u. Str.	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+	+
<i>Betula pendula</i> B. u. Str.	.	+	.	.	.	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	+	+	+	.	+	.	+	1	.	+	+	+	1	+	+
<i>Corylus avellana</i>	+	.	1	.	+	+	+	.
<i>Viburnum opulus</i>	+	.	.	+
<u>Sträucher (durch Waldweide geförderte Arten)</u>																
<i>Ilex aquifolium</i>	4	3	3	2	2	2	1	+	2	3	2	1	2	2	2	2
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	.	+	.	1	+	.	.	+	1	+	2	+	2	1	1	+
<i>Rubus idaeus</i>	+	.	+	+	+	.	.	+	+	.	1	.
<i>Crataegus monogyna</i>	+	+	.	.	+	1
<i>Prunus spinosa</i>	+	.	+
<u>Diff.-Arten Fago-Quercetum</u>																
<i>Polytrichum attenuatum</i>	.	+	+	+	+	+
<i>Lonicera periclymenum</i>	+	+	+	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	.	1	.	.	.	+	+
<i>Maianthemum bifolium</i>	+	+	+	.	.	.
<i>Viola riviniana</i>	.	+	+	.	+
<i>Melampyrum pratense</i>	+	.	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	.	+
<u>Diff.-Arten Stellario-Carpinetum stachyetosum</u>																
<i>Stellaria holostea</i>	.	.	.	+	+	1	+	1	.	.	2	1	1	1	1	.
<i>Ranunculus ficaria</i>	.	.	.	+	v	v	+	+	v	.	.	.
<i>Carex sylvatica</i>	.	.	.	+	+	1	+	+	+	.	.
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	.	+	+	1	+	+	+
<i>Circaea lutetiana</i>	.	.	.	2	2	+	1	+	.
<i>Sanicula europea</i>	.	.	.	+	+	+	1	+
<i>Festuca gigantea</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	1

3.4 Vegetationsveränderungen im Neuenburger Wald seit 1989

Im Jahre 1985 wurde der gesamte Neuenburger Urwald zum Landschaftsschutzgebiet erklärt. Zwei Jahre später richteten die Forstbehörden ein Naturwaldreservat von über 55 Hektar Fläche ein, welches auch das ehemalige Naturschutzgebiet "Große Schaar" (s. POTT & HÜPPE 1991) umfasst. Die gesamte Fläche ist heute als FFH-Gebiet für den Naturschutz auf europäischem Niveau ausgewiesen und gemeldet (s. Kap. 4).

Im Jahre 1989 kartierten wir das damalige 48,5 Hektar große Naturschutzgebiet "Große Schaar" im sogenannten "Neuenburger Urwald" oder "Neuenburger Holz" und (POTT & HÜPPE 1991) und führten eine pflanzensoziologische Erfassung durch.

Im Jahre 2006 sichteten wir diese Flächen erneut und dokumentierten mit erneuten pflanzensoziologischen Aufnahmen den Wandel von über 15 Jahren.

In unserer Arbeit von 1991 hatten wir geschrieben: "Die derzeitige Bestandesstruktur der meisten Waldparzellen bietet naturgemäß nicht mehr das Bild eines intakten Hude- und Schneitelwaldes. Etwa 100 Jahre natürliche Eigenentwicklung und die jüngeren kleinen Eingriffe haben sowohl die floristische Struktur als auch das physiognomische Gepräge des Neuenburger Urwaldes verändert. Dennoch haben sich bis heute viele Reliktzeugen der ehemaligen Extensivwirtschaft halten können..."

... Betrachtet man den Habitus der mehrhundertjährigen Eichen (*Quercus robur*), die als mächtige Kolosse stellenweise 25 – 30 m Höhe erreichen, ist zunächst eine große Zahl abgestorbener Seitenäste, Aststümpfe und sekundär mit Rinde überwallter Ansatzstellen zu erkennen, die vielfach als moosbewachsene Wülste hervortreten. Eine erhebliche Anzahl der Eichen ist kernfaul oder schon hohl, und viele Individuen zeigen einen starken Drehwuchs. Epiphytische Moose und Farne sitzen auf den geneigten Ästen, in Astgabeln oder direkt auf den Eichenstämmen (Abb. 9). Besonders auffällig ist der Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare*), der in Moospolstern von *Brachythecium rutabulum* aufkeimt, mit seinen Rhizomen in der rissigen Eichenborke Halt findet und dann im Moossubstrat epiphytisch weiterleben kann. Einen hohen Moos-, Farn- und Flechtenbewuchs bieten auch die zahlreichen Baumruinen, die in sehr großer Zahl als starke Stämme gestürzt sind und heute in unterschiedlichsten Zerfallsphasen und Zersetzungszuständen am Boden modern. Die beiden Orkane im Frühling des Jahres 1990 haben große Schäden durch Windbrüche im Neuenburger Urwald angerichtet; viele Eichen und Hainbuchen wurden zerstört, zahlreiche Buchen mit splitternden Ast- und Stammbrüchen geschädigt. Dabei sind gerade bei den Buchen die Mehrstammformen betroffen, die als ehemalige Büschelpflanzungen mit mehreren Heistern aus einem Pflanzloch aufwachsen und beim Erstarkungswachstum stellenweise einander durchdringen konnten. Solche breit ausladenden, kopflastigen Baumkronen brechen natürlich leicht auseinander und hinterlassen wüste Trümmerhaufen, wie wir sie als totholzreiche Flächen im Westteil des Neuenburger Urwaldes finden. Entsprechendes gilt für die seit mehr als hundert Jahren nicht mehr genutzten armluchterförmigen Schneitelhainbuchen."



Abb. 9: *Oxalis acetosella* wächst epiphytisch auf Moosdecken an der Stammbasis alter Schneitelbäume (linkes Foto). *Polypodium vulgare* und epiphytische Moose auf einer alten Hudeeiche im Neuenburger Urwald (rechtes Foto) sind Beispiele für Kleinstlebensräume und erhöhte Biodiversität in kulturhistorischen Wäldern.

Fig. 9: *Oxalis acetosella* grows epiphytically on the mosses at the trunk bases of old hornbeams (left). *Polypodium vulgare* and epiphytic mosses on an old oak in the "Neuenburger Urwald" (right) are examples for minimal biotopes and enriched biodiversity in ancient forests.

Verhältnisse 1989

Im Neuenburger Urwald ließen sich damals generell drei verschiedene Waldtypen unterscheiden, die miteinander in engen und zum Teil nur schwer differenzierbaren Übergängen und Verflechtungen standen und jeweils durch *Ilex aquifolium*-reichen Unterwuchs, markante Schneitelbäume von *Carpinus betulus*, mächtige Hudeeichen und durch hohen Tothholzanteil gekennzeichnet waren (Tab. 2). Für das Zustandekommen derartig *Ilex*-reicher Vegetationstypen ist gleichrangig neben der menschlichen Einwirkung auch die nordtemperat-atlantisch-westsubatlantische chorologische Stellung mit entsprechender Artenzusammensetzung von entscheidender Bedeutung. Sie verleiht den hiesigen Hudewäldern ihren ausgeprägt ozeanischen Charakter.

Die Waldtypen sind der Buchen-Eichenwald (*Fago-Quercetum*, heute *Periclymeno-Fagetum*) auf anlehmigen Sandböden, der artenreiche Eichen-Hainbuchenwald (*Stellario-Carpinetum stachyetosum* inclusive einer *Primula elatior*-Variante wie ehemals im Hasbruch) auf wasserzügigen bzw. staunassen Gley- und Pseudogley-Braunerden sowie der Flattergras-Buchenwald (*Galio odorati-Fagetum milietosum* = *Milio-Fagetum*, *Oxali-Fagetum* oder heute auch *Maianthemo-Fagetum* genannt, s. POTT 1995).

Diese Typen sind in der Tab. 2 synoptisch dargestellt; dadurch werden die floristischen Ähnlichkeiten vor allem hinsichtlich der Strauch- und Krautarten sehr auffällig.

Der Buchen-Eichenwald und der Flattergras-Buchenwald sind durch die Vorherrschaft von *Fagus sylvatica* gekennzeichnet, die Eichen bleiben hier untergeordnet. Durch den Konkurrenzdruck der Buche werden die Eichen in die Domäne des natürlichen *Stellario-Carpinetum* abgedrängt. Die Eichen-Hainbuchenbestände aus der Zeit vor 1991 zeichneten sich dagegen durch ungewöhnlich hohe Eichenanteile aus, welche wohl allesamt auf anthropogene Förderung von *Quercus robur* zu Lasten von *Fagus sylvatica* zurückzuführen sind. Die Eichen aller Waldtypen fallen sofort durch ihr hohes Alter sowie durch die Mächtigkeit ihres Wuchses gegenüber den anderen Waldbäumen auf. Sie stammen aus der Eichelmast- und Waldhudezeit und haben unter den damals lichtreichen Wuchsbedingungen ihre meist mächtig ausladenden Kronen bilden können.

Es wird in den Vegetationsaufnahmen der verschiedenen Waldtypen weiterhin offensichtlich, dass besonders die Waldweide der vergangenen Jahrhunderte im Gebiet zur Umformierung und quantitativen Veränderung in der Artenzusammensetzung beigetragen hat. Die ehemaligen natürlichen Unterschiede zwischen diesen drei ursprünglich spezifischen Waldgesellschaften sind in der Strauch- und Krautschicht heute nahezu völlig verdeckt. Durch die plenterartig aufgelichtete Bestandesstruktur, den verschiedenartigen Aufbau und die ungleichmäßige Anordnung der einzelnen Baumarten zeigen die ehemals extensiv genutzten Waldflächen aufgrund ihrer unterschiedlichen Belichtungsverhältnisse zur Hauptvegetationszeit derzeit eine sehr unregelmäßig verteilte Krautvegetation. Insbesondere die Verlichtungsstellen sind zudem durch diverse *Rubus*-Arten bedeckt (vgl. auch Tab. 2). In der ausgeprägten und unregelmäßig verteilten Strauchschicht dominiert *Ilex aquifolium* im stellenweise undurchdringlichen Unterholz. Es kommen Individuen der Hülse von bis zu 65 Zentimeter Stammdurchmesser vor mit starken, kräftigen Stämmen, die Höhen von 10 bis 13 Metern haben können. Wo *Ilex* in vollem Lichtgenuss steht, beteiligt er sich sogar an der untersten Baumschicht, zeigt dann auch reichen Fruchtansatz und bei alten Exemplaren eigentümliche Metamorphosen der Blätter. Diese sind im Licht und an den unteren Stammteilen stark gezähnt und bespitzt, wohingegen sie nach der Krone zu einen glatten Blattrand bekommen. Durch die Fähigkeit zur intensiven vegetativen Vermehrung im Waldesschatten durch Bewurzelung und Ausschlag der am Boden liegenden Zweige kommt es zur dichten Bestandesbildung von *Ilex*-Gebüsch und zur Bildung teppichartiger Dickichte (LOHMEYER & BOHN 1973; POTT 1990). Die Hülse wirkt dort, wo sie sich durch Polycormonbildung zwergstrauchartig bis etwa 50 cm hoch flächendeckend ausbreitet, als optimaler Laubfänger. Sie ist in der Lage, durch diese hohen Laubdecken wieder auszutreiben und kann so zahlreiche Konkurrenten in der Krautschicht des Waldes unterdrücken.

Verhältnisse 2006

Heute stellt sich das Vegetationsbild erwartungsgemäß anders dar: Im Jahre 1991 hatten wir bereits formuliert: "Der vitale Buchenaufwuchs im Neuenburger Urwald ist sicherlich durch frühere Grundwasserabsenkungen initiiert, die durch Drainagen in der Nachbarschaft der Wälder oder gar durch Kanalisierung oder Abschnürung des Zeteler Tiefs hervorgerufen sind". Diese Erscheinung hat sich seitdem an manchen Stellen deutlich im zentralen Naturschutzgebiet ausgeweitet: "Schlankschäftige Individuen von

Fagus sylvatica“ kommen deshalb auch fast überall auf und dunkeln die alten Eichen und Hainbuchen aus. Nur im zentralen Teil des Naturschutzgebietes werden einige mächtige Eichen freigehalten, um den Aspekt des mittelalterlichen Hudewaldes zu erhalten“. Dies ist noch heute grundsätzlich so.

Im Vegetationsvergleich der Tab. 2 zeigt sich jedoch, dass die standörtliche Feindifferenzierung der Waldbestände mehr oder weniger verloren gegangen ist, besonders die Buchenanteile haben überall die Hainbuchen zurückgedrängt; auch *Ilex aquifolium* ist an einigen Stellen in seinen Deckungsgraden zurückgegangen – der Schattenwurf der Buchen dürfte dafür verantwortlich sein. Bemerkenswert ist aber immer noch die Dominanz von *Ilex aquifolium* im Halbschatten der Bäume; in manchen Beständen dringt die Stechpalme sogar verstärkt in die untere Baumschicht und kann dabei mehr als 10 Meter erreichen.

Die Variante mit *Primula elatior*, *Geum urbanum* und *Cardamine pratensis* auf feuchten Stellen ist nicht mehr auszumachen; ebenso die Variante mit säurezeigenden Arten wie *Vaccinium myrtillus* und *Lonicera periclymenum*, die wir 1989 noch differenzieren konnten. Die für Eichen-Hainbuchenwälder typischen Wechselfeuchtezeiger (*Circaea lutetiana*, *Athyrium filix-femina*, *Deschampsia cespitosa*) haben nach Stetigkeit oder Deckung abgenommen. Stattdessen bemerken wir “Ruderalisierungseffekte“ mit *Rubus*-Arten und die genannte Zunahme von *Fagus sylvatica* auf Kosten der Eichen- und Hainbuchenbestände (s. Tab. 2, Nr. 11-16). In der Kombination mit nachwachsenden Buchen sind *Quercus* und *Carpinus* nach wie vor bedroht; diese sind vielfach schon abgestorben und künden das Ende der Strukturvielfalt dieses ehemaligen Hude- und Schneitelwaldes an.

Eine nach Anfertigung unseres Manuskriptes veröffentlichte vegetationskundliche und bodenökologische Studie über den Neuenburger Urwald von RÜTHER & PEPLER-LISBACH (2007) bestätigt im wesentlichen unsere Daten und unser Langzeit-Monitoring dieser Waldbestände.

4 FFH-Biotopschutz

Insgesamt wird deutlich, dass – neben dem Arten- und Biotopschutz als vorrangigem Zweck – die derzeitigen Hude- und Triftlandschaften sowie die Reste der erhaltenen alten Extensivwäldungen, vor allem die Bannwälder, Schneitelwälder, Niederwälder und Hecken weitere Schutzkriterien bieten und fordern (s. auch ZACHARIAS & BRANDES 1989, 1990; KNAPP & JESCHKE 1991; KOOP 1991; WOLF & BOHN 1991; ZUKRIGL 1991; POTT 1993, 1996).

Solche Wälder können, wie erwähnt, aus geobotanischer Sicht als Grundlage für vegetationsgeschichtliche, pflanzensoziologisch-systematische, synökologische und umweltbezogene Studien dienen. Gleichzeitig bilden sie aus landschaftsökologisch-geographischer Sicht verschiedene Musterbeispiele für Typen der historischen Landschaften, der Bannwald- und Hudelandschaften sowie der biologischen Reservatlandschaften.

Die alten Waldgebiete, die niemals völlig übernutzt und zerstört worden sind, zeigen oft als sogenannte strukturreiche Dauerwaldinseln das gebietstypische Floren- und Fauneninventar. Allerdings ist dabei eine Mindestflächengröße vorauszusetzen: nach ZACHARIAS & BRANDES (1989, 1990), sowie ZACHARIAS (1993) ist eine Mindestgröße von ca. 500 Hektar für einen naturnahen und strukturreichen Waldbestand optimal. Wiederbesiedlungen von Sekundärwäldern mit gebietstypischen Waldarten dauern gewöhnlich sehr lange; je nach Regenerationskraft der Waldtypen von 350 Jahren (bei vitalen *Carpinion*-Wäldern, s. FALINSKI 1986) bis zu einer Zeitspanne von 600 bis 800 Jahren bei bodensauren *Quercion roboris*-Wäldern (vgl. PETERKEN 1977; RACKHAM 1980).

Viele dieser Altwälder, die seit einigen Jahrzehnten oder länger nicht mehr forstlich bewirtschaftet werden, sind geprägt durch mächtige, teilweise abgestorbene Baumriesen von Eichen, Buchen und Hainbuchen, zum Teil mit dichten Anwüchsen epiphytischer Moose, Flechten, Farne und Blütenpflanzen (Abb. 9). Darauf leben totholzbewohnende Käfer- und Pilzarten, die aus Mangel an entsprechendem Lebensraum europaweit selten geworden sind. Nach der neuen **FFH-(Fauna-Flora-Habitat)-Richtlinie** sind solche Gebiete heute europaweit von besonderer Bedeutung für das gemeinschaftliche Naturerbe (s. POTT 1996, 1997). Begründet wird dies mit dem oftmals hohen Struktur- und Diversitätsreichtum dieser Wälder und der außergewöhnlich hohen Zahl seltener Tier- und Pflanzenarten. Nach den neuesten FFH-Richtlinien sollen gerade solche Altwälder als erhaltenswerte, besondere Schutzgebiete ausgewiesen werden. Das setzt eingehende Bearbeitung und Erfassung dieser selten werdenden historischen Biotoptypen voraus (vgl. auch POTT 1997; STATE FOREST INFO CENTER 2006; STREIT 2007).

Ausgangspunkt für die FFH-Richtlinie (92/43/EWG) der Europäischen Union, welche die europäischen Mitgliedsstaaten jetzt umsetzen müssen, war die Konferenz für Umwelt und Entwicklung der Vereinten Nationen 1992 in Rio de Janeiro. Seinerzeit stimmten die Führungen von rund 180 Staaten der Erde darin überein, dass die globale Biodiversität geschützt werden muss, um die natürlichen Lebensgrundlagen für die zukünftigen Generationen zu erhalten (POTT 2005). Der Startschuss in Deutschland ist am 14. November 2007 gefallen: Mit Rückwirkung zum 30. April 2007 trat das **Umweltschadengesetz** (USchadG) in Kraft, welches auf einem Haftungssystem für Vermeidung und Sanierung von Umweltschäden basiert, um unter anderem die Biodiversität, also die Funktionsfähigkeit der speziellen Lebensräume von Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen künftig sicherzustellen. Es geht dabei nicht nur um den Erhalt bestimmter Arten, sondern vielmehr um den Schutz ihrer Lebensräume. Hierin liegt die moderne Dimension der Haftung von Umweltschäden. Die natürlichen Wälder und die kulturhistorischen Wälder stehen schon lange im Focus solcher Schutzbemühungen. Nicht nur in der Alfred-Toepfer-Akademie für Naturschutz werden bereits seit 1994 entsprechende Kongresse zum Thema der Schutzwürdigkeit und der Biodiversität von Altwäldern veranstaltet (u. a. POTT 1994; SCHÜTZ 1999; BARTHLOTT et al. 1999). Ein konkretes und neues Ergebnis für ganz Europa ist die Umsetzung der FFH-Richtlinie 92/43/EWG mit der Sicherstellung von relevanten Arten und Lebensraumtypen von gemeinschaftlichem europäischem Interesse über alle Grenzen hinweg (POTT 1997, KNAPP et al. 2008, MANTHEY et al. 2008, PLACHTER et al. 2008).

Zu diesem neuen und einmaligen Konzept gehören unbedingt auch die kulturhistorischen Wälder. Alle Typen, die wir hier kennengelernt haben, sind nun absehbar auch in Nordwestdeutschland für Europa geschützt. Hierbei ist die nordtemperat-atlantisch-westsubatlantische chorologische Stellung und Artenzusammensetzung der hiesigen Wälder zu beachten. Ihr potentielles Areal ist auf ozeanische Gebiete begrenzt. Daher ist es nicht möglich, in Europa an beliebiger Stelle diese *Ilex*-reichen Waldbilder zu etablieren und zu erhalten. Dies unterstreicht die Notwendigkeit intensiver Schutzbemühungen für die hiesigen Bestände.

Wir hoffen, in Zukunft in der Art und Weise wie DANIËLS (1983, 1990, 1993), DANIËLS et al. (1987, 1993), BIERMANN & DANIËLS (1997), BÜLTMANN & DANIËLS (2000) sowie DANIËLS & POTT (2008) gezeigt haben, künftig auch die Kryptogamensynusien dieser alten Hude- und Bannwälder gemeinsam detailliert bearbeiten zu können. Wir freuen uns darauf!

5 Literatur

- AABY, B. (1983): Forest development, soil genesis and human activity illustrated by pollen and hypha analysis of two neighbouring podzols in Draved Forest, Denmark. – Geol. Untersog. **2**: 114.
- ASSMANN, T. (1991): Die ripikole Carabidenfauna der Ems zwischen Lingen und dem Dollart. – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. **17**: 95-112.
- ASSMANN, T., O. NOLTE & H. REUTER (1993): Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* F. as revealed by population genetics (*Coleoptera*, *Carabidae*). – In: DESENDER, K. (ed.): Carabid beetles: ecology and evolution. – Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- ASSMANN, T. & A. KRATOCHWIL (1995): Biozönotische Untersuchungen in Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. Grundlagen und erste Ergebnisse. – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. **21**: 275-337.
- BARTHLOTT, W., G. KIER & J. MUTKE (1999): Biodiversity – The uneven Distribution of a Treasure. – NNA-Rep., Special Issue **12**(2): 18-28.
- BIERMANN, R. & F. J. A. DANIËLS (1997): Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and *Campylopus introflexus*. – Phytocoenologia **27**: 257-273.
- BÜLTMANN, H. & F. J. A. DANIËLS (2000): Biodiversity of terricolous lichen vegetation. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **12**: 393-397.
- BRUNET, J. (1992): Impact of grazing on the field layer vegetation in a mixed oak forest in south Sweden. – Svensk Bot. Tidskr. **86**: 347-353.
- BURRICHTER, E., R. POTT, T. RAUS & R. WITTIG (1980): Die Hudelandschaft "Borkener Paradies" im Emstal bei Meppen. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westfalen **42**(4).
- BURSCHEL, P. & J. HUSS (1987): Grundriss des Waldbaus. Ein Leitfaden für Studium und Praxis. – Pareys Studentexte **49**.
- DANIËLS, F. J. A. (1983): Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands. – Phytocoenologia **11**: 431-444.
- DANIËLS, F. J. A. (1990): Changes in dry grassland after cutting of Scots pine in inland dunes near Kootwijk, the Netherlands. – In: KRAHULEC, F., A. D. Q. AGNEW, S. AGNEW & J. H. WILLEMS (eds.): Spatial processes in plant communities. – Praha: 215-235.
- DANIËLS, F. J. A., J. E. SLOOF & H. J. VAN DE WETERING (1987): Veränderungen in der Vegetation der Binnendünen in den Niederlanden. – In: SCHUBERT, R. & W. HILBIG (Hrsg.): Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen Teil 3. – Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg 1987/46: 24-44.

- DANIÉLS, F. J. A. & R. POTT (2008): Physikochemische Untersuchungen des Regen- und Sickerwassers in Sandtrockenrasen im zentralen Bereich der Veluwe Landschaft, Niederlande. – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein & Hamburg **70**: (im Druck).
- DIETERICH, H., S. MÜLLER & G. SCHLENKER (1970): Urwald von morgen. Bannwaldgebiete der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- DINTER, W. (1991): Die floristische Sonderstellung alter Wälder im Tiefland Nordrhein-Westfalens: Das Beispiel des Hiesfelder Waldes. – Geobot. Kolloq. **7**: 83-84.
- ELERIE, J. N. H., S. W. JAGER & T. SPEK (1993): Landschapsgeschiedenis van de Strubben/Kuiphorstbos. Archaeologische en historisch-ecologische Studies van een Natuurgebied op de Hondsrug. – van Dijk Foosthuis Regio-Projekt-Groningen: 236.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- EMANUELSSON, U., C. BERGENDORFF, B. CARLSON, N. LEWAN & O. NORDELL (1985): Det skanska kulturlandskapet. – Signum, Lund.
- FALINSKI, J. B. (1986): Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. – Geobotany **8**: 537.
- FELDMANN, R. (1981): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westfalen **43**(4): 1-161.
- HÄRDTLE, W. (1995): Vegetation und Standort der Laubwaldgesellschaften (*Quercus-Fagetes*) im nördlichen Schleswig-Holstein. – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein & Hamburg **48**.
- HÄRDTLE, W., J. EWALD & N. HÖLZEL (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. – In: POTT, R. (Hrsg.): Ökosysteme Mitteleuropas aus Geobotanischer Sicht. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- HAUCK, M. (1995): Epiphytische Flechtenflora ausgewählter buchen- und eichenreicher Laubhölzer in Niedersachsen. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen **15**(4): 55-70.
- HERMY, M. (1989): Former land use and its effects on the composition and diversity of woodland communities in the western part of Belgium. – Stud. Pl. Ecol. **18**.
- HERMY, M. & H. STIEPERAERE (1981), An indirect gradient analysis of the ecological relationship between ancient and recent riverine woodlands to the south of Breges (Flanders, Belgium). – Vegetatio **44**: 43-49.
- HERMY, M., P. VAN DEN BREMTE & G. TACK (1993): Effects of forest history on woodland vegetation. – In: BROEKMEYER, M. A. E., W. VOS & H. KOOP (eds.): European forest reserves. – Pudoc Scientific Publishers, Wageningen: 219-232.
- HESMER, H. & F. G. SCHROEDER (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. – Decheniana Beih. **11**.
- HOCKMANN, P., K. MENKE, P. SCHLOMBERG & F. WEBER (1992): Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **54**(4): 65-98.
- INGHE, O. & C. O. TAMM (1985): Survival and flowering of perennial herbs. IV. The Behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943–1981. – Oikos **45**: 400-420.
- ISENBERG, E. (1979): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte in der Grafschaft Bentheim. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westfalen **41**(2).
- KNAPP, H. D. (1992): Nationalpark Müritz – Heimat der Adler. – In: SUCCOW, M. (ed.): Unbekanntes Deutschland. – Tomus Verlag, München.
- KNAPP, H. D. & L. JESCHKE (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ost-deutschen Bundesländern. – Schriftenreihe Vegetationsk. **21**: 21-54.
- KNAPP, H. D., E. NICKEL & H. PLACHTER (2008): Beech forests – a European contribution to the CBD's Expanded Program of work on Forest Biological Diversity. – BfN-Skripten **233**: 7-14.
- KOOP, H. (1991): Untersuchungen der Waldstruktur und der Vegetation in den Kernflächen niederländischer Naturwaldreservate. – Schriftenreihe Vegetationsk. **11**: 67-76.

- KORPEL, S. (1995): Die Urwälder der West-Karpaten. – Fischer-Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- KRATOCHWIL, A. (ed.) (1999): Biodiversity in ecosystems: principles and case-studies of different complexity levels. – *Tasks Veg. Sci.* **34**.
- KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften, Biozönologie. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- LEEUWEN, C. G. v. (1966): Relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. – *Wentia* **15**: 25-46.
- LEIBUNDGUT, H. (1993): Europäische Urwälder. – Haupt-Verlag, Bern, Stuttgart.
- LOHMEYER, W. & U. BOHN (1973): Wildsträucher-Sproßkolonien (Polycormone) und ihre Bedeutung für die Vegetationsentwicklung auf brachgefallenem Grünland. – *Natur & Landschaft* **48**: 75-79.
- MANTEL, K. (1990): Wald und Forst in der Geschichte. – Alfeld, Hannover.
- MANTHEY, M., C. LEUSCHNER & W. HÄRDTLE (2008): Beech forests and climate change. – *BfN-Skripten* **233**: 47-52.
- MATTES, H. (1999): The importance of biogeography to biodiversity of bird communities of coniferous forests. – In: KRATOCHWIL, A. (ed.): Biodiversity in ecosystems: principles and case-studies of different complexity levels. – *Tasks Veg. Sci.* **34**: 147-156.
- MAYER, H. K., K. ZUKRIGL, W. SCHREMPF & G. SCHLAGER (1987): Urwaldreste, Naturwaldreste und schützenswerte Naturwälder in Österreich. – Inst. f. Waldbau u. Bodenkultur, Wien.
- O'CONNELL, M. (1986): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte aus dem Lengener Moor, Friesland. – *Probl. Küstenforschung* **16**: 171-193.
- PETERKEN, G. F. (1977): Habitat conservation priorities in British and European woodlands. – *Biol. Conservation* **11**: 223-236.
- PETERKEN, G. F. (1981): Woodland conservation and management. – Chapman & Hall, London.
- PETERKEN, G. F. & M. GAME (1981): Historical factors affecting the distribution of *Mercurialis perennis* in central Lincolnshire. – *J. Ecol.* **69**: 781-796.
- PETERKEN, G. F. & M. GAME (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. – *J. Ecol.* **72**: 155-182.
- PLACHTER, H., A. HOFMANN, N. PANEK & P. A. SCHMIDT (2008): European Red Beech forests as natural site of the World Heritage List of UNESCO. – *BfN-Skripten* **233**: 53-60.
- POTT, R. (1981): Der Einfluß der Niederwaldwirtschaft auf die Physiognomie und die floristisch-soziologische Struktur von Kalkbuchenwäldern. – *Tuexenia* **1**: 233-242.
- POTT, R. (1985): Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. – *Abh. Westfäl. Mus. Naturk.* **47**(4).
- POTT, R. (1988): Impact of human influence by extensive woodland management and former land-use in North-Western Europe. – In: SALBITANO (ed.): Human influence on forest ecosystems development in Europe. – ESF-Fern-CNR, Pitagora Editrice, Bologna: 263-278.
- POTT, R. (1990): Nacheiszeitliche Ausbreitung und pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium* L. – *Tuexenia* **10**: 497-512.
- POTT, R. (1993): Farbatlas Waldlandschaften. Ausgewählte Waldtypen und Waldgesellschaften unter dem Einfluß des Menschen. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- POTT, R. (1994): Naturnahe Altwälder und deren Schutzwürdigkeit. – *Ber. Norddeutsch. Naturschutzakad.* **7**(3): 115-133.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. – Ulmer Verlag, Stuttgart.
- POTT, R. (1996): Biotoptypen. Schützenswerte Lebensräume Deutschlands und angrenzender Regionen. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- POTT, R. (1997): Classification of European Biotope-Types for FFH-guide-lines and the importance of phytosociology. – *Colloq. Phytosociol.* **27**: 17-79.
- POTT, R. (1998): Effects of human interference on the landscape with special reference to the role of grazing livestock. – In: WALLIS de VRIES, M. F., J. P. BAKKER & S. E. VAN WIEREN (eds.): Grazing and Conservation Management. – Kluwer Academic Publ., Dordrecht: 107-134.
- POTT, R. (1999): Diversity of pasture-woodlands of northwest-Germany. – In: KRATOCHWIL, A. (ed.): Biodiversity in ecosystems: principles and case-studies of different complexity levels. – *Tasks Veg. Sci.* **34**: 107-132.

- POTT, R. (2005): Allgemeine Geobotanik. Biogeosysteme und Biodiversität. – Springer, Heidelberg, Berlin, New York.
- POTT, R. & E. BURRICHTER (1983): Der Bentheimer Wald – Geschichte, Physiognomie und Vegetation eines ehemaligen Hude- und Schneitelwaldes. – Forstwiss. Centralbl. **102**(4): 350-361.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. **53**(1/2).
- POTT, R. & J. HÜPPE (1994): Weidetiere im Naturschutz. Bedeutung der Extensivbeweidung für die Pflege und Erhaltung nordwestdeutscher Hudelandschaften. – LÖBF-Mitt. **19**(3/4): 10-16.
- POTT, R. & J. HÜPPE (2007): Spezielle Geobotanik. Pflanze – Klima – Boden. – Springer, Heidelberg, Berlin, New York.
- PRUSA, E. (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder. – Vegetace CSSR **15**, Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag.
- RACKHAM, O. (1980): Ancient woodland. Its history, vegetation and uses in England. – Edward Arnold, London.
- REMMERT, H. (ed.) (1985): Was geschieht im Klimax-Stadium? Ökologisches Gleichgewicht aus desynchronen Zyklen. – Naturwissenschaften **72**: 505-512.
- REMMERT, H. (ed.) (1991): The Mosaic-Cycle Concept of ecosystems. – Ecol. Stud. **85**.
- RÜTHER, C. & C. PEPLER-LISBACH (2007): Vegetationskundliche und bodenökologische Untersuchungen im Neuenburger Holz (Landkreis Friesland). – Drosera **2007**(1/2): 65-98.
- SCHAEFER, M. (1999): The diversity of fauna of two beech forests: Some thoughts about possible mechanisms causing the observed patterns. – In: KRATOCHWIL, A. (ed.): Biodiversity in ecosystems: principles and case-studies of different complexity levels. – Tasks Veg. Sci. **34**: 39-58.
- SCHÜTZ, J. P. (1999): Biodiversity as a Resource. – NNA-Rep., Special Issue **12**(2): Biodiversity – Treasures in the World's forests. Schneeverdingen.
- SCHWABE, A. (1999): Spatial arrangements of habitats and biodiversity: an approach to a sigmasociological level. – In: KRATOCHWIL, A. (ed.): Biodiversity in ecosystems: principles and case-studies of different complexity levels. – Tasks Veg. Sci. **34**: 75-106.
- STATE FOREST INFORMATION CENTER (2006): Forest and forestry in European Union Countries. The guide to forests and forest issues. – Warschau.
- STREIT, B. (2007): Was ist Biodiversität? Erforschung, Schutz und Wert biologischer Vielfalt. – C. H. Beck, München.
- WITTIG, R. (1991): Schutzwürdige Waldtypen in Nordrhein-Westfalen. – Geobot. Kolloq. **7**: 3-15.
- WEHAGE, J. (1930): Deutsche Urwälder. – Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. **42**: 249-260.
- WOLF, G. & U. BOHN (1991): Naturwaldreservate in der Bundesrepublik Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. – Schriftenreihe Vegetationsk. **11**: 9-19.
- WULF, M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. – J. Veg. Sci. **8**: 635-642.
- WULF, M. (2004): Historisch alte Wälder – Definition, Sachstand und Ziele. – In: Kennzeichen und Wert historisch alter Wälder, LNU-Seminarber. **5**: 4-28.
- ZACHARIAS, D. (1993): Zum Pflanzenartenschutz in Wäldern Niedersachsens. – Mitt. Niedersächs. Naturschutzakad. **4**: 21-29.
- ZACHARIAS, D. & D. BRANDES (1989): Floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. – Stud. Pl. Ecol. **18**: 278-280.
- ZACHARIAS, D. & D. BRANDES (1990): Species area-relationship and frequency – Floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. – Vegetatio **88**: 21-29.
- ZUKRIGL, K. (1991): Ergebnisse der Naturwaldforschung für den Waldbau (Österreich). – Schriftenreihe Vegetationsk. **21**: 233-247.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Richard Pott
Prof. Dr. Joachim Hüppe
Institut für Geobotanik
Leibniz Universität Hannover
Nienburger Str. 17
30167 Hannover

Rezente Ausbreitung von Wassermoosen in den Einzugsgebieten von Lippe und Ruhr

Carsten Schmidt, Münster & Hans Jürgen Geyer, Lippstadt

Abstract. The recent spreading of several aquatic mosses (*Fissidens crassipes*, *Fissidens rufulus*, *Octodiceras fontanum*, *Cinclidotus aquaticus*, *Cinclidotus fontinaloides*, *Cinclidotus riparius*, *Schistidium platyphyllum*, *Schistidium rivulare* and *Hygrohypnum ochraceum*) is reported for the drainage areas of the rivers Lippe and Ruhr in Northrhine-Westphalia. For eight of these species the occurrence in the study area is illustrated by dot distribution maps. Finally, the spreading process is analysed for some species in detail. It obviously was triggered by improving water quality and, in most cases, seems to have started from remnant populations in smaller tributaries of the main rivers.

1 Einleitung

Neben dem beinahe allgegenwärtigen Rückgang von Tier- und Pflanzenarten in Bund und Land, der sich eindrucksvoll in den jeweiligen Roten Listen widerspiegelt, sind andererseits aber bei einzelnen ökologischen Organismengruppen rezente auch starke Ausbreitungstendenzen erkennbar. Bei Moosen ist dies in Nordrhein-Westfalen vor allem bei vielen Epiphyten und einer ganzen Reihe von Fließwasserarten (FRAHM & ABTS 1993, FRAHM 1997, GEYER & SCHMIDT 2006) der Fall. Bisher ist hier das Ausbreitungsgeschehen allerdings nur am Rhein umfassend dokumentiert worden (FRAHM & ABTS 1993).

Nachfolgend soll daher über die Ergebnisse der 1989 begonnenen, aber erst seit 2002 von den Autoren systematischer betriebenen Erfassung verschiedener Wassermoose in Lippe und Ruhr sowie ihren Zuflüssen berichtet werden. Dabei ergeben sich einige völlig neue Aspekte hinsichtlich ihrer Verbreitung. Ein weiteres Ergebnis ist, dass sich auch Arten in Ausbreitung befinden, von denen dies in Nordrhein-Westfalen noch nicht bekannt war (*Fissidens rufulus*, *Schistidium platyphyllum* und vermutlich auch *Hygrohypnum ochraceum*). Zum Schluß werden die Hintergründe der Expansionsvorgänge beleuchtet, die vermutlich durch die allgemein deutlich verringerte Schadstoffbelastung unserer Flüsse ausgelöst wurden.

2 Untersuchungsgebiet

Im Zentrum der Betrachtung stehen Lippe und Ruhr. Während im Einzugsgebiet der oberen Lippe auch die meisten der kleineren Zuflüsse nach Wassermoosen abgesucht wurden, konzentrierte sich die Kartierung im Ruhreinzugsgebiet bisher vornehmlich auf die Ruhr selbst sowie einige Nebenflüsse (Hönne, Röhr, Wenne, Möhne). Andere Seitenflüsse (z. B. Lenne, Bigge) und vor allem die vielen Oberläufe konnten dagegen erst stichprobenartig bearbeitet werden. Bedeutung hat letzteres allerdings nur bei *Schisti-*

dium rivulare, das vorwiegend die Gewässeroberläufe besiedelt, während sich die anderen erfassten Wassermoose dort offenbar nur in Ausnahmefällen etabliert haben.

Wo es sinnvoll ist, wird der berücksichtigte Raum allerdings auf das gesamte Münsterland, Süder- und Weserbergland sowie das Rheintal ausgeweitet.

Auf die unterschiedlichen Gewässertypen im Kartierungsgebiet soll hier nicht eingegangen werden (Näheres s. LUA 2002), da sie im Zusammenhang mit der rezenten Ausbreitung der meisten Wassermoose offensichtlich nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Das Untersuchungsgebiet, im folgenden sind damit stets die Einzugsgebiete von Lippe und Ruhr gemeint, deckt das breite Höhenspektrum von 20 m (Lippemündung) bis 825 m über NN (Lennequelle) ab.

3 Im Untersuchungsgebiet in Ausbreitung befindliche Wassermoosearten

In diesem Kapitel wird für die Wassermoose *Fissidens crassipes*, *Fissidens rufulus*, *Octodiceras fontanum*, *Cinclidotus aquaticus*, *Cinclidotus fontinaloides*, *Cinclidotus riparius*, *Schistidium platyphyllum*, *Schistidium rivulare* und *Hygrohypnum ochraceum* die historische und aktuelle Fundsituation geschildert und – *S. rivulare* ausgenommen – anhand von Punkt- bzw. bei zwei Arten (*F. crassipes*, *C. fontinaloides*) auch von Rasterverbreitungskarten illustriert.¹ Außer den genannten befinden sich auch noch einige schon früher häufigere Wassermoose in Ausbreitung. Hier ist an erster Stelle *Amblystegium fluviatile* (Hedw.) Schimp. zu nennen, dessen Bestand sich an Flüssen im Sauerland massiv ausgeweitet hat (vgl. VAN DE WEYER et al. 2007). Dies soll an dieser Stelle jedoch nicht weiter thematisiert werden.

3.1 *Fissidens crassipes* Wilson ex Bruch & Schimp.

Nachweise vor 1980 (Abb. 1)

Der landesweite Erstnachweis datiert in das Jahr 1855 und erfolgte am Mühlenbach in Höxter (leg. C. Beckhaus, KOPPE 1939), wo die Art heute noch wächst (SCHMIDT 1993). Für das Untersuchungsgebiet nennt sie erstmals TÖNS (1952), der sie quellnah im Soestbach in Soest fand. Spätere Meldungen betreffen die Lippe bei Lippstadt (VON HÜBSCHMANN 1960) und einen Kanal bei Delbrück (leg. J.-P. Frahm 1968, KOPPE 1975).

¹ Den Zeitschnitt zwischen älteren und rezenten Funden markiert dabei das Jahr 1980. Er ist so früh angesetzt, um die Rasterdaten aus DÜLL (1980) und MEINUNGER & SCHRÖDER (2007), in dieser Arbeit wird ebenfalls zwischen Funden vor und nach 1980 differenziert, nutzen zu können. Zudem lassen sich so die Verbreitungsunterschiede besonders markant herausstellen. Die eigenen Daten in den Punktkarten betreffen wie gesagt ganz überwiegend die Zeit ab 2002.

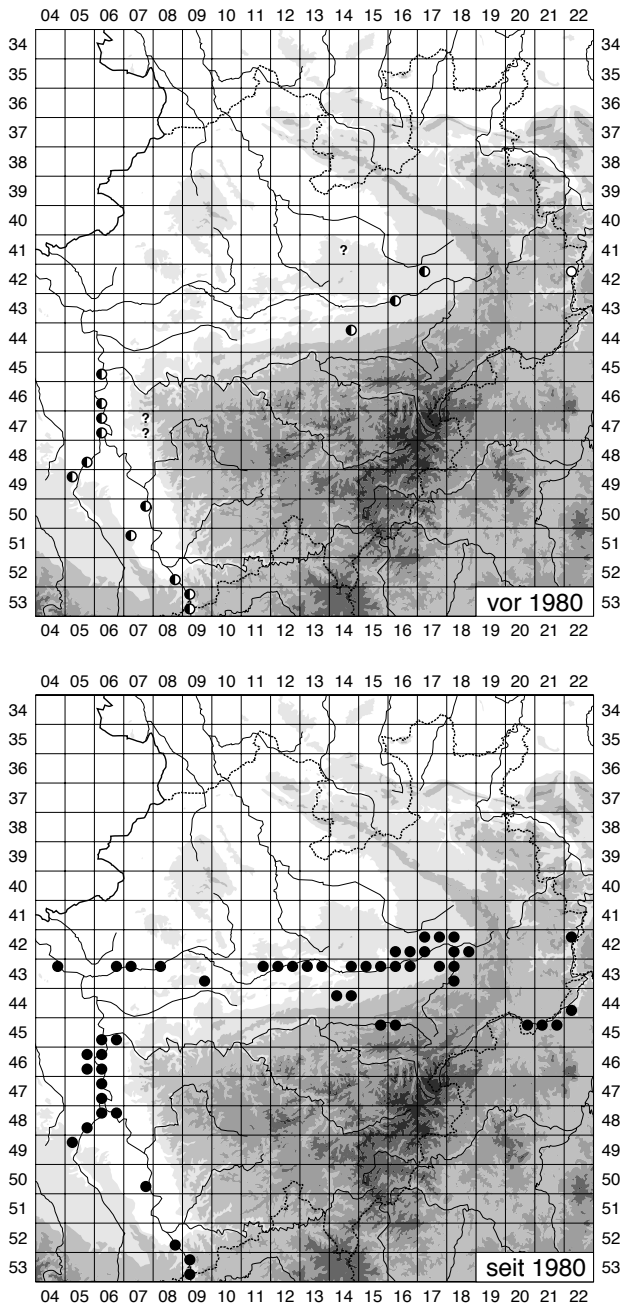


Abb. 1: TK-25-Rasterkarten mit *Fissidens crassipes*-Nachweisen in Nordrhein-Westfalen vor 1980 und seit 1980. ○ = Nachweis vor 1900, halbvoller Kreis = Nachweis 1900-1979, ? = zweifelhafter Nachweis.

Fig. 1: Dot distribution maps based on the 1:25000 topographical map grid with records of *Fissidens crassipes* in Northrhine-Westphalia before 1980 and from 1980 onwards. ○ = pre-1900 record, half full circle = record 1900-1979, ? = dubious record.

Aktuelle Verbreitung (Abb. 1 und 2)

An der Lippe ist *F. crassipes* heute von den Mündungen von Alme und Pader bei Schloß Neuhaus bis Dorsten vertreten, wobei die Besiedlungsdichte – abgesehen von einzelnen Stellen an der oberen Lippe – offenbar zumeist (noch) relativ niedrig ist. Am Boker Kanal, ein ehemaliger Flößkanal an der oberen Lippe, kommt das Moos regelmäßig vor. Einzelfunde erfolgten am Wesel-Datteln- und Rhein-Herne-Kanal. Hier ist allerdings mit weiteren Beständen zu rechnen. In den Lippezufüssen im Hellweggebiet und auf der Paderborner Hochfläche ist die Art aus Blögge – Soestbach, Brandenbaumer Bach – Störmeder Bach, Heder, Alme – Altenau und Pader bekannt.

Im Einzugsgebiet der Ruhr hat *F. crassipes* anders als *F. rufulus* eine sehr begrenzte Verbreitung. Diese erstreckt sich über einen kurzen Abschnitt der Möhne oberhalb vom Möhnesee bis zur Mündung vom Westerbach, in dem die Art ebenfalls vorkommt. Ein Einzelfund am Schifffahrtskanal bei Duisburg, der von der Ruhr gespeist wird, läßt allerdings vermuten, dass die Art auch im Unterlauf der Ruhr siedeln dürfte.

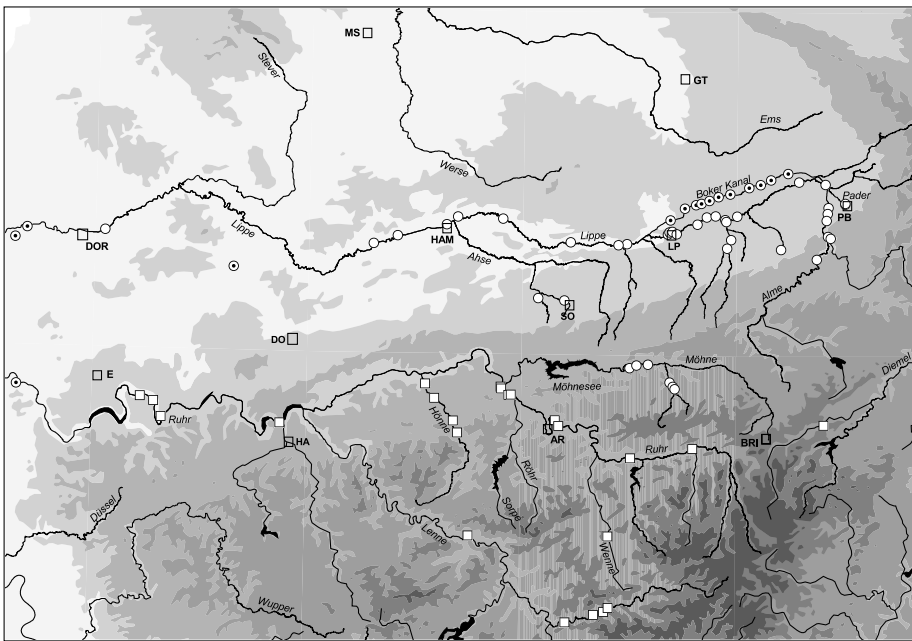


Abb. 2: Aktuelle Fundpunkte von *Fissidens crassipes* (○ = an Flüssen, ⊙ = an Kanälen) und *Fissidens rufulus* (□) im Untersuchungsgebiet.

Fig. 2: Recent records of *Fissidens crassipes* (○ = at rivers, ⊙ = at channels) and *Fissidens rufulus* (□) in the study area.

3.2 *Fissidens rufulus* Bruch & Schimp.

Nachweise vor 1980

F. rufulus-Nachweise fehlen aus dieser Zeit landesweit. Da die Art jedoch in der Vergangenheit von vielen Bryologen nicht beachtet wurde, sind womöglich einige ältere *F. crassipes*-Nachweise auf *F. rufulus* zu übertragen. So spricht z. B. viel dafür, dass sich der Fund von *F. crassipes* am Diemelufer östlich von Marsberg-Bredelar (leg. C. Grebe 1898, KOPPE 1939) tatsächlich auf *F. rufulus* bezieht.²

Aktuelle Verbreitung (Abb. 2)

F. rufulus wird erstmals von SCHMIDT (1996) für Nordrhein-Westfalen von der Hoppecke unweit Brilon-Madfeld gemeldet. Zu *F. rufulus* gehören auch die schon 1989-90 an der Hönne beim Haltepunkt Klusenstein gesammelten Pflanzen, die SCHMIDT (1992) zu *F. crassipes* var. *philibertii* Besch. zieht.

Aktuell ist die Art im Einzugsgebiet der Ruhr wie folgt verbreitet: Vereinzelte Bestände gedeihen von Olsberg-Bestwig flussabwärts bis etwas oberhalb vom Baldeneysee bei Essen. Ferner sind sie in zwei kleineren Zuflüssen in diesem Abschnitt, der Hönne und der Wenne, vertreten. In der Lenne schließlich sind Wuchsorte zwischen Schmallenberg-Hundesossen und Lennestadt-Altenhundem sowie bei Nachrodt belegt. Die Art dürfte tatsächlich aber im gesamten Flusslauf unterhalb von Lennestadt-Altenhundem bis zur Mündung in die Ruhr zumindest zerstreut vorkommen.

3.3 *Octodiceras fontanum* (Bach. Pyl.) Lindb.

Nachweise vor 1980

Aus dem Lippeeinzugsgebiet liegen keine Altnachweise der Art vor. Im nördlich daran anschließenden Münsterland erfolgte dagegen der landesweit erste Nachweis bereits Mitte des 19. Jahrhunderts. Damals sammelte B. Wienkamp das Moos bei einer Mühle an der Wese, kurz bevor diese in die Ems mündet. Hier gedeiht es interessanterweise noch heute (SOLGA 1998). Der unscheinbare Beleg Wienkamps im Herbarium MSTR trug die Beschriftung *Fissidens crassipes* ? und wurde zuvor offenbar nicht beachtet. Er verdeutlicht aber, dass es sich bei *O. fontanum* in Nordrhein-Westfalen nicht pauschal um einen "Jüngsteinwanderer" handelt, wie DÜLL (1980) dies vermutet.

Im Unterlauf der Ruhr ist die Art wenigstens seit 1972 bekannt (DÜLL 1980), die Besiedlung reichte damals allerdings gerade einmal bis Essen-Kettwig.

Aktuelle Verbreitung (Abb. 3)

In der Lippe wurde *O. fontanum* erst einmal bei Dorsten gefunden (leg. K. van de Weyer 2005). Nicht selten ist die Art dagegen an einigen Kanälen (Rhein-Herne-Kanal, Dortmund-Ems-Kanal und Datteln-Hamm-Kanal) anzutreffen.

In der Ruhr ist die Art heute von Schwerte-Westhofen bis zur Mündung vertreten, der Unterlauf wird abschnittsweise +/- durchgehend besiedelt. In den Ruhrzuflüssen ist das

² Aktuell ist *F. rufulus* diemelauwärts von Warburg-Scherfede an vertreten (leg. H. J. Geyer 2006). Diemelabwärts kommt ab Warburg dann *F. crassipes* vor (leg. H. J. Geyer 2006).

Moos bisher einzig in der Ennepe nachgewiesen, wo sich sein Vorkommen mindestens bis Gevelsberg-Vogelsang erstreckt.

Weitere Vorkommen sind im Süderbergland aktuell noch aus der Agger und der Wupper (leg. H. J. Geyer 2007) bekannt.

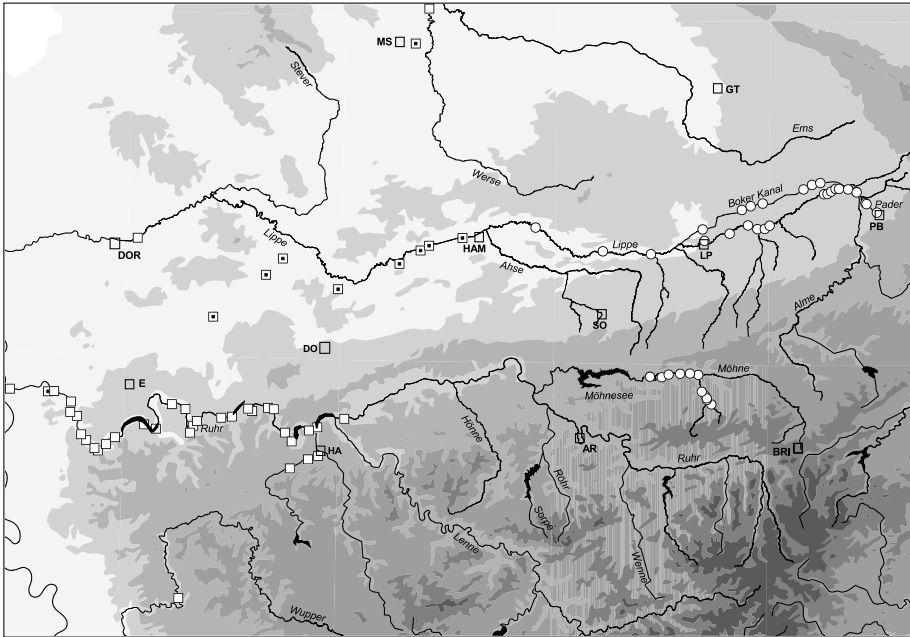


Abb. 3: Aktuelle Fundpunkte von *Octodiceras fontanum* (□ = an Flüssen, ◻ = an Kanälen) und *Cinclidotus aquaticus* (○) im Untersuchungsgebiet.

Fig. 3: Recent records of *Octodiceras fontanum* (□ = at rivers, ◻ = at channels) and *Cinclidotus aquaticus* (○) in the study area.

3.4 *Cinclidotus aquaticus* (Hedw.) Bruch & Schimp.

Nachweise vor 1980

Die Art war bis vor wenigen Jahren landesweit nur aus Warstein bekannt, wo sie 1872 von O. Borgstette entdeckt wurde (WIEMEYER 1917). In der zitierten Arbeit wird die Verbreitung von *C. aquaticus* im Wester- und Rangebach, der nach kurzer Fließstrecke in Warstein in den Westerbach mündet, beschrieben und die zehn erfassten Wuchsorte in einer Kartenskizze punktgenau festgehalten. TÖNS (1957) kontrollierte die Fundstellen und berichtete über einzelne Veränderungen, so dass wir in diesem Fall über die früheren Verhältnisse außergewöhnlich gut unterrichtet sind.

Aktuelle Verbreitung (Abb. 3)

SCHMIDT (1993) konnte das *C. aquaticus*-Vorkommen in Warstein bestätigen. Während die Art im Rangebach unterhalb der Quelle noch immer reichlich auftrat, fanden sich im Westerbach nur wenige Pflanzen an der Sägemühle. In der Arbeit wird ein starker Rückgang der Art im Westerbach vermutet und die Gefahr des baldigen Erlöschens gesehen. Von SCHMIDT & HEINRICHS (1999) wird die Art dementsprechend als "vom Aussterben bedroht" geführt. Heute haben sich diese Einschätzungen als falsch erwiesen. Mit besserem Wissen über die speziellen Standortansprüche des Mooses erfolgte 2004 durch die Autoren eine erneute Überprüfung der früher besiedelten Wehre³. Diesmal konnte die Art an immerhin vier früheren Wuchsorten (Stahlhammer, Sägemühle, Abzweig der Straße nach Suttrop, ehemalige Tackesche Mühle) bestätigt werden; an der Sägemühle und der Tackeschen Mühle sogar in größeren Beständen. 2005 fand der Zweitautor an der Stüttingmühle in Warstein-Belecke am unteren Westerbach, kurz bevor dieser in die Möhne mündet, ein neues *C. aquaticus*-Vorkommen. Die Kontrolle potentieller Wuchsorte an der Möhne zeigte dann, dass das Moos auch hier auftritt, und zwar an mindestens sechs Stellen von Warstein-Belecke flussabwärts bis Warstein-Niederbergheim.

Auf die Verbreitung von *C. aquaticus* im Einzugsgebiet der Lippe (s. Abb. 3), in dem die Art 2002 erstmals beobachtet wurde, soll hier nicht weiter eingegangen werden, da hierzu bereits ein genauer Überblick vorliegt (GEYER & SCHMIDT 2006).

3.5 *Cinclidotus fontinaloides* (Hedw.) P. Beauv.

Nachweise vor 1980 (Abb. 4)

Der Erstnachweis der Art für das Untersuchungsgebiet betrifft interessanterweise die Ruhr bei Essen-Werden (HUEBENER 1833). Ansonsten gibt es nur noch einen weiteren Altnachweis für das Einzugsgebiet der Ruhr: H. Brockhausen fand das Moos 1903 in der Hönne (KOPPE 1939).

Für das Lippeinzugsgebiet stellt sich die historische Fundsituation deutlich umfangreicher dar. Es folgt eine chronologische Übersicht (genannt ist jeweils nur das Jahr des Erstfundes) nach Angaben aus KOPPE (1939, 1975) und VON HÜBSCHMANN (1960): Pöppelsche bei Lippstadt (1858), Strothe in Schlangen-Kohlstädt (1861), Gieseler bei Lippstadt (vor 1865), Paderborn (in Brunnenkästen, 1865), Schledde (= Oberlauf des Störmeder Baches, 1883) und Sauer bei Grundsteinheim (1936), Lippe bei Lippstadt (1959) sowie in einem Kanal bei Delbrück (1968).

Die älteren Funde im Lippeinzugsgebiet betreffen allesamt kleinere Fließgewässer im Hellweggebiet und auf der Paderborner Hochfläche (auch das Vorkommen in Paderborn kann vermutlich hierunter gefasst werden, da es sich bei den erwähnten Brunnenkästen um solche im Paderquellgebiet gehandelt haben dürfte), während der Erstnachweis in der Lippe 100 Jahre nach der ersten Beobachtung der Art durch H. Müller in der Pöppelsche erfolgte. Dass er das Moos seinerzeit nicht in der Lippe fand, obwohl er in Lippstadt wohnte und dort intensiv nach Moosen suchte, erscheint sehr auffällig.

³ Die drei am weitesten bachabwärts gelegenen (oberhalb vom Puddelhammer) sind heute zerstört.

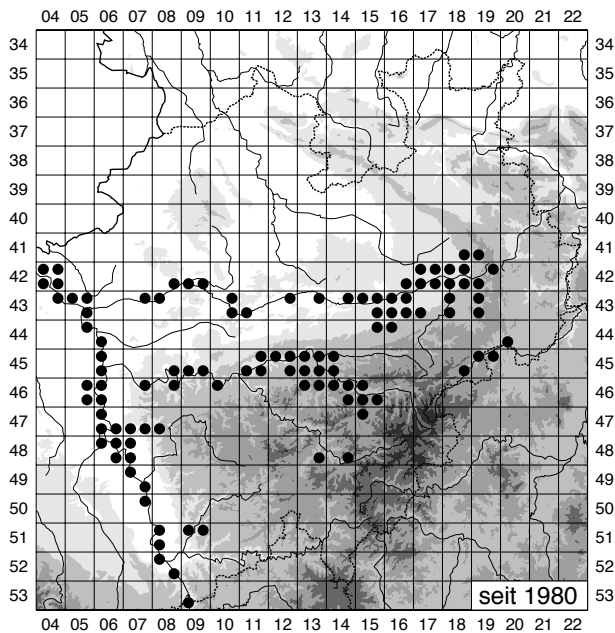
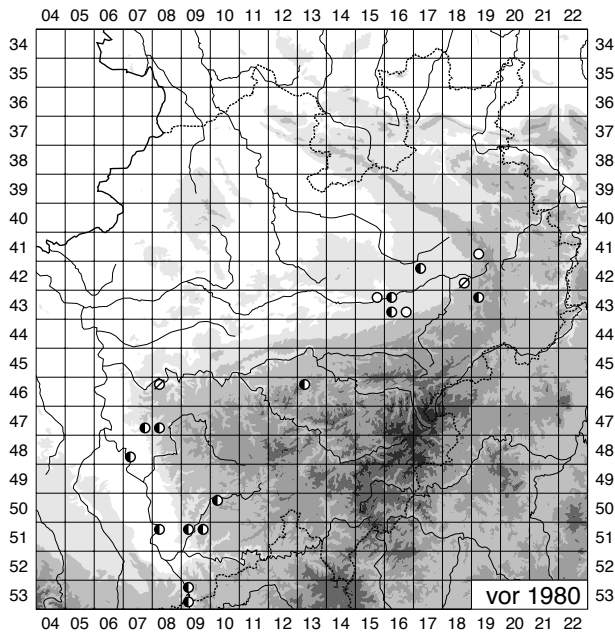


Abb. 4: TK-25 Rasterkarten mit *Cinclidotus fontinaloides*-Nachweisen in Nordrhein-Westfalen vor 1980 und seit 1980. ○ = Nachweis vor 1900, ∅ = Nachweis vor 1900, geografisch unscharf, halbvoller Kreis = Nachweis 1900-1979, ? = zweifelhafter Nachweis.

Fig. 4: Dot distribution maps based on the 1:25000 topographical map grid with records of *Cinclidotus fontinaloides* in Northrhine-Westphalia before 1980 and from 1980 onwards. ○ = pre-1900 record; ∅ = pre-1900 record, geographically inexact; half full circle = record 1900-1979, ? = dubious record.

Aktuelle Verbreitung (Abb. 4 und 5)

Im auffälligen Kontrast zu den äußerst spärlichen historischen Funden im Einzugsgebiet der Ruhr stehen die zahlreichen aktuellen Nachweise. Die allermeisten davon entfallen auf die Ruhr sowie die kleineren Zuflüsse Hönne, Möhne, Röhr, Sorpe, Wenne und Henne. Die Ruhr wird von Meschede-Freienohl flussabwärts bis zum Ruhrbogen bei Hattingen durchgehend besiedelt. Oberhalb von Meschede-Freienohl bis zur Hennemündung fand sich die Art bisher nicht, ist hier aber zu erwarten. Die Vorkommen in der Röhr erstrecken sich quellwärts bis zur Einmündung der Sorpe, in der *C. fontinaloides* bisher nur unterhalb vom Sorpensee nachgewiesen worden ist (leg. A. Thiel 2007). Ebenso wird die Henne offenbar nur unterhalb vom Hennensee besiedelt.

Für die Lenne mit ihren Nebenflüssen sind dagegen aktuell erst zwei Fundstellen zu nennen: Bigge bei Attendorn (leg. A. Thiel 2007) und Lenne beim Kickenbacher Hammer östlich von Lennestadt-Altenhundem (leg. A. Schulte 2006).

Im Lippeeinzugsgebiet gibt es zahlreiche neue Nachweise, die mehrfach auch Gewässer betreffen, in denen das Moos zuvor nicht bekannt war. Momentan ist es hier von folgenden kleineren Fließgewässern bekannt (Abfolge von West nach Ost): Ahe, Gieseler – Pöppelsche, Störmeder Bach – Geseker Bach, Alme – Altenau – Sauer, Pader, Thunebach – Schlänger Bach – Strothe sowie Beke – Durbeke. Zumindest die quellnächsten Vorkommen an diesen Gewässern dürften auch früher schon existiert haben, nur wurden sie in der Vergangenheit infolge der geringeren Kartieraktivitäten nicht alle entdeckt.

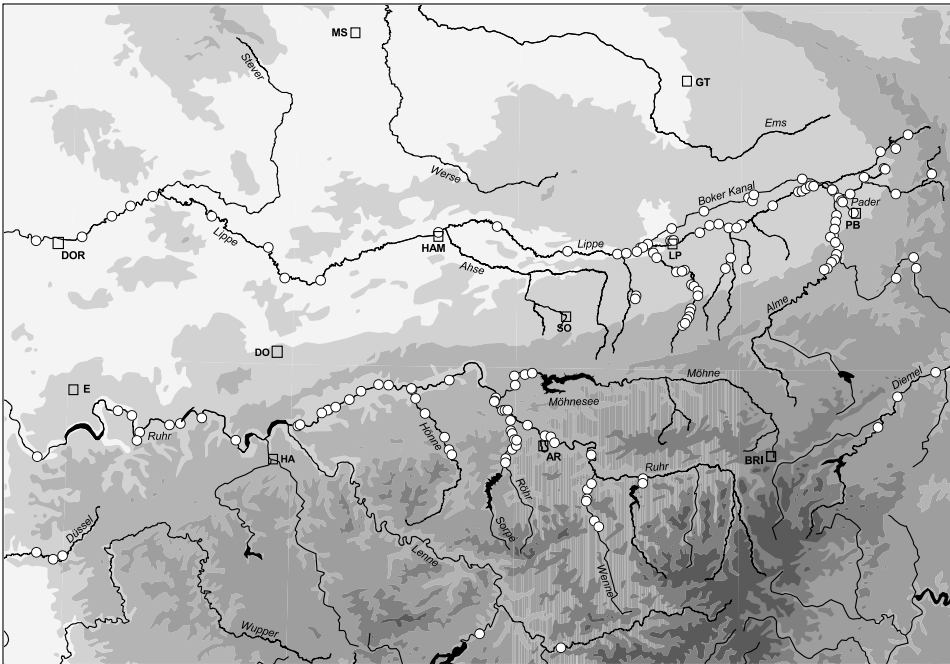


Abb. 5: Aktuelle Fundpunkte von *Cinclidotus fontinaloides* im Untersuchungsgebiet.

Fig. 5: Recent records of *Cinclidotus fontinaloides* in the study area.

An der Lippe zeigt *C. fontinaloides* von der Quelle bis etwas unterhalb von Lippstadt, also genau in dem Bereich, wo auch die erwähnten Nebengewässer in die Lippe münden, eine hohe Siedlungsdichte, am Mittel- und Unterlauf dünnen die Bestände dagegen deutlich aus. Ferner tritt die Art vereinzelt im mit Wasser aus der Lippe bei Schloß-Neuhaus gespeisten Boker Kanal sowie dem angeschlossenen Delbrück-Capeller Graben auf.

3.6 *Cinclidotus riparius* (Brid.) Arn.

Nachweise vor 1980

Altnachweise liegen aus dem Untersuchungsgebiet nicht vor. Sie sind in Westfalen nach KOPPE (1939) nur für das Wesertal bei Höxter (leg. C. Beckhaus 1865) und Beverungen-Herstelle (leg. F. & K. Koppe 1936) dokumentiert. Im Rheinland wurde die Art zuerst bei Remscheid von W. L. Döring gefunden (FELD 1958), der um die Mitte des 19. Jahrhunderts (vgl. MÜLLER 1859) und vielleicht auch noch etwas später Moose gesammelt hat. Ansonsten ist *C. riparius* seit Beginn des 20. Jahrhundert des öfteren am Rhein und zumindest einmal auch an der Agger erfasst worden (DÜLL 1980).

Aktuelle Verbreitung (Abb. 6)

Im Lippeinzugsgebiet erfolgte der erste Nachweis 1994 am Soestbach in Soest (leg. C. Schmidt; MEINUNGER & SCHRÖDER 2007 setzen den Fundpunkt fälschlich bei *C. fontinaloides*). Seit 2002 sind vom Zweitautor über zehn Vorkommen in der Lippe erfasst worden. Die Besiedlung erstreckt sich hier vor allem auf einen recht kurzen Abschnitt des Oberlaufes unterhalb der Einmündungen von Pader und Alme. Weiter flussabwärts dünnen die Nachweise stark aus. Wie bei *C. aquaticus* siedelt das westlichste Vorkommen derzeit am Lippe-Stauwehr bei Hamm-Uentrop. Lippezuflüsse werden offenbar nur in geringer Zahl besiedelt. Außer im Soestbach ist die Art noch in Gieseler (leg. H. J. Geyer 2003) und Alme (leg. H. J. Geyer 2008) vertreten. Anders als bei *C. aquaticus* und *C. fontinaloides* sind aktuell (noch) keine Funde aus dem Boker Kanal bekannt.

Für das Einzugsgebiet der Ruhr liegt eine einzige aktuelle Beobachtung vor, die die Lenne bei Plettenberg-Eiringhausen betrifft (leg. B. Schellhas 2005).

3.7 *Schistidium platyphyllum* (Mitt.) Kindb.

Nachweise vor 1980

Für das Untersuchungsgebiet ist über frühere Vorkommen der Art, auf die ein größerer Bryologenkreis erst durch die gründliche Bearbeitung der Gattung *Schistidium* Bruch & Schimp. durch H. H. Blom in NYHOLM (1998) aufmerksam geworden ist, derzeit nichts bekannt. Zuvor wurde das Moos in der Regel als *S. rivulare* bestimmt. Es ist insofern nicht ausgeschlossen, dass eine Überprüfung von Herbarmaterial zur Entdeckung älterer Aufsammlungen führen wird, wie es sich bei der bundesweiten Kartierung gezeigt hat (MEINUNGER & SCHRÖDER 2007).

Aktuelle Verbreitung (Abb. 7)

Im Untersuchungsgebiet gibt es rezente Funde seit 1995 an Ruhr, Röhr und Lenne, während solche im Lippeinzugsgebiet fehlen. In der Ruhr kommt *S. platyphyllum* nach derzeitigem Wissen von Arnsberg-Uentrop bis zur Mündung vor, an der Röhr an zwei Stellen im Bereich unterhalb der Sorpemündung. An der Lenne ist die Art bisher erst einmal bei Nachrodt gefunden worden, dürfte aber tatsächlich weiter verbreitet sein.

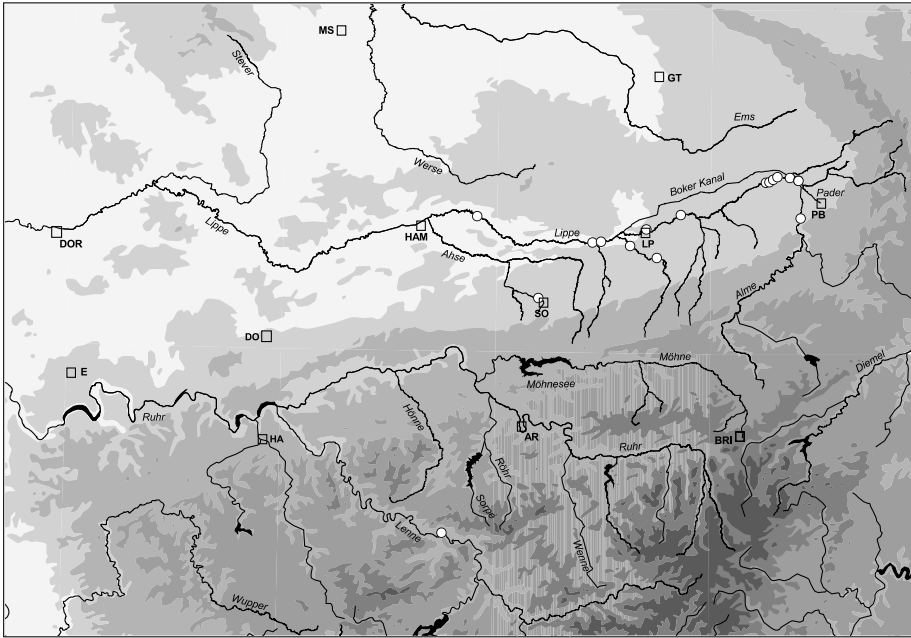


Abb. 6: Aktuelle Fundpunkte von *Cinclidotus riparius* im Untersuchungsgebiet.
 Fig. 6: Recent records of *Cinclidotus riparius* in the study area.

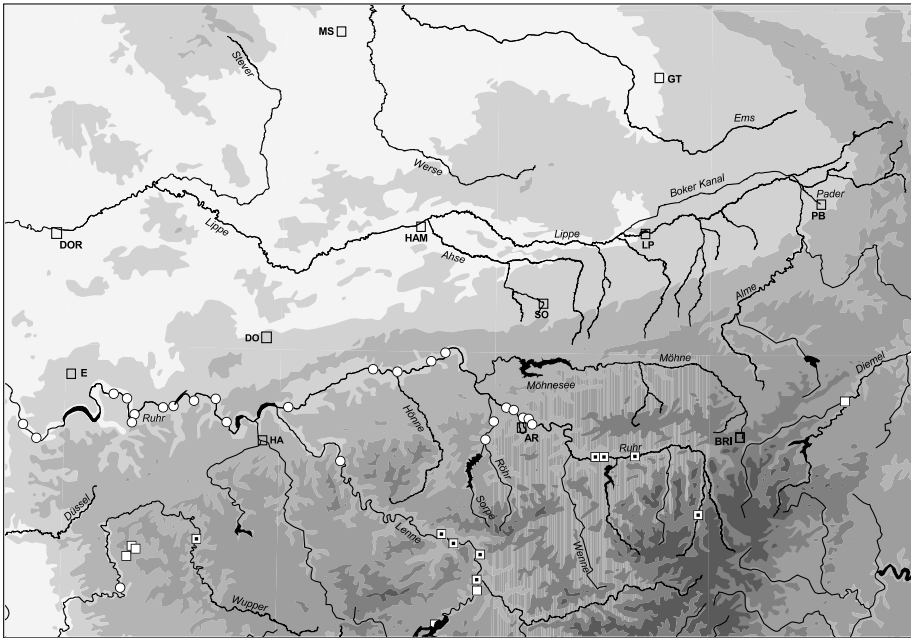


Abb. 7: Aktuelle Fundpunkte von *Schistidium platyphyllum* (○) und sämtliche Fundpunkte von *Hygrohypnum ochraceum* (□ = vor 1980, ◻ = seit 1980) im Untersuchungsgebiet.
 Fig. 7: Recent records of *Schistidium platyphyllum* (○) and all records of *Hygrohypnum ochraceum* (□ = pre-1980, ◻ = from 1980 onwards) in the study area.

Im Süderbergland ist von *S. platyphyllum* aktuell ferner je ein Vorkommen an der Wupper bei Burg (leg. H. J. Geyer 2007) und in der Sieg nördlich Stadt Blankenberg (leg. C. Schmidt 2005) dokumentiert.

3.8 *Schistidium rivulare* (Brid.) Podp.

Diese Art zählt im Untersuchungsgebiet, wo aktuelle Funde an Ruhr, Wenne, Lenne und Bigge sowie verschiedenen Bächen (z. B. Lörmecke, Glenne, Renau, Gleibach) belegt sind, ebenfalls zu den Wassermoosen mit Ausbreitungstendenz. Während sie früher im Süderbergland offenbar auf kleinere Fließgewässer und die Oberläufe der größeren Flüsse beschränkt war (s. die Funddaten in KOPPE 1939, 1952, 1975), sind heute jedenfalls auch Einzelbestände am Mittellauf der Ruhr und Unterlauf der Lenne bekannt. In diesen Abschnitten kommt es dann wie an der Lenne bei Nachrodt bisweilen zu gemeinsamen Vorkommen von *S. rivulare* und *S. platyphyllum*, das schwerpunktmäßig in den etwas grösseren Fließgewässern siedelt. Um die Verbreitung von *S. rivulare* im Untersuchungsgebiet wirklich genau beschreiben zu können, müssten allerdings erst noch weitere Gewässeroberrläufe systematisch abgesucht werden, so dass hier auf eine Kartendarstellung verzichtet wird.

3.9 *Hygrohypnum ochraceum* (Wilson) Loeske

Nachweise vor 1980

Den Erstnachweis im Süderbergland erbrachte 1863 C. Beckhaus, der das Moos damals "auf Steinen im Bette der Sieg bei Siegen sehr häufig" fand (MÜLLER 1864). 1897 registrierte C. Grebe die Art an der Diemel unweit der Hoppeckemündung (KOPPE 1949), etwas später SCHMIDT (1916) im Wuppergebiet in Morsbach und Gelpen. 1957 wies F. Neu *H. ochraceum* erstmals im Einzugsgebiet der Lenne (und somit auch der Ruhr) nach, und zwar in der Bigge bei Finnentrop-Heggen (KOPPE 1965). 1965 fand er ein zweites Vorkommen in der Bigge, diesmal zwischen Listernohl und Neu-Listernohl (vgl. DÜLL 1994), also im Bereich des heutigen Biggesees.

Aktuelle Verbreitung (Abb. 7)

Nach 1980 ist zunächst das Vorkommen der Art in der Sieg durch einen Fund bei Eitorf-Merten bestätigt worden (DÜLL 1987). 1997 fand sich *H. ochraceum* dann überraschend in der Neger, ein Zufluss der oberen Ruhr, zwischen Olsberg-Brunskappel und Winterberg-Siedlinghausen (leg. A. Giers). 2005 und 2006 schlossen sich Nachweise der Art in Ruhr, Lenne und Bigge an.

In der Ruhr betreffen die Funde ein kurzes Teilstück bei Meschede, es ist aber von einer weiteren Verbreitung auszugehen. In der Bigge wächst das Moos direkt oberhalb der Einmündung in die Lenne (leg. B. Schellhas 2005). In der Lenne siedelt es derzeit an drei Stellen zwischen Plettenberg-Eiringhausen und Finnentrop-Lenhausen, mithin genau in dem sich unterhalb der Biggemündung anschließenden Flussabschnitt.

Schließlich wurde *H. ochraceum* 2008 erstmals in der Wupper erfasst (leg. M. Flinkerbusch-Göbel), und zwar bei Radevormwald-Dahlerau.

4 Analyse des Ausbreitungsgeschehens

4.1 Ausbreitungspotential und Fertilität

Bei der Besiedlung von Fließgewässern durch Moose spielt die Verdriftung von ganzen Pflanzen und Sprossfragmenten die Hauptrolle (FRAHM 2001). Hierdurch erklärt sich freilich nur die oft schnelle Etablierung von Beständen unterhalb quellnäher angesiedelter Vorkommen. Am Beispiel von *C. aquaticus* konnte z. B. gezeigt werden, dass sich ein Bestand auf einer neuen Blockrampe in der Lippe innerhalb von höchstens fünf Jahren auf vegetative Weise etabliert hatte (GEYER & SCHMIDT 2006). Dass dieser Ausbreitungsmodus durchaus effizient ist, zeigt sich ferner daran, dass einige Wassermoose generell nur äußerst selten Sporophyten bilden (u. a. *Fissidens grandifrons* Brid., *Cinclidotus danubicus* Schiffn. & Baumgartner), andere zumindest im Untersuchungsgebiet (*C. riparius*) bzw. landesweit (*O. fontanum*, *C. aquaticus*, *H. ochraceum*) noch nicht fruchtend beobachtet worden sind. Wie solche Arten ihre jeweils quellnächsten Wuchsorte erreicht haben, ist nach FRAHM (1997, 2001) ein ungeklärtes Rätsel. Allerdings erscheint es so unwahrscheinlich dann doch nicht, dass sich auch nur sehr selten fruchtende Wassermoose über historisch lange Zeiträume durch Sporenfernflug an einem Fließgewässer neu ansiedeln und dann ihre Bestände auf vegetativem Wege ausbauen, sieht man einmal von der heute gegebenen Möglichkeit der Verschleppung durch menschliche Aktivitäten ab. Auch ist in Betracht zu ziehen, dass die betreffenden Moose in der Vergangenheit womöglich öfter Sporophyten entwickelten, als es heute der Fall ist.

Demgegenüber gibt es jene Wassermoose, die im Untersuchungsgebiet ziemlich regelmäßig (*F. crassipes*, *F. rufulus*, *S. platyphyllum*, *S. rivulare*) oder zumindest gelegentlich Sporophyten bilden (*C. fontinaloides*). Bei diesen Arten ist daher zu vermuten, dass sie bessere Voraussetzungen haben, neue Gewässer zu kolonisieren. Die hier gezeigten Punktverbreitungskarten stützen diese Annahme allerdings nur tendenziell. Die ausgehnteste Verbreitung und die meisten besiedelten Fließgewässer stehen bei dem ab und an fruchtenden *C. fontinaloides* zu Buche, während eine stärker eingeschränkte Verbreitung nur bei nicht fruchtenden Arten vorliegt.

4.2 Verlauf und aktueller Stand des Ausbreitungsgeschehens

Vorausgeschickt sei in diesem Kontext, dass im Zuge unserer Kartierungen sowie der routinemäßigen Erfassung aquatischer Makrophyten viele Lokalitäten überhaupt das erste Mal nach Wassermooseen abgesucht wurden. Von daher kann es nicht überraschen, wenn hierbei vermehrt neue Wuchsorte entdeckt worden sind, zumal auch unsere Kenntnisse der spezifischen Habitatansprüche von Arten im Kartierungsverlauf zugenommen haben. KOPPE (1945, S. 85) kannte z. B. keine sauerländischen *C. fontinaloides*-Vorkommen "im Tonschiefer". Heute lässt sich dagegen belegen, dass im Sauerland gerade die als natürlich anzusehenden Habitate der Art überwiegend Tonschieferpartien sind (s. unten). Die hier von Natur aus isolierten und kleinflächigen Bestände dürften früher schlichtweg "übersehen" worden sein.

Die Summe der Beobachtungen lässt aber wenig Zweifel daran bestehen, dass sich in der hier für alle Arten dokumentierten Zunahme von Nachweisen tatsächlich massive Aus-

breitungsvorgänge widerspiegeln (bei *H. ochraceum* bleibt erst noch die zukünftige Entwicklung abzuwarten), was im Einklang mit den teils besser belegten Erkenntnissen, die an anderen Flüssen gewonnen wurden (u. a. FRAHM & ABTS 1993, FRAHM 1997, KOPERSKI 2006), steht. Besonders auffällig ist es, wenn die betreffenden Arten heute in früher gut untersuchten Gebieten gehäuft und stellenweise auch in größerer Menge neu auftreten, wie z. B. *C. fontinaloides* und *S. platyphyllum* im Arnberger Raum, wo der Lehrer T. Pitz Mitte des vergangenen Jahrhunderts bryologisch tätig war, diese Arten (bzw. *S. rivulare*) aber nicht fand.

In einigen Fällen konnte eine enorme Zunahme der Phytomasse von Beständen im Verlauf der Zeit direkt verfolgt werden. Das Beispiel von *C. aquaticus*, der in der Lippe und am Boker Kanal teilweise in ausgedehnten Flutschwadern wächst und mehrfach größere Flächen sehr junger Bauwerke besiedelt, wurde bereits erwähnt. *C. fontinaloides* fand sich 1991 nordwestlich von Lippstadt-Garfeln an wenigen Stellen des dortigen Lippewehres und Ufers. Bei einer Kontrolle im Jahr 2004 trat das Moos dort in ausgedehnten und sehr üppigen Beständen auf, die überdies an mehreren Bäumen emporwuchsen. Am Unterlauf der Lippe sind jüngst sogar sporadisch erste *C. fontinaloides*-Ansiedlungen fernab vom Hauptgewässer in Auwäldern und selbst in Gehölzen im Weidegrünland registriert worden. Offenbar besteht hier ein starker Eintrag von Pflanzenmaterial, das bei Hochwasserereignissen verdriftet wird.

Die vorgelegten Punktkarten zeigen Verbreitungsbilder, die sich zumeist am besten so interpretieren lassen, dass die heute zu beobachtende Besiedlung von Donorpopulationen im Oberlauf der Gewässer oder den dortigen Zuflüssen ausgegangen ist. Relevant ist in diesem Zusammenhang die – bei *C. fontinaloides* besonders deutlich ausgeprägte – Bindung der quellnächsten Ansiedlungen an natürliche Gesteinshabitate. Im Einzugsgebiet der Lippe sind es Kreidekalkbänke, im Einzugsgebiet der Ruhr Massenkalkbänke und -blöcke (Hönne) sowie von ufernahen Felsen ins Gewässer austreichende, basenreiche, zumeist kalkführende Tonschieferbänke (Wenne, Röhr). Wo dies nicht so ist, befinden sich heute nicht weit oberhalb der Wuchsstellen Stauseen oder anderweitig stark anthropogen veränderte Gewässerbereiche (z. B. Paderquellgebiet). Es ist in diesen Fällen gut vorstellbar, dass dort vor der Umgestaltung ebenfalls Bestände an natürlichen Gesteinsausstrichen bestanden, von denen die quellferneren Sekundärvorkommen abstammen.

Im Lippeoberlauf, in den viele Zuflüsse mit ihren zahl- und z. T. auch umfangreichen *C. fontinaloides*-Beständen münden, setzte die Besiedlung offenbar früh (um 1960) ein und weist inzwischen ein beachtliches Niveau auf. Flussabwärts hat sie bereits den Unterlauf erreicht. Ein ähnliches Szenario zeichnet sich hinsichtlich der *C. fontinaloides*-Ausbreitung in der Ruhr ab. Ihr Beginn lässt sich allerdings zeitlich nicht genauer eingrenzen und der Altnachweis zu Beginn des 19. Jahrhunderts deutet an, dass vielleicht richtigerweise von einer Wiederbesiedlung zu sprechen wäre. In der Lenne dagegen scheint die Ausbreitung der Art erst am Anfang zu stehen. Gleiches gilt hier möglicherweise für *C. riparius*.

In der Lippe befindet sich *C. riparius* im Vergleich dazu bereits in einem fortgeschrittenem Stadium der Expansion. Den Ausgang dürfte diese von den wenigen in Frage kommenden "Spender"-Populationen in den Lippezuflüssen im Hellweggebiet und auf der Paderborner Hochfläche bzw. einem zuvor unentdeckt gebliebenen Restbestand in

der oberen Lippe genommen haben. Natürlich kann in Anbetracht der Fundchronologie (Erstfund 1994) auch nicht ausgeschlossen werden, dass sich die Art in den vergangenen zwei Jahrzehnten im Lippeinzugsgebiet ganz neu angesiedelt hat. Dagegen spricht allerdings die Erwägung, dass eine Etablierung an mindestens drei nicht miteinander in Verbindung stehenden Lippezufüssen in dieser kurzen Zeit recht unwahrscheinlich wäre, zumal das Moos in Nordrhein-Westfalen nur sehr selten fruchtet.

Die rasante Ausbreitung von *C. aquaticus* in der Lippe und im Boker Kanal, die vermutlich von einer Population im Paderquellareal ausgegangen ist, wurde bereits ausführlich von GEYER & SCHMIDT (2006) diskutiert. Hier soll daher nur die Ansiedlung von *C. aquaticus* in der Möhne betrachtet werden. Sie rührt gewiß von den Vorkommen im Range- und Westerbach her und dürfte vor nicht allzu langer Zeit erfolgt sein. Auffällig ist, dass die Barriere, die der Möhnesee bildet, nicht überwunden wurde. Handelte es sich in der Möhne um alte Vorkommen, wäre nicht verständlich, warum augenscheinlich durchaus geeignete Habitate in der unteren Möhne nicht besiedelt wurden.

Im Auftreten von *F. crassipes* im Untersuchungsgebiet zeigen sich gewisse Parallelen zu jenem von *C. aquaticus*, allerdings mit dem Unterschied, dass die Art in der Lippe weiter flussabwärts und zudem in mehreren Zuflüssen und Kanälen vorkommt. Auffälligerweise besiedeln beide Arten Lippe und Boker Kanal erst abwärts von Schloß-Neuhaus, wo Pader und Alme, an denen die Art mehrfach gedeiht, münden. Sie fehlen (noch) im äußersten Oberlauf der Lippe. Dieses Verbreitungsbild deutet darauf hin, dass die Besiedlung von Lippe und Boker Kanal auf vegetativem Wege erfolgt sein könnte, obwohl *F. crassipes* regelmäßig fruchtet. Die Vorkommen in den Kanälen im Westen des Untersuchungsgebietes könnten sowohl via Sporenfernflug als auch durch von der Lippe eingespültes Pflanzenmaterial kolonisiert worden sein.

Einen Sonderfall bietet möglicherweise *O. fontanum*. Hier lässt die Fundabfolge zunächst an einen quellwärts, also gegen die Strömung gerichteten Besiedlungsverlauf denken. Da das Moos zu den landesweit noch nicht (und auch sonst nur sehr selten) fruchtend gefundenen Arten zählt, lässt sich dieser jedoch nicht plausibel erklären. Es sei denn, man nimmt an, dass die Art, im Gegensatz zu den anderen kartierten Wassermoosen eine typische "Aquarianer-Pflanze", an ihren quellnächsten Wuchsorten eingebracht wurde. Mindestens ebenso gut ist es aber vorstellbar, dass früher von *O. fontanum* in Ennepe und Ruhr doch kleine Populationen existierten, die nicht entdeckt wurden (Man denke hier an das erwähnte Vorkommen der Art in der Wese, das nur infolge der gezielten Nachsuche bestätigt wurde).

Bereits am Beispiel dieser Arten, die sowohl im Lippe- als auch im Ruhreinzugsgebiet auftreten, wird deutlich, dass das Expansionsgeschehen bei manchen Gemeinsamkeiten jeweils auch starke artspezifische Züge trägt, was sich u. a. an den unterschiedlichen Verbreitungsbildern zeigt. Weitere Belege für diese Aussage würde die Analyse der nur im Einzugsgebiet der Ruhr erfassten Arten erbringen. Insgesamt ist nichtsdestoweniger davon auszugehen, dass die Ausbreitung bei fast allen Wassermoosen – nur für *O. fontanum* gilt dies im Untersuchungsgebiet wohl nicht – eine Reaktion auf die in den letzten Jahrzehnten erheblich verringerte Schadstoffbelastung der Fließgewässer darstellt. Freilich zeigt sich an den Unterläufen von Lippe und Ruhr, dass die Wassermoose hier vornehmlich an Wehren (vgl. PHILIPPI 1993), also in turbulenten Wasserbereichen

mit guter Sauerstoffversorgung gedeihen oder sie auf höher gelegene Uferbereiche ausweichen, wo sie nur bei Hochwasser überspült werden. Andererseits dürfte es vielfach auch eine Rolle spielen, dass sich die Nährstoffeinträge in die Gewässer erhöht haben, und zwar insoweit, dass sich manche Arten jetzt in Flussabschnitten etablieren können, die zuvor nicht ihren Trophieansprüchen genügten.

Als Konsequenz aus den geschilderten Bestandszunahmen ergibt sich schließlich, dass alle hier vorgestellten Wassermoose heute landesweit sowie in den Großlandschaften Westfälische Bucht bzw. Süderbergland ungefährdet sind, während die aktuelle Rote Liste (SCHMIDT & HEINRICHS 1999) noch von einer Gefährdung ausgeht.

Danksagung. Die Autoren danken M. Flinkerbusch-Göbel, B. Schellhas, A. Thiel und Dr. K. van de Weyer für die Überlassung von Funddaten.

5 Literatur

- DÜLL, R. (1980): Die Moose (*Bryophyta*) des Rheinlandes (Nordrhein-Westfalen, BRD) unter Berücksichtigung der selteneren Arten des benachbarten Westfalen und Rheinland-Pfalz. – *Decheniana Beih.* **24**: 1-365.
- DÜLL, R. (1987): Neue und sehr seltene Moosfunde aus dem Rheinland (Nordrhein-Westfalen) und seinen Nachbargebieten. 2. Nachtrag. – *Decheniana* **140**: 41-56.
- DÜLL, R. (1994): Deutschlands Moose. Die Verbreitung der deutschen Moose in der Bundesrepublik Deutschland in den heutigen Grenzen, ihre vertikale und zonale Verbreitung, ihre Arealtypen, Sporophytenhäufigkeit, sowie Angaben zum Rückgang der Arten und ihre Gefährdung. 3. Teil Orthotrichales: Hedwigiaceae – Hypnobryales: Hypnaceae. – IDH-Verlag, Bad Münstereifel-Ohlerath.
- FELD, J. (1958): Moosflora der Rheinprovinz. Überarbeitet und ergänzt von Ludwig Laven. – *Decheniana Beih.* **6**: 1-94.
- FRAHM, J.-P. (1997): Zur Ausbreitung von Wassermoosen am Rhein (Deutschland) und an seinen Nebenflüssen seit dem letzten Jahrhundert. – *Limnologica* **27**(2): 251-261.
- FRAHM, J.-P. (2001): Biologie der Moose. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg · Berlin.
- FRAHM, J.-P. & U. W. ABTS (1993): Veränderungen der Wassermoosflora des Niederrheins 1972-1992. – *Limnologica* **23**(2): 123-130.
- GEYER, H. J. & C. SCHMIDT (2006): Zum Vorkommen des Sichelblättrigen Gitterzahnmooses *Cinclidotus aquaticus* (Hedw.) Bruch & Schimp. im Einzugsgebiet der Lippe. – *Flor. Rundbr.* **39**: 87-95.
- HÜBENER, J. W. P. (1833): *Muscologia Germanica* oder Beschreibung der Deutschen Laubmoose. Im erweiterten Umfange nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft, nebst Erörterung der Standörter und ihrer Entdecker, der Synonyme seit Hoffmann und Roth, mit erläuternden Anmerkungen. – Friedrich Hofmeister, Leipzig.
- HÜBSCHMANN, A. v. (1960): Bryologische Notizen aus Nordwest-Deutschland. – *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* **8**: 80.
- KOPERSKI, M. (2006): Bryologisch interessante Sekundärstandorte in Bremen. 6. Beitrag: Die Uferbefestigungen der Flüsse. – *Drosera* 2006: 73-90.
- KOPPE, F. (1939): Die Moosflora von Westfalen III. – *Abh. Prov.-Mus. Naturk.* **10**(2): 1-103.
- KOPPE, F. (1945): Die Wassermoose Westfalens. – *Archiv Hydrobiol.* **41**: 68-91.
- KOPPE, F. (1949): Die Moosflora von Westfalen IV. – *Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westf.* **12**(1): 5-96.

- KOPPE, F. (1965): Zweiter Nachtrag zur Moosflora von Westfalen. – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld **17**: 17-57.
- KOPPE, F. (1975): Dritter Nachtrag zur Moosflora von Westfalen. – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld **22**: 167-198.
- LUA NRW (Landesumweltamt Nordrhein-Westfalen, Hrsg.) (2002): Fließgewässertypenatlas NRW. LUA NRW-Merkblätter **36**: 1-60 + 3 Faltkarten + CD-Rom.
- MEINUNGER, L. & W. SCHRÖDER (2007): Verbreitungsatlas der Moose Deutschlands. Band 1-3, Verlag der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft, Regensburg.
- MÜLLER, H. (1859): Zusätze zur Moosflora Westfalens. – Verh. Naturh. Ver. Preuss. Rheinl. u. Westph. **16** (N.F. **6**): 34-48.
- NYHOLM, E. (1998): Illustrated Flora of Nordic mosses. Fasc. 4. Aulacomniaceae – Meesiaceae – Catosciaceae – Bartramiaceae – Timmiaceae – Encalyptaceae – Grimmiaceae – Ptychomitraceae – Hedwigiaceae – Orthotrichaceae. Nord. Bryol. Soc., Copenhagen and Lund.
- PHILIPPI, G. (1993): Die Wassermoosevegetation am mittleren und unteren Main und seinen Seitenflüssen. – *Herzogia* **9**(3+4): 475-511.
- SCHMIDT, C. (1993): Die Wassermoosevegetation im Bergland Westfalens. – Abh. Westf. Mus. Naturk. **55**(4): 1-51 + 6 Falttabellen.
- SCHMIDT, C. (1996): 2. Beitrag zur Moosflora Westfalens und angrenzender Gebiete. – *Bryol. Mitt.* **1**: 4-27.
- SCHMIDT, C. & J. HEINRICHS (1999 [2000]): Rote Liste der gefährdeten Moose (Anthocerophyta et Bryophyta) in Nordrhein-Westfalen. 2. Fassung. In: LÖBF/LAfAO NRW [Hrsg.]: Rote Liste der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Nordrhein-Westfalen. 3. Fassung. – LÖBF-Schriftenreihe **17**: 173-224.
- SCHMIDT, H. (1916): Beiträge zur Moosflora insbesondere des Bergischen Landes. – Sitzungsber. Naturh. Ver. Preuss. Rheinl. u. Westf. für 1914(D): 41-66.
- SOLGA, A. (1998): Ergebnisse der Mooskartierung auf dem Stadtgebiet von Münster. – *Natur u. Heimat* **58**(4): 107-121.
- TÖNS, H. (1952): Über die Laubmoosflora der Stadt Soest. *Natur u. Heimat* **12**(3): 76-80.
- TÖNS, H. (1957): Über das heutige Vorkommen des Wassermoses *Cinclidotus aquaticus* Jacq. in Westfalen. – *Natur u. Heimat* **17**(2): 43-45.
- VAN DE WEYER, K., A. THIEL & C. SCHMIDT (2007): Erfassung und Bewertung der Makrophytenvegetation in Fließgewässern der Ruhr und der in NRW gelegenen Teileinzugsgebiete der Sieg, Eder und Lahn im Jahr 2007. Endbericht, im Auftrag der Bezirksregierung Arnsberg.
- WIEMEYER, B. (1917): Das Vorkommen von *Cinclidotus aquaticus* (Jacquin, als *Hypnum aquaticum*) *Bryol. eur. in Westfalen*. – 45. Jahres-Ber. Bot. Sekt. Westfäl. Prov.-Ver. Wiss. Kunst, Rechnungsjahr 1916/17: 38-41.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Carsten Schmidt
 Coesfeldweg 8
 48161 Münster
 e-mail: bryo_schmidt@gmx.net

Dr. Hans Jürgen Geyer
 Möllerstr. 24
 59555 Lippstadt
 e-mail: hj.geyer@web.de

Die Situation der Heiden und Sandtrockenrasen in Deutschland

Eckhard Schröder, Sandra Balzer & Götz Ellwanger, Bonn

Abstract. In 2007 the national report on article 17 Habitats Directive with a first detailed assessment of the conservation status of habitat types and species was evaluated. Based on this report an inventory of habitat types and the most important Sites of Community Importance (SCI) of heath land and dry grassland in the biogeographical regions in Germany is presented. The article also reviews the results of the assessment and the reasons for an unfavourable conservation status.

1 Einleitung

Der Beschluss der „Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie“ (FFH-RL) im Jahr 1992 als „Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen“ (DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN 1992) lege den Grundstein für einen umfassenden europaweiten Lebensraumschutz. Die wesentlichen Ziele der FFH-RL können mit dem Erhalt der biologischen Vielfalt auf der europäischen Ebene zusammengefasst werden. Die Ziele der Richtlinie sollen mittels eines „kohärenten europäischen ökologischen Netzes besonderer Schutzgebiete“ mit der Bezeichnung „Natura 2000“, in dem auch die Schutzgebiete der Vogelschutzrichtlinie der Europäischen Union (79/409/EWG) (DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN 1979) enthalten sind, erreicht werden. Der Geltungsbereich der Richtlinie umfasst die gesamte Europäische Union mit derzeit 27 Mitgliedstaaten. Zur Richtlinie gehören insgesamt sechs Anhänge, von denen im Anhang I die Lebensraumtypen (LRT) erfasst sind (SSYMANK et al. 1998), für die die Mitgliedstaaten der EU Schutzgebiete auszuwählen hatten.

Eine Übersetzung der Lebensraumtypen ist weder eins zu eins zu den Biotoptypen Deutschlands (RIECKEN et al. 2006), noch zu Pflanzengesellschaften möglich. So können Lebensraumtypen Vegetationseinheiten entsprechen (z. B. LRT 1320 Schlickgrasbestände (*Spartinion*)), mit Biotoptypen verglichen werden (z. B. LRT 3160 Dystrophe Seen) oder ganzen Biotopkomplexen entsprechen wie der LRT 1130 Ästuarien. Darüber hinaus sind sie auch als Lebensräume für eine vielfältige Tierwelt zu denken und entsprechend wird auch der Erhaltungszustand der für die Lebensräume charakteristischen Arten berichtet.

Nachdem Deutschland seiner Verpflichtung, Schutzgebiete für das europäische Netz Natura 2000 zu melden, nachgekommen ist, fand im Jahr 2007 eine Überprüfung des Zustandes der Schutzobjekte der FFH-RL statt (BALZER et al. 2008, ELLWANGER et al. 2008). Das Ergebnis dieser Überprüfungen wird in Form eines „Nationalen Berichts“ alle sechs Jahre der EU übermittelt. Mit diesem Bericht liegen in Deutschland damit erstmals Bewertungen des Erhaltungszustandes von Lebensraumtypen vor, die auch einen großen Teil der Gesellschaften der in Deutschland vorkommenden Heiden und Sandtrockenrasen umfassen (http://www.bfn.de/0316_bewertung_lrt.html).

2 Charakterisierung der LRT mit Heiden und Sandtrockenrasen

Wie bereits ausgeführt, sind die Lebensraumtypen nicht oder nur in seltenen Fällen identisch mit pflanzensoziologischen Einheiten. Anhand der LRT, die Vegetationseinheiten der Heiden und Sandtrockenrasen enthalten, soll im Folgenden die gemeinsame Schnittmenge aufgezeigt werden.

Sandtrockenrasen sind in drei verschiedenen Lebensraumtypen der FFH-RL enthalten (EUROPEAN COMMISSION, DG UMWELT 2007, SSYMANK et al. 1998):

1. LRT 2130*¹ „Festliegende Küstendünen mit krautiger Vegetation (Graudünen)“
Dieser Typ umfasst praktisch alle Sandtrockenrasengesellschaften der festgelegten Küstendünen (Graudünen) der Verbände *Corynephorion canescentis* KLIKA 1931, *Koelerion albescentis* TX. 1937 und *Thero-Airion* TX. ex OBERDORFER 1957 und der Ordnung *Festuco-Sedetalia acris* TX. 1951 (ohne *Koelerion glaucae* VOLK 1931). Der Lebensraumtyp umfasst auch noch weitgehend vegetationsfreie Bereiche, die durch Umlagerungen entstanden sind (BALZER et al. 2002).
2. LRT 2330 „Dünen mit offenen Grasflächen mit *Corynephorus* und *Agrostis* (Dünen im Binnenland)“
Alle Sandtrockenrasen der bei den Graudünen benannten Vegetationseinheiten des Binnenlandes auf Binnendünen und in Kontakt stehenden ebenen Sandflächen sind in diesem LRT eingeschlossen. Lediglich große ebene Sandtrockenrasen wie sie z. B. auf Sandern der Flüsse auftreten können, sind ausgeschlossen und gehören überhaupt keinem LRT der FFH-RL an.
3. LRT 6120* „Trockene, kalkreiche Sandrasen“
Alle subkontinental getönten Sandtrockenrasen des Verbandes *Koelerion glaucae* VOLK 1931 gehören zu diesem LRT. Bestände des *Armerion elongatae* KRAUSCH 1961 werden ebenfalls zu diesem Lebensraumtyp gestellt, wenn diese sich durch das Auftreten von Arten mit subkontinentaler bis kontinentaler Verbreitung auszeichnen.

Die Gesellschaften der Formation **Heiden** verteilen sich sogar auf 7 Lebensraumtypen der FFH-RL (EUROPEAN COMMISSION, DG UMWELT 2007, SSYMANK et al. 1998):

1. Alle Küstenheiden der Grau- und Braundünen sind in den LRT 2140* „Krähenbeerheiden der Küsten“ und 2150* „*Calluna*-Heide auf Küstendünen“ vertreten, wobei der erste Typ Vegetationseinheiten des Verbandes *Empetrium nigri* BÖCHER 1943 umfasst und der zweite Typ das *Genistion pilosae* DUVIGN. 1942 .
2. Die Zwergstrauchheiden des Binnenlandes des Verbandes *Genistion pilosae* DUVIGN. 1942 entsprechen den LRT 2310 „Sandheiden mit *Calluna* und *Genista* (Dü-

¹ Das * bedeutet prioritärer, also für die EU besonders wertvoller LRT

nen im Binnenland)“, 2320 „Sandheiden mit *Calluna* und *Empetrum nigrum* (Dünen im Binnenland)“ und 4030 „Trockene europäische Heiden“. Der Unterschied des LRT 2310 gegenüber 2320 besteht vor allem in der Dominanz von *Empetrum nigrum* beim letzteren Typ, wie sie z. T. auf nordexponierten Dünenseiten im *Genisto pilosae-Callunetum* BRAUN 1915 zu finden ist. Der Typ 4030 umschließt auch die Bergheiden des *Vaccinio-Callunetum* BÜKER 1942 der Mittelgebirge.

3. Die Feuchtheiden des *Ericion tetralicis* SCHWICK. 1933 sind dagegen im LRT 4010 „Feuchte Heiden des nordatlantischen Raumes mit *Erica tetralix*“ enthalten.
4. Zuletzt sind noch die Heiden der subalpinen und alpinen Stufe zu erwähnen, die im LRT 4060 „Alpine und boreale Heiden“ enthalten sind. Neben den Gesellschaften der Klasse *Loiseleurio-Vaccinietea* EGGLER 1952 enthält dieser Typ auch noch den Verband *Erico-Pinion mugo* LEIBUNDGUT 1948 der Klasse *Erico-Pinetea* HORVAT 1959.

3 Verbreitung und Gesamtbestand der Heiden und Sandtrockenrasen in Deutschland

Der Gesamtbestand der von Anhang I der FFH-RL erfassten Heiden und Sandtrockenrasen in Deutschland ist in Tabelle 1 zusammengestellt. Am häufigsten und am weitesten verbreitet sind die Trockenheiden (LRT 4030). Besonders gut ausgeprägte Vorkommen finden sich im Norddeutschen Tiefland, z. T. aber auch in den Mittelgebirgen, wie zum Beispiel auf dem US-Truppenübungsplatz Grafenwöhr (Abb. 1). Ausschlaggebend für das Vorkommen des Lebensraumtyps sind eine schlechte Nährstoff- und Basenversorgung und eine geringe Wasserspeicherkapazität des Bodens.

LRT	Atlantische Region [ha]	Kontinentale Region [ha]	Alpine Region [ha]	Deutschland [ha]
2130	3426	673		4099
2140	1480	16		1496
2150	247	135		382
2310	1862	3240		5101
2320	510	100		610
2330	1285	7751		9036
4010	1661	253		1914
4030	15380	33538		48918
4060		5	1500	1505
6120	9	3948		3957

Tab. 1: Gesamtbestand der Lebensraumtypen der Heiden und Sandtrockenrasen in den drei biogeographischen Regionen Deutschlands (alle Angaben in Hektar). Quelle: Nationaler Bericht 2007 nach Art. 17 FFH-Richtlinie.

Tab. 1: Complete inventory of habitat types of heath land and dry grassland in the biogeographical regions in Germany (in hectares). Data: national report on article 17 Habitats Directive

Die als eigener Lebensraumtyp 2310 nach Anhang I der FFH-RL abgetrennten „Sandheiden mit *Calluna* und *Genista* (Dünen im Binnenland)“ haben ihren Verbreitungsschwerpunkt ebenfalls im norddeutschen Tiefland. Einige Vorkommen existieren zudem im Oberrheinischen Tiefland. Häufig kommt dieser LRT mit „Offenen Grasflächen mit Silbergras und Straußgras auf Binnendünen“ vergesellschaftet vor (LRT 2330).

Die Vorkommen der „Sandheiden mit Krähenbeere auf Binnendünen“ (LRT 2320) sind dagegen weitgehend auf das nordwestdeutsche Tiefland (atlantische biogeografische Region) beschränkt mit einem Schwerpunkt in der Schleswig-Holsteinischen Geest. Innerhalb der kontinentalen Region kommt dieser LRT nur unmittelbar angrenzend zur atlantischen Region vor.

Auch die „Feuchten Heiden mit Glockenheide“ (LRT 4010) haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in Deutschland innerhalb der atlantischen Region. Im Bereich der kontinentalen Region kommen die Feuchtheiden vorwiegend in der Lausitz vor.

„Alpine und boreale Heiden“ (LRT 4060) sind in Deutschland auf die bayerischen Alpen beschränkt mit Ausnahme eines kleinen Vorkommens am Großen Arber im Bayerischen Wald im FFH-Gebiet 6844-373 „Großer und Kleiner Arber mit Arberseen“.

„Subkontinentale basenreiche Sandrasen“ (LRT 6120) haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in Nordostdeutschland und dort v. a. in Brandenburg. Darüber hinaus gibt es Vorkommen z. B. in den Sandgebieten des Mainzer Beckens und in Mainfranken (Abb. 2).

Die Heiden und Sandtrockenrasen auf Küstendünen (LRT 2130-2150) treten häufig eng miteinander verzahnt in Komplexen bzw. Abfolgen auf (BALZER et al. 2002). Verbreitungsschwerpunkt dieser Lebensraumtypen an der Nordsee sind die nord- und ostfriesischen Inseln sowie die Festlandküste bei Cuxhaven und St. Peter Ording. An der Ostseeküste gibt es größere Vorkommen der Küstendünen mit Besenheide sowie Graudünen vor allem auf Hiddensee im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft, auf dem Darß oder auf Fehmarn. Die Krähenbeerheiden sind in der kontinentalen Region nur sehr kleinflächig und ausschließlich auf dem Darß (FFH-Gebiet 1541-301) und auf Hiddensee (FFH-Gebiet 1544-302) im Nationalpark „Vorpommernsche Boddenlandschaft“ zu finden.

Verbreitungsgebiete und Flächen der Lebensraumtypen der FFH-Richtlinie

4030 Trockene Heiden

Stand: Mai 2008

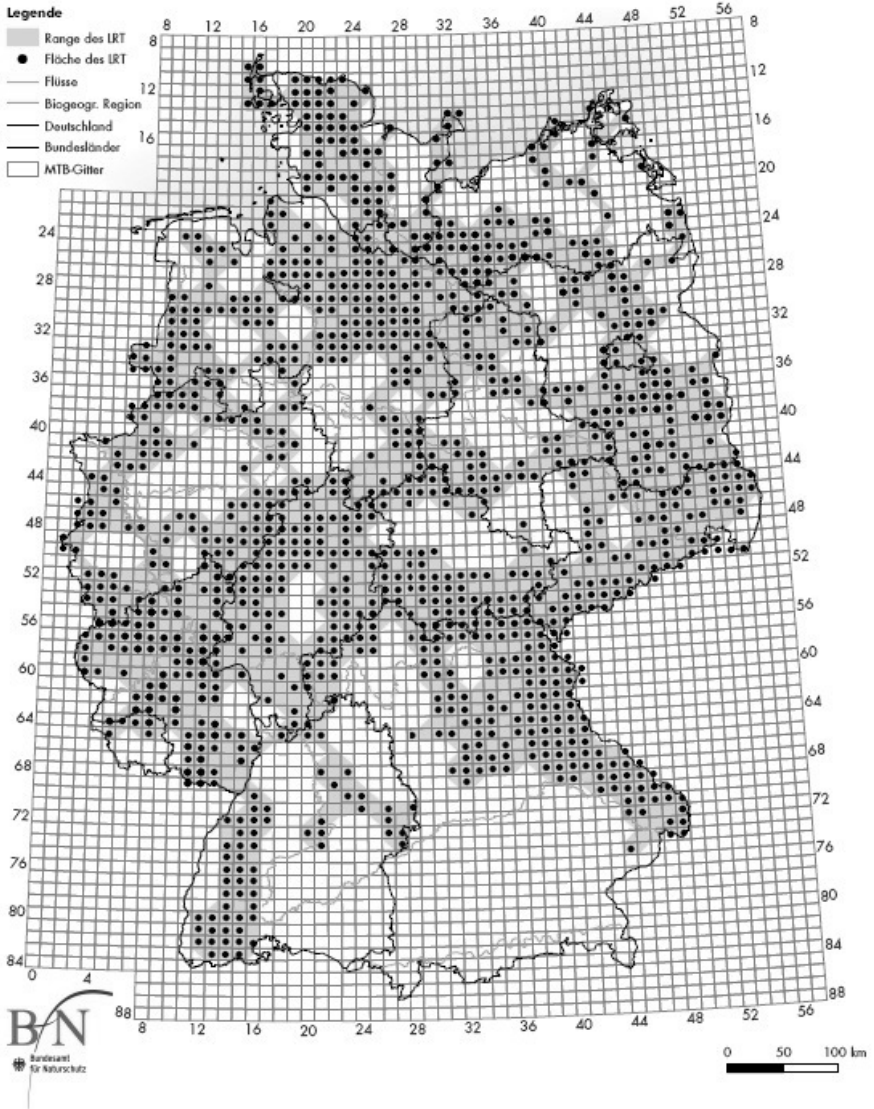


Abb. 1: Verbreitungsgebiet und Vorkommen der „Trockenen europäischen Heiden“ (LRT 4030) in Deutschland

Fig. 1: Range and distribution of “European dry heaths” in Germany (habitat type 4030)

Verbreitungsgebiete und Flächen der Lebensraumtypen der FFH-Richtlinie

6120* Subkontinentale basenreiche Sandrasen

Stand: Mai 2008

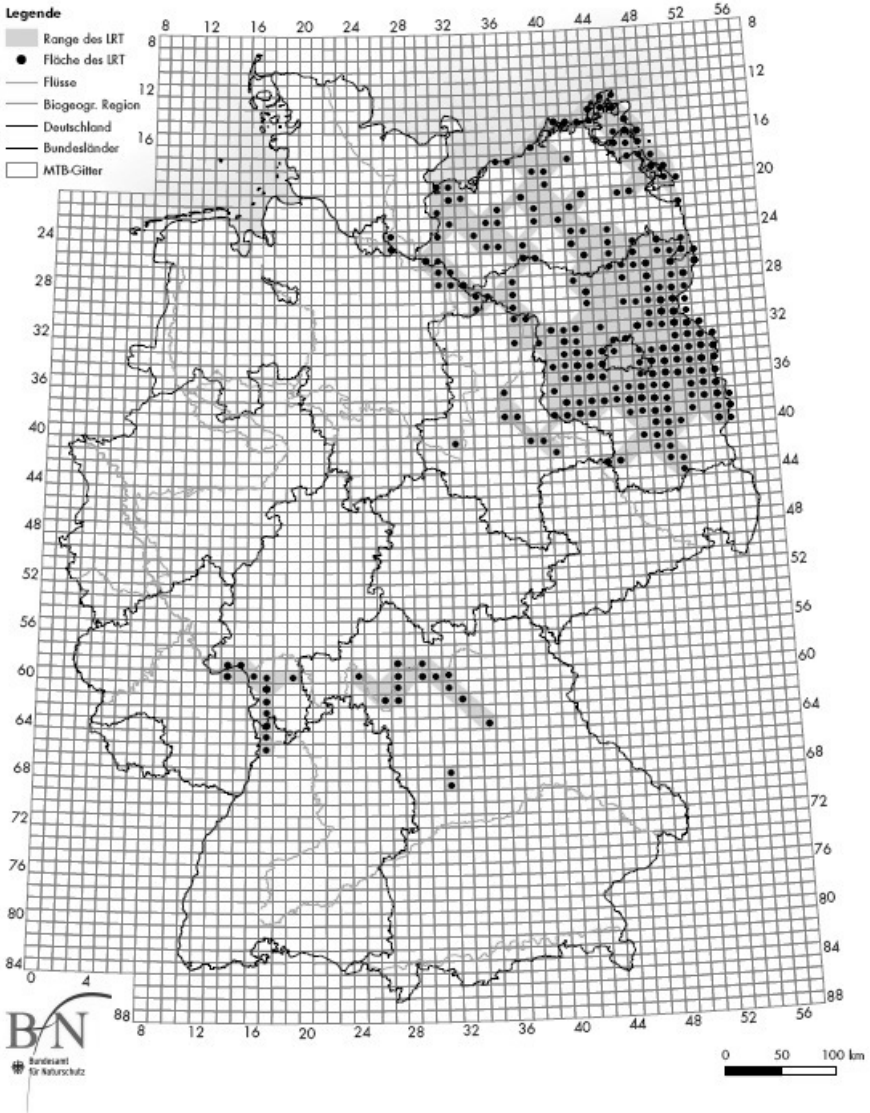


Abb. 2: Verbreitungsgebiet und Vorkommen der „Subkontinentalen basenreichen Sandrasen“ (LRT 6120) in Deutschland

Fig. 2: Range and distribution of “Xeric sand calcareous grasslands” in Germany (habitat type 6120)

4 Die hinsichtlich der Flächengröße wichtigsten Gebiete für Heiden und Sandtrockenrasen in der Natura 2000-Kulisse Deutschlands

Datengrundlage für die Auswertung der hinsichtlich der Flächengröße wichtigsten FFH-Gebiete für Heiden und Sandtrockenrasen sind die Standarddatenbögen und Karten der gemeldeten Gebiete der Bundesländer (bundesweit zusammengefasster Datenbestand, Stand: Mai 2006). Eine ähnliche Auswertung für alle Lebensraumtypen mit Stand Anfang 2005 findet sich bei BALZER & SSYMANK (2005).

Die Flächengröße innerhalb der gemeldeten Gebiete gibt allerdings nur die Gesamtfläche eines LRT im jeweiligen Gebiet wieder. Dabei kann diese Gesamtfläche bei einigen Gebieten aus einem Einzelvorkommen bestehen, bei vielen, insbesondere großen FFH-Gebieten wird sie sich jedoch aus mehreren Einzelvorkommen zusammensetzen.

Einschränkend ist zu der Auflistung der hinsichtlich der Flächengröße wichtigsten FFH-Gebiete für die Heiden und Sandtrockenrasen darauf hinzuweisen, dass die Flächenangaben für die LRT in vielen Standarddatenbögen von den Bundesländern noch nicht aktualisiert werden konnten. In vielen Fällen handelt es sich daher teils um Schätzungen. In den nächsten Jahren wird es daher aufgrund aktueller Kartierungen, präziserer Ansprache der LRT im Gelände und neuer Erfassungsmethoden (z. B. DÜVEL & FRICK 2005, FRICK 2006) zu einer weiteren Konkretisierung kommen. Dabei können sowohl höhere als auch geringere Flächenwerte ermittelt werden.

Die wichtigsten Gebiete der Heiden und Sandtrockenrasen auf Küstendünen (LRT 2130-2150) sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Ausgewählt wurden pro LRT die 10 Gebiete mit den größten gemeldeten Vorkommen. Aufgrund der engen Vergesellschaftung der drei LRTs weisen die 15 ausgewählten FFH-Gebiete in der Regel mindestens zwei, zum Teil auch alle drei LRTs auf. Die LRT 2140 und 2150 kommen insgesamt nur in einer geringen Zahl von FFH-Gebieten vor, wobei es sich überwiegend um große Gebiete mit jeweils mehreren Vorkommen handelt. Daher sind in Tabelle 2 alle für die Küstendünen mit Krähenbeere (LRT 2140) und 11 von 13 für die Küstendünen mit Besenheide (LRT 2150) gemeldeten Gebiete enthalten. Demgegenüber wurden für die Graudünen (LRT 2130) mit 38 relativ viele Gebiete gemeldet. Diese Gebiete mit Vorkommen des LRT von maximal 25 ha befinden sich überwiegend an der Küste bzw. den Inseln der Ostsee.

Auch die LRT 2310, 2330 und 4030 sind häufig eng verzahnt oder benachbart zu finden. In Tabelle 3 sind die 25 wichtigsten Gebiete dieser LRT zusammengestellt. Ausgewählt wurden pro LRT die 10 Gebiete mit den größten Vorkommen sowie die Gebiete mit einer Gesamtfläche aller drei LRT von mehr als 400 ha.

Für diese drei LRT lässt sich feststellen, dass großflächige Vorkommen fast ausschließlich auf aktiven oder ehemaligen militärischen Übungsplätzen erhalten geblieben sind. Unter den in Tabelle 3 aufgelisteten FFH-Gebieten befinden sich allein 10 der 25 verbliebenen Truppenübungsplätze Deutschlands (Bundeswehr und Gaststreitkräfte) sowie zwei Standortübungsplätze und das Erprobungsgelände Meppen. Bis auf die FFH-Gebiete 2934-301 „Nemitzer Heide“ und 1119-303 „Süderlügumer Binnendünen“ unterlagen alle anderen Gebiete ebenfalls ganz oder teilweise einer militärischen Nutzung.

Tab. 2: Die 15 wichtigsten Gebiete der Lebensraumtypen „Festliegende Küstendünen mit krautiger Vegetation (Graudünen)“ (LRT 2130), „Krähenbeerheiden der Küsten“ (LRT 2140) und „*Calluna*-Heide auf Küstendünen“ (LRT 2150) an Nord- und Ostsee in Deutschland (alle Angaben in Hektar). Ausgewählt wurden pro LRT die 10 Gebiete mit den größten Gesamtvorkommen² sowie die Gebiete mit einer Gesamtfläche aller drei LRT von mehr als 25 ha. Reihenfolge nach absteigender Gesamtfläche aller drei Lebensraumtypen. Stand: Mai 2006

Tab. 2: The most important Sites of Community Importance (SCI) of the habitat types “Fixed dunes with herbaceous vegetation (grey dunes)” (habitat type 2130), “Decalcified fixed dunes with *Empetrum nigrum*” (habitat type 2140) and “Atlantic decalcified fixed dunes (*Calluno-Ulicetea*)” (habitat type 2150) at the North and Baltic Sea in Germany (in hectares). Selected were for each habitat type the ten SCIs with the largest occurrence and the SCIs with a total area of all three habitat types with more than 25 hectares. Listed according to decreasing total area of the three mentioned habitat types. Data as of May 2006

Rang	Gebietsnr.	Region	Gebietsname	LRT 2130	LRT 2140	LRT 2150	Summe
1	DE2306301	A	Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer	2500	255	15	2770
2	DE0916392	A	Dünen- und Heidelandschaften Nord-Sylt	725	450		1175
3	DE1115391	A	Dünenlandschaft Süd-Sylt	127	313	120	560
4	DE1315391	A	Küsten- und Dünenlandschaften Amrums	260	110	5	375
5	DE1016392	A	Dünen- und Heidelandschaften Nord- und Mittel-Sylt	40	265	50	355
6	DE1544302	K	Westrügensche Boddenlandschaft mit Hiddensee	215	5	115	335
7	DE1617301	A	Dünen St. Peter	45	37	3	85
8	DE1532391	K	Küstenstreifen West- und Nordfehmar	62		2	64
9	DE1542302	K	Recknitz-Ästuar und Halbinsel Zingst	57		1	58
10	DE1934302	K	Wismarbucht	47			47
11	DE1629391	K	Strandseen der Hohwachter Bucht	41		1	42
12	DE1541301	K	Darß	30	12		42
13	DE1116391	A	Küstenlandschaft Ost-Sylt	2	12	20	34
14	DE1832329	K	Ostseeküste zwischen Grömitz und Kellenhusen	15		10	25
15	DE2117331	A	Küstenheiden und Krattwälder bei Cuxhaven		2		2

² Bei LRT 2150 liegen zwei Gebiete mit 1 ha gemeinsam auf Rang 10. Diese wurden beide ausgewählt.

Tab. 3: Die 25 wichtigsten Gebiete der Lebensraumtypen „Sandheiden mit *Calluna* und *Genista* (Dünen im Binnenland)“ (LRT 2310), „Dünen mit offenen Grasflächen mit *Corynephorus* und *Agrostis* (Dünen im Binnenland)“ (LRT 2330) und „Trockene europäische Heiden“ (LRT 4030) in Deutschland (alle Angaben in Hektar). Ausgewählt wurden pro LRT die 10 Gebiete mit den größten Gesamtorkommen³ sowie die Gebiete mit einer Gesamtfläche aller drei LRT von mehr als 400 ha. Reihenfolge nach absteigender Gesamtfläche aller drei Lebensraumtypen. Stand: Mai 2006

Tab. 3: The most important Sites of Community Importance (SCI) of the habitat types “Dry sand heaths with *Calluna* and *Genista*“ (habitat type 2310), “Inland dunes with open *Corynephorus* and *Agrostis* grasslands” (habitat type 2330) and “European dry heaths” (habitat type 4030) in Germany (in hectares). Selected were for each habitat type the ten SCIs with the largest occurrence and the SCIs with a total area of all three habitat types with more than 400 hectares. Listed according to decreasing total area of the three mentioned habitat types. Data as of May 2006

Rang	Gebietsnr.	Region	Gebietsname	LRT 2130	LRT 2330	LRT 4030	Summe
1	DE2941302	K	Wittstock-Ruppiner Heide	400	2000	3335	5735
2	DE3535301	K	Colbitz-Letzlinger Heide	20	150	4500	4670
3	DE2725301	A	Lüneburger Heide	1	2	3000	3003
4	DE3124301	A	Moor- und Heidegebiete im Truppenübungsplatz Bergen-Hohne	80	0,1	2800	2880
5	DE4118301	A	Senne mit Stapelager Senne	336	344	1592	2272
6	DE2846301	K	Kleine Schorfheide - Havel	390	160	1000	1550
7	DE4552301	K	Truppenübungsplatz Oberlausitz	180	150	1200	1530
8	DE3026302	A	Moor- und Heidegebiete im Truppenübungsplatz Munster-Süd			1360	1360
9	DE3338302	K	Klietzer Heide		10	1300	1310
10	DE6336301	K	US-Truppenübungsplatz Grafenwöhr			1300	1300
11	DE2350301	K	Waldhof, Jägerbrück und Schwarzer See		318	918	1236
12	DE3945303	K	Heidehof - Golmberg	200	160	625	985
13	DE3944301	K	Forst Zinna/Keilberg	200	230	550	980
14	DE2733301	K	Lübtheener Heide und Trebser Moor	247	700		947
15	DE4051301	K	Lieberoser Endmoräne und Staakower Läufe	150	300	410	860
16	DE3952301	K	Reicherskreuzer Heide und Schwanensee		60	800	860
17	DE2638301	K	Marienfließ			600	600

³ Bei LRT 2330 liegen vier Gebiete mit 150 ha gemeinsam auf Rang 10. Diese wurden alle in die Tabelle aufgenommen.

18	DE4143401	K	Glücksburger Heide			500	500
19	DE3110301	A	Tinner Dose, Sprakeler Heide	150	4	280	434
20	DE3444303	K	Döberitzer Heide		200	214	414
21	DE2934301	K	Nemitzer Heide	180	25	185	390
22	DE1623392	A	Binnendünen- und Moorlandschaft im Sorgetal	280	57	25	362
23	DE1119303	A	Süderlügumer Binnendünen	225	55	20	300
24	DE3347302	K	Schönower Heide		150	53	203
25	DE3544303	K	Ferbitzer Bruch		150	11	161

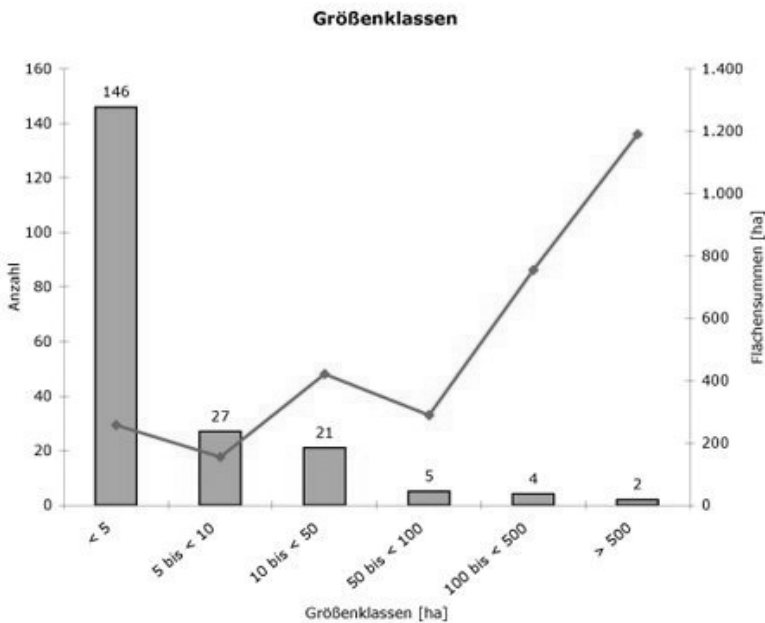


Abb. 3: Verteilung der in den FFH-Gebieten Deutschlands gemeldeten Vorkommen des LRT 6120 „Subkontinentale basenreiche Sandrasen“ auf Größenklassen (Quelle: BALZER & SSYMANK 2005).

Fig. 3: Distribution of the occurrences of the habitat type 6120 “Xeric sand calcareous grasslands” in size ranges in the SCIs of Germany (source: BALZER & SSYMANK 2005)

Auch die „Subkontinentalen basenreichen Sandrasen“ (LRT 6120) befinden sich zu einem großen Teil auf aktiven oder ehemaligen militärischen Übungsplätzen. Von den sechs FFH-Gebieten mit dem größten gemeldeten Flächenanteil des LRT befinden sich allein fünf auf ehemaligen Truppenübungsplätzen (vgl. Tab. 3, Rang 12, 13, 15, 20 und 25).

Bei den Vorkommen in insgesamt 205 FFH-Gebieten (Stand: Anfang 2005), die vornehmlich in Brandenburg zu finden sind, handelt es sich überwiegend aber um sehr kleine Flächen: 146 Vorkommen <5 ha. Weitere 27 Vorkommen entfallen auf die Größenklasse von 5 bis <10 ha und 21 Vorkommen sind zwischen 10 und <50 ha groß. Demgegenüber weisen nur 6 FFH-Gebiete mehr als 100 ha Fläche des LRT auf.

Die größten Vorkommen der „Feuchten Heiden mit Glockenheide“ (LRT 4010) befinden sich in den FFH-Gebieten 3124-301 „Moor- und Heidegebiete im Truppenübungsplatz Bergen-Hohne“ mit 200 ha, 4118-301 „Senne mit Stapelager Senne“ mit 140 ha und 3708-302 „Gildehauser Venn“ mit 120 ha (alle in der atlantischen Region). Von den insgesamt 186 FFH-Gebieten mit Vorkommen des LRT weisen 129 Gebiete nur Vorkommen unter 5 ha auf. Sieben weitere Gebiete liegen zwischen 50 und <100 ha und 27 zwischen 10 und <50 ha. Die größten Vorkommen der Feuchtheiden in der kontinentalen Region finden sich in den FFH-Gebieten 1322-392 „Wald-, Moor- und Heidelandschaft der Fröruper Berge und Umgebung“ und 3618-301 „Großes Torfmoor, Altes Moor“ mit jeweils 55 ha.



Abb. 4: LRT 2310/2330: Binnendünen mit Besenheide und Sandtrockenrasen im FFH-Gebiet 3945-303 „Heidehof-Golmberg“ in Brandenburg (Foto: Ellwanger 2005)

Figure 4: Habitat types 2310/2330: Dry sandy heaths and open grassland with *Corynephorus* and *Agrostis* of inland dunes in the German SCI 3945-303 „Heidehof-Golmberg“ in Brandenburg (Foto: Ellwanger 2005)

Das größte Vorkommen der „Sandheiden mit Krähenbeere auf Binnendünen“ (LRT 2320) mit 185 ha befindet sich in den „Süderlügumer Binnendünen“ (1119-303). Die danach wichtigsten FFH-Gebiete sind die „Lütjenholmer und Bargumer Heide“ mit 75 ha (1320-302) sowie „Treene, Winderatter See bis Friedrichstadt und Bollingstedter Au“ mit 55 ha (1322-391). Die übrigen 19 für den Lebensraumtyp gemeldeten Gebiete weisen maximal 28 ha, in der Regel aber höchstens 10 ha Fläche von Binnendünen mit Krähenbeerheiden auf.

Die wichtigsten FFH-Gebiete für den LRT 4060 „Alpine und boreale Heiden“ sind 8528-301 „Allgäuer Hochalpen“ mit insgesamt 500 ha und 8626-301 „Hoher Ifen“ mit 180 ha. Der LRT kommt außerdem in 17 weiteren FFH-Gebieten vor, wobei die Flächengröße jeweils zwischen 5 und 50 ha liegt.

5 Erhaltungszustand der Heiden und Sandtrockenrasen in Deutschland

Die Bewertung des Erhaltungszustandes der Lebensraumtypen der FFH-RL erfolgt für ganz Europa nach einheitlichen Bewertungskriterien und wird auf der Ebene der biogeografischen Regionen vorgenommen. Die Ergebnisse münden in einem „Ampelschema“ mit grün (günstig), gelb (ungünstig – unzureichend) und rot (ungünstig – schlecht). Es werden für die Bewertung nicht nur die Vorkommen in den FFH-Gebieten, sondern alle Vorkommen bundesweit bzw. EU-weit berücksichtigt. Bei der Gesamtbewertung des Erhaltungszustands der Lebensraumtypen gehen Einzelbewertungen der Parameter „Aktuelles natürliches Verbreitungsgebiet“, „Aktuelle Fläche“, „spezifische Strukturen und Funktionen“ (einschließlich lebensraumtypischer Arten) (vgl. DOERPINGHAUS et al. 2003, DRACHENFELS et al. 2005) und „Zukunftsaussichten“ ein (BALZER et al. 2008, ELLWANGER et al. 2008). Die Ergebnisse für alle Lebensraumtypen sowie ergänzende Hinweise zur Bewertungsmethodik sind zu finden unter:
http://www.bfn.de/0316_bericht2007.html.

Der aktuelle Erhaltungszustand der **Sandtrockenrasen** ist in Deutschland überwiegend ungünstig (NATIONALER BERICHT 2007). Insbesondere die LRT des Binnenlandes befinden sich in einem unzureichenden bis schlechten Erhaltungszustand. In der atlantischen Region ist der Zustand der Graudünen der Küsten mit krautiger Vegetation gut, während er in der kontinentalen Region unzureichend ist. Hauptgefährdungsursache der drei LRT der Sandtrockenrasen ist die Einschränkung der natürlichen Dünen dynamik sowohl an der Küste, dort durch Küstenschutzmaßnahmen bedingt, als auch im Bereich der Binnendünen. Beeinträchtigt werden die Sandtrockenrasen durch Sport- und Freizeiteinrichtungen, Wegebau sowie Trittbelastung durch Freizeittourismus und Sukzession. Ganz besonders wirken sich allerdings die atmogene Eutrophierung und deren Folgeerscheinungen auf den Erhaltungszustand der Sandtrockenrasen aus (BOBBINK et al. 1998).

Für die beiden LRT „Graudünen mit krautiger Vegetation“ (2130) und „Offenen Grasflächen mit Silbergras und Straußgras auf Binnendünen“ (2330) wurden im Rahmen des Nationalen Berichts 2007 Größen der günstigen Gesamtfläche als Referenzwerte angegeben, die über den aktuell vorhandenen Vorkommen liegen. U. a. unterliegt der LRT 2130 bedingt durch Sukzession Flächenverlusten, während die Strukturen und Funktionen des LRT insgesamt mit gut bewertet werden. Bei LRT 2330 ist ein abnehmender Trend im Verbreitungsgebiet und insbesondere in der Fläche zu beobachten, dieser ist bedingt durch menschliche Einflüsse bzw. natürliche Prozesse wie Sukzession. Beeinträchtigungen sind insbesondere durch direkten Flächenverlust in Folge von Infrastrukturmaßnahmen, Neuaufforstungen und Wiederbewaldungen sowie Eutrophierung festzustellen.

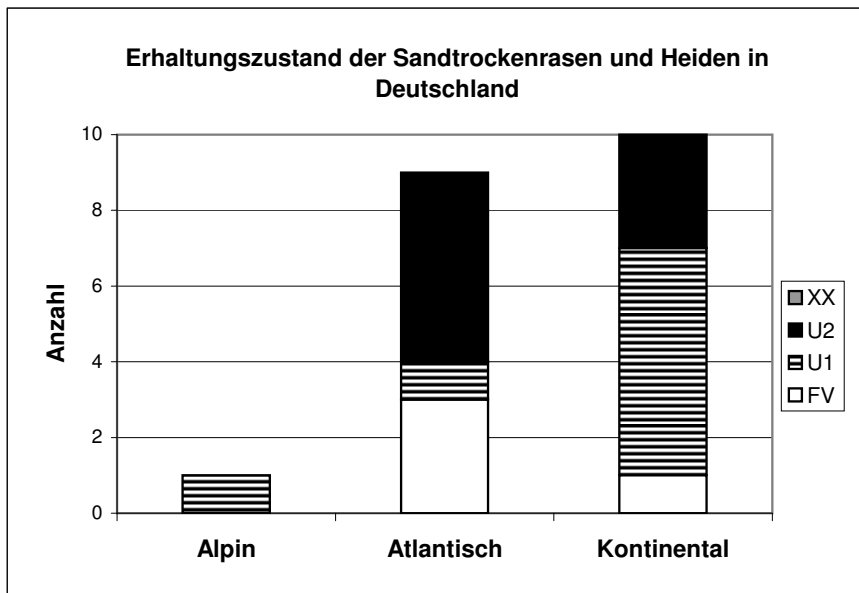


Abb. 5: Ergebnisse der Bewertung des Erhaltungszustandes der LRT der Sandtrockenrasen und Heiden in Deutschland. Angegeben ist die Anzahl der Nennung der Bewertungsstufen pro biogeografische Region mit FV günstig, U1 ungünstig-unzureichend, U2 ungünstig-schlecht, XX unbekannt.

Figure 5: Results of the assessment of conservation status of heath land and dry grassland habitat types in Germany. The Figure shows the number of FV favourable, U1 unfavourable-inadequate, U2 unfavourable-bad, XX unknown described habitat types per biogeographical region.

Unter den **Heiden** in Deutschland befinden sich lediglich die „Küstendünen mit *Empetrum nigrum*“ (LRT 2140) sowie die „Trockenen europäischen Heiden“ (LRT 4030) in der atlantischen Region und die „Alpinen und borealen Heiden“ (LRT 4060) in der kontinentalen Region in einem günstigen Erhaltungszustand.

Mit einem ungünstig-schlechten Erhaltungszustand sind dagegen die Küstenheiden an Nord- und Ostsee (atlantische und kontinentale biogeografische Region) eingestuft. Hauptbeeinträchtigungen sind der Freizeittourismus und Sukzession. Ganz besonders wirken sich auch hier die atmogene Eutrophierung und deren Folgeerscheinungen auf den Erhaltungszustand der Küstenheiden aus.

In den beiden o.g. biogeografischen Regionen sind auch die Heiden auf Binnendünen (LRT 2310, 2320) in einem ungünstig-schlechten bzw. ungünstig-unzureichendem (LRT 2310 in der kontinentalen Region) Erhaltungszustand. Die trockenen „Sandheiden mit *Calluna* und *Genista*“ (LRT 2310) haben in der Vergangenheit einen starken flächenhaften Verlust v. a. durch Aufforstungen erlitten und Vorkommen innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebiets eingebüßt. Aktuell besteht die Gefährdung durch Stickstoffeinträge aus der Luft und dadurch zunehmende Vergrasung (BOBBINK et al. 1998, FOTNER et al. 2004), so dass auch für die Berichtsperiode 2000-2006 ein negativer Trend bezüglich der aktuellen Fläche festgestellt wurde. Im Rahmen des Nationalen Berichts wurde

daher ein größerer Referenzwert für die günstige Fläche des Lebensraumtyps angegeben, als die bekannten Vorkommen aktuell an Fläche einnehmen.

Eine Sonderstellung innerhalb der hier besprochenen Heiden nimmt die „Feuchte Heide mit Glockenheide“ (LRT 4010) ein, die in zwei standörtlich zu unterscheidenden Ausbildungen vorkommt. Auf der einen Seite die Primärvorkommen, die starke flächenhafte Verluste erlitten haben und durch Entwässerung und Sukzession beeinträchtigt sind. Auf der anderen Seite die Sekundärvorkommen in abgetorften oder teilabgetorften Moorbereichen. Die Strukturen und Funktionen sind für beide Ausbildungen betrachtet innerhalb und außerhalb der FFH-Gebiete deutlich unzureichend und die Referenzfläche des LRT ist deutlich größer angegeben worden, als die aktuellen Vorkommen an Fläche einnehmen.

Die „Trockenen Heiden“ (LRT 4030) haben durch Sukzession einen Rückgang seit 1994, insbesondere in der kontinentalen biogeografischen Region, zu verzeichnen. Ein nicht unmaßgeblicher Anteil daran hat die Konversion der Truppenübungsplätze. Der Flächenverlust sowie die Nutzungsänderungen, Vergrasung und Sukzession führen insgesamt zu einer ungünstigen Bewertung des Erhaltungszustandes dieses Lebensraumtyps.

Der einzige Lebensraumtyp der Sandtrockenrasen und Heiden mit Vorkommen in der alpinen biogeografischen Region, die „Alpine und boreale Heide“ (LRT 4060), ist durch Düngung und Überweidung gefährdet und beeinträchtigt. Daher ist ihr Zustand im Hinblick auf die Strukturen und Funktionen nur ungünstig-unzureichend. Zudem sind signifikante Verluste des Subtyps Zwergwachholdergebüsch zu verzeichnen, die zu einer ungünstig-unzureichenden Einstufung des Bewertungsparameters „Aktuelle Fläche“ geführt haben. Insgesamt ist damit der Erhaltungszustand als ungünstig-unzureichend einzustufen.

6 Ausblick

Wie die erste umfassende Bewertung der Heiden und Sandtrockenrasen Deutschlands zeigt, sind zwar weitgehend noch ausreichende Flächen für ein langfristiges Überleben der Lebensraumtypen mit ihren typischen Arten vorhanden, aber der Erhaltungszustand ist oft ungünstig. Besonders auf vielen ehemaligen Truppenübungsplätzen droht vielen Heiden und Sandtrockenrasen eine Verbuschung und Vergrasung durch fortschreitende Sukzession. Gleichzeitig sind die räumlich häufig schon isolierten und zumeist kleinflächigeren Vorkommen außerhalb der Truppenübungsplätze durch einen sinnvollen Umgebungsschutz und Maßnahmen zur Vernetzung zu unterstützen. Gefragt sind jetzt intelligente und schnell umsetzbare Managementkonzepte (ELLWANGER & SCHRÖDER 2006), um beim nächsten Bericht in 2013 nicht eine weitere Verschlechterung dokumentieren zu müssen. Dies ist in Anbetracht der enormen Flächen und der knappen Haushaltsmittel sicherlich keine leichte Aufgabe. Aber gerade in diesem Jahr, in dem Deutschland die Konferenz zur Biologischen Vielfalt ausrichtet, ist natürlich ein Signal und Engagement für die Zukunft besonders wichtig.

7 Literatur

- BALZER, S., D. BOEDEKER & U. HAUKE (2002): Interpretation, Abgrenzung und Erfassung der marinen und Küstenlebensraumtypen nach Anhang I der FFH-Richtlinie in Deutschland. – *Natur & Landschaft* **77**(1): 20-28.
- BALZER, S., G. ELLWANGER, U. RATHS, E. SCHRÖDER & A. SSYMANK, A. (2008): Verfahren und erste Ergebnisse des nationalen Berichts nach Artikel 17 der FFH-Richtlinie. – *Natur & Landschaft* **83**(3): 111-117.
- BALZER, S. & A. SSYMANK (Bearb.) (2005): Natura 2000 in Deutschland. – *Naturschutz & Biol. Vielfalt* **14**. CD-ROM mit Booklet.
- BOBBINK, R., M. HORNING & J. G. M. ROELOFS (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. – *J. Ecol.* **86**: 717-738.
- DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN (1979): Richtlinie 79/409/EWG des Rates vom 2. April 1979 über die Erhaltung der wildlebenden Vogelarten. – *Amtsblatt der Europäischen Gemeinschaften*, Reihe L 103: 1-18.
- DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN (1992): Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen. – *Amtsblatt der Europäischen Gemeinschaften*, Reihe L 206: 7-50.
- DOERPINGHAUS, A., G. VERBÜCHELN, E. SCHRÖDER, W. WESTHUS, R. MAST & M. NEUKIRCHEN (2003): Empfehlungen zur Bewertung des Erhaltungszustands der FFH-Lebensraumtypen: Grünland. – *Natur & Landschaft* **78**(8): 337-342.
- DRACHENFELS, O. VON, H. BEUTLER, T. HÜBNER, G. LUDWIG, M. NEUKIRCHEN, E. SCHRÖDER, M. VISCHER-LEOPOLD, M. WAGNER & R. WARNKE-GRÜTTNER, R. (2005): Empfehlungen zur Bewertung des Erhaltungszustands der FFH-Lebensraumtypen: Moore und Heiden. – *Natur & Landschaft* **80**(11): 484-488.
- DÜVEL, M. & A. FRICK (2005): Ersterfassung der Lebensraumtypen nach Anhang I der FFH-RL. Anwendung von höchstauflösenden Satellitendaten bei der Kartierung und Bewertung. – *Natur & Landschaft* **80**(5): 196.
- ELLWANGER, G., S. BALZER, T. ISSELBÄCHER, U. RATHS, E. SCHRÖDER, A. SSYMANK, M. VISCHER-LEOPOLD & M. ZIMMERMANN (2008): Der nationale Bericht 2007 nach Art. 17 FFH-Richtlinie. Ein Überblick über die Ergebnisse unter besonderer Berücksichtigung der Käfer. – *Naturschutz & Landschaftsplanung* **40**(1): 5-8.
- ELLWANGER, G. & E. SCHRÖDER (Bearb.)(2006): Management von Natura 2000-Gebieten. Erfahrungen aus Deutschland und ausgewählten anderen Mitgliedsstaaten der Europäischen Union. – *Naturschutz & Biol. Vielfalt* **26**: 302 S.
- EUROPEAN COMMISSION, DG UMWELT (2007): Interpretation Manual of European Union Habitats. – Version EUR 27, Juli 2007. – Brüssel, 144 S.
http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/2007_07_im.pdf
- FOTTNER, S., T. NIEMEYER, M. SIEBER & W. HÄRDTLE (2004): Auswirkungen unterschiedlicher Pflegemaßnahmen auf die Stickstoffdynamik in Heideökosystemen in Nordwestdeutschland. – *Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz* **78**: 183-199.
- FRICK, A. (2006): Beiträge höchstauflösender Satellitenfernerkundung zum FFH-Monitoring. Entwicklung eines wissensbasierten Klassifikationsverfahrens und Anwendung in Brandenburg. – *Diss. Techn. Univ. Berlin*, 225 S.
- NATIONALER BERICHT (2007): Nationaler Bericht nach Art. 17 der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (92/43/EWG). – http://www.bfn.de/0316_bericht2007.html.
- RIECKEN, U., P. FINCK, U. RATHS, E. SCHRÖDER & A. SSYMANK (2006): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands. Zweite fortgeschriebene Fassung 2006. – *Naturschutz & Biol. Vielfalt* **34**, 318 S.
- SSYMANK, A., U. HAUKE, C. RÜCKRIEM & E. SCHRÖDER unter Mitarbeit von D. MESSER (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000 – BfN-Handbuch zur Umsetzung der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (92/43/EWG) und der Vogelschutz-Richtlinie (79/409/EWG). – *Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz* **53**, 560 S.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Eckhard Schröder
Dr. Sandra Balzer
Götz Ellwanger
Bundesamt für Naturschutz
Konstantinstr. 110
53179 Bonn
Germany

Erhalt und Restitution von Heiden im östlichen Hochsauerlandkreis

Werner Schubert, Robert Trappmann & Bettina Gräf, Schmallenberg-Bödefeld

Abstract. Mountain heathlands covered about 170 years ago ca. 10% of the landscape in the eastern Hochsauerlandkreis, but have declined dramatically since. Measures of conservation and restitution are described for some of the few remaining. Various mechanical operations that were tested in order to revitalize mountain heathlands are named and the results are compared.

1 Einleitung

Heiden sind in Westfalen wie auch sonst in Nordwestdeutschland in der Regel anthropogen bedingte Ersatzgesellschaften (BURRICHTER 1954, ELLENBERG 1996). Die vor Jahrzehnten geäußerte Ansicht (CRAMER 1952, JONAS 1954), die Niedersfelder Hochheide und jene auf dem Kahlen Asten seien als Eiszeitrelikte von jeher baumfrei, kann als widerlegt gelten (vgl. GERINGHOFF & DANIELS 2003), nicht zuletzt angesichts der heute in beiden Gebieten stellenweise weit fortgeschrittenen Sukzession. Eine ähnlich gravierende Fehleinschätzung betrifft das Vorkommen der Buche. Sie befindet sich hier in Höhenlagen um 800 m über NN keinesfalls in der Kampfzone des Waldes. Ihr Krüppelwuchs ist in den betreffenden Lebensräumen vielmehr Indiz für die historische Übernutzung, welche zu einer Devastierung der Böden führte. Verschiedene Buchenbestände auf besseren Standorten belegen heute eindrucksvoll die gute Wuchsleistung der Buche auch in diesen Höhenlagen. Der heutige starke Sukzessionsdruck hin zur Gebüsch- und Waldentwicklung auf den hiesigen montanen Heideflächen bildet jedenfalls ein Hauptproblem beim Erhalt bzw. bei der Wiederherstellung dieser Lebensräume.

2 Historische Verbreitung von Heiden im östlichen Hochsauerlandkreis

Die Entstehung unserer Heiden ist das Ergebnis über Jahrhunderte vollzogener, nicht nachhaltiger Wirtschaftsweisen. Weil es keine alternativen Bewirtschaftungsformen gab, kam es im östlichen Hochsauerlandkreis zur großflächigen Ausbildung dieses extremen Lebensraums. Für die Stadtgebiete von Olsberg, Winterberg, Medebach und Hallenberg, können die einstige Verbreitung und die Veränderung der "Heideflächen" in den letzten 170 Jahren auf Basis historischer Karten von 1838 sowie 1898 annäherungsweise beschrieben werden. Dabei ist zu bedenken, dass die in den Karten dargestellten Heiden und Triften neben den Zwergstrauchheiden sicher auch bodensaure Magerrasen und Borstgrasrasen umfassten. Geht man ferner davon aus, dass die um 1900 bestehenden Fichtenaufforstungen in aller Regel auf den schlechtesten landwirtschaftlichen Standorten erfolgten, so ergeben sich zusätzliche Anhaltspunkte, die Landschaft und die mutmaßliche Ausdehnung von Heiden und Triften für die Zeit um 1840 zu rekonstruieren. Für die erwähnten Kommunen errechnet sich dann für die genannten Vegetationstypen eine Flächengröße von insgesamt 11970 ha, davon ca. 3650 ha bodensaure Magerrasen

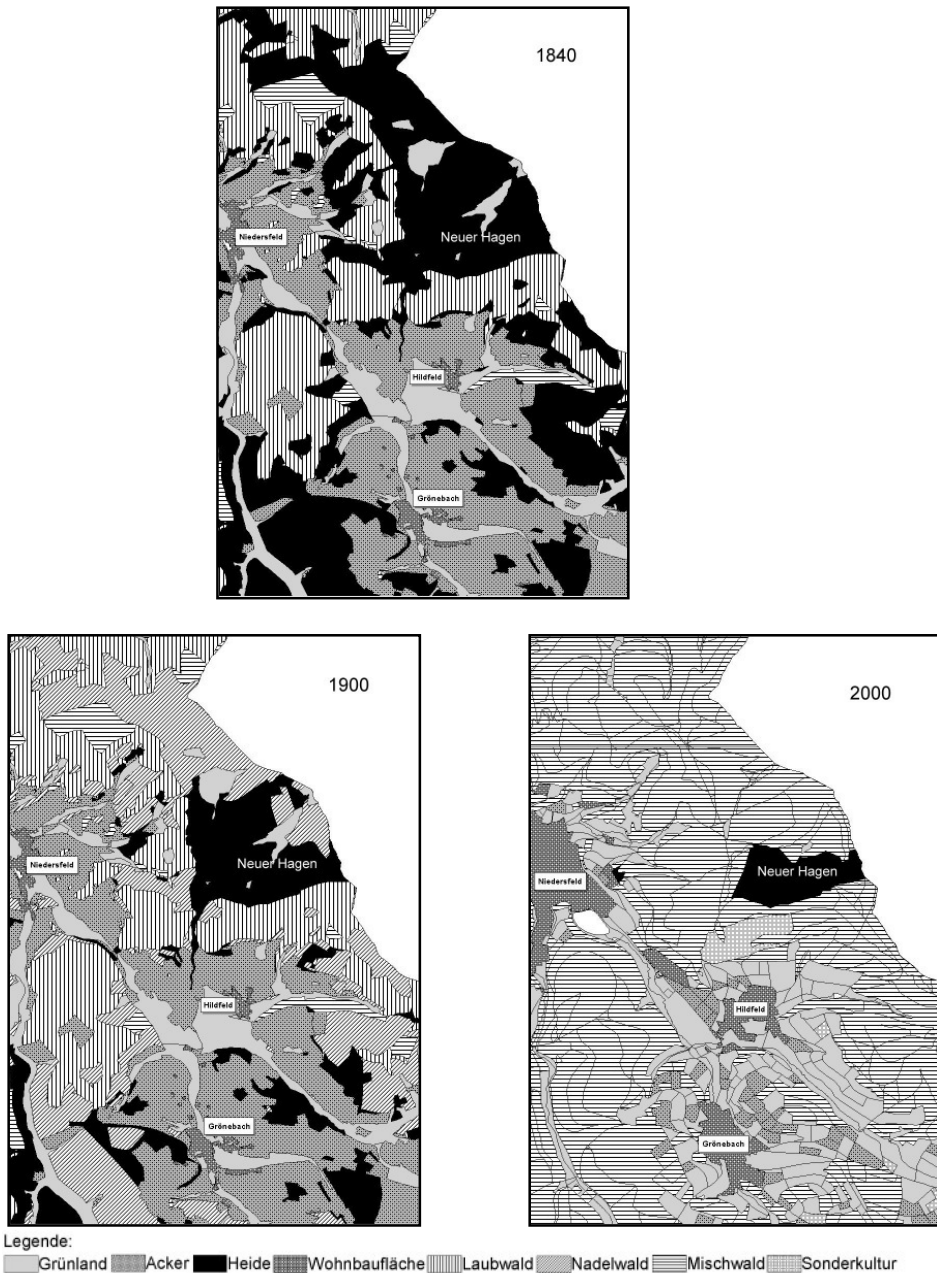


Abb. 1: Verteilungsmuster wichtiger Vegetations- und Nutzungstypen in einem Landschaftsausschnitt bei Winterberg-Niedersfeld mitsamt dem Neuen Hagen (Niedersfelder Hochheide) um 1840, 1900 und 2000 (Die aktuelle Karte fasst die vorherrschenden Nadelforste und den Laubwald zu Mischwald zusammen) (Kartenerstellung: Biologische Station Hochsauerlandkreis).

Fig. 1: Distribution of important vegetation and land use types in a landscape section near Winterberg-Niedersfeld including the Neuer Hagen (Niedersfelder Hochheide) about 1840, 1900 and 2000 (The newest map combines the prevailing conifer plantations and the deciduous woodland to mixed woodland) (Map by: Biologische Station Hochsauerlandkreis).

und Borstgrasrasen. Abbildung 1 dokumentiert am Beispiel eines Landschaftsausschnitts bei Winterberg-Niedersfeld die einst große Ausdehnung von Heideflächen und deren spätere massive Abnahme.

3 Heutige Verbreitung von Heiden im östlichen Hochsauerlandkreis

Aktuell sind im östlichen Hochsauerlandkreis nur wenige Heiden als Relikte der historischen Landnutzung übrig geblieben, die größten (Flächenangaben inklusive weiterer Biotoptypen) im

NSG "Neuer Hagen" (Niedersfelder Hochheide; 76,7 ha) (Winterberg) und im NSG "Kahler Asten" (36 ha) (Winterberg).

Ansonsten existieren noch kleine Heideflächen, die z. T. als Naturschutzgebiete ausgewiesen oder im Rahmen der laufenden Landschaftsplanung (*) einstweilig sichergestellt sind. Hierzu zählen:

NSG "Wissinghauser Heide" (Medebach),
NSG "Kahle Pön" (Medebach),
NSG "Liesetal" (mit der Heide am Hilmesberg) (Hallenberg),
NSG "Gretenberg"* (Brilon),
NSG "Sonderkopf"* (Brilon)
sowie einige weitere Gebiete, die hier nicht aufgeführt werden sollen.

4 Maßnahmen zum Erhalt der Niedersfelder Hochheide

Erste Bemühungen zum Erhalt der Niedersfelder Hochheide sind in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts zu verzeichnen. Der Sauerländer Gebirgsverein (SGV) erwarb dann 1936 mit Unterstützung des Provinzialverbandes rund 50% (36,7 ha) der Hochheide. Die gesamte Fläche wird schließlich mit Verordnung vom 29.04.1955 als Naturschutzgebiet "Neuer Hagen" ausgewiesen (RUNGE 1982).

Die historischen Aufnahmen (Abb. 2,3,4) dokumentieren die Entwicklung der Heide und die rasch fortschreitende Sukzession. Aufgrund dessen begann der Sauerländer Gebirgsverein ab Mitte der 1950er Jahre unter Leitung des damaligen Naturschutzwartes Hubert Koch aus Winterberg-Niedersfeld mit der Entfernung v. a. von Gehölzanflug. Ab 1971 wurden auch kleinflächige Versuche der Heideregeneration durch Brennen, Mähen, Fräsen und Mulchen durchgeführt, die allerdings nur unzureichend dokumentiert sind. 1985 war die Niedersfelder Hochheide bereits massiv mit Gehölzen bestanden (Abb. 4). Die Offenflächen mit ihrer Heidevegetation waren auf schätzungsweise ca. 60% geschrumpft. Zudem prägte die Drahtschmiele (*Avenella flexuosa*) mit ihren Blüten- bzw. Fruchständen diese Bereiche, so dass der Heidecharakter kaum noch erkennbar war. In dieser Situation übernahm der ehrenamtliche Naturschutz die Initiative. Der Verein für Natur- und Vogelschutz im Hochsauerlandkreis e. V. (VNV) erstellte einen umfassenden Pflege- und Entwicklungsplan für das NSG "Neuer Hagen" (SCHUBERT 1986); es war der erste derartige Plan für ein Naturschutzgebiet im Hochsauerlandkreis überhaupt. Hierin wurden auf der Grundlage einer detaillierten Bestandserfassung die Grundzüge



Abb. 2, 3, 4: Sukzessionsstadien der Niedersfelder Hochheide. Abb. 2: ca. 1954, Abb. 3: ca. 1970 (Foto: Ludwig Maasjost) und Abb. 4: 1985 (Foto: Franz-Josef Stein).

Fig. 2, 3, 4: Successional stages of the Niedersfelder Hochheide. Fig. 2: ca. 1954, Fig. 3: ca. 1970 (Photograph: Ludwig Maasjost) and Fig. 4: 1985 (Photograph: Franz-Josef Stein).

der zukünftigen Heidepflege festgelegt. Damit sollten drei zentrale Anliegen verfolgt werden:

1. Zurückdrängen des übermäßigen Gehölzaufwuchses, um den Anteil an Freiflächen zu erhöhen,
2. Einführen einer Schaf-Ziegen-Beweidung, um das Aufkommen der Drahtschmiele sowie den Gehölzaufwuchs zu reduzieren und um noch verjüngungsfähige Besenheidebestände in ihrer Vitalität zu fördern und
3. Einführen maschineller Plaggmethoden, um verjüngte Bergheidebestände auf großer Fläche wiederzuentwickeln.

Die Gehölzentfernung wurde in den Jahren 1985-1987 im Auftrag der Unteren Landschaftsbehörde durch das Forstamt der Stadt Winterberg durchgeführt. Seit 1987 wird die Niedersfelder Hochheide durch eine Schaf-Ziegenherde der Bigger Werkstätten beweidet (Abb. 5), wobei die im Gebiet gelegenen Quelltöpfe und -rinnale sowie der Moorbereich ausgespart bleiben. Die Herde besteht aus bis zu 500 Heidschnucken und einigen Ziegen (nicht durchgehend in allen Jahren). Die Hütedauer richtet sich nach dem Futterangebot. Auf der Grundlage des Weidetagebuches ergibt sich eine Anzahl von durchschnittlich 24800 Schaftagen pro Jahr.



Abb. 5: Beweidung der Niedersfelder Hochheide mit Heidschnucken (Foto: Werner Schubert).
Fig. 5: Grazing of moorland sheep on the Niedersfelder Hochheide (Photograph: Werner Schubert).

Die Beweidung wirkt sich auf das Erscheinungsbild der Heide u. a. durch Abgrasen der Drahtschmielen-Fruchtstände und Verbiß verjüngungsfähiger Besenheide (*Calluna vulgaris*), die so zum Wiederaustrieb angeregt wird, positiv aus. Der Austrieb stockaus-

schlagfähiger Gehölze wie z. B. Eberesche (*Sorbus aucuparia*) und Zitterpappel (*Populus tremula*) wird zum Teil verbissen und geschwächt, so dass sich der Nachpflegeaufwand reduziert.

Seit ein paar Jahren tritt in der Niedersfelder Hochheide wieder eine Naturverjüngung des Wacholders (*Juniperus communis*) auf, während bis Mitte der 1980er Jahre nur alte Bestände vorhanden waren. Der einzige grundlegende Faktor, der sich im Gebiet seither geändert hat, ist die Beweidung. Vor Einführen der Schafbeweidung sind die Samen auf die dem Boden dicht aufliegende Pflanzenstreu gefallen, ohne dass ein Kontakt zum Mineralboden zustande kam, was vermutlich die Vorbedingung für ihre Keimung ist. Jetzt ist dieser Kontakt wieder gelegentlich gewährleistet, wenn die Samen von den Schafen in den Boden eingetreten werden.

4.1 Plaggmethoden

Die Versuche eine geeignete Plaggmethode zur Heidepflege bzw. -etablierung auf der Niedersfelder Hochheide zu ermitteln, erstreckten sich über mehrere Jahre und eine ganze Reihe von Probeflächen (vgl. Abb. 6).



Abb. 6: Lageübersicht der auf unterschiedliche Weise maschinell geplaggtten Flächen im NSG "Neuer Hagen" (Niedersfelder Hochheide) (Grafische Bearbeitung: Biologische Station Hochsauerlandkreis).

Fig. 6: Site plan of areas managed by different mechanical methods of sod-cutting in the nature reserve "Neuer Hagen" (Niedersfelder Hochheide) (Graphical adaptation: Biologische Station Hochsauerlandkreis).

4.1.1 Plaggen mit dem Bagger

Den ersten entsprechenden Versuch unternahm die Untere Landschaftsbehörde 1989. Damals wurde mit einem Bagger ca. 1 ha überalterte Heide flächig abgezogen, wobei der gesamte Pflanzenbestand, die gesamte Humusaufgabe und sogar Teile des Mineralbodens entfernt wurden. 1990 wurden mit derselben Methode etwa 20 Streifen von ca. 2 m Breite und ca. 100 m Länge angelegt (BREDER & SCHUBERT 1998).

Ergebnisse

Die Wiederbesiedlung mit Besenheide verlief in diesem Fall sehr langsam. Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*) und Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*) waren nach dem Eingriff verschwunden und haben sich bis heute, also in fast 20 Jahren, auf der Fläche, die jetzt zu ca. 70% bewachsen ist und deutlich von Besenheide dominiert wird, nicht wieder etablieren können. Immerhin bot diese Maßnahme Vorteile für die Ansiedlung von verschiedenen Moosen und Flechten (vgl. PAUS 1997), die sonst nicht auf der Niedersfelder Hochheide zu finden waren. Im Gegensatz zu den im folgenden beschriebenen Methoden ist das Plaggen mit dem Bagger relativ kostengünstig. Im Nachhinein betrachtet war dieser Versuch zwar durchaus legitim und hilfreich, zumal Naturschutzmaßnahmen natürlich auch im politischen Raum diskutiert werden. Es kann jetzt jedoch belegt werden, dass die „günstige Baggermethode“ nicht zu vitalen Bergheidebeständen führt, sondern einen erheblichen Eingriff in die schutzwürdige Vegetation darstellt, der zudem dauerhaft sichtbar bleibt.

4.1.2 Plaggen mit Plagghacken

Nachdem die neugegründete Biologische Station Hochsauerlandkreis 1993 die Betreuung des Naturschutzgebietes übernommen hatte, wurden weitere Methoden des Plaggens ausprobiert. Zunächst wurden im Herbst 1993 von den Mitarbeiter/-innen der Biologischen Station und Förster Koch aus Winterberg-Niedersfeld ca. 25 m² alte Heide mit Plagghacken geplaggt. Zufällig entstanden dabei Bereiche, die relativ flach und Bereiche, die relativ tief, nämlich bis zum Mineralboden, geplaggt waren. Auf diesen Flächen richtete die Biologische Station zwei Dauerquadrate in einer Größe von jeweils 1,50 m x 1,50 m ein (vgl. BREDER & SCHUBERT 1998).

Ergebnisse

Die weniger tief geplaggte Fläche war schon nach vier Jahren wieder so dicht besiedelt, dass sie sich rein optisch und auch vom Arteninventar nicht mehr von der umgebenden Vegetation unterscheiden ließ (BREDER & SCHUBERT 1998). Es war ein Bestandsmosaik hauptsächlich aus Blaubeere, Preiselbeere, Besenheide und Drahtschmiele entstanden. Weitere typische Arten der Bergheiden traten nur in untergeordneten Häufigkeiten auf. Entscheidend war, dass die beerentragenden Zwergsträucher aus ihren Wurzelstöcken wieder ausschlagen konnten (vgl. BREDER & SCHUBERT 1998).

Die tief geplaggte Fläche wird heute von Besenheide, Borstgras (*Nardus stricta*), Drahtschmiele und Rotem Straußgras (*Agrostis tenuis*) dominiert. Die beerentragenden Zwergsträucher fehlen fast gänzlich, da ihre Wurzelstöcke durch das tiefe Plaggen mit entfernt wurden.

4.1.3 Plaggen mit dem Mini-Plagger

1995 wurde in Abstimmung mit der Unteren Landschaftsbehörde von der Firma Meyer-Ludorf (Winsen/Luhe) eine Fläche von 1 ha in fünf Teilflächen mit dem sogenannten Mini-Plagger, ein Gerät, das zuvor nur auf Sandheiden im Tiefland eingesetzt worden war, 8 - 12 cm tief geplaggt. Die Bodenoberfläche war vom verbliebenen Resthumus zunächst noch durchgehend braun, was darauf hoffen ließ, dass eine schnelle Wiederbesiedlung der Fläche mit den drei wichtigsten Zwergstraucharten der Bergheide erfolgen würde. Im Frühjahr 1996 war jedoch der Resthumus durch Winderosion und Auswaschung bis auf kleinste Reste verschwunden (vgl. BREDER & SCHUBERT 1998).

Ergebnisse

Anfang 1998, also rund zweieinhalb Jahre nach dem Eingriff, zeigte sich ein verstärktes Auflaufen von Besenheide sowie Pillensegge (*Carex pilulifera*). Aufrechtes Fingerkraut (*Potentilla erecta*), Harzer Labkraut (*Galium saxatile*) und Quendelblättriges Kreuzblümchen (*Polygala serpyllifolia*) wuchsen auf Teilflächen in größeren Beständen. Aktuell wird die Fläche weitgehend von der Besenheide dominiert, während Blaubeere und Preiselbeere kaum vertreten sind. Sie gedeihen vermutlich nur dort, wo sich kleinflächig etwas mehr Rohhumus mit Resten der alten Wurzelstöcke erhalten hat. Beim Vergleich mit der Fläche, auf der mit dem Bagger geplaggt wurde, ist heute fast kein Unterschied zu sehen, außer dass der Deckungsgrad der Vegetation insgesamt höher ist.

4.1.4 Plaggen mit dem Midi-Plagger

Auf Grundlage der zuvor beschriebenen Erfahrungen entwickelte die Firma Meyer-Ludorf ein neues Gerät, den sogenannten Midi-Plagger. Dieser entnimmt nur 5 - 10 cm der Rohhumusdecke. Im Oktober 1996 sowie Anfang September 1997 wurde auf der Niedersfelder Hochheide ca. 1 ha, verteilt auf fünf Teilflächen, mit dieser Maschine bearbeitet.

Ergebnisse

Es ist ein geringer Rohhumusanteil auf der bearbeiteten Fläche verblieben, was für eine raschere Wiederbesiedlung durch Blaubeere und Preiselbeere von Vorteil ist. Viele Feinwurzeln bedecken den Boden. Ab und zu ist seine Oberfläche etwas angerissen und der Mineralboden tritt hervor. Auf einem kleinen in 1996 geplaggten Streifen wachsen nach eineinhalb Jahren viele Blaubeersträucher. Besenheide-Jungpflanzen und die Preiselbeere sind vorhanden, jedoch in kleineren Beständen. Die Drahtschmiele gedeiht in Bereichen mit etwas mehr verbliebenem Humus. Erfreulicherweise wachsen auf den Flächen zusätzlich viele Individuen des Quendelblättrigen Kreuzblümchens, zusammen mit dem Aufrechten Fingerkraut und dem Harzer Labkraut (vgl. BREDER & SCHUBERT 1998).

4.1.5 Choppern

Parallel zum Midi-Plagger kam 1997 noch die sogenannte Chopper-Maschine zum Einsatz (Abb. 7). Sie nimmt fast ausschließlich die Vegetationsdecke und nur etwas Rohhumus ab. In diesem bleiben dadurch Wurzelstöcke, Samenpotential und Mykorrhiza weitgehend erhalten.



Abb. 7: "Plaggen" mit der sogenannten Chopper-Maschine (Foto: Christiane Breder).

Fig. 7: "Sod cutting" with the so-called chopper-machine (Photograph: Christiane Breder).

Ergebnisse

Noch 1998, rund eineinhalb Jahre nach dem ersten Einsatz der Chopper-Maschine, hielten wir diese Methode für nicht optimal. Wir gingen damals davon aus, dass die Beerensträucher einen entscheidenden Konkurrenzvorteil gegenüber der Besenheide haben würden und es außerdem möglicherweise zu einer Massenentwicklung der Drahtschmiele als Rohhumuszehrer kommen würde.

Nach rund zehn Jahren lässt sich jedoch feststellen, dass das Choppern die beste der getesteten Methoden war. Die Flächen waren nach spätestens drei Jahren wieder mit allen drei Zwergstraucharten bestanden, die das *Vaccinio-Callunetum* charakterisieren (vgl. Abb. 8). Die Besenheide etabliert sich durch Keimung und wohl auch aus Stockausschlägen. Sie scheint hier gut im Rohhumus keimen zu können. Ein direkter Kontakt zum Mineralboden, der gewöhnlich eine dauerhafte Wasserversorgung nach der Keimung gewährleistet, ist im Gebiet anscheinend nicht notwendig, da hier durch die hohen Niederschläge (Jahresdurchschnitt rund 1400 mm) eine ausreichende Feuchtigkeit des Rohhumus sichergestellt ist.



Abb. 8: Rund zwei Jahre nach dem Choppem erfolgt eine Wiederbesiedlung der behandelten Fläche mit Besenheide, Blaubeere und Preiselbeere (Foto: Werner Schubert).

Fig. 8: After about two years Heather (*Calluna vulgaris*), Bilberry (*Vaccinium myrtillus*) and Cowberry (*Vaccinium vitis-idaea*) recolonize the area, that was worked with the chopper-machine (Photograph: Werner Schubert).

5 Regeneration von Borstgrasrasen

Im NSG "Neuer Hagen" finden sich kleinflächig ausgebildete Borstgrasrasen, in denen als charakteristische Pflanzenart Arnika (*Arnica montana*) gedeiht. Durch die derzeit praktizierte Beweidung mit Schafen werden diese Borstgrasrasen zwar als solche erhalten, es lassen sich jedoch zwei negative Auswirkungen auf den Arnikabestand erkennen:

1. Arnika nimmt ab, da sie von den Schafen gefressen wird. Eine Steuerung der Beweidung, indem zur Blütezeit von Arnika jährlich wechselnde Areale der Borstgrasrasen ausgegrenzt blieben, konnte die Abnahme nicht aufhalten.
2. Die Borstgrasrasen „verfilzen“ über die Jahre, so dass die generative und die vegetative Vermehrung von Arnika unmöglich wird.

Aus den oben genannten Gründen hat die Biologische Station Hochsauerlandkreis 2003 einen Vertikutierer der Firma Lipco als Anbaugerät an einem Einachser getestet. Die Fläche wurde längs und quer vertikutiert. Das anfallende Material wurde manuell abgeharkt und unter angrenzenden Fichtenbeständen abgelagert.

Ergebnisse

Nach zwei Jahren zeigte sich die Fläche in einem guten Zustand. Es war ein niedrigwüchsiger Borstgrasrasen ausgebildet (s. Abb. 9), in dem Harzer Labkraut, Aufrechtes Fingerkraut sowie Quendelblättriges Kreuzblümchen dominierten. Die wichtigsten Grasartigen waren Drahtschmiele, Borstgras und die Pillensegge. Arnika hatte sich von wenigen Rosetten im Jahr 2003 auf 65 Rosetten im Jahr 2005 vermehrt. Einschränkend muss gesagt werden, dass 2003 aufgrund der dichten Vegetation wohl nicht sämtliche Rosetten erfasst wurden.

Durch Finanzierung der NRW-Stiftung konnte mittlerweile ein entsprechendes Gerät erworben werden. 2007 wurden daraufhin erste kleine Teilflächen im NSG "Neuer Hagen" bearbeitet (Abb. 10), weitere sollen in den kommenden Jahren folgen. Darüber hinaus wurde das Gerät u. a. bereits auch im NSG "Wacholderheide Hermscheid" bei Sundern-Altenhellefeld eingesetzt.

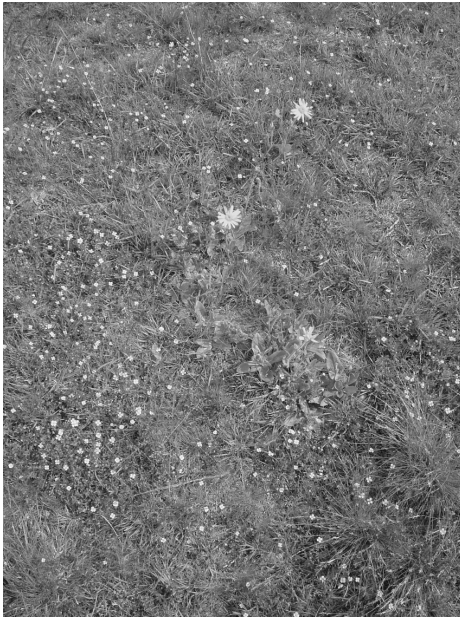


Abb. 9: Borstgrasrasen zwei Jahre nach dem ersten Mulchen (Foto: Werner Schubert).

Fig. 9: Mat grassland two years after the first mulching (Photograph: Werner Schubert).



Abb. 10: Mulchen eines verfilzten Borstgrasrasens (Foto: Werner Schubert).

Fig. 10: Mulching of a felted mat grassland (Photograph: Werner Schubert).

6 Maßnahmen der Wiederentwicklung von Bergheiden auf ehemaligen Fichtenflächen

Seit 2004 läuft das LIFE-Projekt "Medebacher Bucht – Baustein für NATURA 2000" in der Biologischen Station Hochsauerlandkreis. Neben der Renaturierung von Fließgewässern und der Wiederentwicklung artenreicher Mähwiesen soll auf mit Fichten bestandenen ehemaligen Bergheiden, deren (erneute) Etablierung initiiert werden. Ausgewählt wurden hierfür entsprechende Areale in den NSG "Wissinghauser Heide" und "Liesetal".

Nach Ankauf von rund 4 ha Fichtenbeständen im NSG "Wissinghauser Heide" wurden diese kürzlich abgetrieben (s. Abb. 11). Die Flächen wurden anschließend maschinell mit einem Räumfix (Abb. 12) und zusätzlich per Hand geräumt. Die Nadelstreu verblieb auf der Fläche.



Abb. 11: Ein Fichtenbestand ist entfernt worden, um zwei Heiderestflächen im NSG "Wissinghauser Heide" zu verbinden (Foto: Christoph Bayer).

Fig. 11: A spruce stand has been removed in order to connect two heathland remnants in the NSG "Wissinghauser Heide" (Photograph: Christoph Bayer).



Abb. 12: Astwerk wird mit einem Räumfix zusammengesoben (Foto: Robert Trappmann).

Fig. 12: Branch litter is removed by means of a "Räumfix" (Photograph: Robert Trappmann).

Eine Rodung der Stubben wurde nicht durchgeführt, da ansonsten die Bodenstruktur massiv verändert worden wäre und eine weitere Mobilisierung von Nährstoffen stattgefunden hätte. Die Stubben wurden bewußt nicht auf Bodenniveau abgefräst, da dann entweder für das Entfernen des Häckselmaterials ein weiterer Arbeitsschritt notwendig gewesen wäre oder zusätzliches organisches Material auf der zu entwickelnden Fläche verblieben wäre.

Zur Etablierung von Bergheide auf den gerodeten Flächen kommen zwei unterschiedliche Methoden zum Einsatz:

1. Anspritzen von Besenheide-Samen

Im Winter 2007 / Frühjahr 2008 wurden auf der Niedersfelder Hochheide ca. 3 ha vitale, fruktifizierende Heidebestände gemäht. Hierfür wurde eine Fläche ausgewählt, die 1997 bearbeitet worden war. Das Mähgut wurde zu Ballen gepresst (Abb. 13) und durch die Firma Bender aus Rabenau ausgedroschen. Der so gewonnene *Calluna*-Samen wurde von der Firma Engelhardt aus Gangkofen in einer Kältekammer stratifiziert und mit einem Stärkekleber versehen. Letzteres ist notwendig, um den sehr leichten Samen der Besenheide im Spritzverfahren ausbringen zu können (Abb. 14), was insbesondere für steile Flächen von Vorteil ist.

Um die Besiedlung mit Blau- und Preisselbeeren zu gewährleisten werden von diesen Arten reife Früchte gesammelt und auf den Flächen verstreut.



Abb. 13: Eine in früheren Jahren gehopperte Heidefläche ist gemäht worden. Hier wird das Mähgut (Zwergsträucher) in Ballen gepresst (Foto: Robert Trappmann).

Fig. 13: Heathland which had been managed by means of a chopper machine in former years, has now been cut. Here the cutted material (dwarf shrubs) becomes baled (Photograph: Robert Trappmann).



Abb. 14: Der Heidesamen wird auf eine vorbereitete Fläche angespritzt
(Foto: Robert Trappmann).

Fig. 14: The heather seed is sprayed on a prepared area (Photograph: Robert Trappmann).

2. Ausbringen von Chopper-Material

Bei weniger steilen Flächen wird auf die dafür vorbereiteten Bereiche Chopper-Material von der Niedersfelder Hochheide mit einem Breitflächen-Streuer ausgebracht.

Beide Methoden werden zur Zeit im NSG "Wissinghauser Heide" erprobt; erste Ergebnisse sind frühestens ab 2010 zu erwarten. Parallel dazu ist eine naturschutzgerechte Beweidung mit der Heidschnucken-Herde der Bigger Werkstätten vorgesehen. Die noch vorhandenen Heidereste sollen dadurch gefördert und das Auflaufen einer Schlagflur auf den abgeholzten Fichtenflächen möglichst unterdrückt werden, um so die Etablierung heidetypischer Pflanzenarten zu erleichtern.

Entsprechende Maßnahmen zur Wiederentwicklung einer Bergheide auf ehemaligen Fichtenflächen sollen Ende 2008 auf der Heide am Hilmesberg im NSG "Liesetal" (Abb. 15) auf einer Fläche von rund 10 ha umgesetzt werden.



Abb. 15: Der Hilmesberg im Naturschutzgebiet "Liesetal" bei Hallenberg-Liesen mit seinen isolierten Heideflächen (Foto: Christoph Bayer).

Fig. 15: Isolated heathlands on the Hilmesberg in the natur reserve "Liesetal" near Hallenberg-Liesen (Photograph: Christoph Bayer).

7 Fazit und Ausblick

In den zurückliegenden über 20 Jahren wurde das NSG "Neuer Hagen" mit der Niedersfelder Hochheide durch umfassende Pflegemaßnahmen vor der endgültigen Entwertung bewahrt. Ohne sie wäre es heute nicht ein Vorzeigeobjekt des Naturschutzes und ein hochwertiger Baustein im europäischen Schutzgebietssystem NATURA 2000. Die erzielten Erfolge veranlassten die Biologische Station Hochsauerlandkreis in weiteren Heiden des Hochsauerlandkreises entsprechende Pflegemaßnahmen durchzuführen. Im Rahmen eines LIFE-Projektes werden aktuell in der Wissinghauser Heide und in der Heide am Hilmesberg, beide im Europäischen Vogelschutzgebiet Medebacher Bucht, verschiedene Verfahren zur Wiederentwicklung von Bergheiden auf abgetriebenen Fichtenflächen erprobt. Über die Ergebnisse dieser Versuche kann frühestens in einigen Jahren berichtet werden.

8 Literatur

- BREDER, C. & W. SCHUBERT (1998): Hochheide-Management am Beispiel des Naturschutzgebietes "Neuer Hagen" (Hochsauerlandkreis). – *Jahrbuch für Naturschutz in Hessen* **3**: 208-215.
 BURRICHTER, E. (1954): Zur Heidefrage in Westfalen. – *Natur und Heimat* **14**(1): 17-19.
 CRAMER, H. (1952): Das Hochsauerland um Niedersfeld. – H. Borgmann, Dortmund.
 ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.

- GERINGHOFF, H. J. T. & F. J. A. DANIËLS (2003): Zur Syntaxonomie des *Vaccinio-Callunetum* Büker 1942 unter besonderer Berücksichtigung der Bestände im Rothaargebirge. – Abh. Westf. Mus. Naturk. **65**(3): 1-80 + Tabellenanhang.
- JONAS, (1954): Zur Heidefrage in Westfalen. – Natur und Heimat **14**(1): 15-17.
- PAUS, S. (1997): Floristisch-vegetationskundliche Bestandserhebung ausgewählter Heide- und Sandmagerrasengebiete unter besonderer Berücksichtigung der Flechtenvegetation. – Unveröff. Gutachten im Auftrag der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten. Recklinghausen.
- RUNGE, F. (1982): Die Naturschutzgebiete Westfalens und des früheren Regierungsbezirks Osnabrück. – Aschendorff Münster.
- SCHUBERT, W. (1988): Biotopmanagementplan für das Naturschutzgebiet "Neuer Hagen". – Unveröff. Gutachten im Auftrag des Hochsauerlandkreises.

Anschriften der Verfasser:

Werner Schubert, Robert Trappmann, Bettina Gräf
Naturschutzzentrum – Biologische Station Hochsauerlandkreis
St. Vitus-Schützenstr. 1
57392 Schmallenberg-Bödefeld
Germany

e-mail: W.Schubert@biostation-hsk.de

Interspecific interactions between bryophytes in a Dutch chalk grassland after pulse perturbation

Elisabeth Cornelia van der Hoeven & Hein Johannes During, Utrecht

Abstract. In order to analyze the role of interspecific competition in the dense, but species-rich bryophyte layer of chalk grasslands, two dominant species (in cover and biomass) were severely reduced in cover. The direct response of all species in such manipulated plots of 12.5 x 12.5 cm was compared with their behaviour in control plots.

From the positively density-dependent growth response found in earlier studies, attributed to more favourable water conditions in dense bryophyte stands, perturbation was expected to lead to growth reduction. No such reduction was, however, observed. Instead, vigorous regrowth was observed in the first months after the perturbation.

The most vigorous response after the manipulation was shown by the reduced species themselves: within a year *Calliergonella cuspidata* and *Ctenidium molluscum* had largely refilled the open spaces in the plots from which they had been removed. The responses of each of the less abundant species were not significantly different from those in control plots, suggesting that these species were not competitively suppressed by the dominant species in the control plots. Apparently, *Calliergonella* and *Ctenidium* did not achieve dominance solely by competitive processes. Regrowth of the manipulated species took place all over the plots, and may be explained by the fact that inevitably many small fragments were left in the plots after reduction. Thus, many growing points were available for these species to grow out again. Moreover, since these fragments were appressed to the soil, where water conditions were more favourable than at higher levels around isolated shoots of the less abundant species, the growth rate of the manipulated species may have been higher than that of the other species.

1 Introduction

The impact of interspecific competition in a plant community is determined by local interactions between neighbouring individuals of different species. One way to approach interspecific competition in the field is to analyse neighbour interactions by experimental manipulations: the abundance of a possible competitor is decreased and the direct response of all species in the plot is measured (CONNELL 1983, BENDER et al. 1984). An increase in abundance of one or more other species in the manipulated plots in comparison to control plots is an indication that competition played an important role in structuring the vegetation.

In nearly all neighbour manipulation experiments that have been carried out, a significant increase in one or more other species was shown after removal or reduction of the most abundant species (ARMESTO & PICKETT 1986, BOBBINK et al. 1987, GUREVITCH & UNNASH

1989, AARSSSEN & EPP 1990, HERBEN et al. 1997). These experiments always concerned phanerogams. However, the effect of a reduction of the most abundant species in a bryophyte community may be different. Earlier studies on chalk grassland bryophyte communities showed that competition for nutrients does not play a significant role (VAN TOOREN et al. 1990). Competition for light takes place but is mainly symmetrical and does not seem to play an important role in structuring the vegetation, although senescence of older stem parts at the bottom of a dense moss canopy is enhanced by the poor light conditions at this level (BATES 1979, VAN DER HOEVEN et al. 1993). Beside competitive interactions for light, mutualistic interactions for water take place between the shoots (PROCTOR 1980), and at natural shoot densities this facilitation may be even more important than interspecific competition (see also BATES 1988, ØKLAND & ØKLAND 1996). Destroying the vegetation structure and creating gaps may undo the facilitative interactions and may even cause mortality of the remaining shoots due to water stress. In this case, regrowth might take place from the intact moss layer surrounding the manipulated plots or from the diaspore bank (LLORET 1994, HEINKEN & ZIPPEL 2004).

Alternatively, if water sharing is not an essential factor for survival, regrowth will not only take place from the edges but also from within the plot. If interspecific competition and dominance determine the structure of the bryophyte layer and the species with the most vigorous growth in that particular microhabitat is able to overgrow other species, its reduction will result in more favourable (light) conditions for the subordinate species and thus to increased growth rates for at least a few of these species. Since earlier observations suggested that possible competitive interactions in bryophyte communities only take place between species with a similar growth form (TAMM 1953, DURING & LLORET 1996, BATES 1998), it is expected that the increased growth rates will be shown mainly by species with the same growth form as the reduced species, together with the regrowth of this species itself.

In the present study we analyse the influence of two dominant bryophyte species (by cover and biomass) with different stature on co-existing bryophyte species. We focus on three questions: 1. Does total bryophyte mass recover after a severe reduction of the dominant species, or does the decrease in density lead to deteriorated water conditions that keep bryophyte cover low? And if the bryophytes recover rapidly, 2. Which of the species in the plot respond with an increase in cover after the reduction? 3. Does regrowth take place from the remaining shoots within the plots or mainly from the margins, i. e., from the undisturbed moss layer surrounding the manipulated plots?

2 Methods

The experiment took place in chalk grasslands in South Limburg, The Netherlands. It was carried out simultaneously in two sites, one in the Gerendal (Laamhei) and one in Wylre. Both sites are on slopes with a north-west exposition, grazed each year for several weeks by sheep in August and mown afterwards.

The bryophyte layer in these grasslands is species-rich and locally very dense (up to 100 mg dry weight per m²; VAN TOOREN et al. 1988). Pleurocarpous species are dominant (both by cover and in biomass). Sporophyte production in these pleurocarps very rarely takes place.

These species are almost absent from the diaspore bank in the soil (DURING & TER HORST 1983) and nearly only spread vegetatively: branches or small fragments break off and continue growth as separate individuals. The pleurocarpous shoots usually grow intermingled with each other in a fine-grained pattern, with a few acrocarps in between (DURING & LLORET 1996). However, patches where one species is dominant also occur.

The experiment started at the end of May 1992. 40 plots of 12.5 x 12.5 cm were selected in the field: 20 in each of the two chalk grassland sites. Ten plots per site were selected to have *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske as the most abundant species, and ten plots to have *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt. as the most abundant species, both taking ca. 70-80% of the total bryophyte cover in their plots (corresponding to 47-58% of the ground area). The bryophyte layer in these plots ranged in cover from 62-88% of the available ground area. The remaining 20-30% of the bryophyte layer was covered with one to nine species per plot. In total 18 bryophyte species were found in the 40 plots: eleven pleurocarps, five acrocarps and two liverworts (Tab. 1).

Tab. 1: Bryophyte species found in the experimental plots.

Pleurocarps	Acrocarps
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T. Kop.
<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	<i>Fissidens</i> spp.
<i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) Fleisch.	<i>Bryum</i> spp.
<i>Rhytiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	<i>Pottia</i> spp.
<i>Eurhynchium hians</i> (Hedw.) Lac.	<i>Barbula</i> spp.
<i>Eurhynchium striatum</i> (Hedw.) Schimp.	
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	
<i>Brachythecium glareosum</i> (Spruce) Schimp.	
<i>Campylium chrysophyllum</i> (Brid.) J. Lange	Liverworts
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dum.
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	<i>Plagiochila porelloides</i> (Torrey ex Nees) Lindenb.

In five (randomly chosen) plots out of ten, the cover of the most abundant species (*Calliergonella* or *Ctenidium*) was severely reduced to ca 10-13% of its original cover (corresponding to 5-9% of the ground area) by carefully removing as many shoots as possible. Both green and brown shoot parts were removed with help of a pincer. Only small fragments of the reduced species (that could not be determined in the field) and shoot parts that could not be removed without damaging the rest of the vegetation were left. Disturbance of shoots of the other species in the plots was kept to a minimum. The remaining plots were left undisturbed, serving as controls.

The species mixture in every plot was recorded with help of a grid with 100 subplots of 1.25 x 1.25 cm. In each subplot, all bryophyte species present were recorded and their cover assessed using six classes (0-5%, 5-25%, 25-50%, 50-75%, 75-95%, 95-100%). Mean cover of each species in each plot was calculated by converting cover to the mean of each cover class.

All 40 plots were repeatedly surveyed for two years after manipulation. Recordings took place on six occasions: 1. In May 1992, at the start of the experiment, just before manipulation; 2. In June 1992, just after manipulation, to measure the magnitude of the reduction and the effect of disturbance on the other species; 3. In November 1992; 4. In March 1993; 5. In June 1993; 6. In May 1994 (at the end of a very wet spring). By use of twelve fixed iron markers in each plot, it was possible to place the grid in exactly the same position at every recording. The phanerogam layer in the plots was usually rather low (due to grazing and mowing at the end of the summer) and removal of phanerogams (by clipping) was only occasionally necessary, to be able to place the grid in the right position.

The mean cover of each species (in each plot) was compared between manipulated plots and control plots during the two years after the manipulation. This was done with an ANOVA procedure for repeated measurements using SAS (SAS 1988), after testing for the sphericity assumption (DIXON et al. 1992). The first recording in May 1992 was left out here. Polynomial contrasts were used to overcome the different length of the time intervals between the five subsequent recordings. All data were square root transformed because some of the subsets were not normally distributed.

Many of the 18 species found in the plots (Tab. 1) were too low in cover or absent in too many plots to allow a test of their response. The six species that could be tested (both in manipulated plots dominated by *Calliergonella* and *Ctenidium*) were the pleurocarps *Calliergonella cuspidata*, *Ctenidium molluscum*, *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. and *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. and the acrocarps *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T. Kop. (including some *Plagiomnium affine* (Bland.) T. Kop.) and *Fissidens dubius* P. Beauv. (including some *Fissidens taxifolius* Hedw.).

Regrowth in the manipulated plots two years after perturbation was also expressed as a percentage of the original cover, calculated plotwise for the total cover of bryophytes and for the cover of *Calliergonella* and *Ctenidium* after reduction (Tab. 3). In this calculation the change in cover over the period of the experiment was taken into account by applying the following formula:

$$R = 100 \cdot x_t / (x_0 (1+c)) \quad \text{with } c = \Sigma ((y_t - y_0) / y_0) / 5$$

with: R = % regrowth in manipulated plot; x_t , x_0 = cover at time t and at start in manipulated plot; c = correction term for development in control plots (average of five plots); y_t , y_0 = cover in control plot at time t and at start.

Data at subplot scale were used to assess the source for regrowing shoots. In order to test if regrowth took place from the intact moss layer outside the plots or from remaining shoots within the plots, the plots were divided in two parts, a centre (consisting of the 36

centre subplots) and a margin (consisting of the 64 subplots in the two outer rows). For each manipulated species in each perturbed plot the mean change in cover per subplot from the moment of the perturbation to the next recording was calculated separately for the two plot-parts. The difference in growth (change in cover) between centre and margin was tested in a one-way ANOVA using SAS (SAS 1988).

Since the pattern of cover change with time occasionally differed between the two sites, the effect of the manipulation on the bryophyte cover was tested separately for the two sites.

Tab. 2: Percentage of the total bryophyte cover (as recorded before manipulation in May 1992) left just after the manipulation (June 1992) and two years after the manipulation (May 1994). Values are the mean of five replicate plots per species per site. Numbers in parentheses are standard deviations. All figures are adjusted, in terms of percentage, for the change in cover in control plots.

		<i>Calliergonella</i>	<i>Ctenidium</i>
Laamhei	June 1992	28.5 (6.4)	25.1 (5.1)
	May 1994	80.8 (20.2)	87.1 (35.3)
Wylre	June 1992	41.3 (6.1)	31.0 (5.8)
	May 1994	102.4 (25.2)	92.0 (18.0)

3 Results

The manipulation caused a significant decrease of the bryophyte cover in all cases ($p < 0.05$; Tab. 2). Two years after the manipulation, the total bryophyte cover per plot had nearly or completely returned to the original level (Tab. 2). The development of bryophyte cover through time was significantly different between manipulated and control plots of *Calliergonella* in Laamhei ($p < 0.01$) and between manipulated and control plots of *Ctenidium* in both sites ($p < 0.01$). In *Calliergonella* plots in Wylre, where the reduction had been smallest, the difference in (re)growth between perturbed plots and controls after the manipulation was not significant ($p = 0.13$).

While all plots showed strong seasonal fluctuations, the difference between perturbed plots and controls gradually disappeared over the two-year observation period. Fig. 1 and 2 show that the return of bryophyte cover to original values was mainly the result of the regrowth of the reduced species themselves. The change in cover of *Ctenidium* through time was significantly different in plots in which it was manipulated as compared to the control plots in both sites ($p < 0.05$). For *Calliergonella*, the difference was significant in Laamhei ($p < 0.01$) and marginally significant in Wylre ($p = 0.0512$). The regrowth of either of the reduced species after perturbation was monotonous in all cases (taking the seasonal fluctuations in the control plots into account). Two years after the reduction, the reduced species were back at 62-75% of their original cover (Tab. 3).

Tab. 3: Percentage of the cover of the manipulated species (as recorded before manipulation in May 1992) left just after the manipulation (June 1992) and two years after the manipulation (May 1994). Values are the mean of five replicate plots per species per site. Numbers in parentheses are standard deviations. All figures are adjusted, in terms of percentage, for the change in cover in control plots.

		<i>Calliergonella</i>	<i>Ctenidium</i>
Laamhei	June 1992:	10.6 (7.6)	13.4 (8.8)
	May 1994:	62.1 (11.4)	72.4 (29.2)
Wylre	June 1992:	11.7 (11.7)	13.3 (6.5)
	May 1994:	62.7 (42.6)	65.5 (13.7)

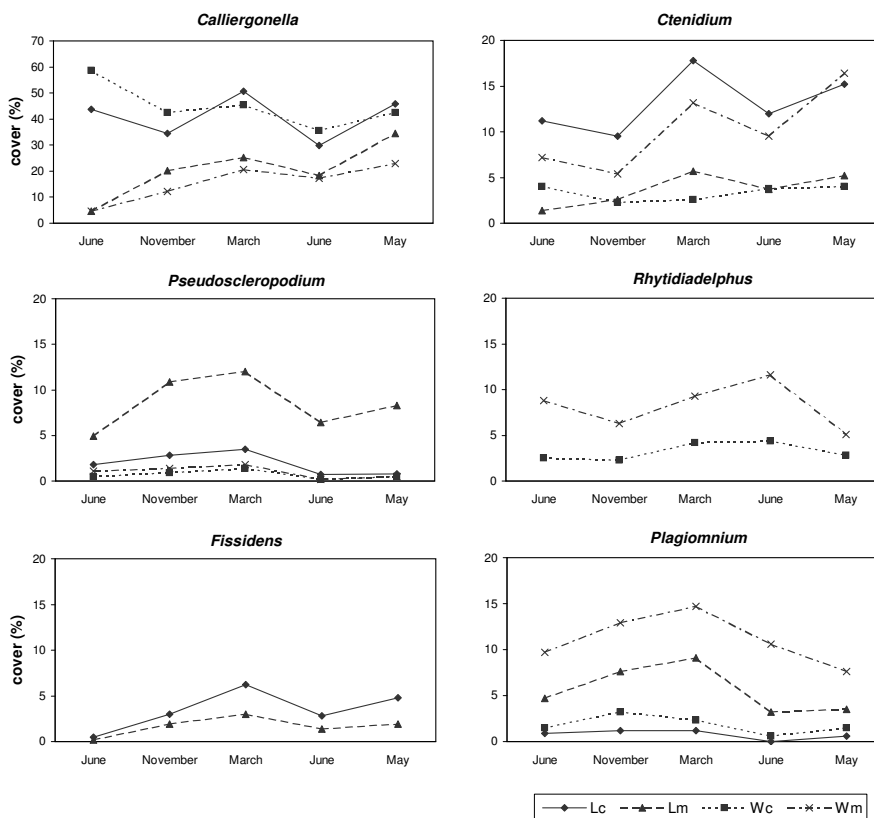


Fig. 1: The response of several bryophyte species to a severe reduction of *Calliergonella cuspidata* in plots (12.5 x 12.5 cm) that used to be dominated by this species. The graphs show the change in cover (in % of the total bryophyte cover) through time in manipulated plots and in control plots in two chalk grassland sites. Values are averages of at least three and maximally five replicate plots. Species with low cover and/or frequency are not shown. Lc = control plots Laamhei; Lm = manipulated plots Laamhei; Wc = control plots Wylre; Wm = manipulated plots Wylre.

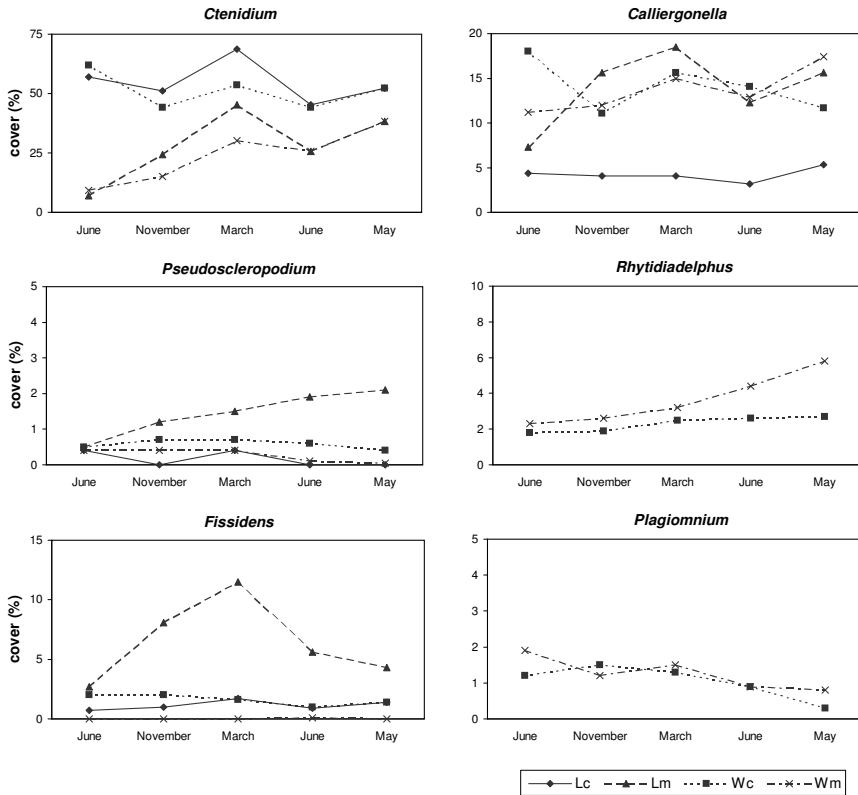


Fig. 2: The response of several bryophyte species to a severe reduction of *Ctenidium molluscum* in plots (12.5 x 12.5 cm) that used to be dominated by this species. The graphs show the change in cover (in % of the total bryophyte cover) through time in manipulated plots and in control plots in two chalk grassland sites. Values are averages of at least three and maximally five replicate plots. Species with low cover and/or frequency are not shown. Lc = control plots Laamhei; Lm = manipulated plots Laamhei; Wc = control plots Wylre; Wm = manipulated plots Wylre.

In nearly all cases, the cover of each of the six species for which regrowth could be tested, did not differ significantly between manipulated and control plots at the start of the experiment (May 1992). Only in *Calliergonella*-dominated plots in Laamhei, the cover of *Plagiomnium undulatum* happened to be significantly higher ($p < 0.05$) in manipulated plots than in control plots. There is no reason to assume that this had a significant impact on the results.

A moderate response was observed for some of the less abundant species in some of the manipulated plots after reduction of *Calliergonella* or *Ctenidium*. However, the magnitude of the response differed considerably between the replicate plots and the mean response was not significant for any of the species (Fig. 1 & 2).

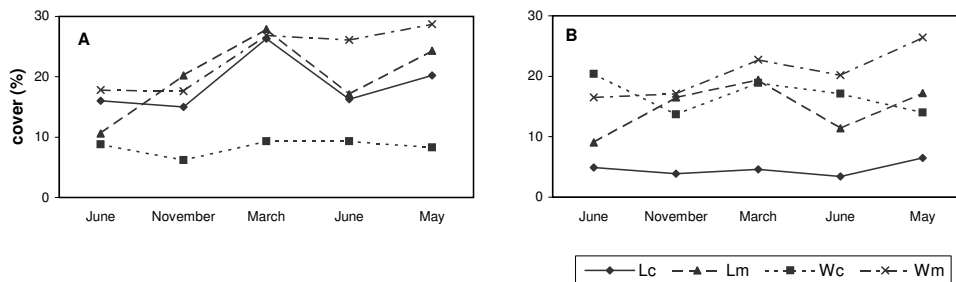


Fig. 3: The response of all less abundant pleurocarpous bryophyte species in plots (12.5 x 12.5 cm) that used to be dominated by *A. Calliergonella cuspidata* or *B. Ctenidium molluscum*, to a severe reduction of the dominant. The graphs show the change in cover (in % of the total bryophyte cover) through time in manipulated plots and in control plots in two chalk grassland sites. Values are averages of five replicate plots. None of the differences in change in cover between control plots and manipulated plots were significant. Lc = control plots Laamhei; Lm = manipulated plots Laamhei; Wc = control plots Wylre; Wm = manipulated plots Wylre.

Fig. 3 shows the cumulative response of all less common pleurocarps, i.e., of all species with a similar growth form as the manipulated species. In all cases the increase in cover after the manipulation was slightly larger in manipulated plots than in control plots, but the results were not significant.

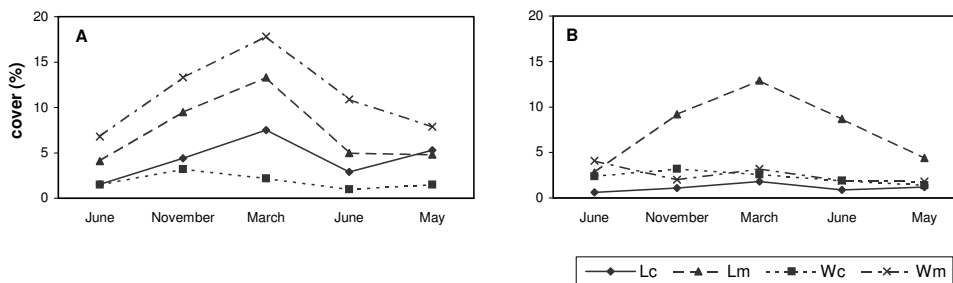


Fig. 4: The response of all acrocarpous bryophyte species in plots (12.5 x 12.5 cm) that used to be dominated by *A. Calliergonella cuspidata* or *B. Ctenidium molluscum*, to a severe reduction of the dominant. The graphs show the change in cover (in % of the total bryophyte cover) through time in manipulated plots and in control plots in two chalk grassland sites. Values are averages of five replicate plots. The cover in manipulated plots increased significantly compared to control plots in Wylre after the reduction of *Calliergonella* ($p < 0.05$), and in Laamhei after the reduction of *Ctenidium* ($p < 0.05$). The other differences in change in cover between control plots and manipulated plots were not significant. Lc = control plots Laamhei; Lm = manipulated plots Laamhei; Wc = control plots Wylre; Wm = manipulated plots Wylre.

Fig. 4 shows the cumulative response of all acrocarpous species. Only in some cases did the acrocarps increase after the reduction in cover of the abundant pleurocarp. In Wylre, reduction of *Calliergonella* was followed by an increase in cover of acrocarps during the next growing season ($p < 0.05$), whereas differences between manipulated plots and control plots in Laamhei were not significant. Reduction of *Ctenidium* was followed by a significant increase ($p < 0.05$) of acrocarps during the next growing season only in Laamhei.

Regrowth was not restricted to the margins of the plots but took place also in the centre of the plots (Tab. 4). Although the increase in cover of the manipulated species from manipulation to the next recording (five months later) was slightly higher in the margins of the plots, the differences from the centre were not significant.

Tab. 4: Regrowth (range of increase in % cover) of *Calliergonella* and *Ctenidium* from June 1992 (just after manipulation) to November 1992 in the centre of the plots and at the margins of the plots. Data represent the mean cover (%) per subplot (36 central subplots and 64 marginal subplots in five replicate square plots of 10 x 10 subplots of 1.25 x 1.25 cm each). Values are given separately for the two sites (Laamhei and Wylre). No significant differences were found between centre and margin ($p < 0.05$).

species	position	Laamhei	Wylre
<i>Calliergonella cuspidata</i>	centre	9% - 19%	-4% - 12%
	margin	4% - 28%	0% - 29%
<i>Ctenidium molluscum</i>	centre	-3% - 23%	1% - 10%
	margin	-2% - 29%	-14% - 14%

4 Discussion

The results show that cover did not remain low for a long time after bryophyte density was severely reduced; regrowth was vigorous from the beginning. In November, only five months after reducing the bryophyte cover to ca 33% of the original level, the bryophyte cover in manipulated plots originally dominated by *Calliergonella* had reached 77.5% of the original value, and in plots originally dominated by *Ctenidium*, 63.0% (compensated, in terms of percentage, for the change in cover in the control plots during the same period).

Regrowth did not only take place from the intact bryophyte layer surrounding the manipulated plots (Tab. 4), but also took place from within the plots, from bryophyte shoots left in the plots and/or from the diaspore bank (acrocarps). This indicates that the mutualistic interactions taking place in an undisturbed dense moss layer are not essential for (re)growth. Apparently, growth can take place when space is made available such as after opening of the moss layer.

While in the control plots bryophyte cover decreased in the months following the perturbation (from June to November), apparently because senescence occurred at higher rates than new growth, cover increased in the perturbed plots. Thus, while the increase in cover in the manipulated plots relative to the change in the control plots may be partly explained by a delayed senescence of older green stem parts of the remaining shoots due to the enhanced light conditions, there was also an actual increase in cover, which was mainly due to the growing out of many new, young shoots of the manipulated species.

The fact that the largest response to the perturbation was shown by the perturbed species themselves was somewhat surprising. The response of the other species in the plots was not consistent, although in some plots some species showed a moderate increase in cover. In theory, this return to dominance of the perturbed species might be due to this particular microsite, being most suitable for this species. This is, however, rather unlikely since the patches with one dominant species were small (a few dm²), more or less randomly distributed over the sites, and not visibly correlated with any observable characteristic (such as vascular species composition, soil surface) of the environment.

An alternative explanation is that this pattern is due to regrowth from the margins of the plot, where the dominant species was still the most abundant one. Analysis of the fine-scale pattern of regrowth shows, however, that regrowth took place from within the plots and that another factor is likely to play an important role: the reduction of *Calliergonella* and *Ctenidium* left a fair number of very small fragments at soil surface in the open spaces in the plots. Removal of these fragments was not attempted, since this would have caused too much damage to the other species. These fragments could grow out again as is common in mosses (CORRENS 1899, KNOOP 1984). This means that there was a large number of remnant growing points of *Calliergonella* and *Ctenidium* in the plots from which they had been taken out. The larger, undisturbed shoots of the other species grew mainly from the top of the main axis, and the number of growing points was restricted (possibly through apical dominance; KNOOP 1984, CLYMO & DUCKETT 1986, ØKLAND 1995).

Moreover, the negative effect of environmental stress after the destruction of the interwoven structure of the moss layer and the severe decrease of the shoot density after the manipulation, is likely to have been stronger for the large remaining shoots of the less common species that were left isolated from their neighbours, than for the tiny fragments of the reduced species that were left appressed to the soil. Air humidity was probably relatively favourable at soil level compared to the situation around the larger isolated shoots. This means that small fragments of the dominant species remained moist and photosynthesized for a longer time, and that the accumulated period of growth over the time between successive measurements was longer compared to the shoots of the other species (growth rate is independent of the size of the bryophyte shoot, RINCON 1988). With a higher number of faster growing individuals, the reduced species had an advantage during regrowth.

Reducing the most abundant pleurocarp did not lead to a larger response of less abundant pleurocarps than of acrocarps. Apparently, similarity in growth-form with the reduced species did not determine the magnitude of the response to manipulation. On the con-

trary, only the response of the acrocarps was significant in some of the cases. Increased light levels probably enhanced germination of acrocarpous diaspores during the first growing season after the perturbation (JONSSON 1993, DURING 1997, RYDGREN & HESTMARK 1997, HEINKEN & ZIPPEL 2004).

In conclusion, the removal of the dominant species in dense bryophyte patches in chalk grassland resulted in restoration of the high cover by rapid regrowth of the removed species, presumably due to the high number of meristems (small detached fragments falling to the ground) available after the removal. The other species present hardly increased in cover; we hypothesize that the positive effect of the increased light intensity was offset by negative effects of the increased canopy openness on the water availability to their shoots. To what extent delayed senescence of old parts due to the improved light conditions in the disturbed plots contributed to this increase in cover relative to the situation in the control plots, remains to be investigated.

Acknowledgements. This paper is dedicated to Fred Daniëls at the occasion of his retirement. We thank the State Forestry Service in Limburg for permission to work in the chalk grassland nature reserves in the Gerendal and in Wylre. We are grateful to Herman Wijnne for his help with the statistical analysis of the data and to Marinus Werger for his critical comments on the manuscript. This study was supported by the Life Sciences Foundation (SLW), which is subsidized by the Netherlands Organization for Scientific Research (NWO).

5 References

- AARSSSEN, L. W. & G. A. EPP (1990): Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. – *J. Veg. Sci.* **1**: 13-30.
- ARMESTO, J. J. & S. T. A. PICKETT (1986): Removal experiments to test the mechanisms of plant succession in oldfields. – *Vegetatio* **66**: 85-93.
- BATES, J. W. (1979): The relationship between physiological vitality and age in shoot segments of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – *J. Bryol.* **10** (3): 339-351.
- BATES, J. W. (1988): The effect of shoot spacing on the growth and branch development of the moss *Rhytidiadelphus triquetrus*. – *New Phytol.* **109**: 499-504.
- BATES, J. W. (1998): Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? – *Oikos* **82**: 223-237.
- BENDER, E. A., T. J. CASE & M. E. GILPIN (1984): Perturbation experiments in community ecology: Theory and practice. – *Ecology* **65**: 1-13.
- BOBBINK, R., H. J. DURING, J. SCHREURS, J. WILLEMS & R. ZIELMAN (1987): Effects of selective clipping and mowing time on species diversity in chalk grassland. – *Folia Geobot. Phytotax.* **22**: 363-376.
- CLYMO, R. S. & J. G. DUCKETT (1986): Regeneration of *Sphagnum*. – *New Phytol.* **102**: 589-614.
- CONNELL, J. H. (1983): On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. – *Am. Nat.* **122**: 661-696.
- CORRENS, C. (1899): Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. – Fischer, Jena.
- DIXON, W. J., A. B. BROWN, L. ENGELMAN & R. I. VENNIRICH (1992): BMDP statistical software manual. – Univ. of California Press, Berkeley, CA.
- DURING, H. J. (1997): Bryophyte diaspore banks. – *Adv. in Bryol.* **6**: 103-134.
- DURING, H. J. & F. LLORET (1996): Permanent grid studies in bryophyte communities. I. Pattern

- and dynamics of individual species. – J. Hattori Bot. Lab. **79**: 1-41.
- DURING, H. J. & B. TER HORST (1983): The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. – *Lindbergia* **9** (1): 57-64.
- GUREVITCH, J. & R. S. UNNASCH (1989): Experimental removal of a dominant species at two levels of soil fertility. – *Can. J. Bot.* **67**: 3470-3477.
- HEINKEN, T. & E. ZIPPEL (2004): Natural re-colonization of experimental gaps by terricolous bryophytes in Central European pine forests. – *Nova Hedw.* **79**: 329-351.
- HERBEN, T., F. KRAHULEC, V. HADINCOVÁ & S. PECHÁCKOVÁ (1997): Fine scale species interactions of clonal plants in a mountain grassland: a removal experiment. – *Oikos* **78**: 299-310.
- JONSSON, B. G. (1993): The bryophyte diaspore bank and its role after small scale disturbance in a boreal forest. – *J. Veg. Sci.* **4**: 819-826.
- KNOOP, B. (1984): Development in bryophytes. – In: DYER, A. F. & J. G. DUCKETT (eds.): *The experimental biology of bryophytes*. – Academic Press, London: 143-176.
- LLORET, F. (1994): Gap colonization by mosses on a forest floor: an experimental approach. – *Lindbergia* **19** (2-3): 122-128.
- ØKLAND, R. H. (1995): Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. I. Demography. – *J. Ecol.* **83**: 697-712.
- ØKLAND, R. H. & T. ØKLAND (1996): Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. II. Effects of density. – *J. Ecol.* **84**: 63-69.
- PROCTOR, M. C. F. (1980): Diffusion resistances in bryophytes. – In: GRACE, J., E. D. FORD & P. G. JARVIS (eds.): *Plants and their atmospheric environment*. – Blackwell, Oxford: 219-229.
- RINCON, E. (1988): Effect of initial shoot size on growth rates of five British grassland bryophytes. – *Bryologist* **91** (3): 219-222.
- RYDGREN, K. & G. HESTMARK (1997): The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. – *Can. J. Bot.* **75**: 121-128.
- SAS (1988): *SAS/STAT Users guide*. – Sas Inst. Inc., Cary, NC.
- TAMM, C. O. (1953): Growth, yield and nutrition of a forest moss (*Hylocomium splendens*). – *Meddn. St. Skogforsk Inst.* **43**: 1-140.
- VAN DER HOEVEN, E. C., C. I. J. HUYNEN & H. J. DURING (1993): Vertical profiles of biomass, light intercepting area and light intensity in chalk grassland mosses. – *J. Hattori Bot. Lab.* **74**: 261-270.
- VAN TOOREN, B. F., J. DEN HERTOEG & J. VERHAAR (1988): Cover, biomass and nutrient content of the bryophyte layer in Dutch chalk grasslands. – *Lindbergia* **14** (1): 47-54.
- VAN TOOREN, B. F., D. VAN DAM & H. J. DURING (1990): The relative importance of precipitation and soil as sources of nutrients for *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske in chalk grassland. – *Funct. Ecol.* **4**: 101-107.

Addresses of authors:

Dr. Elisabeth Cornelia van der Hoeven & Dr. Hein Johannes During
 Department of Plant Ecology and Biodiversity
 Utrecht University
 Sorbonnelaan 16
 3584 CA Utrecht
 The Netherlands

e-mail: lvdhoeven@tiscali.nl

e-mail: h.j.during@uu.nl

Aktuelle Übersicht über die Brombeerflora in Westfalen (*Rubus* L. subgen. *Rubus*)

Heinrich E. Weber, Bramsche

Abstract. An up-to-date survey of the bramble flora of Westfalia (*Rubus* L., subgen. *Rubus*) is given as a supplement to a former circumstantial treatment of this subject in the "Rubi Westfalici" (WEBER 1985). Till now 164 bramble species are known from Westfalia (NW Germany), 128 belonging to sect. *Rubus* and 36 to sect. *Corylifolii*. Five species of sect. *Rubus* are introduced, viz. *R. allegheniensis*, *R. armeniacus* and *R. laciniatus* as garden escapes, *R. sciocharis* and *R. ulmifolius* unintentionally introduced together with planting material from nurseries for growing along motorways and roads.

1 Einleitung

Seit der Darstellung der *Rubus*-Flora Westfalens in den „Rubi Westfalici“ (WEBER 1985) sind zusätzliche Erkenntnisse zum Vorkommen weiterer Arten und zur Verbreitung der bereits bekannten Arten gewonnen worden. Diese wurden in zwei Nachträgen (WEBER 1992, 1998) entsprechend dem damaligen Kenntnisstand mitgeteilt. Seitdem sind weitere Daten hinzu gekommen. Im Interesse einer zusammenfassenden Übersicht werden daher in diesem Beitrag alle aktuell aus Westfalen bekannten *Rubus*-Arten (Brombeeren und Haselblattbrombeeren) mit bemerkenswerten Fundorten aufgeführt. Bei Arten, die in den Rubi Westfalici nicht behandelt sind, wird jeweils auf Beschreibungen und Illustrationen in der modernen Literatur verwiesen.

Die hier mitgeteilten Nachträge zu den „Rubi Westfalici“ basieren auf folgenden Erkenntnissen:

- (1) Bemerkenswerte Nachweise von bereits 1985 behandelten Arten in anderen Teilgebieten Westfalens (soweit nicht bei WEBER 1992, 1998 mitgeteilt).
- (2) Erstnachweise von aus Westfalen 1985 noch nicht bekannten, bereits früher beschriebenen Arten.
- (3) Vorkommen von Arten, die seit 1985 neu beschrieben wurden.
- (4) Nomenklatorische Änderungen wegen älterer Namen für die betreffenden Arten.
- (5) In seltenen Fällen Zusammenfassungen oder Aufspaltungen von Arten.

Meist handelt es sich bei den Nachträgen über (sehr) seltene Vorkommen von Arten, die hauptsächlich in anderen Gebieten verbreitet sind. Die Darstellung in den Rubi Westfalici wird dadurch in den Grundzügen nicht berührt. Die Verdichtung der Fundpunkte vor allem im mittleren Westfalen in den Verbreitungskarten bei HAEUPLER et al. (2003) geht fast ausschließlich auf Angaben von G. H. LOOS zurück.

2 Methoden

Der Bezugsraum ist Westfalen, das heißt ohne den Raum Osnabrück, der in den Rubi Westfalici mit berücksichtigt wurde. Die Nomenklatur richtet sich – sofern nicht anders angegeben – nach den Rubi Westfalici. Fundorte sind dem Viertelquadrantenraster der TK 25.000 (Messtischblatt), teilweise auch einem feineren Quadrantenraster zugeordnet. Soweit Nachträge vorliegen, sind die Arten zunächst alphabetisch aufgeführt (getrennt nach den Sektionen *Rubus* und *Corylifolii*). Bemerkenswerte Funddaten für die in den Rubi Westfalici behandelten Arten sind nicht behandelt, wenn sie bereits bei WEBER (1992, 1998) mitgeteilt wurden. Bei Fundortsangaben ist der Verfasser mit *We* abgekürzt. Öffentliche Herbarien sind mit ihren internationalen Akronymen (HOLMGREN et al. 1990), das des Verfassers ist mit *We* angegeben. Die Nummer der Herbarbelege enthält meist auch das Funddatum, das daher nicht eigens angegeben wird. So bedeutet etwa *We* 93.720.8, dass der Beleg vom Verfasser am 20.7.1993 (als 8. Beleg des Tages) gesammelt wurde. Falls nicht anders vermerkt, befinden sich die Belege im Herbar des jeweiligen Sammlers.

3 Nicht berücksichtigte Arten

Außer den akzeptierten Arten gibt es zahllose nur lokal verbreitete Klone, die im Extrem nur aus 2 (deutlich getrennt wachsenden) Sträuchern bestehen. Sie entstanden und entstehen durch Hybridisierung und Aufspaltung mit nachfolgender Apomixis (Samenbildung ohne Befruchtung). In vielen Teilen Deutschlands verfügt so gut wie jedes Dorf in seiner Gemarkung zumindest über eine solcher „Lokalsippen“. Würde man diese alle taxonomisch behandeln, müssten in Europa Zehntausende von „Arten“ aufgestellt werden, über die angesichts der komplizierten Materie keinerlei Übersicht mehr möglich wäre. Daher herrscht Konsens, apomiktische Vertreter der Gattung *Rubus* nur dann als Arten zu bewerten, wenn sie eine Mindestarealgröße aufweisen (Näheres hierzu u. a. bei MATZKE-HAJEK 1993, WEBER 1985, 1995, 1996a, WEBER & MATZKE-HAJEK 1998, ZIELINSKI 2004). Nur auf diese Weise kann eine Verständigung über die Arten gewonnen werden. Wenn man ein Mindestareal von etwa (40-) 50 km Durchmesser zugrunde legt, ist die Zahl der in Deutschland vorkommenden *Rubus*-Arten mit etwa 500-550 zu veranschlagen. Die Forderung nach einem Mindestareal schließt nicht aus, dass Lokalfloristen die in ihrem engeren Bereich vorkommenden Klone für nachfolgende Bearbeiter in ihrer Flora mit einigen diagnostischen Merkmalen erwähnen und sie vor allem auch in ihren Herbarien deponieren.

Auf diese Gesichtspunkte wird verwiesen, weil in neuerer Zeit Götz Heinrich LOOS im mittleren Westfalen batologische (brombeerkundliche) Untersuchungen unternommen hat und dabei ein abweichendes Artkonzept vertritt (LOOS 1998a, 1998c, 2001a, 2005). Er plädiert dafür, auch die Lokalsippen als eigene Arten zu etablieren. So stellte er für das „mittlere Westfalen“ in einem „1. Beitrag“ (LOOS 2001a) mit provisorischen Namen wie „*Rubus watercourliensis* G. H. LOOS ined. – Waterkurler Haselblattbrombeere“ mehr als 50 neue „Arten“ mit Beschreibungen und teilweise auch Abbildungen auf. Aus der Umgebung von Methler hatte er davon bereits vorher 11 Lokalsippen provisorisch benannt, beschrieben und abgebildet (LOOS 1998b).

Bislang hat LOOS nur einen Teil der provisorisch benannten Brombeeren auch gültig als Arten veröffentlicht. In einigen Fällen handelt es sich um Sippen mit einem nachweislich ausreichenden Areal, die daher beim Arteninventar für Westfalen hier mit berücksichtigt sind. Darüber hinaus publizierte G. H. LOOS aus Westfalen noch folgende Arten:

Rubus langankianus G. H. LOOS (2001b: 80-81, 88-89). Wird als ähnlich *R. imitans* beschrieben.

Rubus ducatuscola G. H. LOOS (2001b: 82-83, 92-93). Glandulosi-Sippe ähnlich *R. iuvenis*.

Rubus buescherianus G. H. LOOS (2001b: 83-84, 94-95). Wird mit Differentialmerkmalen gegen *R. perdemissus* (= *R. demissus*) abgegrenzt.

Rubus servaticus G. H. LOOS (2001b: 84-86, 96-97). Corylifolii ser. Sepincola.

Rubus helgae G. H. LOOS (2001b: 86, 86, 98-99). Ähnlich *R. rugosifolius*.

Rubus batos-weberi G. H. LOOS (1998c: 49-50, 54). Cerylifolii ser. Vestitiusculi.

Rubus bochumensis G. H. LOOS (2007: 142). Sehr ähnlich *R. fuscus*.

Der taxonomische Wert dieser Taxa kann nicht beurteilt werden, weil sie und ihre Verbreitung dem Verfasser nicht ausreichend bekannt sind. Entsprechende Belege konnten bislang nicht überprüft werden. Die Arten werden zusammenfassend bei BÜSCHER & LOOS in einer geplanten „Flora des mittleren Westfalens“ (LOOS 2002: 320) behandelt.

4 Bemerkungen zu einzelnen Arten

Neue Arten oder Namen (darunter auch mit anderem Inhalt wegen der Aufspaltung oder Vereinigung von Taxa) im Vergleich zu den Rubi Westfalici (WEBER 1985) sind halbfett hervorgehoben. Bei Arten, die bei WEBER (1985) nicht erwähnt sind, ist das bibliografische Zitat beigefügt.

4.1 Sektion *Rubus* (*Rubus fruticosus* agg.) – Brombeeren

Rubus adornatoides H. E. WEBER ist der korrekte Name für die in den Rubi Westfalici unter *Rubus gravetii* (BOULAY) W. C. R. WATSON behandelte Art (WEBER 1998: 43-44).

Rubus adornatus P. J. MÜLLER ex WIRTGEN wächst selten im Süderbergland (WEBER 1992: 29), und hat auch einen Fundort im mittleren Westfalen (3911/33: Raum Altenberge zw. Schmerling u. Vosding, We 93.706.13).

Rubus amiantinus (FOCKE) FOERSTER kommt isoliert im Norden auch an der Porta Westfalica vor (3719/32: Weg parallel oberhalb der B61 bei ca. km 6,5, We 77.818.19).

Rubus armeniicus FOCKE befindet sich vor allem auf Ruderalstandorten in starker Ausbreitung (LOOS 1998a: 146, HAEUPLER et al. 2003: 413; WEBER 2003a: 212) und hat inzwischen eine mehrfach höhere Fundortdichte als zur Zeit der Kartierung für die Rubi Westfalici.

Rubus arrheniiformis W. C. R. WATSON 1956, *Watsonia* 3: 385 (Beschreibung bei EDEES & NEWTON 1988: 24). Diese in England verbreitete Art der Serie *Rubus* mit *R. arrhenii*-artigen Blättern und hellrosa Blüten wurde selten auch in den südlichen Nieder

landen nachgewiesen. Einer ihrer 3 Fundorte in Deutschland (alle in NRW) liegt in Westfalen (4208/32: NW Herbern, Autobahn-Parkplatz „Napoleonsweg“, We 82.811.24).

Rubus bifrons VEST wurde 2002 als eingeschleppte Art zusammen mit *R. ulmifolius* westlich von Versmold nachgewiesen (3914/42: Südrand der Friedrich-Menzezfricke-Straße, siehe WEBER 2003a: 211).

Rubus bombycinus MATZKE-HAJEK 1996, Decheniana 149: 40-43, ist eine zierliche Sippe der Serie Vestiti, die mehrfach im Süderbergland gefunden wurde. Zu den bei WEBER (1998: 44) genannten Nachweisen in 4912/43 und 4913/13 kommt noch ein Fundort in 4811/31 (S Heukelbach bei Klüppelberg, We 82.816.8).

Rubus bovinus BEEK & H. E. WEBER 1994, Gorteria 20: 125-127, ist eine seit 1971 in Westfalen gesammelte Sippe der Serie Mucronati. Sie kommt in den Niederlanden und im Raum Burgsteinfurt in Westfalen vor (WEBER 1998: 44-45).

Rubus calothyrsus BEEK 2005, Gorteria 31: 73-74, eine Art der Serie Sylvatici, wird von Beek auch von Stadtlohn in Westfalen angegeben.

Rubus canescens DC. Der Punkt (4413/4: SE Werl) in der Karte bei HAEUPLER et al. (2003: 415) ist nicht belegt und beruht offenbar auf einem technischen Irrtum (G. H. Loos mdl. Mitt.).

Rubus carduelis MATZKE-HAJEK 1996, Decheniana 49: 46-47, eine vorzugsweise im Rheinland bis ins Niederbergische verbreitete Art Serie Pallidi, wurde nachgewiesen in 4609/11 (Hattingen-Bredenscheid, „Am Zippe“, 22.9.1997, Loos 979-137, teste We).

Rubus conspicuus P. J. MÜLLER ex WIRTGEN 1858, Herb. Rub. Rhen. 2: no. 23, ist eine weit verbreitete Art der Serie Vestiti, sie ähnelt *R. vestitus*, doch sind die Blätter unterseits stärker graufilzig und meist wenig weichhaarig. Die Endblättchen haben zur Spitze hin eine grob periodische Serratur mit auswärts gekrümmten Hauptzähnen (detaillierte Beschreibung mit Abb. bei MATZKE-HAJEK 1993: 103-105). Teilweise wurden in Westfalen gesammelte Belege erst in neuerer Zeit als zu dieser bemerkenswerten Art zugehörig erkannt, so in 4210/31 (Tetekum SW Lüdinghausen, bei Hof Eckholt, We 77.901.19), 4210/23 (Kranichholz bei Lüdinghausen, We 77.901.12) und 4508/11 (Hattinger Beek, Böschung nahe „In der Aar“ 22.9.1997, Loos, teste We).

Rubus discors BEEK 1974, Brombeeren Geldr. Distr. Fl. Niederlande 62-63 (mit untypischer Abbildung. Typische Abb. bei WEBER 1995b: 145). – Neben den bei WEBER (1998: 44) genannten beiden Fundorten im Ruhrgebiet auch in 3810/31 (Dickenbrock-Wald S B54 zw. Borghost u. Burgsteinfurt, We 77.825.9).

Rubus edeesii H. E. WEBER & A. L. BULL 1995, Watsonia 20: 345-349. Zum Vorkommen dieser Art der Serie Sylvatici (Abb. 1) in Westfalen siehe bei WEBER (1998: 44-45 mit Verbreitungskarte). Zu den dort genannten Fundorten kommen hinzu: 4110/44 (Lüdinghausen-Elvert, Waldrand SE Stammann, 4110/44, Loos, teste We), 4111/42 (Drensteinfurt-Altendorf, Waldweg im Rohrkämper Holz, 8.9.1997, Loos 979-102, teste We) und 4118/44 (Senne, unweit des Bundesforstamtes, We 05.715.1). Die zunächst nur aus Westfalen und England bekannte Art wurde inzwischen auch in den Niederlanden und in Nordfrankreich nachgewiesen.

Rubus erythrocomus G. BRAUN 1878, Herb. Rub. Germ. no. 113 (Beschreibung und Abb. bei MATZKE-HAJEK 1997a: 26-28). Eine vor allem im angrenzenden Bergischen Land verbreitete Art, deren Vorkommen in Westfalen (4714/23, 4714/31) bereits bei WEBER (1998: 45) behandelt wurde.



Abb. 1: *Rubus edeesii* H. E. WEBER & A. L. BULL am locus typicus bei Telgte (12.8.1994)

Fig. 1: *Rubus edeesii* H. E. Weber & A. L. Bull at its locus typicus near Telgte (12.8.1994).

Rubus frederici BEEK 1997, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 23: 38 (*R. laetus* BEEK 1980 non LINTON 1887; Beschreibung und Abb. als *R. laetus* BEEK bei WEBER 1995b: 142-145). Zu den bei WEBER (1998: 45-46) genannten Fundorten in 4112/11 und 4117/23 kommt ein weiterer in 4112/12 (Sendenhorst-Berl, Forst bei Hs. Berl, 18.9.1997, Loos, teste We).

Rubus gelertii K. FRID. wurde von G. H. Loos in 4408/41 am Zooparkplatz in Gelsenkirchen gefunden (mdl. Mitt.).

Rubus gracilis J. & C. PRESL.,. Der typische *R. gracilis* hat, wie erst jetzt erkannt wurde, auch ein Vorkommen im südöstlichen Westfalen (4916/442: W Kohlrücken, in Richtung Homberg bei Schwarzenau, We 81.720.12). *Rubus gracilis* und *R. insularis* (in den Rubi Westfalici *R. gracilis* ssp. *insularis*) werden heute nach weiteren Geländebeobachtungen als zwei nahe stehende Arten bewertet.

Rubus hastiferus H. E. WEBER 1988, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 14: 140-142. Diese Art der Serie Micantes kommt zerstreut auch im nördlichen Westfalen vor (Karte bei WEBER 1988, vgl. auch WEBER 1992: 30, HAUPLER et al. 2003: 422).

Rubus henrici-weberi BEEK 1997, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 23: 44-46 (*R. pseudodasyphyllus* H. E. WEBER 1993 prov.). Auf diese etwas an *R. dasyphyllus* und mehr noch an *R. christianseniorum* H. E. WEBER erinnernde Sippe wurde bereits bei WITIG & WEBER (1978: 97) und WEBER (1985: 351) hingewiesen. Zu den Vorkommen in Westfalen siehe WEBER (1998: 45-46 mit Verbreitungskarte). Ein davon weit südwestlich isolierter Fundort liegt in 4206/112 (W Krommert, Feldweg zw. Butenborg und Hungerkamp, We 82.810.4).

Rubus hilsianus H.E. WEBER 1995, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 20/21: 147-150. Für diese zunächst nur im Leine-Weserbergland (besonders im „Hils“) gefundene Art der Glandulosi wurde inzwischen ein weites Areal nachgewiesen, das von Osnabrück und dem Wesergebiet bis zum Schwarzwald und Nordfrankreich reicht. Auch in Westfalen gibt es Fundorte, wobei diese Art dort lange falsch bestimmt oder nicht erkannt wurde. SCHUMACHER (1959: 268-269), der sie bei Vermold fand, hielt sie für *Rubus scaber*. Bei WEBER (1985: 332) wurde sie als fragliches Exemplar von *R. flexuosus* und später (WEBER 2003a: 238-239) als mit *Rubus flexuosus* konvergente Lokalsippe bewertet. Es gibt mehrere Fundorte im nördlichen und nordöstlichen Westfalen: 3914/24 (NW Vermold SE Stockkamp (21.7.1957, Schumacher als *R. scaber*, HBG), 3914/24 (Vermold, S Straße nach Knetterhausen, We 73.712.15; We 03.720.3), 4013/42 (Freckenhorst, Wald bei der Schule, We 83.817.2), 4117/24 (W Eselsheide beim Sportplatz, We 01.801.6), 4119/234 (Horn bei der Silbermühle, We 74.717.2, We 74717.13, E. Foerster 76.028.3). Davon sehr isoliert auch im Süderbergland (5015/4433: zw. Heiligenborn u. Lindenfeld nahe Punkt 522 m, We 80.821.15).

Rubus hirtus agg. – Hierzu können alle dunkeldrüsigem Vertreter der Serie Glandulosi zusammengefasst werden, sofern sie nicht zu den stabilisierten Arten wie *Rubus guentheri* WEIHE oder im Gebiet *R. speculatus* gehören. Kennzeichnend für dieses Aggregat ist seine submontane bis subalpine, im Gebiet auch hochkolline Verbreitung. Entsprechende Brombeeren finden sich daher vereinzelt im Süderbergland (z. B. 4813/441, 4914/234) sowie im Bereich des Ebbegebirges (4320/313: zw. Lichtenau u. Kleinenberg, 330 m, We 80.902.8). Zu dieser Gruppe gehört auch eine noch unbeschriebene, apomiktisch stabilisierte Sippe mit regionaler Verbreitung.

Rubus ignoratus H. E. WEBER. – Nördlichster Fundort ist 4412/43: Fröndenberg-Ostbüren, Südteil des Waldes „Heil“, 15.6.1997 Loos 976/83, det. We).

Rubus iuvenis BEEK 1984, Gorteria 12: 58, ist der korrekte, weil etwas ältere Name für den in den Rubi Westfalici (WEBER 1985: 372-374) beschriebenen und abgebildeten *R. ignoratiformis*. Der Zusammenhang mit *R. iuvenis* wurde zunächst nicht erkannt, weil der Originalbeschreibung eine wenig instruktive Abbildung beigegeben wurde. Zur Nomenklatur und Taxonomie dieser bereits 1844 von KALTENBACH aus dem Aachener Raum als *R. viridis* benannten Art (nicht *R. viridis* J. PRESL ex ORTMAN 1835) siehe MATZKE-HAJEK (2000: 54-57).

Rubus incarnatus P. J. MÜLLER 1858, Flora 42: 71, ist der korrekte Name für *R. osseus* MATZKE-HAJEK (1997: 212-215, dort detaillierte Beschreibung mit Abb. und zwei Fundorten aus Westfalen). Weitere Namen für diese weit verbreitete Art sind *R. carpinifolius* var. *roseus* WEIHE & NEES 1824 und *R. rhodanthus* W. C. R. WATSON 1933. Es handelt sich um eine an *R. adpersus* erinnernde Art mit dicken Schösslingen, rosaroten Blüten und schlankeren Blättchen. Außer den bereits bei MATZKE-HAJEK und WEBER (1998: 48) genannten Fundorten in 3712/11 und 4110/33 sowie dem unbekanntem locus typicus von *R. carpinifolius* var. *roseus* bei Mennighüffen sind noch folgende Vorkommen in Westfalen bekannt: 3712/22 (Straßenrand zw. Ibbenbüren und Schafberg, We 76.807.36), 3713/33 (W Lütkeberg bei Exterheide, S Brandenburg-Fernsehturm, We 76.807.13), 3908/44 (Holtwick, We 83.706.9), 3912/33 (NW Handarpe, We 98.921.6), 4511/433 (SE Ergste, am Sportplatz, We 75.828.12) und 4512/441 (S Menden, We 82.817.18).

Rubus insularis F. ARESCHOUG 1881, Skanes Fl. ed. 2. 570, wird nunmehr als Art bewertet (statt. *R. gracilis* ssp. *insularis* in den Rubi Westfalici).

Rubus laciniatus WILLDENOW 1806, Hort. Berol. 2: t. 82. Aus Gärten verwilderte Obst- und Zierpflanze. Erstmals 1981 in 4712/23 in Westfalen verwildert gefunden (WEBER 1992: 28). Inzwischen an zahlreichen Stellen in siedlungsnahen Bereichen nachgewiesen und bei der floristischen Kartierung wegen der leichten Erkennbarkeit weitgehend mit erfasst (HAEUPLER et al. 2003: 424).

Rubus maassii FOCKE ex BERTRAM 1876, Fl. Braunschweig 75 (Beschreibung und Abb. bei WEBER 1973: 198-200, 432; 1995: 393-394). Der einzige Nachweis für Westfalen ist bei WEBER (1998: 46) diskutiert („Freudenberg in dumetis“ 16.7.1880 Utsch. BAENITZ Herb. Eur. no. 4102 als *R. arduennensis*).

Rubus meierottii H. E. WEBER 1996, Ber. Bayer. Bot. Ges. 66/67: 180-185, ist ebenfalls bei WEBER (1998: 47) aufgeführt, allerdings mit nur einem Fundort (5014/22 bei Hilchenbach). Dazu kommen noch folgende Nachweise: 4713/141 (S Sportplatz E Altaffeln, 370 m, We 81.804.6), 4811/332 (S Haarhausen, We 82.816.4) und 5015/22 (S Leimstruth, oberhalb Bahntunnel bei Höhe 567 m, We 80.822.10).

Rubus neumannianus H. E. WEBER & VANNEROM 1990 („1988“), Mitt. Pollichia 75: 199-202. Eine weit verbreitete Art der Sylvania, die wenig später in England als *R. cormerensis* A. L. BULL benannt wurde. Zu den drei bei WEBER (1998: 47) genannten Fundorten (bei Freudenberg und Anholt) kommen noch 4411/233 (Südstrand Wickeder Holz N Holzwickede, We 75.828.31) und 4710/144 (Schweflinghausen, östlicher Ortsausgang, 330 m, We 81.106.15).

Rubus pedica MATZKE-HAJEK 1998, Mitt. Pollichia 85: 64-69, ist eine vor allem in der Pfalz verbreitete Art der Serie Hystrix. Sie kommt auch in Westfalen vor: 5013 (Freudenberg, 2.8.1883 Utsch als *R. koehleri* WEIHE. BAENITZ, Herb. Eur. no. 4809, BREM) und 5013/33 (Freudenberg, an der Straße nach Friesenhagen vor Beginn des Waldes, We 75.827.3).

Rubus plicatus WEIHE & NEES **var. rosulentus** (P. J. MÜLLER) NYMAN 1878, Consp. Fl. Eur. 1: 216 (*R. rosulentus* P. J. MÜLLER 1859, Flora 42: 71) ist eine bemerkenswerte, hauptsächlich in der Pfalz und in NW-Frankreich verbreitete Abänderung mit fast rundlichen Endblättchen und meist lebhaft rosa Blüten. Erstmals auch in Westfalen nachgewiesen (4716/231: Ochsenheid, 11.8.2005 Götte, det. We, Herb. Götte, We).

Rubus poliothyrsus BEEK 1997, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 23: 38-40, ist ein Vertreter der Serie Discolores und ähnelt am ehesten *R. chloocladus*. Die aus Belgien und den Niederlanden bekannte Art hat auch einen Fundort in Westfalen als einzigen in Deutschland (4104/41: Wäldchen bei Penekamp, 1,5 km E Anholt, 13.8.1996 leg. Matzke-Hajek mit We u. a., det. Bijlsma & Meijer).

Rubus pseudargenteus H. E. WEBER 1991, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 17: 194-197; 1995a: 377. Diese Sippe der Serie Discolores wurde bereits bei WEBER (1998: 48) als auch in Westfalen (3818/13: bei Löhne) vorkommend aufgeführt.

Rubus pseudolusaticus G. H. LOOS 2001, Florist. Rundbr. 34: 81-82, 90-91. Diese Sippe wurde in den Rubi Westfalici (WEBER 1985: 375-377 mit Abb.) als Form von *R. lusaticus* ROSTOCK behandelt. Später (WEBER 1992: 46) wurde die Identität mit *R. lusaticus* bezweifelt und dafür plädiert, diese Art aus der Liste der in Westfalen vorkommenden Brombeeren zu streichen. Eine Validierung als eigene Art kam nicht in Betracht, weil es sich nach damaliger Kenntnis um eine Lokalsippe handelte, die lediglich aus den Messtischblättern 4219, 4221 und 4222 bekannt war. G. H. Loos entdeckte jedoch ein weiteres Vorkommen in 4416/32 („Dicker Dorn“ bei Rüthen-

Nettelstädt, 5.6.1999, Loos 996-28, teste We, Herb. Loos, We), so dass *Rubus pseudo-lusaticus* als Regionalart bewertet werden kann. Sie kommt auch im angrenzenden Hessen vor (4421/43: Waldrand S Körbecke, We mit W. Jansen 06.715.1). Wie um *R. lusaticus* (in der Oberlausitz) gruppieren sich auch um *R. pseudolusaticus* in derselben Region nahe stehende singuläre Biotypen, die hybridogene Derivate darstellen dürften.

Rubus schumacheri (ADE) MATZKE-HAJEK 1996, Decheniana 149: 43-45 (*R. menkei* ssp. *schumacheri* ADE 1930). Auf das Vorkommen dieser Art in Westfalen wurde bereits bei WEBER (1998: 48) hingewiesen. Zu dem dort genannten Fundort (4516/12) kommt noch einer in 4511/43 (Schwerte-Bürenbruch, Im Manspot, 11.9.1997, Loos 979-59, teste We).

Rubus sciocharis SUDRE. Ebenfalls eingeschleppt in 3613/43-44 sowie in 4509/41 (WEBER 1998: 49), 4017/23 (Sennestadt, Wald gegenüber Elbeallee, We 01.801) und 4017/33 (N Verl, Wald „Am Wall“ ca. 200 m S A2 in großen Beständen, 2001 We).

Rubus speculatus MATZKE-HAJEK 1995, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 23: 215-218. Zu dieser Sippe des *R. hirtus*-Aggregats und ihr Vorkommen auch in Westfalen siehe auch bei WEBER (1998: 49).

Rubus spina-curva BOULAY & GILLOT 1874, Ass. Rubolog. no. 102 (= *R. cretatus* MATZKE-HAJEK 1996, Decheniana 149: 37-39). Diese an *R. amiantinus* erinnernde Discolores-Art mit weißen Blüten greift von Süden aus auch nach Westfalen über: 4608/22: (Hattingen-Winzermark, Böschung oberhalb Wasserstraße, 22.9.1997, Loos 979-135, teste We), 4598,41 (Bochum-Querenberg beim Elektrizitätswerk und Straße „Auf dem Kalwes“, LOOS 1998b: 36)..

Rubus ulmifolius SCHOTT wurde (außer in 3713/32, vgl. WEBER 1998: 28) synanthrop zusammen mit *R. bifrons* (s. dort) auch bei Vermold gefunden, außerdem in 4017/21 (A2-Böschung S Anschlussstelle Bielefeld, 1991, Loos in LOOS 2002: 317), 4116/21 (A2, Anschlussstelle Gütersloh, 1998, Loos mdl. Mitt.), 4117/34 (Steinhorster Bruch, 19.8.2006, J. Pallas, teste We), 4419/431 (Unter der A44, 28.8.2004 R. Götte, teste We) und 4518/332 (N Rösenbeck, We 04.824.1).

Rubus wittigianus H. E. WEBER 2002, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 28: 153-158. Hierbei handelt es sich um eine üppige Art der Serie *Sylvatici* mit hoch durchbättertem Blütenstand. Sie ist vom Raum Osnabrück bis Bad Lippspringe nachgewiesen und breitet sich anscheinend aus.

4.2 Sektion *Corylifolii* LINDLEY – Haselblattbrombeeren

Rubus baruthicus H. E. WEBER 1996, Ber. Bayer. Bot. Ges. 66/67: 42-44. Diese thermophile, bis zur Schweiz und Frankreich verbreitete Art kommt isoliert auch in Westfalen im Porta Westfalica-Gebiet vor (3719/31-32, siehe WEBER 1998: 49-50).

Rubus calvus H. E. WEBER. In diese Art wird nach neueren Erkenntnissen auch *R. calviformis* H. E. WEBER eingeschlossen, der in den Rubi Westfalici als davon getrennte Art bewertet wurde (WEBER 1992: 31).

Rubus contractipes H. E. WEBER 1988, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 14: 144-147. Auf die nicht seltenen westfälischen Vorkommen dieser *R. calvus* nahestehender Art wurde

bereits bei WEBER (1992: 31) hingewiesen. Weitere Fundpunkte bei HAUPELER et al. (2003).

Rubus curvaciculatus WALSEMANN ex H. E. WEBER 1996, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 22: 111-117. Diese in Dänemark und Mitteleuropa weit verbreitete Sippe wächst selten auch in Westfalen (WEBER 1998: 50). Der größte Bestand befindet sich in 4817/443 an einem Wegrand bei Aumühle (dort 1992 und 2004 vom Verfasser gesammelt).

Rubus delectus P. J. MÜLLER ex WIRTGEN 1860, Herb. Rub. Rhen. 1. no. 147 (Beschreibung und Abb. bei MATZKE-HAJEK 1998, Mitt. Pollichia 85: 72-76). Es handelt sich um eine lange übersehene, von MATZKE-HAJEK (loc. cit.) wiederentdeckte, weit verbreitete, doch meist seltene Art der Serie Subradula mit (hell)rosa Blüten. Sie hat auch einige Fundorte in Westfalen: 3815/43 (Berghausen, Kiesgrube, 14.7.1957, Schumacher 97/57 als „*R. micans* forma“, det. We, HBG), 4012/41 (Waldrand S Telgte „Im Berdel“, We 84.812.5, teste Matzke-Hajek), 4115/33 (Bergeler Wald bei Oelde, We 01.828.2), 4318/12 (Ostrand des Ziegenberges E Wewer, We 80.905, det. Matzke-Hajek), 4115/34 (Stromberg, Hang S Friedhof, We 01.829.6), 4121/323 (beim Sportplatz von Schulenberg N Marienmünster, We 81.817.7), 4515/12 (B516 SW Allagen, Hang bei Straßen-km 32,0, We 81.731.14, det. Matzke-Hajek). Außerdem gibt es noch weitere Belege von Stromberg (in MSTR), die W. Dahms 1926 und 1927 dort als „*Rubus caesius* × *vestitus*“ sammelte (siehe WEBER 2003a: 236).

Rubus dissimulans LINDBERG 1885, Kongl. Götheborgska Vetensk. Samhälltets Handl. Wetensk. Afd. 1: 32. Auf das isolierte Vorkommen dieser nordischen Sippe bei Albaum (4914/24) wurde bei WEBER (1998: 50) hingewiesen (Beschreibungen und Abbildungen bei WEBER 1981: 89-92; 1995: 530-531).

Rubus ehrnsbergeri H. E. WEBER 2003, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 29: 85-89. Diese relativ starkstachelige Art der Serie Suberectigeni wächst außer in Niedersachsen im nordöstlichen Westfalen, vor allem im weiteren Umkreis der Porta Westfalica (Fundorte siehe bei WEBER loc. cit.). Davon weit isoliert gibt es einen Nachweis im Süderbergland in 5016/331 (W Banfe, 380 m, We 80.821.16).

Rubus fabrimontanus (SPRIBILLE) SPRIBILLE. In diese Art wird inzwischen auch *R. tuberculatiformis* H. E. WEBER einbezogen, der in den Rubi Westfalici als eigene Art behandelt wurde (WEBER 1992: 31-32).

Rubus gothicus K. FRID. & GELERT ex E. H. L. KRAUSE 1888, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 6: 108 (Beschreibung und Abb. bei WEBER 1973: 350-351, 360-361, 479; 1981: 135-139; 1995a: 549-550). In Westfalen hat diese von Skandinavien bis Polen und Tschechien verbreitete Art ein kleines Teilareal mit nur wenigen Vorkommen im Raum Seeste – Westerkappeln (3613, siehe WEBER 1992: 31-32).

Rubus griesiae H. E. WEBER 2003, Abh. Westfäl. Mus. Naturk. 65: 9-14, ist eine Art der Serie Hystricopes mit teilweise 6-7-zähligen Blättern. Ihre Verbreitung reicht von den Niederlanden bis ins östliche Westfalen in den Raum Lippstadt. Außerdem wurde sie 2004 auch in Niedersachsen gefunden (Ahlhorner Fischteiche NW Cloppenburg). Inzwischen wurde ermittelt, dass sie bereits am 5.8.1871 von Banning in 3810/(12/21) bei Clemenshafen NE Burgsteinfurt „in Hecken auf Sandboden“ gesammelt und von W. O. FOCKE in seinen „Rubi selecti“ unter der Nr. 78 als „*Rubus dumetorum* var. *dimorphacantha*“ (nom. nud.) verteilt wurde (Belege in BREM, HBG).

Rubus haesitans MARTENSEN & WALSEMANN 1987, Svenk Bot. Tidskr. 81: 265-267 (Beschreibung auch bei WEBER 1995a: 550). Auf das einzige bekannte Vorkommen dieser weit verbreiteten Art auch in Westfalen wurde bereits bei WEBER (1998: 90) hingewiesen (4119/2211W Bad Meinberg, We 81.819.2).

Rubus leuciscanus E. H. L. KRAUSE in PRAHL 1889, Krit. Fl. Schlesw.-Holst. 2: 82. (Beschreibung und Abb. bei WEBER 1995a: 538-539). Diese vor allem in Ostdeutschland vorkommende Art wurde auch in Westfalen nachgewiesen (3520/32: N Döhren, Weg rechts der Straße Döhren – Heinssen, We 78.811.6). Der nächster Fundort liegt an der Mittelweser in Niedersachsen (3021/14).

Rubus loosii H.E. WEBER 1995, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 20/21: 151-154. Es handelt sich um eine im wesentlichen in Westfalen endemische Art mit einem Verbreitungsschwerpunkt im Raum Beckum bis Dortmund (wo sie seit 1983 mehrfach vom Verfasser, später vor allem von G. H. Loos beobachtet und gesammelt wurde). Weitere Vorkommen erstrecken sich bis Wuppertal, wo sie an verschiedenen Stellen auch im Stadtgebiet nachgewiesen wurde (MATZKE-HAJEK 1996: 95-96; HAEUPLER et al. 2003: 408).

Rubus parahebecarpus H. E. WEBER 1980, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 7: 116-123 (Beschreibung und Abb. auch bei MATZKE-HAJEK 1993: 182-183; WEBER 1995a: 579-580). Auf das Vorkommen dieser charakteristischen Art bei Holzwickede (4411, dort 1890 von Ph. Demandt gesammelt) wurde bereits bei WEBER (1998: 50) hingewiesen. Im Bergischen Land gibt es häufigere Fundorte (MATZKE-HAJEK 1996: 99-100, 120; HAEUPLER et al. 2003: 409).

Rubus perdemissus H. E. WEBER & MARTENSEN 2007, Drosera 2007: 16, ist der korrekte Namen für *R. demissus* H. E. WEBER & MARTENSEN 1987, nachdem entdeckt wurde, dass dieser Name an bislang unbekannter Stelle bereits 1911 von SUDRE für eine slowakische Sippe vergeben wurde. Die weit verbreitete Art wurde mehrfach auch im nördlichen bis mittleren Westfalen nachgewiesen (WEBER 1992: 30, 2003a: 230).

Rubus pseudincisior H.E. WEBER 1991, Drosera '91: 105-109, ist eine vor allem in Niedersachsen verbreitete Art mit 3 Fundpunkten auch in Westfalen (WEBER 1991: 108; 1992: 30; 2003a: 232).

Rubus rhytidophyllus H. E. WEBER 1988, Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 14: 148-151. Dieses ist eine vor allem im Emsland und in der Grafschaft Bentheim verbreitete Art, für die auch ein Nachweis für Westfalen existiert (3807/4: Raum Alstätte – Ahaus, 1974 Wittig R749.1, det. We, Herb. We).

Rubus rugosifolius G.H. LOOS 1999, Florist. Rundbriefe 32: 46-47, 55. Wie das griechische Epitheton der vorigen Art bedeutet auch dieser lateinische Artnamen „runzelblättrig“. Es handelt sich um eine Art der Serie Hystricopses, die bereits 1977-1981 bei der Kartierung für die Rubi Westfalici auffiel, jedoch erst durch G. H. Loos als regional verbreitete Sippe nachgewiesen wurde. Sie besiedelt das mittlere Westfalen (Karten bei LOOS loc. cit. p. 55, HAEUPLER et al. 2003: 410).

Rubus rurae G. H. LOOS 1998, Florist. Rundbr. 32: 48-49, 53, 56. Hierbei handelt es sich um eine Art, die nach LOOS etwa 45 km lang das Ruhrtal (Name!) vor allem zwischen Fröndenberg und Arnsberg begleitet (Karten bei LOOS loc. cit. p. 46, HAEUPLER et al. 2003: 410). Diese Verbreitung konnte vom Autor bislang nicht durch Belege bestätigt werden. Vermutlich gehört eine von ihm bei Altena gesammelte, blütenlose Pflanze dazu (4611/444, Altena, Ortsausgang Richtung Brachtenbeck, We 77.802.45).

Rubus scabrosus P. J. MÜLLER 1859, Jahresber. Pollichia 16/17: 269. Dieses Name wurde neuerdings (von MATZKE-HAJEK 2004: 26-31) als älteres Synonym von *R. visurgianus* H. E. WEBER 1988 entdeckt. Diese weit verbreitete Art ist unter dem letzteren Namen beschrieben und abgebildet bei WEBER (1988: 152-154). Bei WEBER (1992: 31) ist sie bereits als auch in Westfalen vorkommend angegeben (mit insgesamt 5 Fundorten im Weser- und Süderbergland).

Rubus tenuihabitatus G. H. LOOS 1998, Florist. Rundbr. 32: 47-48, 52, 56). Dieses ist eine extrem zarte Sippe der Subthyrsoidei mit einem Areal ähnlich wie *R. rurae* (Karten bei LOOS loc. cit. p. 56, HAEUPLER et al. 2003: 410). Der Verfasser besitzt einen Isotypus, hat jedoch keine Belege von anderen Standorten gesehen.

Rubus tiliaster H. E. WEBER 1981, Rev. Sect. Corylifolii 130-133. Diese von Schweden bis Mitteleuropa verbreitete Art hat auch einen Fundort in Westfalen (4613/312: Balve, Klause, We 77.815.31).

Rubus ubericus MATZKE-HAJEK 1996, Decheniana 149: 51-53, ist eine hauptsächlich im Rheinland vorkommende Sippe, die große Ähnlichkeit mit *R. contractipes* (s. o.) besitzt. Sie greift auf das angrenzende Westfalen über (4508/44: Hattingen-Baak, an der S-Bahn, 22.9.97, Loos 797-144, teste We).

5 Bilanzierung

In den Rubi Westfalici (WEBER 1985) wurden 121 Arten (Brombeeren und Haselblattbrombeeren) als in Westfalen vorkommend behandelt. Diese teilweise sehr häufigen Arten repräsentieren den Grundstock der *Rubus*-Flora in diesem Gebiet.

Bis heute sind durch die genannten Quellen weitere Arten (meist nur mit Einzelfundorten) hinzu gekommen. Dadurch erhöhte sich die Zahl auf 164 Arten. Davon sind 5 Arten synanthrop (*R. allegheniensis*, *R. armeniacus*, *R. laciniatus*, *R. sciocharis* und *R. ulmi-folius*), so dass die Zahl der einheimischen Arten 159 beträgt. Damit gehört Westfalen zu den brombeerreichsten Gebieten Mitteleuropas. Die Zahl 159 ergibt sich aus 123 Arten der Sektion *Rubus* (Brombeeren) und 36 Arten der Sektion *Corylifolii* (Haselblattbrombeeren). Letztere machen damit einen Anteil von 22% der einheimischen Brombeerflora in Westfalen aus. Der Anteil der *Corylifolii*-Arten nimmt von Süden nach Norden und von Westen nach Osten deutlich zu (WEBER 1981). Er beträgt beispielsweise in Niedersachsen (mit Bremen) 32%, in Schleswig-Holstein und in Sachsen-Anhalt 40%, in Dänemark rund 43% und in Schweden etwa 50%.

6 Systematische Liste aller in Westfalen nachgewiesenen *Rubus*-Arten (*Rubus* L., Subgenus *Rubus*)

Die früher zur Serie *Radula* („*Radulae*“) gerechneten Arten mit unterseits filzlosen Blättern werden heute in die Serie *Pallidi* gestellt. Die Subsektion *Rubus* wird in mehrere Serien gegliedert (WEBER 2000b). Nicht in den Rubi Westfalici enthaltene Taxa, Rangstufen und Namen sind halbfett hervorgehoben.

Sektio Rubus – Brombeeren

Subsectio Rubus

Series Nessenses H.E. Weber

Rubus nessensis

Rubus scissus

Rubus ammobiis

Series Rubus

Rubus sulcatus

Rubus constrictus

Rubus plicatus

Rubus opacus

Rubus bertramii

Rubus arrhenii**folius**

Rubus divaricatus

Rubus integribasis

Rubus frederici

Rubus vigorosus

Rubus senticosus

Series Alleghenienses

(L. H. BAILEY) H. E. WEBER

Rubus allegheniensis

Subsectio Hiemales

Series Discolores

Rubus ulmifolius

Rubus bifrons

Rubus amiantinus

Rubus pseudargenteus

Rubus armeniacus

Rubus praecox

Rubus winteri

Rubus chloocladus

Rubus poliothyrsus

Rubus spina-curva

Rubus lindebergii

Rubus montanus

Rubus grabowskii

Rubus goniophorus

Rubus flaccidus

Rubus arduennensis

Rubus geniculatus

Rubus elegantispinosus

Series Rhamnifolii

Rubus rhamnifolius

Rubus maasii

Rubus muenteri

Rubus laevicaulis

Rubus confusidens

Rubus langei

Rubus lindleianus

Rubus gelertii

Rubus vulgaris

Rubus latiarcuatus

Rubus nemoralis

Rubus laciniatus

Rubus gracilis

Rubus insularis

Rubus rhombifolius

Rubus steracanthus

Rubus longior

Rubus polyanthemus

Rubus egregius

Series Sylvatici

Rubus silvaticus

Rubus macer

Rubus galeatis

Rubus braeuckeriformis

Rubus sciocharis

Rubus gratus

Rubus leucandrus

Rubus macrophyllus

Rubus schlechtendalii

Rubus lasiandrus

Rubus edesii

Rubus amisienis

Rubus wittigianus

Rubus adpersus

Rubus incarnatus

Rubus platyacanthus

Rubus neumannianus

Rubus discors

Rubus calothyrsus

Series Sprengeliani

Rubus arrhenii

Rubus pervirescens

Rubus glandisepalus

Rubus imitans

Rubus braeuckeri

Rubus sprengelii

Rubus chlorothyrsos

Series Vestiti

Rubus vestitus

Rubus conspicuus

Rubus guestphalicus

Rubus guestphalicoides

Rubus pannosus

Rubus bombycinus

Rubus adornatoides

Rubus adornatus

Rubus buhnensis

Rubus crassidens

Rubus eifeliensis

Rubus pyramidalis
 Series Mucronati
Rubus mucronulatus
Rubus bovinus
Rubus atrichantherus
Rubus nuptialis
Rubus glandithyrsos
Rubus hypomalacus
 Series Micantes
Rubus raduloides
Rubus melanoxydon
Rubus siekensis
Rubus hastiferus
 Series Anisacanthi
Rubus conothyrsoides
Rubus infestus
Rubus anisacanthiopsis
 Series Radula
Rubus radula
Rubus rudis
Series Pallidi W. C. R. Watson
Rubus pallidus
Rubus fuscus
Rubus loehrii
Rubus schumacheri
Rubus carduelis
Rubus foliosus
Rubus flexuosus
Rubus scaber
Rubus distractus
 Series Hystrix Focke
Rubus dasiphyllus
Rubus henrici-weberi
Rubus pedica
Rubus schleicheri
Rubus meierottii
 Series Glandulosi
Rubus pedemontanus
Rubus atrovinosus
Rubus oreades
Rubus ignoratus
Rubus iuvenis
Rubus erythrocomus
Rubus lusaticiformis
Rubus speculatus
***Rubus hirtus* agg.**
 Sectio Corylifolii
 Haselblattbrombeeren
 Subsectio Subidaeus
Rubus pruinosus

Subsectio Sepincola
 Series Suberectigeni
Rubus dissimulans
Rubus orthostachys
Rubus incisor
Rubus pseudincisor
Rubus perdemissus
Rubus lamprocaulos
Rubus vaniloquus
Rubus lobatidens
Rubus contractipes
Rubus ubericus
 Series Sepincola
Rubus leuciscanus
Rubus rurae
Rubus curvaticulatus
Rubus orthostachyoides
Rubus hadracanthos
Rubus rhytidophyllus
 Series **Subthyrsoides** (Focke) Focke
Rubus gothicus
Rubus haesitans
Rubus calvus
Rubus loosii
Rubus tenuihabitatus
Rubus baruthicus
 Series Subsilvatici
Rubus nemorosus
Rubus nemorosoides
Rubus placidus
Rubus ferocior
Rubus campstachys
Rubus tiliaster
 Series Subcanescentes
Rubus fasciculatus
Rubus scabrosus
 Series Subradula
Rubus tuberculatus
Rubus fabrimontanus
 Series Hystricopses
Rubus hystricopsis
Rubus rugosifolius
Rubus parahebecarpus
 Sectio Caesii
Rubus caesius
Rubus ×pseudoidaeus

7 Literatur

(zur Brombeerflora Westfalens seit 1985 und sonstige zitierte Literatur)

- BEEK, A. van de & H. E. WEBER, (1994): *Rubus bovinus*, spec. nov., en de identiteit van *R. pyramidatus* P. J. MÜLLER. – *Gorteria* **20**: 124-132.
- EDEES E. S. & A. NEWTON (1988): *Brambles of the British Isles*. (Ed. D. H. KENT). 377 S. + 98 Tafeln. – The Ray Society, London.
- HAEUPLER, H., A. JAGEL & W. SCHUMACHER (2003): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen*. 614 S. – Landesanstalt f. Ökologie, Bodenforschung, Forsten NRW, Recklinghausen.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN, N. H. & L. C. BARNETT (1990): *Index Herbariorum*. I. Ed. 8. 693 S. – New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- HOLUB J. (1995): *Rubus* L. – In: SLAVÍK, B. (Ed.), *Květena České Republiky* **4**: 54-206. – Academia, Praha.
- LOOS, G. H. (1988): Die Verbreitung der Frühen Brombeere (*Rubus parcox* BERT.) in Westfalen. – *Florist. Rundbr.* **21**: 92-94.
- LOOS, G. H. (1989): Der südlichste Fundort von *Rubus praecox* BERTOL. in Westfalen. – *Florist. Rundbr.* **23**: 33-34.
- LOOS, G. H. (1990): Brombeerfrüchte als Singvogelnahrung. – *Charadrius* **26**: 58-59.
- LOOS, G. H. (1998a): Brombeeren und Verwandte. Die Gattung *Rubus* L. (Rosaceae) in Groß-Methler und Umgebung. – In: LOOS, W. & G. H. LOOS, *Landschaft und Lebewelt in Methler*. – Vereinsgemeinschaft Methler e. V., Kamen: 119-193.
- LOOS, G. H. (1998b): Die Brombeeren (*Rubus* L., Subgenus *Rubus*) der Umgebung der Ruhr-Universität Bochum. – *Florist. Rundbr.* **32**: 32-43.
- LOOS, G. H. (1998c): Vier neue Brombeerarten aus dem mittleren Westfalen. – *Florist. Rundbr.* **32**: 44-56.
- LOOS, G. H. (1999): Ergänzungen und Korrekturen zu "Holzgewächse im Kreise Unna". – *Natur Report Beih.* **1**: 4-15.
- LOOS, G. H. (2001a): Die lokal verbreiteten Brombeersippen (*Rubus* L. subgen. *Rubus*, Rosaceae) im mittleren Westfalen. 1. Beitrag. – *Dortmunder Beitr. Landeskunde. Naturwiss. Mitt.* **35**: 117-182.
- LOOS, G. H. (2001b): Neue *Rubus*-Arten aus dem mittleren Westfalen. – *Florist. Rundbr.* **34**: 79-99.
- LOOS, G. H. (2002): Neufunde von *Rubus*-Arten an Straßenrändern im Raum Gütersloh - Bielefeld - Herford. – *Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld Umgegend* **42**: 315-321.
- LOOS, G. H. (2005): Zur Arealstufenklassifizierung bei *Rubus* L. subgen. *Rubus* (Rosaceae). – *Florist. Rundbr.* **39**: 77-86.
- LOOS, G. H. (2007): Taxonomische Revision einiger einander nahestehender Brombeersippen (*Rubus* L. subgen. *Rubus*, Rosaceae). – *Florist. Rundbr.* **40**: 131-145.
- MATZKE-HAJEK, G. (1993): Die Brombeeren (*Rubus fruticosus*-Agg.) der Eifel und der Niederrheinischen Bucht. – *Decheniana Beih.* **32**: 1-212.
- MATZKE-HAJEK, G. (1996): Die Verbreitung der Brombeeren (*Rubus* L., Subgenus *Rubus*) im Bergischen Land (Nordrhein-Westfalen). – *Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal* **49**: 44-120.
- MATZKE-HAJEK, G. (1997a): Revision der von A. ADE, Th. BRAEUCKER, G. BRAUN, G. KÜKENTHAL und A. SCHUMACHER aus dem Rheinland beschriebenen Brombeeren (*Rubus* L., Rosaceae). – *Willdenowia* **27**: 23-38.
- MATZKE-HAJEK, G. (1997b): Zwei übersehene Brombeerarten aus Westdeutschland: *Rubus osseus* sp. nov. und *Rubus speculatus* sp. nov. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **23**: 211-219.
- MATZKE-HAJEK, G. (1998): Zur Kenntnis einiger übersehener Brombeer-Arten (*Rubus* L., Rosaceae) in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – *Mitt. Pollichia* **85**: 63-76.

- MATZKE-HAJEK, G. (2000): Einige neue Erkenntnisse zur Taxonomie und Nomenklatur westdeutscher Brombeeren (*Rubus* L., Rosaceae). – *Decheniana* **153**: 51-57.
- MATZKE-HAJEK, G. (2004): Bestimmungshilfe für die Haselblatt-Brombeeren der Serie Subcanescens H. E. WEBER (*Rubus* L., Rosaceae) in Deutschland. – *Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutshl.* **3**: 19-32.
- PEDERSEN, A. & H. E. WEBER (1993): Atlas der Brombeeren von Niedersachsen und Bremen (Gattung *Rubus* L., subgenus *Rubus*) (Naturschutz & Landschaftspflege Nieders. **28**), 202 S. – Nieders. Landesanstalt Ökologie. Hannover.
- SCHUMACHER, A. (1959): Beitrag zur Brombeerflora Bielefelds. – *Ber. Naturwiss. Vereins Bielefeld Umgegend* **15**: 228-274.
- WEBER, H. E. (1985): Rubi Westfalici. Die Brombeeren Westfalens und des Raumes Osnabrück (*Rubus* L., Subgenus *Rubus*). 452 S. – Westfäl. Museum Naturk., Landschaftsverband Westf.-Lippe, Münster i. W. – (Auch erschienen als Abh. Westfäl. Museum Naturk. **47(3)**: 1-452).
- WEBER, H. E. (1986): Rote Liste der Brombeeren Westfalens mit grundsätzlichen Bemerkungen zur Bewertung apomiktischer Sippen beim Artenschutz. – *Abh. Westfäl. Museum Naturk.* **48(2/3)**: 187-202.
- WEBER, H. E. (1987): Bislang übersehene *Rubus*-Arten der Sektion Corylifolii im nordwestdeutschen Tiefland (Gattung *Rubus* L., Rosaceae). – *Drosera* **87**: 71-83.
- WEBER, H. E. (1988): Ergänzungen zur *Rubus*-Flora in Nordwestdeutschland. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **14**: 139-156.
- WEBER, H. E. (1989): Neue *Rubus*-Taxa aus Mitteleuropa. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **15**: 105-116.
- WEBER, H. E. (1991): Zur Klärung einiger *Rubus*-Arten (Rosaceae) in Norddeutschland. – *Drosera* **91** (1/2): 101-109.
- WEBER, H. E. (1992): Nachträge zur Brombeerflora Westfalens und des Raumes Osnabrück. – *Natur & Heimat (Münster)* **52**: 27-32.
- WEBER, H. E. (1993): Zur Entstehung, Taxonomie und Nomenklatur des *Rubus laciniatus* (Rosaceae). – *Willdenowia* **23**: 75-81.
- WEBER, H. E. (1995a): *Rubus* L. – In G. HEGI, *Illustrierte Flora von Mitteleuropa IV/2A*. Ed. 3 (Hrsg. H. E. WEBER). – Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin etc.: 284-595.
- WEBER, H. E. (1995b): Weitere Ergänzungen zur Brombeerflora Westdeutschlands. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **20/21**: 141-156.
- WEBER, H. E. (1996a): Former and modern taxonomic treatment of the apomictic *Rubus* complex. – *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **31**: 373-380. – Auch in: Richards, A. J., J. KIRSCHNER, J. STEPÁNEK & K. MARHOLD, *Apomixis and Taxonomy (Special features in biosystematics and Biodiversity 1)*: [99]-[106]. Praha.
- WEBER, H. E. (1996b): Mitteilungen zur Brombeerflora Mittel- und Nordeuropas. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **22**: 111-121.
- WEBER, H. E. (1998): Weitere Nachträge zur Brombeerflora Westfalens. – *Natur & Heimat (Münster)* **58**: 43-53.
- WEBER, H. E. (1999): Present state of taxonomy and mapping of blackberries (*Rubus* L.) in Europe. – *Acta Bot. Fenn.* **162**: 161-168.
- WEBER, H. E. (2000): Gliederung der Sommergrünen Brombeeren in Europa (*Rubus* L. subgenus *Rubus* subsectio *Rubus*). – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **26**: 109-120.
- WEBER, H. E. (2002a): Entwicklung und Stand der *Rubus*-Forschung in Europa. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **72**: 177-185. München.
- WEBER, H. E. (2002b): *Rubus wittigianus* spec. nov., eine sich ausbreitende Brombeerart in Westfalen und bei Osnabrück. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **28**: 153-158.
- WEBER, H. E. (2003a): Beiträge zu einer Neuauflage der Flora von Bielefeld-Gütersloh. Teil 3. (*Rubus* L., sect. *Rubus* und sect. *Corylifolii*). – *Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld* **43**: 195-254.
- WEBER, H. E. (2003b): Eine neue Haselblattbrombeere in Westfalen und Niedersachsen. – *Osnabrücker Naturwiss. Mitt.* **29**: 83-90.
- WEBER, H. E. (2003c): *Rubus griesiae*, eine neue Brombeerart aus Westfalen und den Niederlanden. – *Abh. Westfäl. Museum Naturk.* **65**: 9-14.

- WEBER, H. E. (2007a). *Rubus* subgen. *Rubus*. – In: GÖTTE, R., Flora im östlichen Sauerland. – Verein Natur- Vogelschutz HSK, Arnsherg: 224-239.
- WEBER, H. E. (2007b): Nachträge zur Brombeerflora (*Rubus* L. subgen. *Rubus*) in Nordwestdeutschland. – *Drosera* **2007**: 11-16.
- WEBER, H. E. & A. L. BULL (1995): *Rubus edeesii* H. E. WEBER & A. L. BULL, a new bramble species from Britain and Germany. – *Watsonia* **20**: 347-351.
- WEBER, H. E. & G. MATZKE-HAJEK (1998): *Rubus* L. – In: WISSKIRCHEN, R. & H. HAEUPLER, Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – E. Ulmer, Stuttgart: 419-443.
- WITTIG, R. & H. E. WEBER (1978): Die Verbreitung der Brombeeren (Gattung *Rubus* L., Rosaceae) in der Westfälischen Bucht. – *Decheniana* **131**: 87-128.
- ZIELINSKI, J. (2004): The genus *Rubus* (Rosaceae) in Poland. – *Polish Bot. Studies* **16**: 1-300.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Drs. Dr. h. c. Heinrich E. Weber
Am Bühner Bach 12
49565 Bramsche
Germany
heweber@uos.de

The *Cladonia cariosa* group in Greenland

Helga Bültmann, Münster & Christoph H. Lünterbusch, Ottenstein

Abstract. Five of the known strains of *Cladonia cariosa* are found in Greenland. Common is *C. cariosa* with atranorin and with atranorin and norstictic acid. Rarer are types with homosekikaic acid, fumarprotocetraric acid or rangiformic acid instead of norstictic acid. In all, the chemical diversity of the *C. cariosa* group is high in the Arctic with the joint occurrence of Eurasian and N-American strains. The psoromic acid strain of *C. symphyrcarpia* is widely distributed in Greenland. A species with porphyritic acid chemically conforms with *C. galindezii*. *C. krogiana* is reported new to Greenland. The strains and species occur together quite often and only few geographical and ecological differences were found. None of the strains or species is exclusively Arctic.

1 Introduction

The *Cladonia cariosa* group is a “problem group” (CULBERSON 1969, CULBERSON et al. 1993, PIERCEY-NORMORE 2003). Its members resemble each other morphologically and often bear no podetia.

The group is chemically diverse. Several species have been described based on chemistry (see in CULBERSON 1969). Those species, which lack morphological/anatomical or ecological distinction, are nowadays considered as chemical strains (e. g. HUOVINEN et al. 1989, AHTI 2000).

Here the holarctic species of the *C. cariosa* group are shortly discussed. *C. apodocarpa* Robb. (fumarprotocetraric acid (fum.) & atranorin (atr.)) and the similar *C. petrophila* R. C. Harris (fum. & perlatolic acid) are described from America (CULBERSON 1969, HARRIS 1992, AHTI 2000). *C. peziziformis* (With.) Laundon (fum.) is widely distributed in both hemispheres (AHTI 2000).

AHTI (2000) combines six chemotypes in *C. subcariosa* Nyl., which have been described as separate species: *C. subcariosa* s. str. (as chemotype I: atr. & norstictic acid (nor.), homohevedride (hhe.)), *C. polycarpia* Merr. (chemotype II: like chemotype I with additional stictic acid and other substances of the chemosyndrom), *C. polycarpoides* Nyl. (chemotype III: nor. & hhe., rarely traces of other substances), *C. sobolescens* Nyl. ex Vainio (chemotype IV: fum., rarely with hhe.), *C. subclavulifera* Asah. (chemotype V: fum. & nor.) and finally *C. brevis* Sandst. (chemotype VI: psoromic acid (pso.), sometimes rangiformic acid (ran.) in podetia).

Of all species mentioned before, only *C. polycarpoides* (chemotype III of *C. subcariosa*) is reported from the Arctic (KRISTINSSON et al. 2006: Russia).

C. cariosa (Ach.) Spreng. is common in N-America and Eurasia, also in the Arctic. The chemical variation within the species is considerable. Common are strains with atr. and with nor. & atr., rarer are reports for fum. & atr. and homosekikaic acid (hom.) & atr. (HUOVINEN et al. 1989: both in N-America) or ran. & atr., sometimes with additional

fum. (CULBERSON et al. 1993). *C. cariosa* s. str. is widespread in Greenland (KRISTINSSON et al. 2006), but little is known about the ecological preferences of chemical strains.

C. symphy carpia (Flörke) Fr. is known from both hemispheres. A common strain has nor. & atr. (e. g. BRODO & AHTI 1996), sometimes with additional ran. (CULBERSON et al. 1993). A strain with pso. & atr. has been described as *C. dahliana* Kristinsson from Iceland (KRISTINSSON 1974). Both strains are reported from the Arctic (e. g. ELVEBAKK & HERTEL 1996, *dahliana*: ZHURBENKO & AHTI 2005). *C. symphy carpia* can also be found with only atr. (e. g. BRODO & AHTI 1996, ZHURBENKO & AHTI 2005 for the Russian Arctic) or with fum. & atr., and in the southern hemisphere with nor., stictic acid & atr. (STENROOS & AHTI 1990). A strain with atr. & nor. & bourgeanic acid probably belongs to this group (AZUAGA et al. 2001). *C. symphy carpia* (HANSEN 1983) and *C. dahliana* (HANSEN 1999, LÜNTERBUSCH & DANIÉLS 2004) are reported for Greenland. HANSEN (1983) mentions atranorin for his sample. But because of the P reaction, which he describes as golden yellow, it is possible, that this sample also belongs to the pso. strain.

C. galindezii Øvstedal is another species of the section *Helopodium* (STENROOS 1993) with inconspicuous podetia. It contains porphyritic acid (por.) & atr. and has been described from the Antarctic (ØVSTEDAL 1988). It has also been found in the northern hemisphere (Andorra: AZUAGA et al. 2001; cf. West and East Greenland: LÜNTERBUSCH et al. 1995, LÜNTERBUSCH & DANIÉLS 2004, BÜLTMANN 2005).

C. krogiana Løfall & Timdal possibly also belongs to this section (LØFALL & TIMDAL 2002). The species has been described from Norway. With barbatic acid (bar.) & chlorovinetorin (5,7-dichloro-3-O-methylnorlichexanthone) the chemistry is unusual (LØFALL & TIMDAL 2002).

During vegetation studies in Greenland we sampled all lichens, which we could not identify in the field. The *Cladonia* samples were routinely checked by TLC. This included many thalli of the *C. cariosa* group. We identified the plant community and measured habitat factors for our relevés, which we could relate to the distribution of chemical strains and species of the *C. cariosa* group.

To add information about the chemical strains from other regions of Greenland, we included TLC analyses of herbarium samples. The information from plots and herbarium samples together, give a first picture of the distribution and ecology of *C. cariosa* and related species in Greenland.

2 Methods

Relevés were made in the Ammassalik District (SE Greenland), the Umanak District (NW Greenland) and the Kangerlussuaq area (W Greenland). Relevés are sized from 0.16m² to 4 m². Cryptogams were collected for analyses if necessary. Specimens of the *C. cariosa* group were analysed by TLC (standard method according to CULBERSON 1972; solvent system A). After careful spraying with 10 % sulphuric acid, the plates

were slowly air dried and checked for fatty acids. Fatty acids in low amounts can not be recognized this way.

We added 69 samples from the herbarium Copenhagen C (10 collections made by Dahl, 7 by E. S. Hansen, 4 by K. Hansen, 3 by Hartz, 32 by Gelting, 1 by Topham, 1 by Sørensen, 3 by Alstrup & Daniëls and 8 by Alstrup), 17 from herbarium MSUN and 12 relevés of the AZV project (SIEG & DANIËLS 2005, SIEG et al. 2006).

In all, results from 187 relevés, 86 herbarium specimens and 508 TLC analyses are evaluated here.

The distribution of chemical strains and species is shown for phytogeographical districts (BÖCHER et al. 1978). Plant communities are pooled to classes (names according to DANIËLS & WILHELM 2002). The occurrence of strains/species is also related to aspect, soil pH, Ca²⁺ content (methods of soil analysis see LÜNTERBUSCH & DANIËLS 2004) and altitude. The median values of the strains/species for pH, Ca²⁺ content and altitude are checked for significant differences by Mann-Whitney U test (SPSS version 12).

A pdf-file with a complete list of samples, localities and habitat factors can be obtained from the first author on request.

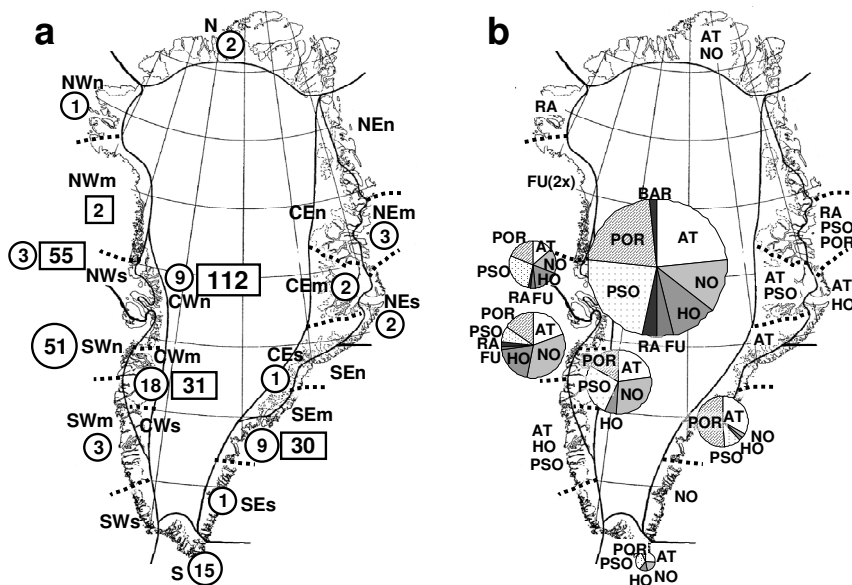


Fig. 1. Numbers of samples (a) and abundance of chemical strains/species (b) in the phytogeographical districts of Greenland.

a: in circles: numbers of herbarium samples, in rectangles: numbers of plots;

b: size of circles proportional to number of samples; no circles: only one sample of strain/species, (2x): two samples

Abbrev.: AT: *C. cariosa* strain with only atranorin (atr.), NO with atr. & norstictic acid, HO with atr. & homosekikaic acid, FU with atr. & fumarprotocetraric acid, RA with atr. & rangiformic acid, PSO: *C. dahliana*, POR: *C. cf. galindezii*, BAR: *C. krogiana*

3 Results

Eight strains or species of the *C. cariosa* group were found in Greenland. Both common strains of *C. cariosa* s. str. (atr., atr. & nor.) are also common (Tab. 1) and widespread in Greenland (Fig. 1b). Of the rarer chemotypes we found strains with hom. & atr., fum. & atr. and ran. & atr.

Quite common and widespread in Greenland are also *C. dahliana* and *C. cf. galindezii*. In two samples we were surprised to find bar. and an additional major substance. We do not have the reference substances for confirmation, but the RF value is in accordance with that given for chlorovinetorin by ELIX & CROOK (1992). So with the description in LØFALL & TIMDAL (2002) and the TLC, we are sure enough to report here *C. krogiana* new to Greenland (Nuugaatsiaq Island, abt. 71°30' N53°W, CWn, altitude 10 and 50 m asl., SW aspect, pH 5-6, plant community snow bed community: *Polygono-Salicetum herbaceae*).

Tab. 1. Number of specimens of strains and species from plots and herbarium samples (a) and strains/species found together in either relevés or distinct herbarium samples (b) abbrev. as in Fig. 1.

	AT	NO	HO	FU	RA	PSO	POR	BAR
a								
relevés	50	31	24	9	5	52	57	2
herbarium samples	29	32	16	1	3	21	18	0
sum	79	63	40	10	8	73	75	2
b								
AT		13	8	1	1	14	12	1
NO			6	2	2	13	6	
HO				1		3	5	
FU					1			
RA							1	
PSO							9	

The “diversity of strains” in the phylogeographical district seems related to the number of samples (Fig. 1a & 1b). Western Greenland is diverse. In CWn even all eight strains/species were found. The small number of strains in North Greenland might also be due to the small number of samples.

In W and S Greenland the two common *C. cariosa* strains (AT, NO), the strain with hom. (HO), *C. dahliana* (PSO) and *C. cf. galindezii* (POR) are the most abundant types (Fig. 1b). A rather high proportion of *C. cf. galindezii* was found in SE Greenland (Fig. 1b). The strain with fum. & atr. (FU) was only found in West Greenland, the strain with ran. & atr. (RA) seems widespread. Both are too rarely collected for conclusions. *C. krogiana* was found only in two samples in CWn.

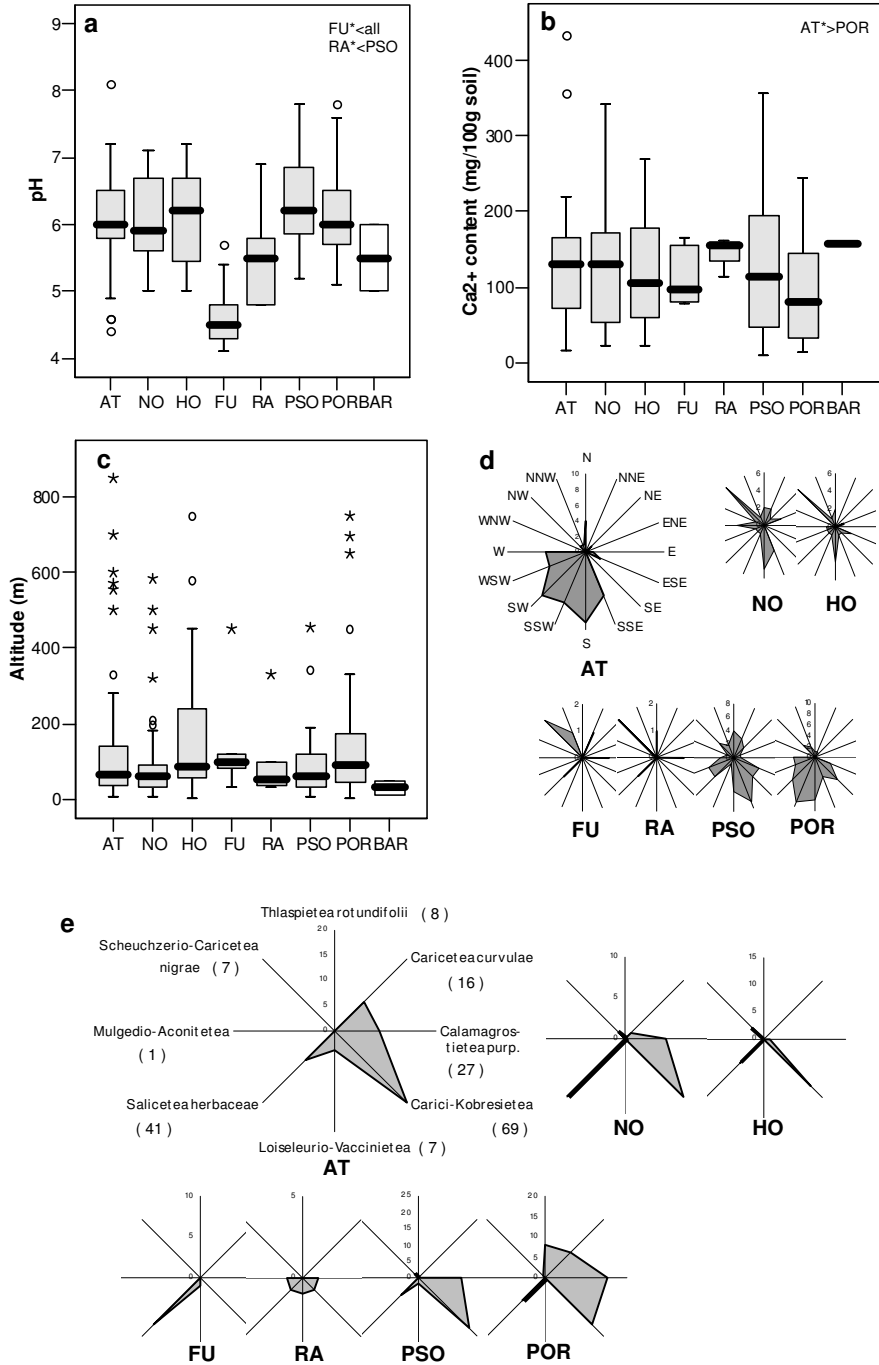


Fig. 2. Strains and species of the *C. cariosa* group with habitat factors and phytosociological classes abbrev. as in Fig. 1. Fig. 2e: Numbers in brackets: number of relevés of the phytosociological classes. (Fig. 2 d-e: scale = numbers of samples)

In 20 % of the relevés (35 out of 174) and 32 % of herbarium collections (22 out of 69) two or more of the eight strains/species were found in one relevé or in one herbarium envelope. In 10 relevés and nine herbarium envelopes three strains/species, in one envelope even four occurred together (*C. cariosa* with atr, with nor. & atr., with hom. & atr. and *C. dahliana*). Which strains co-occur seems to depend on the abundance of strains (Tab. 1). The quite common co-occurrence of different strains or species of the *C. cariosa* group lets assume, that the strains are ecologically similar.

Indeed the strains show little significant differences according to habitat factors. The strain with fum. & atr. (FU) was found at significantly lower pH values than all other types and the strain with ran. & atr. (RA) at lower values than *C. dahliana* (Fig. 2a). The soil of plots with *C. cf. galindezii* were significantly poorer in Ca²⁺ than of the *C. cariosa* strain AT (Fig. 2b). No significant differences were found for altitude (Fig. 2c).

C. cariosa with atr. (AT) and *C. cf. galindezii* (POR) prefer southerly aspects (Fig. 2d).

As most plots stem from *Carici-Kobresietea* vegetation, it is not surprising, that most strains show their centre in this class (Fig. 2e). *Carici-Kobresietea* is followed by steppe vegetation (*Calamagrostietea purpurascens*). The *C. cariosa* strains NO and FU also quite commonly occur in snow bed vegetation (*Salicetea herbaceae*), *C. cf. galindezii* (POR) also in *Thlaspietea* and *Caricetea curvulae* vegetation. *C. dahliana* appears to have the strongest preference for *Carici-Kobresietea* and *Calamagrostietea* vegetation.

4 Discussion

C. cariosa in Greenland shows a remarkable chemical diversity with typically Eurasian and North American strains (HUOVINEN et al. 1989). One of the American strains (FU) was up to now only recorded in West Greenland. None of the strains is exclusive for the Arctic.

At least in the *C. cariosa* group diversity does not decline from southern areas to the Arctic as was observed for a number of other lichen species by LEUCKERT & POELT (1978).

The strains/species of the *C. cariosa* group are ecologically quite similar. PARK (1985) found distinct differences of soil type and soil chemistry for two strains of *C. subcariosa* (*C. polycarpia*, *C. polycarpoides*). In this study only minor differences were found for soil parameters. *C. dahliana* is a strain of *C. symphycarpa*, which is calciphilous (e. g. WIRTH 2001, BÜLTMANN 2006). But neither pH value nor Ca²⁺ content show this trend for *C. dahliana* in Greenland. However *C. dahliana* has a stronger preference for the non-acidic dwarf shrub or grass vegetation *Carici-Kobresietea* and *Calamagrostietea* than the other strains.

Acknowledgements. We want to thank Vagn Alstrup and Eric Steen Hansen for the possibility to study material from the herbarium in Copenhagen, Vagn Alstrup and Teuer Ahti, Helsinki Teuvo also for their help with identifying Greenland lichens.

We dedicate this paper to Fred Daniëls, who introduced us to the Arctic. We will not forget the joint expeditions with Fred Daniëls to Greenland, which gave the impulse to this study.

5 Literature

- AHTI, T. (2000): Cladoniaceae. - Flora Neotropica Monograph 78. - New York Botanical Garden Press, New York.
- AZUAGA, T., M. BARBERO & A. GÓMEZ-BOLEA (2001): Additions to the knowledge of the genus *Cladonia* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycotina) in the alpine belt of the Pyrenees in Andorra. - Mycotaxon **79**: 433-446.
- BÖCHER, T. W., B. FREDSKILD, K. HOLMEN & K. JAKOBSEN (1978): Grønlands flora. 3. ed. - Haase & Søns, Copenhagen.
- BRODO, I. M. & T. AHTI (1996): Lichens and lichenicolous fungi of the Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. 2. The Cladoniaceae. - Can. J. Bot. **74**: 1147-1180.
- BÜLTMANN, H. (2005): Syntaxonomy of arctic terricolous lichen vegetation, including a case study from Southeast Greenland. - Phytocoenologia **36**: 909-949.
- BÜLTMANN, H. (2006): Zeigerwerte von Erdflechten: Vorschläge zur Ergänzung & Korrektur. - Arb. Inst. Landschaftsökol. **15**: 121-137.
- CULBERSON, C. (1972): Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatography method. - Journal of Chromatography **72**: 113-125.
- CULBERSON, W. L. (1969): The chemistry and systematics of some species of the *Cladonia cariosa* group in North America. - Bryologist **72**: 377-386.
- CULBERSON, W. L., C. F. CULBERSON, A. JOHNSON & Y. S. PARK (1993): New chemistries in the *Cladonia cariosa* complex and homohevadride in natural thalli and single-spore cultures of *C. polycarpoides* and *C. polycarpia*. - In: Feige, G. B. & H. T. Lumbsch (eds.): Phytochemistry and Chemotaxonomy of Lichenized Ascomycetes - A Festschrift in honour of Siegfried Huneck. - Bibl. Lichenol. **53**: 43-52. - Cramer, Berlin, Stuttgart.
- DANIËLS, F. J. A. & M. WILHELM (2002): On the way to an integrated vegetation map of Greenland. - In: Reynolds, M. K. & C. J. Markon (eds.): Fourth international circumpolar arctic vegetation mapping workshop. - Open file report 02-181: 22-34 (<http://pubs.usgs.gov/of/2002/of02-181/of02-181.pdf>)
- ELIX, J. A. & C. E. CROOK (1992): The joint occurrence of chloroxanthones in lichens, and a further thirteen new lichen xanthones. - Bryologist **95**: 52-64.
- ELVEBAKK, A. & H. HERTEL (1996): A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae, and cyanobacteria. Part 6: Lichens. - Norsk Polarinstitut Skrifter **198**: 271-359.
- HANSEN, E. S. (1983): Additions to the lichen flora of Greenland. - Mycotaxon **18**: 483-494.
- HANSEN, E. S. (1999): Lichens from Qeqertarsuaq / Godhavn, Disko, Central West Greenland. - Folia Cryptog. Estonica **34**: 33-42.
- HARRIS, R. C. (1992): *Cladonia petrophila*, a new species from eastern N-America. - Brittonia **44**: 326-330.
- HUOVINEN, K., T. AHTI & S. STENROOS (1989): The composition and contents of aromatic lichen substances in *Cladonia* section Helopodium and subsection Foliosae. - Ann. Bot. Fennici **26**: 297-306.
- KRISTINSSON, H., E. S. HANSEN & M. ZHURBENKO (2006): Panarctic Lichen Checklist. - <http://archive.arcticportal.org/276>. - Akureyri, Iceland.
- KRISTINSSON, H. (1974): Two new *Cladonia* and one *Cetraria* species from Iceland. - Lichenologist **6**: 141-145.
- LEUCKERT, C. & J. POELT (1978): Über Nord-Süd-Gradienten von Chemotypen europäischer Flechten. - Pl. Syst. Evol. **130**: 53-77.
- LØFALL, B. P. & E. TIMDAL (2002): *Cladonia krogiana*, a new xanthone-containing species from Norway. - Lichenologist **34**: 277-281.

- LÜNTERBUSCH, C. H. & F. J. A. DANIÉLS (2004). Phytosociological aspects of *Dryas integrifolia* vegetation on moist-wet soil in Northwest Greenland. - *Phytocoenologia* **34**: 241-270.
- LÜNTERBUSCH, C. H., H. BÜLTMANN & F. J. A. DANIÉLS (1995 erschienen 1997). Eine pflanzensoziologische Übersicht der *Oxyria digyna*- und *Chamaenerion latifolium*-Vegetation im küstennahen Bereich Südost-Grönlands. – *Polarforschung* **65** (2): 71-82.
- ØVSTEDAL, D. O. (1988): *Cladonia galindezii*, a new Antarctic lichen species. - *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* **9** (2): 137-139. Paris.
- PARK, Y. S. (1985): Habitat selection in a pair of sibling chemospecies of the lichen genus *Cladonia*. - *American Midland Naturaliste* **114**: 180-183.
- PIERCEY-NORMORE, M. D. (2003): A field survey of the genus *Cladonia* (Ascomycotina) in Manitoba, Canada. - *Mycotaxon* **86**: 233-247.
- SIEG, B. & F. J. A. DANIÉLS (2005): Altitudinal zonation of vegetation in continental west Greenland with special reference to snowbeds. - *Phytocoenologia* **35**: 887-908.
- SIEG, B., B. DREES & F. J. A. DANIÉLS (2006): Vegetation and altitudinal zonation in continental west Greenland. – *Meddelelser om Grønland Bioscience* **57**: 1-93.
- STENROOS, S. (1993): Taxonomy and distribution of the lichen family Cladoniaceae in the Antarctic and peri-Antarctic regions. - *Crypt. Bot.* **3**: 310-344.
- STENROOS, S. & T. AHTI (1990): The lichen family Cladoniaceae in Tierra del Fuego: problematic or otherwise noteworthy taxa. - *Ann. Bot. Fennici* **27**: 317-327.
- WIRTH, V. (2001): Zeigerwerte von Flechten. - In: Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, & W. Werner (eds.): *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. - *Scripta Geobotanica* **18**, 3. ed.: 221-243. - Erich Goltze KG - Göttingen.
- ZHURBENKO, M. & T. AHTI (2005): Contribution to the study of the lichen genera *Cladina* and *Cladonia* in the Russian Arctic, mainly from Taimyr Peninsula and Severnaya Zemlya. - *Nova Hedwigia* **81**: 79-95.

Addresses of the authors

Dr. Helga Bültmann
 Institute of Plant Ecology
 University of Münster
 Hindenburgplatz 55
 48143 Münster
 Germany

e-mail: bultman@uni-muenster.de

Dr. Christoph H. Lünterbusch
 Brookstegge 24
 48683 Ahaus-Ottenstein
 Germany

e-mail: C.Luenterbusch@gmx.de

Chorological pattern in the *Aconito-Piceetum* in middle and northern taiga of European Russia

Ilya Kucherov, St.Petersburg

Abstract. In accordance with the combined dominant-floristic approach to vegetation classification, three subassociations with five variants are recognized within the *Aconito-Piceetum*, the aconite spruce forest of European Russia. The presence of nemoral herbs is typical of the "western" subass. *aegopodietosum podagrariae*. In the variant of *Atragene sibirica* in the Severnaya Dvina River basin these herb species grow together with the Euro-Siberian tall herbs. The Karelian variant of *Convallaria majalis*, without the latter compound, is generally close to the analogous communities in Scandinavia. Nemoral plants are lacking in the "central-eastern" subass. *typicum*. Tall herb diversity is highest in the variant of *Cacalia hastata* in the floodplains of the rivers Mezen and Pechora. In the variant *inops* growing on watershed, the dominance is shared between *Aconitum septentrionale* and *Calamagrostis langsdorffii*. *C. langsdorffii* also dominates the herb layer in the cis-Uralian "north-easternmost" subass. *calamagrostietosum*, which is rich in several hypoarctic and poor in boreal-nemoral species.

1 Introduction

The aconite spruce forest (*Aconito-Piceetum*) occurs in the bottoms and the lower thirds of slopes of stream valleys, in above-floodplain and high-floodplain terraces, dells of mountain slopes within the coniferous forest belt, and karst ravines. A species-rich ground cover with two sub-layers is typical of this association. The upper sub-layer is dominated by *Aconitum septentrionale*, often with the presence of other tall hygromesophytic herbs, whereas *Oxalis acetosella* and *Equisetum pratense* usually prevail in the lower sub-layer mainly composed of forest mesophytes (VASILEVISH 2004). The unit is widespread in the taiga zone of Eurasia, from Fennoscandia to the western vicinities of the Lake Baikal in Siberia.

The *Aconito-Piceetum* has already been described by methods of both the dominant (SAMBUK 1932: *Piceetum inundatum*, *Piceetum filicosum*; KOLESNIKOV 1985: *Piceetum mixto-herbosum*; etc.), the dominant-floristic (VASILEVISH 2004), and the Braun-Blanquet (ZAUGHOLNOVA & MOROZOVA 2004) approaches, with the resulting units fairly coinciding with each other.

The association is either treated as chorologically uniform within European Russia (VASILEVISH 2004), or is provisionally subdivided into a western (with no name published) and an eastern variant (var. of *Abies sibirica*; ZAUGHOLNOVA & MOROZOVA 2004). However, the detailed regional pattern, caused by a complex set of factors, including the zonal gradient, the bedrock and landscape differences, and the Holocene

vegetation history, has not been thoroughly studied up to now. An attempt to consider it is presented in this paper.

2 Study area and methods

A set of 137 relevés was collected in 1995-2007 in different localities (loc.) within the middle and northern taiga of European Russia, from Karelia to the Northern Urals foothills (Fig. 1). Additionally, six relevés from the Kivach Reserve (Karelia) made by J. Paal in 1976, and totally 11 relevés from published sources (ANDREEV 1935, KORCHAGIN 1956, KATENIN 1972, KOLESNIKOV 1985; see Fig. 1) are included.

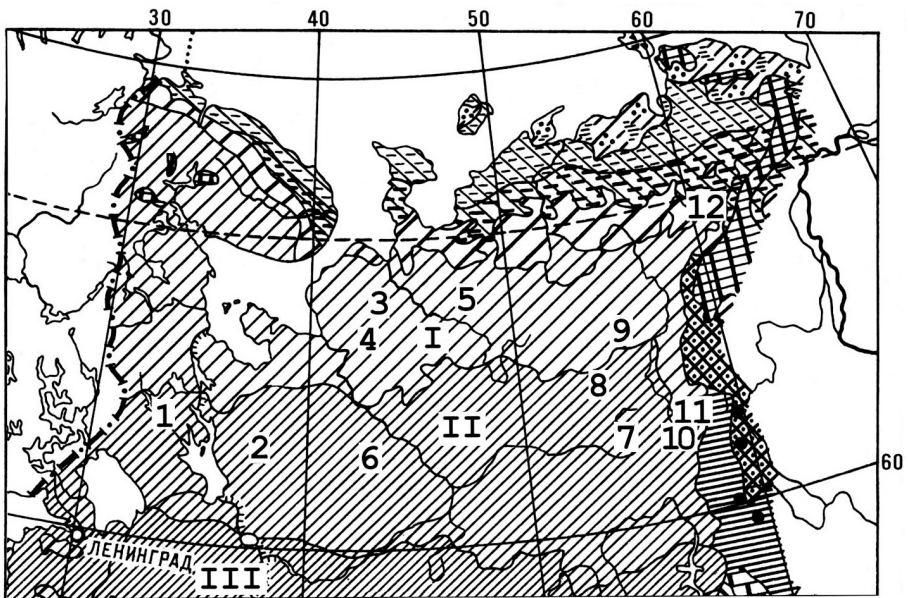


Fig. 1: Position of the studied localities: 1 – Karelia Rep., Kivach Reserve (62° N, 34° E). 2–6 – Arkhangelsk Region: 2: Kenozero National Park (61° 30' N, 38° E), 3: upper reaches of Kuloi R (65°N, 43° 30' E), 4: Pinega Reserve (64° 30' N, 43° E), 5*: Mezenskaya Pizhma R. basin (65° N, 49° E), 6: Ustya R. basin (61° 30' N, 44° E). 7-12 – Komi Rep.: 7*: upper reaches of Vychegda R. (61° N, 55° E); 8*: S Timan Ridge (63° N, 54° E); 9: watershed of rivers Izhma and Pechora (63° 30' N, 55° E), 10 & 11: upper reaches of Pechora R. with 10: plain area (61° N, 57° E) and 11: N Urals foothills (62° N, 58°30' E), 12*: forest-tundra field station "Sivaya Maska" (66° 30' N, 62° 30' E).
Sources from literature: 5: KORCHAGIN (1956); 7*: KOLESNIKOV (1985); 8*: ANDREEV (1935), 12*: KATENIN (1972).

Subzones of taiga: I – northern, II – middle, III – southern (ISACHENKO & LAVRENKO 1980). abbrev. R. = River, Rep. = Republic

The total data set was processed following the combined dominant-floristic approach to vegetation classification (VASILEVISH 1995). This means that the associations and subassociations outlined according to dominance are adjusted by composition of the differential groups of ecologically similar plant species (determinants; the variants can be distinguished only according to the latter). The uniformity of species distribution within each determinant group (both within the syntaxon, in the rest of the set, and in the total set) is finally checked by means of the Cochran distribution-free test (VASILEVISH 1995). The results of this method proved to be principally reproducible on the basis of different independent relevé sets; neither type selection and author citation, nor "transitional" relevé exclusion is needed (at cost that a unique relevé can be hardly related to a syntaxon because it can often be reliably included into more syntaxa than one).

The diagnostic (determinant) groups of the combined dominant-floristic approach are roughly, sometimes even exactly, close to the differential and characteristic species groups of the Braun-Blanquet approach. But the difference is that the species of the determinant groups have statistically proven similar distributions in the total data set (VASILEVISH 1995).

The dominant-floristic approach uses the association as a basic unit as in the Braun-Blanquet approach with subdivision in subassociations and variants. Associations are combined into groups and then into formations according to criteria of dominance, following the traditional dominant approach to vegetation classification (e. g. ALEKSANDROVA 1969). As the algorithm of separation of the units in the dominant-floristic approach is different from that in the Braun-Blanquet approach, the ranks of the syntaxa established in both systems are not automatically equivalent. An association of the dominant-floristic approach may correspond to (or be geographically replaced by) a subassociation and even variant of the Braun-Blanquet approach, and vice versa, although the accordance of ranks is also often the case. Any conclusion upon ranks presumes a preliminary treatment of the compared syntaxa within a single relevé table.

The taxonomic nomenclature of vascular plants follows CHEREPANOV (1995), of bryophytes IGNATOV & AFONINA (1992) and KONSTANTINOVA et al. (1992), of lichens VITIKAINEN et al. (1997).

3 Results

According to the classification results given in Tab. 1, the following three subassociations of the aconite spruce forest can be distinguished.

3.1 *Aconito-Piceetum aegopodietosum podagrariae*

The subass. *aegopodietosum* occurs in the western and south-western parts of the area, mainly in the middle taiga (loc. 1, 2, 6), with relict enclaves in the northern taiga (loc. 4;

see Fig. 1). The presence of nemoral and boreal-nemoral plants (Tab. 1, group J: *Aegopodium podagraria*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, etc.), probably inherited from the Atlantic period of the Holocene (NEISHTADT 1957), is typical. The subassociation can be subdivided into two variants.

3.1.1 Var. of *Convallaria majalis*

This variant occurs in southern Karelia as well as in the south-westernmost Arkhangelsk Region (loc. 1, 2), and can probably also be met in Finland (see below). It grows mainly on silicate deposits of the Würm age. *Calamagrostis arundinacea* is constant and co-dominant together with *Aegopodium podagraria* and *Convallaria majalis*; *Galium triflorum* is constant as well (Tab. 1 groups C, I, J). The Euro-Siberian boreal tall herbs are generally absent, with the exception of the aconite itself. The unit is very rare in Karelia as it is bound to fertile mesic soils of valleys which were preferably involved into the agricultural (usually slash-and-burn) use up to the beginning of the XX century (LINKOLA 1916). However, few stands persisted on steepest slopes. In the SW Arkhangelsk Region, the community is more common, as the sorrel spruce forest sites were the first to be cut down and ploughed there.

3.1.2 Var. of *Atragene sibirica*

This variant is known from the middle taiga of the Kenozero Lake area (loc. 2) and through the basins of the Severnaya Dvina River (R.) left-hand tributaries (loc. 6), with a northern-taiga enclave in the middle reaches of the Pinega R. (loc. 4; see Fig. 1). Nemoral species (Tab. 1, group M: *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, etc.) are typical together with Euro-Siberian boreal tall (Tab. 1, groups N, O, P: *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus*, *Valeriana wolgensis*, etc.) and climbing (Tab. 1, group O: *Atragene sibirica*) herbs which belong to the so called betular florogenetic element, originated in the Siberian subalpine meadows and birch and larch forests in the upper Tertiary (KLEOPOV 1990). The richness in nemoral species (mainly bird- or ant-dispersed) can be explained due to migration of plants from the Volga R. basin into the Severnaya Dvina R. area during the Atlanticum and the Subboreal (NEISHTADT 1957). Because many representatives of the betular element are mainly ballistic- and (in the second turn) water-dispersed, they have not yet reached Fennoscandia, although they are very plastic in their ecology. The time passed in the Post-glacial was seemingly insufficient for their immigration, as there are no big rivers running westwards through the boreal-forest zone of the whole European Russia. This also means that *Aconitum septentrionale* is probably an earlier migrant, maybe of the Riss-Würm interglacial age, which survived in some peri-glacial refugia southwards.

Tab. 1: Floristic differentiation in *Aconito-Piceetum* and related syntax within middle and northern taiga of Northern Europe

Layer	Plant names	Syntaxa							Species groups	
		<i>Melico-Piceetum aconitetosum</i>			<i>Aconito-Piceetum</i>					
					<i>aegopodiet.</i>	<i>typicum</i>		<i>cala.</i>		
Number of relevés	1	2	3	4	5	6	7	8		
	5	9	15	6	71	54	13	4		
c	<i>Stellaria longifolia</i>	V ²	I ¹	-	-	I ¹	I ¹	-	-	A
c	<i>Viola biflora</i>	IV ⁴	-	-	-	I ¹	I ¹	II ²	-	
c	<i>Circaea alpina</i>	II ³	III ³	-	I ¹	I ¹	I ¹	-	-	B
d	<i>Rhizomnium punctatum</i>	I ⁴	III ²	-	-	I ¹	I ¹	I ¹	-	
d	<i>Dicranum majus</i>	I ²	III ³	IV ²	-	I ¹	-	I ¹	-	
d	<i>Plagiomnium affine</i>	I ²	IV ²	-	I ²	I ¹	-	-	-	
d	<i>Atrichum undulatum</i>	II ²	III ²	I ¹	-	-	I ¹	-	-	C
c	<i>Carex digitata</i>	II ³	I ²	IV ³	IV ²	IV ²	I ¹	-	-	
c	<i>Fragaria vesca</i>	V ³	V ³	V ³	V ²	IV ²	II ¹	-	-	
c	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	II ³	II ²	I ²	V ³	II ²	-	-	-	D
c	<i>Paris quadrifolia</i>	I ¹	III ²	II ²	III ¹	IV ¹	III ¹	I ¹	-	
c	<i>Deschampsia cespitosa</i>	V ³	IV ²	V ³	I ¹	III ¹	I ¹	I ¹	-	
c	<i>Phegopteris connectilis</i>	III ³	V ⁴	V ⁴	II ²	I ¹	II ²	-	-	
b	<i>Alnus incana</i>	III ⁵	I ¹	II ⁴	III ²	II ²	II ¹	-	-	E
b	<i>Rubus idaeus</i> s. l.	V ³	IV ⁴	III ³	III ²	IV ²	III ²	-	-	
b	<i>Padus avium</i>	III ²	-	-	III ²	III ¹	III ²	-	-	
b	<i>Sorbus aucuparia</i> s. l.	V ²	IV ³	IV ²	V ²	V ²	V ²	II ²	-	F
c	<i>Oxalis acetosella</i>	V ⁴	V ³	V ³	V ³	V ⁴	V ⁴	IV ³	-	
c	<i>Maianthemum bifolium</i>	III ²	IV ²	V ³	V ³	V ²	V ²	IV ²	-	
c	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	IV ⁴	V ³	V ³	V ³	IV ³	V ³	IV ²	-	
c	<i>Luzula pilosa</i>	II ³	V ²	V ³	II ¹	IV ¹	II ¹	V ¹	-	
d	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	V ⁵	V ³	V ⁴	V ³	V ⁴	V ⁴	II ¹	-	
d	<i>Rhodobryum roseum</i>	II ²	V ²	IV ³	III ¹	II ¹	II ¹	I ¹	-	
d	<i>Plagiochila asplenioides</i> s. l.	II ²	V ³	IV ⁴	I ¹	II ²	I ¹	II ¹	-	
c	<i>Viola riviniana</i>	-	V ²	V ³	II ¹	I ¹	-	-	-	
d	<i>Hylocomium umbratum</i>	-	V ⁴	III ³	-	-	-	I ¹	-	
c	<i>Anemone nemorosa</i>	-	V ³	V ³	-	-	-	-	-	G
c	<i>Mycelis muralis</i>	-	IV ²	I ²	-	-	-	-	-	
c	<i>Valeriana sambucifolia</i>	-	II ³	I ¹	-	-	-	-	-	
c	<i>Athyrium filix-femina</i>	-	II ⁴	II ³	II ²	II ²	II ²	-	-	H
c	<i>Dryopteris assimilis + expansa</i>	-	IV ³	III ²	-	II ²	II ¹	-	-	
c	<i>Melica nutans</i>	-	III ²	III ³	V ²	V ²	III ²	IV ²	-	I
c	<i>Melampyrum sylvaticum</i> s. l.	-	I ¹	IV ³	IV ¹	III ¹	I ¹	IV ¹	-	
d	<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	-	V ³	V ⁴	-	I ¹	I ²	IV ²	-	
b	<i>Rosa majalis</i>	-	-	-	II ²	I ¹	I ¹	-	-	J
c	<i>Convallaria majalis</i>	-	-	-	V ²	I ¹	-	-	-	
c	<i>Galium triflorum</i>	-	-	-	III ¹	I ¹	-	-	-	
c	<i>Lathyrus vernus</i>	-	I ⁴	-	IV ²	V ²	II ²	I ²	-	
b	<i>Daphne mezereum</i>	-	-	-	IV ²	IV ¹	II ¹	-	-	
c	<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	-	III ²	III ³	I ¹	-	-	
c	<i>Vicia sylvatica</i>	-	-	-	II ¹	II ¹	II ²	-	-	
b	<i>Lonicera xylosteum</i>	-	-	-	II ¹	III ²	-	-	-	

b	<i>Ribes spicatum</i> s. l. + <i>acidum</i>	I ²	-	-	I ¹	IV ²	III ²	III ¹	-	-	K
c	<i>Dryopteris carthusiana</i>	-	I ³	-	-	IV ¹	II ²	-	-	-	
b	<i>Lonicera pallasii</i> s. l.	-	-	-	-	II ¹	III ²	V ²	V ²	-	
c	<i>Angelica sylvestris</i>	-	-	-	-	V ²	III ¹	III ¹	V ²	-	
d	<i>Plagiomnium ellipticum</i>	-	-	-	-	I ¹	II ²	II ²	IV ²	-	
c	<i>Equisetum pratense</i>	I ²	-	I ¹	III ²	V ⁴	V ³	II ²	2 ¹	-	L
c	<i>Cirsium heterophyllum</i> s. l.	I ²	-	I ²	V ²	III ²	II ²	V ³	4 ²	-	
c	<i>Milium effusum</i>	-	I ²	I ²	II ²	III ²	III ²	III ²	4 ²	-	
c	<i>Calamagrostis purpurea</i> s. l. (incl. <i>C. langsdorffii</i>)	-	I ²	I ²	II ²	II ¹	III ²	V ³	4 ³	-	
c	<i>Trollius europaeus</i>	-	-	I ³	III ²	IV ²	III ²	V ²	4 ²	-	
b	<i>Rosa acicularis</i>	-	-	-	III ²	IV ²	V ²	V ²	3 ²	-	
c	<i>Viola epipsila</i>	-	-	-	III ²	III ²	I ²	IV ²	4 ²	-	
c	<i>Actaea spicata</i>	-	I ³	-	-	II ¹	I ¹	-	-	-	M
c	<i>Viola mirabilis</i>	-	-	-	I ¹	III ²	I ¹	-	-	-	
c	<i>Cirsium oleraceum</i>	-	-	-	-	III ²	I ¹	-	-	-	
c	<i>Pulmonaria obscura</i>	-	-	-	-	III ²	-	-	-	-	
c	<i>Ajuga reptans</i>	-	-	-	-	II ¹	-	-	-	-	
c	<i>Crepis sibirica</i>	-	-	-	-	II ²	II ²	-	-	-	N
c	<i>Calamagrostis obtusata</i>	-	-	-	-	II ²	II ²	-	-	-	
c	<i>Stellaria bungeana</i>	-	-	-	-	I ²	III ²	-	-	-	
c	<i>Atragene sibirica</i>	-	-	-	-	IV ¹	V ²	III ²	-	-	O
c	<i>Thalictrum minus</i> s. l.	-	-	-	-	II ²	IV ²	V ²	-	-	
c	<i>Valeriana wolgensis</i>	-	-	-	-	I ¹	III ²	V ²	-	-	
c	<i>Stellaria holostea</i>	-	-	-	-	II ²	I ¹	I ¹	-	-	
b	<i>Spiraea media</i>	-	-	-	-	I ¹	I ¹	II ¹	-	-	
c	<i>Ranunculus borealis</i>	-	-	-	-	II ¹	III ¹	V ²	4 ²	-	P
c	<i>Veratrum lobelianum</i>	-	-	-	-	I ¹	III ²	IV ²	4 ²	-	
c	<i>Delphinium elatum</i>	-	-	-	-	I ¹	III ¹	-	3 ²	-	
c	<i>Diplazium sibiricum</i>	-	-	-	I ³	I ²	II ³	-	-	-	Q
a,b	<i>Abies sibirica</i>	-	-	-	-	I ¹	III ²	-	-	-	
c	<i>Cacalia hastata</i>	-	-	-	-	I ¹	III ²	-	-	-	
c	<i>Pleurospermum uralense</i>	-	-	-	-	I ¹	II ¹	-	-	-	
a	<i>Pinus sibirica</i>	-	-	-	-	-	I ²	-	-	-	
c	<i>Senecio nemorensis</i>	-	-	-	-	I ¹	III ²	II ¹	-	-	R
c	<i>Conioselinum tataricum</i>	-	-	-	-	I ¹	II ¹	II ¹	-	-	
c	<i>Ligularia sibirica</i>	-	-	-	-	I ¹	-	II ²	-	-	
d	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	I ²	I ¹	I ¹	I ¹	I ¹	I ¹	IV ²	1 ²	-	S
c	<i>Galium palustre</i>	-	II ²	II ²	I ¹	I ¹	I ¹	IV ¹	-	-	
b	<i>Salix myrsinifolia</i> s. l.	-	-	I ²	-	I ¹	I ¹	III ²	-	-	
c	<i>Carex cespitosa</i>	-	-	-	-	I ¹	I ¹	IV ²	-	-	
c	<i>Caltha palustris</i>	-	-	-	-	I ¹	-	III ¹	-	-	
c	<i>Veronica longifolia</i>	-	-	-	-	-	I ¹	IV ¹	-	-	
c	<i>Comarum palustre</i>	-	-	-	-	-	I ¹	III ¹	-	-	
c	<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	I ¹	I ¹	II ¹	V ²	4 ²	-	T
d	<i>Sphagnum warnstorffii</i>	-	-	-	I ²	I ²	I ¹	II ³	4 ⁴	-	
c	<i>Rubus chamaemorus</i>	-	-	-	-	-	I ¹	II ¹	4 ²	-	
c	<i>Parnassia palustris</i>	-	-	-	-	-	-	II ¹	3 ²	-	
c	<i>Moehringia lateriflora</i>	-	-	-	-	I ¹	I ¹	III ¹	2 ¹	-	
b	<i>Salix jenisseensis</i>	-	-	-	-	I ¹	-	-	4 ²	-	
b	<i>S. phylicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	I ¹	4 ²	-	U
c	<i>Trisetum sibiricum</i>	-	-	-	-	-	-	-	4 ²	-	
b	<i>Salix glauca</i>	-	-	-	-	-	-	-	3 ²	-	
b	<i>S. lanata</i>	-	-	-	-	-	-	-	3 ²	-	
b	<i>Betula nana</i>	-	-	-	-	-	-	-	3 ²	-	
c	<i>Petasites frigidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	3 ²	-	

a	<i>Picea abies</i> s. l.	V ⁵	V ⁵	V ⁵	V ⁵	V ⁵	V ⁵	V ⁵	4 ⁴
a	<i>Betula pubescens</i>	IV ²	-	-	I ³	IV ³	IV ³	V ³	4 ⁵
a	<i>B. pendula</i>	-	-	I ²	III ²	I ²	I ²	-	-
a	<i>Larix sibirica</i>	-	-	-	I ¹	I ²	I ²	I ¹	-
b	<i>Juniperus communis</i> s. l.	III ²	-	-	-	II ¹	I ¹	V ²	4 ²
c	<i>Aconitum septentrionale</i>	V ⁴	V ⁴	V ³	V ⁴	V ⁴	V ⁴	V ²	4 ²
c	<i>Trientalis europaea</i>	IV ³	IV ²	V ³	V ²	V ²	IV ²	V ²	4 ²
c	<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	I ³	III ³	V ³	V ²	V ²	V ²	V ³	4 ²
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	III ²	II ²	IV ³	V ²	V ²	III ²	V ³	4 ²
c	<i>Solidago virgaurea</i> s. l.	III ²	V ³	III ²	V ²	I ¹	III ²	V ²	3 ²
c	<i>Rubus saxatilis</i>	I ²	IV ³	IV ³	V ³	V ³	V ²	II ¹	2 ¹
c	<i>Linnaea borealis</i>	III ³	III ³	V ³	III ¹	III ²	IV ²	IV ²	3 ²
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	II ²	IV ²	IV ³	V ³	IV ²	II ²	II ¹	4 ³
c	<i>Orthilia secunda</i>	I ³	II ²	IV ³	III ¹	IV ²	III ²	V ¹	3 ²
c	<i>Avenella flexuosa</i>	II ⁴	III ³	IV ³	III ¹	I ¹	I ¹	I ¹	2 ²
c	<i>Moneses uniflora</i>	III ²	II ²	III ²	I ¹	I ¹	I ¹	II ¹	3 ¹
c	<i>Galium boreale</i>	I ¹	-	I ²	I ¹	I ¹	IV ²	V ²	1 ¹
c	<i>Filipendula ulmaria</i> s. l.	-	IV ⁴	IV ³	II ²	IV ²	III ²	V ²	2 ²
c	<i>Equisetum sylvaticum</i>	-	I ¹	II ²	IV ²	III ²	IV ²	V ³	4 ²
c	<i>Geum rivale</i>	-	II ³	III ²	I ¹	IV ²	I ¹	II ²	4 ²
c	<i>Crepis paludosa</i>	-	III ²	IV ³	II ²	III ²	I ¹	II ¹	-
c	<i>Vicia sepium</i>	-	III ²	-	II ¹	IV ¹	III ¹	IV ¹	-
c	<i>Pyrola rotundifolia</i> s. l.	-	-	III ²	III ²	IV ²	II ²	I ¹	-
c	<i>P. minor</i>	-	-	III ²	-	II ¹	I ¹	IV ¹	4 ²
d	<i>Hylocomium splendens</i>	V ⁵	V ³	V ⁴	IV ³	IV ²	IV ⁴	IV ³	4 ⁵
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	I ²	II ²	IV ³	V ²	III ²	III ²	IV ³	4 ²
d	<i>Dicranum scoparium</i>	I ³	I ²	IV ³	III ¹	III ²	I ¹	I ¹	-
d	<i>Brachythecium oedipodium</i>	I ²	II ¹	-	IV ²	II ²	I ²	II ¹	-
d	<i>Climacium dendroides</i>	III ³	I ¹	I ³	-	III ²	II ²	IV ²	-
d	<i>Brachythecium salebrosum</i>	III ³	III ²	II ³	-	I ¹	I ¹	I ¹	-
d	<i>Polytrichum commune</i>	III ³	-	-	I ¹	I ¹	I ¹	IV ¹	3 ²
d	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-	IV ³	IV ³	-	I ¹	I ²	II ²	2 ¹
d	<i>Plagiommium medium</i>	I ⁴	-	I ³	I ²	I ²	I ¹	-	-

Notes: Layer: **a**: tree, **b**: shrub, **c**: dwarf-shrub & herb, **d**: bryophyte & lichen.

Syntaxa: 1–3: *Melico-Piceetum* subass. *aconitetosum* (Caj. 21) K.-Lund 62 (KIELLAND-LUND 1981: 178–180: Tab. 39, Cols. 11, 13, 17): **1**: dry calcicolous valley race; **2** & **3**: var. of *Crepis paludosa* in central area (2) and highland area (3). 4–8: *Aconito-Piceetum*: **4** & **5**: subass. *aegopodietosum* var. of *Convallaria majalis* (4) and var. of *Atragene sibirica* (5); **6** & **7**: subass. *typicum* var. of *Cacalia hastata* (6) and var. *inops* (7); **8**: subass. *calamagrostietosum langsdorffii*.

Companions with constancy II or less in all of the syntaxa, also species difficult for exact identification (*Hieracium* spp., several cryptogams), known from some locations but probably overlooked in the others, are mainly omitted. Standard 20% interval constancy classes are used; combined abundance-cover values are given as superscripts: 1: <1 % (r in the Braun-Blanquet scale, un.-rr. in the Drude scale), 2: 1–5 % (+, sol.), 3: 5–12 % (2a, sp.), 4: 13–25 % (2b, cop.¹), 5: 26–50 % (3, cop.²), 6: 51–75 % (4, cop.³), 7: >75 % (5, soc; e. g. PONYATOVSKAYA 1964).

Determinant groups: **A, I, L**: extracted statistically; **B**: hygromesophytes and hygrophytes (hereafter with ranges of different types, if not mentioned); **C**: Eurasian and European-Siberian-montane W Asian boreal-nemoral light-forest mesophytes; **D**: Eurasian and European-Siberian boreal-nemoral nitrogen-demanding species; also circumboreal fertility-demanding ferns; **E**: Eurasian and Eurosiberian dark-coniferous boreal forest mesophytes; **F**: mainly European nemoral and nemoral-montane mesophytes and hygromesophytes; **G**: boreal and boreal-nemoral tall ferns; **H, K**: boreal-nemoral forest mesophytes; **J, M**: boreal-nemoral and nemoral forest mesophytes (M – partly also hygromesophytes); **J**: European-SW Siberian-Altai, M: Central and E European, or European-montane W Asian (often incl. SW Siberia); **N, O, P, Q, R**: E European-Siberian (often also montane W Asian) boreal subalpine meadow-light forest plants of the betular florogenetic complex, mainly tall, also climbing or creeping herbs, **O**: also nemoral herbs (*Stellaria holostea*) which survived in the peri-glacial refugia of the Middle Urals; **Q**: also E European-Siberian boreal/hemiboreal conifer trees and dark-coniferous hemiboreal forest ferns; **S**: boreal and boreal-nemoral forest swamp hygrophytes; **T, U**: circumpolar or NE European-N Siberian northern-boreal or hypoarctic hygromesophytes, hygrophytes, and oxylophytes; also some mesophytic representatives of the betular complex (*Moehringia lateriflora*, *Trisetum sibiricum*). Species distribution characters mostly refer to vasculars (HULTÉN & FRIES 1986); the cryptogamic species ranges are usually broader due to their age and most often insufficiently studied.

Stands of this unit are developed either on carbonate moraines or on carbonate/ sulfate rock outcrops, also in karst ravines and in sites with mineral-rich water supply. All these habitats are favorable for both nemoral and tall-herb forest plants, as many of them depend on rich soils (especially rich in nitrogen) at least within the studied subzones. It is known that the carbonate soils of the forest zone are more warm and dry, with better aeration and the acidity close to neutral; all these conditions are favorable for nitrification (LARCHER 1976). In the southern taiga, the forests of var. of *Atragene* occur on silicate soils as well. These soils, probably more warm and better aerated due to their southward location, are expected to be neutral to moderately acidic. But this problem demands further (and detailed) studies for any reasonable conclusions.

Stands of this variant are very typical of the southern taiga of European Russia (VASILEVICH 2004) and the hemiboreal subzone of Western Siberia and the Altai (KLEOPOV 1990). Most probably, they served as maternal in the process of genesis of floras of the other syntaxa discussed, as they originated before the beginning of the glaciation age and to the southeast of the glaciation area (see KLEOPOV 1990).

3.2 *Aconito-Piceetum typicum*

The typical subassociation is found in the central and eastern parts of the area, in both middle and northern taiga. Nemoral and boreal-nemoral species are absent with the occasional exception of *Lathyrus vernus*. The tall-herb complex is well-presented; some of its species (*Conioselinum tataricum*, *Senecio nemorensis*; see Tab. 1, group R) serve as subassociation preferentials. Two variants can be distinguished.

3.2.1 Var. of *Cacalia hastata*

This variant is known from the basins of the rivers Kuloi (loc. 3), Mezenskaya Pizhma (loc. 5; KORCHAGIN 1956), Pechora (loc. 10, 11; see also SAMBUK 1932), and the right-hand tributaries of the Severnaya Dvina R., including the Pinega R. (loc. 4) and the upper reaches of the Vychegda R. (loc. 7; KOLESNIKOV 1985; see Fig. 1). It occurs mainly in the floodplain and on the above-floodplain terraces of big rivers with well-developed valleys. In the calcareous N Urals foothills it is also known from sites along minor streams, at the bases of rock outcrops, and in karst ravines. The variant has the highest diversity of tall herbs (*Atragene sibirica*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Pleurospermum uralense*, *Thalictrum minus*, *Veratrum lobelianum*, etc.; see Tab. 1, groups N, O, P, Q, R) and the highest constancy of Siberian montane fir forest plants like *Diplazium sibiricum* (Tab. 1, group Q) historically associated with the betular complex (KLEOPOV 1990). *Abies sibirica* occurs in the southern and south-eastern, and *Pinus sibirica* additionally in the eastern part of the variant area (Tab. 1, group Q).

The variant of *Cacalia* is roughly similar to the variant of *Abies sibirica* described by ZAUGHOLNOVA & MOROZOVA (2004) but differs in the determinant species set. The latter authors mention only *Abies sibirica*, *Diplazium sibiricum*, and *Vicia sepium* (which is common in the floodplain forests of the area but proved to be a companion, not a

determinant) but omit the most of the tall-herb species (ZAUGHOLNOVA & MOROZOVA 2004: 320–321) which shape the ecological and florogenetical "face" of the syntaxon.

Along the Pechora R. the variant of *Cacalia* reaches the subarctic open woodland subzone (SAMBUK 1932).

3.2.2 Var. *inops*

This variant is peculiar of the southern part of the Timan Ridge (loc. 8; ANDREEV 1935) and the plain watershed of the rivers Izhma and Pechora where it is restricted to brook valleys. There is a huge set of hygrophytes differential for this unit, like *Carex cespitosa*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, and the most common *Rhizomnium pseudo-punctatum* (Tab. 1, group S). Still we prefer to name this syntaxon "*inops*" as several tall-herb species (Tab. 1, groups N, Q: *Crepis sibirica*, *Cacalia hastata*, *Pleurospermum uralense*) are lacking while the abundance and constancy of *Calamagrostis langsdorffii* and *Vaccinium vitis-idaea* is increased.

Both variants, var. *Cacalia hastata* and var. *inops* occur at the same latitudes, often in adjacent landscapes, and are known from both silicate and carbonate bedrock. The possible reason for their floristic differentiation may be a relative difference in the spring melt water level in the minor and major river floodplains. In major river floodplains, gravity-dispersed plants like *Pleurospermum uralense* are successful in their secondary dispersal by water, which can hardly be effective along minor streams because of lower spring flooding scales. As a result, wind- and bird-dispersed plants are favored along minor streams. However, in var. *inops* also the tall ferns (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa* s. l.; Tab. 1, group G) and the plants of the *Alnus incana-Padus avium* group (Tab. 1, group D), present in all syntaxa mentioned above, are lacking. The cause of this fact is yet unclear; probably, it is just a decrease in human influence.

3.3 *Aconito-Piceetum calamagrostietosum langsdorffii*

This subassociation described from the "Sivaya Maska" forest-tundra field station area (field data of KATENIN 1972), is the north-easternmost type (loc. 12; see Fig. 1). *Aconitum septentrionale* is yet constant but with lower abundance. The dominant role is "passed on" to *Calamagrostis langsdorffii* (the tendency is already perceptible in var. *inops*) and *Geranium sylvaticum* s. l. The unit is impoverished in many dark-coniferous forest mesophytes (Tab. 1, group E: e.g. *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*), which played an important role in both subass. *aegopodietosum* and subass. *typicum*. At the same time, hypoarctic plants like *Betula nana*, *Salix glauca* etc. (Tab. 1, groups T, U) become determinant, some of them (*Rubus arcticus*, *R. chamaemorus*; Tab. 1, group T) already occurring in var. *inops*. The distinction of this subassociation is most surely climatically determined. Nevertheless, we hesitate to include it into a corresponding community, the *Geranio-Piceetum*, specific of the Kola-Karelian North and the timberline in the Urals (VASILEVICH 2004), because the *Geranio-Piceetum* seems to lack the betular element species totally, with the exception of *Geranium sylvaticum* and

Trollius europaeus, inherited from the Alleröd (RAMENSKAYA 1983), as well as *Milium effusum*, an Atlantic migrant in Fennoscandia. In contrast, many representatives of the betular complex (Tab. 1 groups P, T, U and the companions: *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Veratrum lobelianum*, *Moehringia lateriflora* and *Trisetum sibiricum*) are constant in the subass. *calamagrostietosum*. Therefore this syntaxon is adjoined to the *Aconito-Piceetum*, as the presence of the betular complex species imply the common trends of vegetation history, namely the involvement in the same "waves" of plant migration and/or the probable common ancestral community types.

The subass. *calamagrostietosum* is expected to be met also in the other parts of the Usa R. basin.

In some of the studied localities, more than one of the *Aconito-Piceetum* sub-units were found. The subass. *aegopodietosum* var. of *Atragene* and subass. *typicum* var. of *Cacalia* occur in the Pinega R. middle reaches (loc. 4), the former in few ravines in combination with dryad-pine forests of *Carici albae-Pinetum* and other relict community types, the latter is widespread. Both variants of the subass. *aegopodietosum*, var. of *Convallaria* and var. of *Atragene*, are known from the SW Arkhangelsk Region (loc. 2) where they grow on silicate loamy sand and carbonate sandy loam, respectively.

The lower reaches of the Vychegda R. and most of the Mezen R. basin represent the "blank pages" in the *Aconito-Piceetum* distribution knowledge (Fig. 1). It is impossible to reliably map the ranges of var. of *Atragene* and var. of *Cacalia* in that part of the area without further field studies.

4 Discussion: Relations of the *Aconito-Piceetum* to analogous Scandinavian forests

The aconite-rich spruce forests of Finland and Scandinavia are described under the names *Aconitum*-Typ (e. g. CAJANDER 1921), *Melico-Piceetum aconitetosum* (Caj. 21) K.-Lund 62 (KIELLAND-LUND 1981, DIERßEN 1996) and *Picea abies-Geranium sylvaticum-Aconitum lycoctonum*-typ (PÅHLSSON 1994). Subalpine open aconite-spruce woodlands are also known from Norway as *Poo remotae-Aconitetum* K.-Lund 1962 (KIELLAND-LUND 1981).

The floristic composition of the *Melico-Piceetum aconitetosum* has much in common with that of the *Aconito-Piceetum*. They share light-forest mesophytes of the *Calamagrostis arundinacea-Carex digitata* group (Tab. 1, group C), boreal-nemoral nitrophilous species of the *Alnus incana-Padus avium* group (Tab. 1, group D), dark-coniferous forest mesophytes of the *Oxalis acetosella-Gymnocarpium dryopteris* group (Tab. 1, group E), tall ferns like *Athyrium filix-femina* (Tab. 1, group G), boreal-nemoral forest mesophytes of the *Melica nutans* group (Tab. 1, group H), and finally *Geum rivale* and *Crepis paludosa* among the companions.

The dry carbonate lowland race of *M.-P. aconitetosum* is rather similar to the "impoverished" form of var. of *Convallaria*, the westernmost (but silicate!) unit of the *Aconito-Piceetum*.

Nevertheless, we can treat the latter and *M.-P. aconitetosum* only as geographically replacing syntaxa but not as synonyms or subordinates, because, due to the more atlantic climate, the *M.-P. aconitetosum*, especially in its moist var. of *Crepis paludosa* contains more hygrophytes (*Rhizomnium punctatum*) and hygromesophytes (*Circaea alpina*, *Plagiomnium affine*; Tab. 1, group B). Moreover, the ground cover dominance is shared between *Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria* and tall ferns (*Dryopteris assimilis*, *Athyrium filix-femina*). Thus, the *M.-P. aconitetosum* is ecologically intermediate between the *Aconito-Piceetum* and the *Filipendulo-Piceetum* (VASILEVICH 2004), which is a more hygrophilous East-European forest association. The *M.-P. aconitetosum* replaces both the *Filipendulo-Piceetum* and *Aconito-Piceetum* in the atlantic sector of the Northern Europe (VASILEVICH 2004). The distinction of the *Aconito-Piceetum* as a separate unit is also supported by the presence of a number of species, not only tall herbs of the betular complex (see Tab. 1, groups N, O, P, Q, R) but nemoral and boreal-nemoral forest plants as well (see Tab. 1., groups I, J, K, L, M), which are typical of the *Aconito-Piceetum* (or some of its subassociations) but absent in the *M.-P. aconitetosum*.

Stands, which are ecologically intermediate between the *Aconito-* and the *Filipendulo-Piceetum* (*F.-P. aconitetosum*) and close to the *M.-P. aconitetosum*, with *Circaea alpina*, *Cirsium oleraceum*, *Chrysosplenium alternifolium*, and *Matteuccia struthiopteris* as constants and the moss cover composed of *Brachythecium oedipodium* s. l., *B. rivulare*, *Plagiomnium* spp., also *Plagiochila asplenioides* and *Conocephalum conicum*, have been described by the author from minor river alluvia in the S Arkhangelsk Region (loc. 2, 6; see Fig. 1). But they differ from *M.-P. aconitetosum* in the high constancy of tall herbs like *Crepis sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Valeriana wolgensis* and even *Cacalia hastata*.

The boundaries separating the range of *M.-P. aconitetosum* from *Aconito-Piceetum aegopodietosum* var. of *Convallaria majalis* in East Fennoscandia, are yet unclear. Both syntaxa could be expected (although rather seldom) in SE and Central Finland but up to now, no data exist to prove or contradict this idea.

Acknowledgements. I'm grateful to my wife Dr. M. D. Lyublinskaya (Inst. Ling. Res. RAS), also to Dr. S. A. Kutenkov (Inst. Biol., Karel. Sci. Center RAS) for accompanying me in the fields, to Prof. J. Paal (Univ. Tartu, Estonia) for the permission to use his unpublished data of 1976, and to Prof. V. I. Vasilevich (Komarov Bot. Inst. RAS) for valuable notes. The work was supported by the Russian Fund for Fundamental Research, grant 04-04-49280, and by the DAAD scholarship of October-November 2001. Prof. Fred Daniëls was the supervisor of that scholarship; I'm glad to conclude this paper by thanking him.

5 References

- ALEKSANDROVA, V. D. (1969): Classification of vegetation. – Nauka, Leningrad. (Rus.)
ANDREEV, V. N. (1935): Forest vegetation of the southern Timan. - Proc. Polar Commission Ac. Sci. USSR **24**: 7-64. (Rus.)

- CAJANDER, A. K. (1921): Über Waldtypen in allgemeinen. - *Acta Forest. Fenn.* **20**(1): 1-41.
- CHEREPANOV, S. K. (1995): *Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitaneorum (in limicis URSS olim)*. - «Mir i semya-95», St.Petersburg.
- DIERßEN, K. (1996): *Vegetation Nordeuropas*. - Ulmer, Stuttgart.
- IGNATOV, M. S & O. M. AFONINA (1992): Check-list of mosses of the former USSR. - *Arctoa* **1**: 1-85.
- ISACHENKO, T. I. & E. M. LAVRENKO (1980): Phytogeographical subdivision. - In: GRIBOVA, S. A., ISACHENKO, T. I. & E. M. LAVRENKO (eds.) *Vegetation of the European part of the USSR*. - Nauka, Leningrad: 10-22. (Rus.)
- HULTÉN, E. & M. FRIES (1986): *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*. Vol. 1-3. - Koeltz Scientific Books, Königstein.
- KATENIN, A. E. (1972): Vegetation of the forest-tundra field station. - In: TIKHOMIROV B. A. (ed.): *Soils and vegetation of the East-European forest tundra*. - Nauka, Leningrad: 118-259. (Rus.)
- KIELLAND-LUND, J. (1981): Die Waldgesellschaften SO Norwegens. - *Phytocoenologia* **9**(1-2): 53-250.
- KLEOPOV, Y. D. (1990): Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR. - *Nauk. dumka*, Kiev. (Rus.)
- KOLESNIKOV, B. P. (1985): Forest vegetation of the south-eastern part of the Vychegda River basin. - Nauka, Leningrad. (Rus.)
- KONSTANTINOVA, N. A., POTEKIN, A. D. & R. N. SCHLJAKOV (1992): Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR. - *Arctoa* **1**: 87-127.
- KORCHAGIN, A. A. (1956): Spruce forests of western cis-Timan, the basin of Mezenskaya Pizhma River. - *Proc. Leningr. State Univ., ser. geogr.* **11**: 111-239. (Rus.)
- LARCHER, W. (1976): *Ökologie der Pflanzen*. 2 Aufl. - Ulmer, Stuttgart.
- LINKOLA, K. (1916): Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich von Ladogasee. I. - *Acta Soc. Fauna Fl. Fenn.* **45**: 1-429.
- NEISHTADT, M. I. (1957): Forest history and palaeogeography of the USSR in the Holocene. - *Ac. Sci. USSR, Moscow*. (Rus.)
- PÄHLSSON, L., ed. (1994): *Vegetationstyper i Norden*. - Nordiska Ministerrådet, Köpenhamn, 1994. .
- PONYATOVSKAYA, V. M. (1964): Estimation of abundance and characters of distribution of species in plant communities. - In: LAVRENKO E. M. & A. A. KORCHAGIN (eds.): *Field geobotany*. T. 3. - Nauka, Moscow-Leningrad: 210-299. (Rus.)
- RAMENSKAYA, M. L. (1983): Analysis of the flora of Murmansk Region and Karelia. - Nauka, Leningrad. (Rus.)
- SAMBUK, P. V. (1932): Pechora forests. - *Proc. Bot. Museum Ac. Sci. USSR.* **24**: 63-245. (Rus.; sum. Germ.)
- VASILEVICH, V. I. (1995): Dominant-floristic approach to recognition of plant associations. - *Bot. Journ.* **80** (6): 28-39. (Rus.; sum. Engl.)
- VASILEVICH, V. I. (2004): Herb spruce forests in European Russia. - *Bot. Journ.* **89** (1): 13-27. (Rus.; sum. Engl.)
- VITIKAINEN, O., T. AHTI, M. KUUSINEN, S. LOMMI & T. ULVINEN (1997): Checklist of lichens and allied fungi of Finland. - *Norrinia* **6**: 1-123.
- ZAUGHOLNOVA, L. B. & O. V. MOROZOVA (2004): Distribution and classification of boreal forests. - In: SMIRNOVA O. V. (ed.): *East-European forests: Holocene history and present-day state*. Book 2. - Nauka, Moscow: 295-330. (Rus.)

Address of the author:

Dr. Ilya B. Kucherov, Dept. Vegetation of Forest Zone, Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popov Str. 2, 197376 St.Petersburg, Russia, e-mail: dryas@peterstar.ru

Scales and levels of vegetation cover heterogeneity in the Arctic

Nadya V. Matveyeva, St. Petersburg

Abstract. Heterogeneity on different levels and scales is typical for the arctic plant cover with its elements ranging from few square centimeters up to hundreds of square meters. Mosaics with large repetitive modules are usually described as mosaics composed of different associations. However with decreasing size of the modules, differentiation of mosaic of communities from mosaic communities with an inherent small-scale pattern becomes difficult. Various approaches to this problem are discussed with special reference to the frost-boils and polygonal mires. It is suggested, that vegetation with modules of about 1 m² or less can be described as a mosaic community.

1 Introduction

The detailed investigation of the horizontal structure of vegetation is always an actual topic because structure reflects the processes within a plant community. Consideration of horizontal vegetation structure is especially important when dealing with the many problems of vegetation mapping, but also classification, determination of biological productivity etc.

The subject of the present paper is the discussion of difficulties connected with the heterogeneity of vegetation cover with special focus on the tundra and polar desert zones and approaches to their typology.

2 Horizontal heterogeneity in vegetation studies

It is common knowledge that vegetation cover is heterogeneous on different scales. This is reflected by numerous studies with pictures of the horizontal structure of the sample plots on all scales up to the differentiation of large territories. There is a certain level of heterogeneity on each scale of mapping. The size of heterogeneity elements varies from few square centimeters and decimeters up to tens and even hundreds of square meters and kilometers.

A very particular problem of horizontal heterogeneity concerns the basal unit of vegetation that phytosociologists use: the phytocoenose or community. This fundamental unit is used widely in different countries and schools of vegetation science, thus with qualitative and quantitative differences in its delimitation. There are numerous definitions of phytocoenose both in Russian and Western references. A simple and short one is given in the "Dictionary of notions and terms of modern phytosociology" (MIRKIN et al. 1989: 199): "Phytocoenose (syn. of plant community, on Greek phyton – plant, koinos – common) is conditionally restricted and homogeneous (by eye) vegetation contour, a part of phytocoenotical continuum". What follows from this definition is that its authors believe that: 1) in spite of the continuum in plant cover it is possible to

distinguish discrete units within it; 2) an inner homogeneity of such units is estimated in the field by eye; 3) phytocoenose and community are considered as synonyms. However there are no qualitative criteria of the homogeneity measure as well as the scale of the distinguished and described units including their size.

There were several periods of hot discussions in Russia (and other countries) in connection with the understanding and determination of a plant community. In the first third of the last century, when the famous discussion in botanical societies took place “What is the phytocoenose?”, this problem was under permanent attention in the course of more than half of a century. Results were summarized several times (NITZENKO 1971, MIRKIN & ROSENBERG 1978, NORIN 1979, VASILEVICH 1983). In spite of the hot disputes, sharp assessments, and intransigence of opponents, less disagreements existed concerning how to choose and limit a phytocoenose in the field for making a relevé due to common sense and ecological intuition based upon the collective experience of phytosociologists.

Generally apparent homogeneity is considered as essential for a phytocoenose, however accurate quantitative criteria of the heterogeneity degree and scale of this natural phenomenon are still lacking (NITZENKO 1968) and thus a researcher often has no other choice than to decide subjectively what level of heterogeneity he would tolerate.

A Russian geobotanist P. D. YAROSHENKO (1950, 1961), who was deeply interested in the study of vegetation spatial structure, separated plant stands of different sizes as micro-, meso-, and macrostands and believed that the phytocoenose is a meso-stand of vegetation. Different spatial scales are also reflected in the proposal of terms additional to phytocoenose as gregation, aggregation, synusia, microstand on one hand, and complex, ranges, series of phytocoenoses, on the other. However phytocoenose has the peculiar status in this range: it is the unit (!), lower of that are parts of unit and higher of that are sets of units.

In the last 20 years the intensity of emotions connected with the basic unit in phytosociological research cooled down and researchers have come to a certain consensus. At present, papers dealing with vegetation classification dominate in Russian phytosociology, and numerous relevés made on sample plots from 4 to 400 m² are becoming available. Just such sizes correspond to the concepts of phytocoenose as a community of meso-scale.

The phytocoenose has the outstanding status that it is the fundamental or basal unit of vegetation description.

Even though the premise of a community is homogeneity, almost no vegetation types without at least small mosaics in the spatial structure will exist. This inherent heterogeneity of the main classification unit is silently accepted.

All these considerations make clear, that the study of plant community structure is the background for the further understanding of the basic unit of vegetation science.

3 Heterogeneity in Arctic vegetation

It is out of my competence to review how the problem of identifying phytocoenoses, their structural parts and combining into territorial units on above-phytocoenose level is solved in other natural zones. But I testify that all the questions concerning heterogeneity in particular for typology and classification of units on all levels are still very actual for studies of Arctic vegetation.

From the very beginning of the study of arctic vegetation, the basic unit in Russia was and still is named as 'type of tundra' (or even 'tundra') that is used instead of terms community or phytocoenose. Within the Arctic, it seems not more difficult to recognize phytocoenoses than in any other biomes, at least than in the boreal.

However, perhaps the most striking feature of almost all arctic communities is a mosaic structure with the smallest elements measured by centimeters or few decimeters. Heterogeneity of substrate and vegetation is notably high on different scales due to permafrost and cryogenic processes. There are no large plants (edificators) that control all the territory within the phytocoenose (like trees in forests). This is one reason that the delimitation of phytocoenoses in tundra zone and the polar deserts, can be difficult.

A very typical arctic mosaic structure are frost-boils with modules of three elements of nanorelief (patches of (almost) bare ground, rims and troughs) and the corresponding plant cover repeatedly occurring in space along very short distances (Fig. 1). The number of such modules on a standard sample plot of 100 m² along the latitudinal gradient on Taymyr Peninsula (Siberia) changes northwards from approximately 20 in the southern part of the tundra zone up to 30-60 in the middle part, 90-150 in the northern part, and up to 400 in the polar desert (MATVEYEVA 1998). The elements differ in composition and structure of plant cover. In general, small bryophytes, epigeous lichens and single vascular plants form a scarce cover on the patches, mesophilous apocarpous mosses and fruticose lichens cover relatively dry rims, and hygrophilous pleurocarpous mosses and liverworts as well as foliose lichens fill the wet troughs. The majority of tundra researches consider frost-boil communities with the regular cyclic type of horizontal structure (MATVEYEVA 1988) as mosaic phytocoenoses, make relevés on the sample plots of 16, 25 or 100 m², thus joining the vegetation of the three elements in one association or community type. When necessary, according to a special aim, a separate list of species for each microstand can be made, their size and configuration be described, and their area proportions assessed.

However as the three elements differ considerably in habitat, physiognomy and floristic, other researchers refer to such small elements as independent associations (NORIN 1979, WALKER et al. 1994). The vegetation of non-sorted circles (about 0.5 m in diameter) within the *Eriophorum vaginatum* tussock tundra in Alaska for example has been described as a separate community of *Anthelia juratzkana*-*Juncus biglumis* (WALKER et al. 1994).

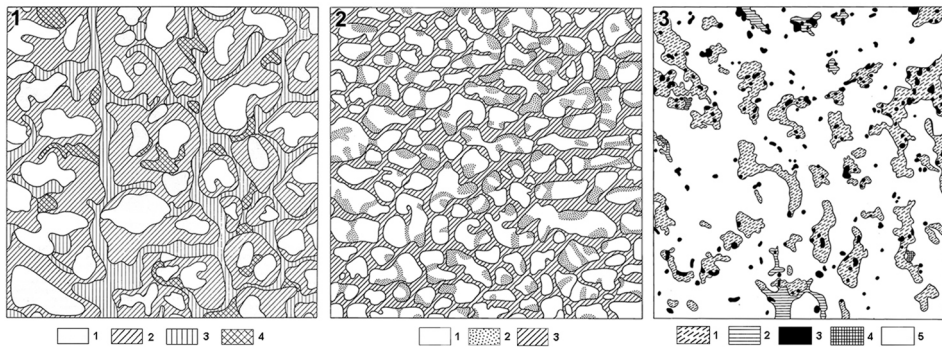


Fig. 1: Regular cyclic type of horizontal structure in frost-boil community of ass. *Carici arctisibiricae-Hylocomietum alaskani* MATVEYEVA 1994, southern tundra subzone, Kresty, Taymyr (after MATVEYEVA & ZANOKHA 1986, CHERNOV & MATVEYEVA 1997). Sample plot 10x10 m².

1: patches of bare ground at different successional stages with single vascular plants and small cushions of mosses and epigeous lichens; 2: rims with *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*; 3: shallow troughs with *Tomentypnum nitens*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*; 4: deep troughs with *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*.

Fig. 2: Regular cyclic type of horizontal structure in lichen-*Salix polaris*-moss polygonal community, arctic tundra subzone, Maria Pronchishcheva Bay, Taymyr (after MATVEYEVA 1979, CHERNOV & MATVEYEVA 1997). Sample plot 10x10 m².

1: patches of bare ground; 2: single vascular plants and crusts of epigeous lichens; 3: troughs with *Salix polaris*, lichens and mosses (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* and *Tomentypnum nitens*).

Fig. 3: Sporadically spotted type of horizontal structure in a *Dryas punctata* heath on a fell-field, arctic tundra subzone, Maria Pronchishcheva Bay, Taymyr (after MATVEYEVA 1979, CHERNOV & MATVEYEVA 1997). Sample plot 10x10 m².

1: *Dryas punctata*; 2: *Salix polaris*; 3: *Novosieversia glacialis*; 4: moss turf of *Dicranum elongatum* and *Polytrichum strictum*; 5: fell-fields with fruticose lichens.

So, such mosaic structures can be considered both as a complex of phytocoenoses or as a mosaic community (MATVEYEVA 1998). In my opinion to solve this dispute is possible on conciliating rather than on evidential background. Principle of analogy may be useful in that kind of discussion. Besides frost-boils with a trinomial regular cycle structure type there are many other arctic communities like polygonal lichen-*Salix polaris*-moss communities with a net-like system of narrow (less than 10 cm) cracks filled by mosses and almost bare patches with single vascular plants in the northernmost part of the tundra zone (Fig. 2), dryad stands with the very small (0.5 m in diameter) polygons and narrow cracks (1-2 cm) on sands or with small isolated cushions or mats on stone deposits (Fig. 3), as well as complete cover with the mosaic that reflects differences in nanorelief (small hummocks and narrow troughs) in the southern tundra, that are usually described as a single unit in classification procedure. Long-term practice of making relevés in tundra phytocoenoses has convinced me to consider a heterogeneous stand with the size of elements less than 1 m² (or less than the area occupied and controlled by a specimen

of a vascular plant, including its root system) as a single unit and classify it at the association rank. In this case, the elements of the inner mosaic would be microstands, and their composition can be recorded separately but classified at another level, say as microassociations. Such approach is supported by the size of sample plots used by phytosociologists, where essential attributes of phytocoenose, in its commonly accepted sense, entirely manifest themselves. If to use another concept, more than 100 phytocoenoses have to be distinguished within the standard sample plot of 100 m². At that it will be necessary to revise the concept of minimal area and the whole procedure of making relevés.

In the case when we want to get an impression of the separate elements of the mosaic in frost-boil stands, without recording many small-scale plots, we a-priori decide how many units and consequently associations will there be within the sample plot of a standard size (25 or 100 m²). We put all species found on patches of bare ground in one list, although there is often visible differentiation in species assembling not only between the patches but also within. The same is being done for the plant cover on rims and in troughs. In case of small-hummocks, stands with two visible and well distinguished elements of nanorelief (hummocks 10-12 cm height and 15-30 cm in diameter) and troughs (15-20 cm in wide) only two separate list of species would be recorded. Each of these lists would be referred to as a separate “association”.

However as associations are usually described or identified from tables with ~10 relevés of the same association, this method appears vulnerable for the description of associations.

A methodical research on Tareya IPB field station (Taymyr, Siberia) purposely to assess the variety of species abundance and composition of micro-units, showed that it was possible to distinguish 12 units of vegetation (8 for hummocks and 4 for troughs), while in southern tundra subzone 10 units (5 and 5) were recognized with similar cover (Fig. 4) (MATVEYEVA et al. 1973, MATVEYEVA & ZANOKHA 1986, see also CHERNOV & MATVEYEVA 1997, MATVEYEVA & CHERNOV 2000). Usually two or three different micro-units could be distinguished within the sample plot in non-sorted circle stand; however, in a similar study in the arctic tundra subzone in the vicinity of Maria Pronchitscheva Bay (Taymyr), we distinguished 6 types (2 on the polygon surface and 4 in troughs) (MATVEYEVA 1979, MATVEYEVA & CHERNOV 2000). Without any doubts these small-scale variations are very important in arctic landscapes. There is only the consideration of the scale of these differences.

In practice the majority of associations known at present from the arctic Eurasia, Svalbard, Greenland, Canada, and Alaska are reflect by sample plots from 4 to 100 m². Especially in the Arctic almost no vegetation type without any mosaic in the spatial structure will be found, but often of even smaller extension than in the case of frost-boils. Several of the small-scale communities are dominated by bryophytes and/or lichens and for cryptogams an independent synsystem already exist. Cryptogam microcommunities are usually recorded in plots sized 0.3x0.3 m² to 0.5x0.5 m² (e.g. PAUS 1997, BÜLTMANN 2005) or even smaller (NIMIS 1981). The micro-associations can be described with the same methods as associations: with proper table work. This approach would do justice to clear ecological differences between the small-scale elements. But however the workload increases strongly.

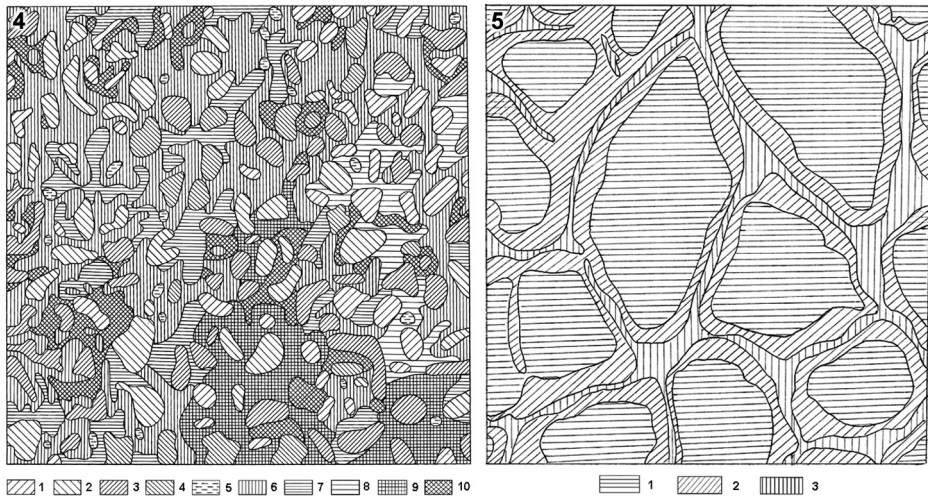


Fig. 4: Irregular mosaic structural type in a *Dicranum elongatum*-*Betula nana*-*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* hummocky community, southern tundra subzone, Kresty, Taymyr (after MATVEYEVA & ZANOKHA 1986; CHERNOV & MATVEYEVA 1997).

Microstands on hummocks (1-5): **1:** *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* spp., *Aulacomnium turgidum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*; **2:** *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* spp., *Aulacomnium turgidum*, *Betula nana*, *Salix reptans*; **3:** *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* spp., *Aulacomnium turgidum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Betula nana*; **4:** *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum* spp., *Ptilidium ciliare*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Betula nana*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; **5:** *Dicranum elongatum*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinqueidentata*. Microstands in troughs (6-10): **6:** *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; **7:** *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum* spp., *Betula nana*; **8:** *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* spp., *Aulacomnium turgidum*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*; **9:** *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum* spp., *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Betula nana*, *Salix reptans*; **10:** *Tomentypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*.

Fig. 5: Regular structural type of vegetation cover in a polygonal mire, typical tundra subzone, Tareya, Taymyr (after MATVEYEVA et al. 1973, CHERNOV & MATVEYEVA 1997). Sample plot 60x60 m².

1: Saturated center of polygon with relatively homogeneous sedge-cotton-grass-moss plant cover; **2:** rim with irregular mosaic structure; **3:** saturated trough with relatively homogeneous sedge-moss vegetation.

Therefore as basic units for vegetation mapping and for the assessment of the topo-sequence changes within the landscape, the mosaic plant communities, which are distributed repeatedly and regularly across the landscape and are well distinguishable and recognizable, are used, while the small-scale approach gives detailed background for ecological studies with focus on species interactions and on populations.

Alternative approach prevents the direct comparison between the small-scale units and numerous classification units available for tundra vegetation. Considering smaller or larger plot size is not a question of who is wrong and who is right, as the methods depend on the aim. The trouble is that phenomena of a different scale are named by one and the same term. But for description of associations, it should be kept in mind, that apparent homogeneity of plots is the premise for this fundamental unit.

Similar to the discussed frost-boils, regular cyclic structures are known for polygonal mires (Fig. 5), which are also characteristic for the Arctic. However, the pattern of this phenomenon is on a much larger scale. Classical polygonal mires are a combination of tetragons with the length of their sides of 10-15 m, rims of 1 m in width and about 0.5 m height, troughs of 0.5-1 m in width with their bottom level lower than that of tetragon. The homogeneous (but only at the first glance) hygrophilous sedge-cotton-grass-moss vegetation is typical for tetragons with stagnant and troughs with running water, while the mosaic dwarf-shrub-lichen-moss vegetation similar to mesic tundra by composition and structure is common on the rims. The sizes of each element of this type of heterogeneity are comparable with the standard sample plots used for mosaic mesic tundra stands, although to use an accustomed square plot is possible only for the tetragons. For both other elements normally a narrow stripe of the same width and length as the element of microrelief and its vegetation is used. We made records separately for each element and their vegetation is considered as a different syntaxon (association). But because of the feeling that it will be not enough to record species for only one tetragon, rim or trough, we added information of several apparent similar elements to the list. Again this process of making a "relevé" was preceded by a decision that vegetation of all studied tetragons (consequently rims and troughs) within the whole sometimes huge depression with thousands of such units will be referred to as one syntaxon. Based upon field experience, of both my own as well as of colleagues, I can say that methodically the process of evaluating a relevé made like this is vulnerable because the list of species includes the information from more than one plot of each element. Unfortunately we usually do not have the time in the field for the alternative making of about 10 separate relevés for each element, though this would be very desirable.

Polygonal arctic mires are a classical example of a complex of phytocoenoses. There are different approaches to their classification and typology, e.g. by size, configuration, proportion of element squares (e. g. polygonal-rim, polygonal, tetragonal, 3-5 (and more)-unit mires that are used in Russian tundra references, when all attention is paid to horizontal structure). Principally it is possible, to combine the associations into the territorial unit of sigma-association rank. However well elaborated data for such complexes are still absent for the Arctic territory.

The type of horizontal structure of frost-boil stands and polygonal mires is similar: regularly repeating modules with 3-elements. The main, possibly the only difference, is the size of the elements: decimeters in the first case (Fig. 6A) and meters in the second (Fig. 6B). The result is that while on a 100 m² sample plot from tens to hundreds of modules can be found for frost-boils, there is not enough space for even one module of polygonal mire. The small size of modules might support the consideration of frost-boil tundra as a mosaic stand belonging to one association, and consider polygonal mires as a complex of stands of different associations within a sigma-association.

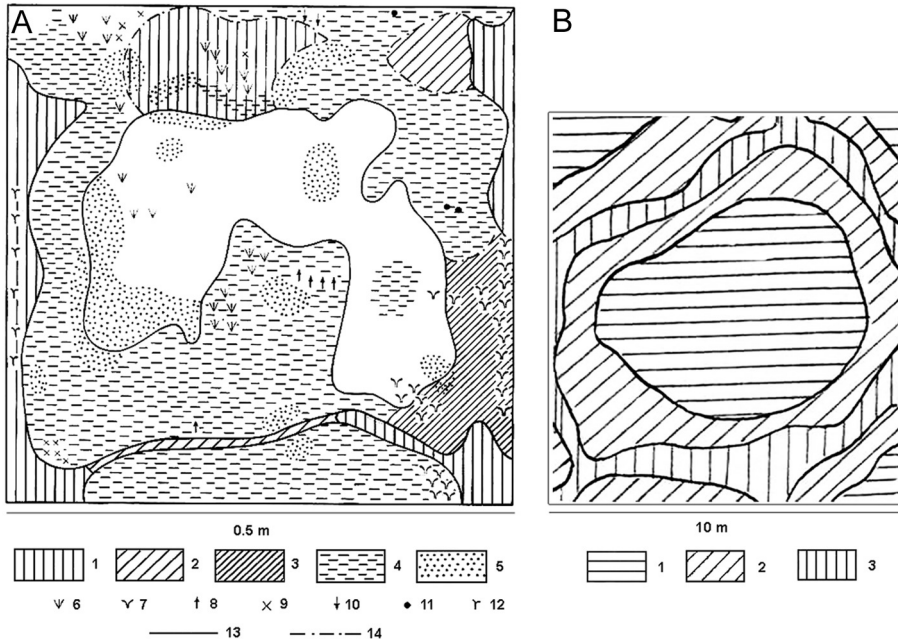


Fig. 6: Regular structural type of vegetation cover **A**: in *Dryas punctata* small-polygon heath (sample plot of 0.5x0.5 m²) and **B**: in a polygonal mire (sample plot 10x10 m²).

4 The concept of association in polar deserts

There is another problem that I want to discuss in this context. What to do and how to analyze and classify the extremely scarce (1-5 %) vegetation which is common within the polar desert zone. The scarcity of vegetation particularly in zonal positions on mesic habitats is one of the diagnostic features to distinguish a special type of vegetation and speak about a separate zone distinct of the tundra one (ALEKSANDROVA 1971, 1983). For such scarce plant cover Aleksandrova did not want to use the word “association” because she did not see any kind of associations between species in particular vascular plants, as often they make no influence on each other and even their roots do not have contact. She suggested the term “comitatsia” (coming from Latin comitur - accompany) instead of “association” for the basal unit of classification. Following this concept she suggested an independent parallel system of classification for polar desert scarce cover where the following terms were used: instead of phytocoenose nanocomplex (scarce net-like pattern of vegetation) and open stand (aggregations and semiaggregations) and instead of association consequently type of nanocomplex (named by capital letters A, B, C and D), and comitatsia and subcomitatsia (named after main species with detailed description of environment). I think however, that the term association can be applied in polar deserts, as the phytosociological use does not imply interconnection, but only stand groups similar in composition and structure (see definition by MIRKIN et al. (1989) in chapter 2). I believe there is no axiomatic difference when distinguishing and describing vegetation in polar deserts and other natural zones. The communities and syntaxa in the

polar desert are not casual or unstable combination of species. On the contrary, these assemblages show regular patterns in space and are well recognizable visually; they have stable and repeatable floristic compositions and structures and can be related to distinct habitats. The scarcity of plant cover itself is not a sufficient background to separate such sites of all other plant world. It is not rational to create a separate classification system with different names of hierarchical units for the cover of different closeness. Additionally, often the plant cover is not as scarce as it appears, but cryptogamic species take over, sometimes as “soil crusts” with typical, though difficult to distinguish combinations of algae, cyanobacteria, bryophytes and lichens.

There are more problems in this field of arctic ecology and vegetation science than is possible to discuss in this short message. But my aim is to direct attention towards the Arctic and to stress that there is a lot of work to do in the field of phytosociology in the Arctic.

Acknowledgements. I am very grateful to my good friend and colleague Fred Daniëls, to whom this paper is dedicated and with whom I share the passion for the Arctic and the understanding of all difficulties to describe and classify its vegetation, as well as to Donald (Skip) Walker and Yuri Chernov for numerous discussions on the subject, if though we did not come to an agreement on all aspects due to the great complexity of the problem. The field studies as well as the data treatment became possible due to the financial support by the Russian Fund of Fundamental Researches as well as the Fundamental Researches Program of the Presidium of Russian Academy of Sciences “Scientific fundamentals of the biodiversity preservation”.

5 References

(* = in Russian; ** = with English summary)

- ALEKSANDROVA, V. D. (1971): Printsipy zonalnogo deleniya Arktiki* [The principles of zonal subdivision of the Arctic]. - *Botan. zhurn.*, **56** (1): 3-21.
- ALEKSANDROVA, V. D. (1983): Rastitelnost polyarnykh pustyn SSSR* [Vegetation of the polar deserts of the USSR]. - Nauka, Leningrad.
- BÜLTMANN, H. (2005): Syntaxonomy of arctic terricolous lichen vegetation, including a case study from Southeast Greenland. – *Phytocoenologia* **36**: 909-949.
- CHERNOV, Yu. I. & N. V. Matveyeva (1997): Arctic ecosystems in Russia. - In: WIELGOLASKI, F. E. (ed.) *Polar and alpine tundra. Ecosystems of the world*, 3. - Amsterdam, The Netherlands: 361-507.
- MATVEYEVA, N. V. (1979): Flora i rastitelnost okrestnostei bukhty Marii Pronchishchevoi* [Flora and vegetation in the vicinity of Maria Pronchishcheva Bay] // *Arkticheskie tundry I polyarnye pustyni Taimyra*. - Nauka, Leningrad: 78-109.
- MATVEYEVA, N. V. (1988): The horizontal structure of tundra communities. - In: DURING, H. J., M. J. A. WERGER & J. H. WILLEMS (eds.): *Diversity and pattern in plant community*. – The Hague (Netherlands): 59-65.
- MATVEYEVA, N. V. (1998): Zonalnost v rastitelnom pokrove Arktiki** [Zonation in plant cover of the Arctic]. – St. Petersburg.
- MATVEYEVA, N.V. & Yu. I. CHERNOV (2000): Biodiversity of terrestrial ecosystems - In: NUTTAL, M. & T. V. CALLAGHAN (eds.): *The Arctic. Environment, people, policy*: 233-273.

- MATVEYEVA N. V. & L. L. ZANOKHA (1986): Rastitelnost yuzhnykh tundr na zapadnom Taimyre* [Vegetation of the southern tundra on Western Taymyr]. - In: CHERNOV, Yu. I. & N. V. MATVEYEVA (eds.): Yuzhnye tundry Taimyra. - Nauka, Leningrad: 5-67.
- MATVEYEVA N. V., T. G. POLOZOVA, L. S. BLAGODATSKIKH & E. V. DOROGOSTAISKAYA (1973): Kratkiy ocherk rastitelnosti okrestnostei taimyrskogo biogeotsenologicheskogo stacionara* [A brief essay on vegetation of the Taymyr biogeocoenological station]. - In: TIKHOMIROV, B. A. (ed.): Biogeotsenozy taimyrskoi tundry i ikh produktivnost, 2. - Nauka, Leningrad: 7-49.
- MIRKIN, B. M. & G. S. ROSENBERG (1978): Fitotsenologiya: printsipy i metody* [Phytocoenology: principles and methods] - Nauka, Moscow.
- MIRKIN, B. M., G. S. ROSENBERG & L. G. NAUMOVA (1989): Slovar ponyati i terminov sovremennoi fitotsenologii* [Dictionary of notions and terms of modern phytocoenology]. - Nauka, Moscow.
- NIMIS, P. L. (1985): Structure and floristic composition of a high arctic tundra: Ny Ålesund (Svalbard Archipelago). - *Inter-Nord* **17**: 47-58.
- NITZENKO, A. A. (1968): O ponyatii fitotsenoza i assotsiatsii kak pervichnykh edinit geobotanicheskogo issledovaniya* [On the concepts of the association and phytocoenose as primary units in geobotanical research]. - *Botanika*, **10**: 25-40.
- NITZENKO, A. A. (1971): Rastitelnaya assotsiatsiya i rastitelnoe soobshchestvo kak pervichnye obekty geobotanicheskogo issledovaniya* [Plant association and plant community as primary object in geobotanical research]. - Nauka, Leningrad.
- NORIN, B. N. (1979): Struktura rastitelnykh soobshchestv vostochnoevropeskoi lesotundry* [Structure of plant communities of east-north forest-tundra]. - Nauka, Leningrad.
- PAUS, S. M. (1997): Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands und einiger Randgebiete. - *Bibl. Lichenol.* **66**: 1-222.
- VASILEVICH, V. I. (1983): Ocherki teoreticheskoi fitocenologii* [Essays on the theoretic phytocoenology]. - Nauka, Leningrad.
- WALKER, M. D., D. A. WALKER & N. A. AUERBACH (1994): Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brook Range foothills, Alaska. - *J. Veg. Sci.* **5** (6): 843-866.
- YAROSHENKO, P. D. (1950): Osnovy ucheniya o rastitelnom pokrove* [Basic concepts on the vegetation cover]. - Izd. AN USSR, Moscow.
- YAROSHENKO, P. D. (1961): Geobotanika* [Geobotany]. - Nauka, Moscow-Leningrad.

Address of the author

Dr. Nadya V. Matveyeva
 Komarov Botanical Institute
 Russian Academy of Science
 Prof. Popov Str. 2
 197376 Saint Petersburg
 Russia
 e-mail: nadyam@NM10185.spb.edu

On the shrub thickets and shrub steppes in the forest-steppe belt of the South-Eastern Baikal region

Irina Safronova, St. Petersburg

Abstract. Peculiar feature of vegetation in the Dahurian forest-steppe belt is the presence of shrub thickets and shrub steppes. Shrub thickets are dominated by *Armeniaca sibirica*, *Spiraea pubescens*, *S. aquilegifolia*, *Pentaphylloides parvifolia* and *Ulmus macrocarpa*. Density of cover is highly variable from 40 to 90%. Some communities are distinctly dominated by shrubs, in other, named semi-thickets, shrubs and forbs have almost equal projective cover. Usually the semishrub wormwood *Artemisia gmelinii* forms a distinct layer. We recorded more than 50 species in the herbaceous layer of the shrub thickets, all of them with little abundance and small projective cover (10 %). Grasses are not numerous as to both abundance and species diversity. Shrub steppes are characterized by the presence of shrubs, which are more or less evenly scattered over the steppe stand. The most active part has *Armeniaca sibirica*. The species may be a single component of the shrub layer or can occur together with *Pentaphylloides parvifolia*, or with *Spiraea aquilegifolia* and *S. pubescens*, and very rarely with *Ulmus macrocarpa*. The species compositions of shrub thickets and shrub steppes differ not very much. Thus, our studies with inclusion of the actual data support the idea of a close relation between the components of the Dahurian forest-steppe which form a peculiar natural complex.

1 Introduction

The South-East Baikal Region (named Dahuria) is mountain territory with the system of ranges stretching from south-west to north-east, rising up to 1400-1500 m with separate summits of 2000-2500 m. Massive crystalline rocks (granites) and metamorphic schists predominate. The climate of Dahuria is highly continental with a negative mean yearly temperature, a short period without frost and little precipitation (350 mm), which is unevenly distributed over the year.

Two altitudinal belts differ in vegetation cover: the taiga and the forest-steppe. The forest-steppe belt occupies the larger area in this region spreading up to 1000-1500 m above sea level. In this belt forests are restricted to north exposed slopes and are dominated either by *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. or *Pinus sylvestris* L. or *Betula platyphylla* Sukacz.

Steppes spread mainly on south exposed slopes on mountain-steppe and mountain-steppe primitive soils. The soils are characterized by shallow profile, light mechanical texture, high content of rock debris, low moisture capacity, humus content and soil turfness. On gentle slopes of low ranges steppe occurs also on mountain chernozems.

In Dahuria, herb-grass and herb steppes are prevalent. The species diversity achieves 330 vascular plants; most of them are absent in the Black Sea–Kazakhstan steppe or occur

only in its eastern outskirts. Examples of herbs most notable in cover are *Filifilium sibiricum* (L.) Kitam. (Asteraceae), *Bupleurum scorzonerifolium* Willd. (Apiaceae), *Arctogeron gramineum* (L.) DC. (Asteraceae), *Gypsophila davurica* Turcz. ex Fenzl (Caryophyllaceae), *Stellera chamaejasme* L. (Thymelaeaceae), *Scutellaria baicalensis* Georgi (Lamiaceae), *Adenophora stenanthina* (Ledeb.) Kitag (Campanulaceae), etc. Herbs are represented by 30-35 species in a community, but only 3-4 species in various combinations dominate in a stand.

In the Dahurian mountain steppes the small tight-tufted xerophilous grasses are common, e. g. *Festuca lenensis* Drob. and *Koeleria cristata* (L.) Pers. The large tufted grasses are represented by mesoxerophyte *Stipa baicalensis* Roshev., petroxerophyte *Festuca sibirica* Hack. ex Boiss., mesoxerophyte *Carex pediformis* C. A. Mey., etc. The mesoxerophyte loose-tufted grasses are widespread: *Stipa sibirica* (L.) Lam., *Cleistogenes kitagawae* Honda, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.

2 Short characteristic of study area

In the summer of 2007 we made relevés of shrub thickets and shrub steppes near the river mouth of the Kyra into the Onon (a bit to the south of 50° N and slightly to the east of 112° E). This part of the South-East Baikal region overlaps with the southern extremity of the Stanovik Range, which consists of high hills with steep slopes, dissected by valleys of small rivers. Their absolute height is 1200-1300 m asl., their relative high 200-300 m. They are made up by metamorphic schists and granites.

On the hills, steppe vegetation of herb-grass and herb communities predominates. At the lower parts of slopes *Filifilium sibiricum* determines the aspect. Notably in these communities are also *Artemisia monostachya* Bunge ex Maxim. and the grasses *Festuca lenensis*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata*, sporadically *Festuca sibirica*. The species number is about 40 in a community and general projective vegetation cover about 50-60%.

On the slopes and hill tops with high content of rock debris, the low herb (10-15 cm high) petrophytic communities spread, dominated by *Arctogeron gramineum*, *Pulsatilla tenuiloba* (Turcz.) Juz., *Eremogone capillaris* (Poir.) Fenzl, often with abundant *Artemisia monostachya* and *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. (Fig. 1). Total species diversity in these communities also achieves 40 species. General projective cover is 40-50%.

On the flat stony-debris of hill tops, the communities of *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. with *Arctogeron gramineum* occupy small areas (5x10 m², 10x10 m²). Their general projective cover is less than in other types of steppe, only 35-40% and the species number is lower as well (30 species).

Shrub communities can be found in both, the Stanovik Range and the whole South-Eastern Baikal Region. It has to be noted, that mesophilous shrubs as *Betula fusca* Pall. ex Georgi and species of *Salix* may form a separate closed layer in larch forest, or closed

coenoses bordering on forests and spreading in river valleys or arising as secondary ones. We shall not consider these coenoses in this paper. Our subject are the shrub thickets composed of more xerophilous steppe species (Fig. 2).

3 Shrub thickets

Shrub thickets dominated by *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Spiraea pubescens* Turcz., *S. aquilegifolia* Pall., *Pentaphylloides parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Sojak. (all *Rosaceae*) and *Ulmus macrocarpa* Hance (*Ulmaceae*) are a peculiar feature of the plant cover in Dahuria. They are restricted to broad gullies, depressions on slopes, and also to rather stony parts of slopes with rock outcrops, i.e. to sites with the most favorable moisture conditions as compared with sites occupied by steppes. Shrub thickets are 60-120 cm high.

The 18 recorded coenoses include 74 species. About 20 species were found in 50 % of the relevés, but only 10 species are of high constancy, among those the shrub *Armeniaca sibirica*, semishrub *Artemisia gmelinii* Web. and bunchgrass *Stipa sibirica* present in all, the shrub *Ulmus macrocarpa* and sedge *Carex pediformis* absent in one, *Spiraea aquilegifolia* and *S. pubescens* in two and finally the small bunchgrass *Koeleria cristata*, dwarf semishrub *Artemisia frigida* Willd. and herb *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl. in three of the relevés.

The density of cover is highly variable from 40 to 90 % depending on presence of large stones and stony-outcrops. Some communities are distinctly dominated by shrubs (Fig. 3, 4), in other (named semi-thickets) shrubs and forbs have almost equal projective cover (Fig. 5). The abundance of shrubs varies in the same range as total vegetation cover, from 30 to 85 %.

In the shrub layer of these communities four species (*Armeniaca sibirica*, *Spiraea pubescens*, *S. aquilegifolia* and *Ulmus macrocarpa*) play an almost equal role in the vegetation. Sometimes a fifth shrub (*Pentaphylloides parvifolia*) occurs, however not in large quantities. Locally, coenoses with the dominance of two or three of the shrub species occur.

Usually the layer of semishrub wormwood *Artemisia gmelinii* of 40-50 cm high is distinct. Its cover is 10-20 % under closed shrub canopies and 5 % in more open communities. Sometimes the lower dwarf semishrub *A. frigida* (20-25 cm) joins *A. gmelinii*, but always with low abundance (not more than 5 %).



Fig.: 1 - 8

- Fig. 1: Forest-steppe belt. Steppes with *Arctogeron gramineum*.
- Fig. 2: Forest-steppe belt.
- Fig. 3: Shrub thickets (*Armeniaca sibirica*, *Ulmus macrocarpa*, *Spiraea aquilegifolia*) with herbs (*Filifolium sibiricum*, *Pulsatilla turczaninovii*) and semishrub *Artemisia gmelinii*.
- Fig. 4: Shrub thickets (*Armeniaca sibirica*, *Spiraea aquilegifolia*, *Ulmus macrocarpa*) with semishrub *Artemisia gmelinii*.
- Fig. 5: Shrub semi-thicket (*Armeniaca sibirica*, *Spiraea pubescens*, *S. aquilegifolia*, *Ulmus macrocarpa*) with semishrub *Artemisia gmelinii*, grasses (*Koeleria cristata*, *Poa botryoides*) and herbs (*Allium senescens*, *Pulsatilla turczaninovii*).
- Fig. 6: Shrub steppe: grass (*Koeleria cristata*, *Stipa sibirica*)-herbs (*Filifolium sibiricum*, *Potentilla tanacetifolia*, *Pulsatilla turczaninovii*) with *Armeniaca sibirica* and *Pentaphylloides parvifolia*.
- Fig. 7: Shrub steppe: grass (*Festuca lenense*, *Koeleria cristata*)-herbs (*Pulsatilla tenuiloba*, *Filifolium sibiricum*, *Ptilotrichum dahuricum*, *Lespedeza davurica*) with *Armeniaca sibirica*.
- Fig. 8: Shrub steppe: semishrub (*Artemisia gmelinii*)- grasses (*Stipa baicalensis*, *S sibirica*, *Agropyron cristatum*) with *Spiraea aquilegifolia*, *Armeniaca sibirica*.

We recorded more than 50 species in the herbaceous layer under the shrubs, but only with little abundance and small projective cover (up to 10 %). Of the 50 species we will name only five, which are found in more than 50 % of the relevés: *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., *Filifolium sibiricum*, *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. & Serg. and *Saussurea salicifolia* (L.) DC., and six with occurrence in 30-40% of the relevés: *Clematis hexapetala* Pall., *Lespedeza davurica*, *L. juncea* (L. fil.) Pers., *Polygonatum sibiricum* Delaroché, *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. and *Allium senescens* L.

Grasses are not numerous as to both abundance (their projective cover is at most 5-10 %) and species diversity. *Stipa sibirica* participates in all relevés; highly constant are also *Koeleria cristata*, *Cleistogenes kitagawae*, *Agropyron cristatum*, and, less often, *Poa botryoides*. Also the Cyperaceae *Carex pediformis* is constantly present in small abundances.

4 Shrub steppes

For the first time the term “shrub steppe” was used by S. I. KORZHINSKY (1888) in relation to shrub thickets in stony sites. Later the concepts “shrub steppe” and “shrub thickets” were separated from each other. Shrub steppes are characterized by the presence of shrubs more or less evenly scattered over the steppe stand (KUMINOVA 1938, LAVRENKO 1954, 1956, KARAMYSHEVA 1961, SAFRONOVA 1963, 1967). They are restricted to soils of light texture (scree, stony, sand, sandy-loam, light clay).

In the study area the shrub steppes are rarer than shrub thickets. They are found mainly on concave, higher parts of gentle slopes, exposed to the south, south-east or south-west and with stony-scrub primitive soils. Physiognomically shrub steppes are inconspicuous in the landscape on account of smaller height of shrubs (60-80 cm on average) and small number of shoots.

Within the shrub steppes the grass-herb type predominates (Fig. 6, 7), while the herb-grass and grass-herb-wormwood types (Fig. 8) are not often found. The general projective cover of shrub steppes is 50-60%, sometimes up to 70%.

78 species of vascular plants were registered in 12 relevés of shrub steppes. All five shrub species, forming shrub thickets, take part also in the cover of shrub steppes. Their projective cover is up to 5-15 %. The shrub *Armeniaca sibirica* is most important and participates almost in all communities of shrub steppes that we met in the region. It may be a single component of the shrub layer or grow together with *Pentaphylloides parvifolia*, or *Spiraea aquilegifolia* and *S. pubescens*, and very rarely with *Ulmus macrocarpa*

Herbs cover 30-40 % of the surface. They are represented by 53 species. Only one species, *Filifilium sibiricum*, participates in all communities as an edificatory species. Its projective cover is 10-20 % on average. This species plays a significant role in the plant cover of steppes in Siberia and Mongolia. Almost in all coenoses *Allium tenuissimum* L. and *Ptilotrichum dahuricum* Peschkova are present with usually small projective cover but sometimes forming aspect. Eight further species have high degrees of constancy occurring in 75-80 % of the relevés (*Potentilla tanacetifolia*, *Rhaponticum uniflorum*, *Saussurea salicifolia*, *Haplophyllum dauricum* (L.) G. Don fil., *Scutellaria baicalensis*, *Lespedeza davurica*, *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Potentilla leucophylla* Pall.). Their cover is rather low, mostly not more than 5 %, sometimes for *Potentilla tanacetifolia* and *Scutellaria baicalensis* up to 10%. *Bupleurum scorzoniferifolium*, *Polygala tenuifolia* Willd., *Polygonum angustifolium* Pall., *Stellera chamaejasme*, *Pulsatilla tenuiloba*, *P. turczaninovii* participate in 50 % of relevés, the last two often being dominants. The remaining 37 species are rare.

In the shrub steppes of the southern part of Stanovik Range, the bunchgrasses are pronouncedly distinguished. They cover from 10-20 % to 40-50 % of the relevé surfaces. In all coenoses, the most notable role belongs to *Koeleria cristata*, usually together with *Stipa sibirica*, rarely with *Festuca lenensis*. Sometimes *Stipa baicalensis* is dominant. Characteristic but little abundant are grasses as *Cleistogenes kitagawae* and *Poa botryoides*. Very rare are *Cleistogenes squarrosa* and *Festuca sibirica*, which are widely distributed southward, in Mongolia.

In shrub steppes always one or another species of wormwood can be found. Rather often *Artemisia monostachya* plays a notable role, especially in the South-East Baikal Region. *Artemisia gmelinii* is common in shrub growths, as it was said earlier, but it is a rare component of steppes coenoses. *Artemisia frigida* is rather characteristic of Mongolian steppes. In Dahuria its occurring is connected with overgrazing. Two further wormwoods *Artemisia commutata* Bess. and *Artemisia macilenta* (Maxim.) Krasch. have single occurrences in the shrub steppe.

5 Conclusion

The comparison of species composition of shrub thickets and shrub steppes shows that their differences are not so large (Tab. 1). Only 5 species are present exclusively in shrub communities (*Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *P. sibiricum*, *Thalictrum appendiculatum* C. A. Mey., *Vicia popovii* Nikiforova) and 6 only in shrub steppes (*Astragalus tenuis* Turcz., *Oxytropis mixotrichae* Bunge, *Phlojodicarpus sibiricus*, *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz., *P. tenuiloba*, *Sanguisorba officinalis* L.). Four more species (*Allium anisopodium* Ledeb., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Echinops latifolius* Tausch, *Potentilla semiglabra* Juz.) occur not in our relevés, but they can also grow in shrub steppes. Seven species in relevés of shrub steppes (*Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. Ex Serg., *Androsace incana* Lam., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd, *Potentilla verticillaris* Steph.) can take part in shrub thickets in other places.

Tab. 1: Number of species separated by functional types in shrub thickets and shrub steppe.

	shrubs	semi shrubs	dwarf semi shrubs	herbs	grasses	other graminoids	all species
only in shrub thicket				9			9
only in shrub steppe				13			13
in both	5	1	2	45	10	2	65

Thus, our studies with the actual data added support the idea that the components of the Dahurian forest-steppe are closely related with each other and thus form a peculiar natural complex (DULEPOVA 1993).

Acknowledgement. I am grateful to Prof. Fred Daniëls for his permanent interest in my investigations and for the invitation to come to Münster and take part in the symposium in honor of his retirement.

6 References

- DULEPOVA, B. I. (1993): Steppes of the mountain forest-steppe of Dahuria and their dynamics. – Chita.
- GALANIN, A. V., A. V. BELIKOVICH, I. N. SAFRONOVA, E. N. ROENKO, E. O. GOLOVINA & A. A. KOROBKOV (2007): Flora and vegetation of the protected area “Mountain steppe”. – In:

- MALKOV, E. E. (ed.): Vegetation and fauna of transboundary protected territory. – Proceedings of the nature reserve Sochondinsky. **2**: 34-78. – Poisk, Chita.
- KARAMYSHEVA, Z. V. (1961): On the shrub steppes in the Central Kazakhstan hills (in the subzones of dry and desert steppes). – Materials to flora and vegetation of Kazakhstan. – Proceedings of the Inst. of Botany of AS KazSSR. **11**: 27-48. – Alma-Ata.
- KORZHINSKY, S. I. (1988): The northern boundary of chernozem-steppe region of the eastern part of European Russia in botanical-geographic and soil context. 1. – State University, Kazan.
- KUMINOVA, A. V. (1938): Steppes of Transbaikal region and their place in the botanical-geographic subdivision of Dahuria. – Proceedings of the Biol. Institute of the Tomsk. State University. **5**: 87-131. – Tomsk.
- LAVRENKO, E. M. (1954): Steppes of the Eurasian steppe Region, their geography, dynamic and history. – In: Problems of Botany 1: 157-178. – Russian Academy of Sciences - Moscow-Leningrad.
- LAVRENKO, E. M. (1956): Steppes and agricultural land on their places. – In: LAVRENKO, E. M. & V. B. Sochava (eds.): Vegetation cover of the USSR. Explanatory text for Geobotanical map of the USSR. S. 1 : 4 000 000. 2: 595-730. – Russian Academy of Sciences, Moscow-Leningrad.
- LAVRENKO, E. M. (1970): Provincial subdivision of the Central Asian subregion of the Eurasian Steppe Region. – Bot. J. **55** (12): 1734-1747.
- LAVRENKO, E. M., Z. V. KARAMYSHEVA & R. I. NIKULINA (1991): Steppes of Eurasia. – Leningrad.
- MUKHINA, L. I., V. S. PREOBRAZHENSKIY & G. I. TOMILOV (1965): Natural subdivision. – In: Prebaikal and Transbaikal: 323-377. – Nauka, Moscow.
- NOGINA, N. A. (1964): Soils of Transbaikal region. – Nauka, Moscow.
- OGUREEVA, G. N. (ed.) (1999): Vegetation zones and types of altitudinal belts of Russia and neighbouring countries. Map for higher schools. S. 1 : 8 000 000. – Moscow.
- PESHKOVA, G. A. (1972): Steppe flora of the Baikal Siberia. – Nauka, Moscow.
- PESHKOVA, G. A. (1976): On the problem of the botanical-geographic boundaries of Dahuria. – Trans. of SD of the AS USSR, series biol. sciences. **1**: 39-46. – Novosibirsk.
- SAFRONOVA, I. N. (1963): Shrub steppes and shrub thickets in the dry and desert steppes subzones of Central Kazakhstan. – Botanicheskii Zhurnal (St. Petersburg.) **48** (10): 1527-1533.
- SAFRONOVA, I. N. (1967): On geography and phytocoenology of steppe shrubs in Central Kazakhstan Hills. – Botanicheskii Zhurnal (St. Petersburg.) **52** (6): 844-851.
- SAFRONOVA, I. N., T. K. YURKOVSKAYA, I. M. MIKLYAEVA, G. N. OGUREEVA & T. V. KOTOVA (1999): Vegetation zones and types of altitudinal belts of Russia and neighbouring countries. Explanatory text and legend for map s. 1 : 8 000 000. – Moscow State University, Moscow.

Address of the author

Dr. Irina Safronova
 Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
 Prof. Popov Str. 2.
 St. Petersburg 197376, Russia
 irinasaf@IS1189.spb.edu

Response of arctic terrestrial ecosystems to recent climate change: biophysical and habitat changes in northern Alaska

Udo Schickhoff, Hamburg

Abstract. Average arctic temperatures increased at almost twice the global average rate in the past 100 years, and Alaska and northern Asia, together with the Antarctic Peninsula, have been the most rapidly warming regions of the globe over the past several decades. The observed warming in the Arctic in the latter half of the 20th century appears to be without precedent since the early Holocene. Global warming is currently impacting Alaskan arctic terrestrial ecosystems in multifarious ways. This paper reviews the impacts of climate change on physical systems and illustrates the response of terrestrial ecosystems to climate and related environmental changes, focussing on changes in vegetation.

Climate warming causes cascading effects on arctic physical systems including permafrost warming and thawing, extensive thermokarsting, increasing active layer depths, warming and drying topsoils, altered carbon release, increasing river discharge, melting of glaciers and ice sheets, reductions in sea ice extent, rising sea level, increasing coastal erosion, earlier snowmelt and diminishing snow-covered areas. Some of the affected physical processes imply important feedbacks to the climate system. Climate change has substantially affected arctic terrestrial ecosystems, both directly and indirectly via physical feedbacks. The response of ecosystems includes significant vegetation changes. In northern Alaska, a considerable increase in the abundance and extent of shrubs in tundra areas has been detected over the past decades. Warming experiments confirm the increasing dominance of deciduous shrubs in the Alaskan tundra under experimental and observed climate warming. The increase of shrub biomass is associated with a widespread advance of trees into tundra ecosystems, reflecting more favourable growth conditions for woody species. Changes in land, ice and snow cover are likely to act as a positive feedback to radiative forcing and enhance atmospheric warming. At the plant community scale, changing site conditions under climate warming greatly affect species compositions. Altered floristic compositions will have implications for nutrient availability, element accumulations, carbon cycling, trace-gas exchange, and other ecosystem processes and thus change ecosystem structure and function.

1 Introduction: climate change in northern Alaska and other arctic regions

Northern Alaska and other arctic regions provide increasing evidence of ongoing impacts of climate change on species, communities and ecosystems (HINZMAN et al. 2005), corroborated by observations based on local knowledge of long-time residents in the Arctic (KRUPNIK & JOLLY 2002). The climate has warmed substantially since the end of the Little Ice Age to present, only interrupted by a cooling trend in many regions between 1940 and about the mid-1960s, but even then large areas (e.g., southern Canada, southern Eurasia) experienced significant increases in temperature (MCBEAN et al 2005). From 1850 to 1950, the Arctic warmed to the highest temperatures in 400 years

(OVERPECK et al. 1997). Air temperature appears to have increased throughout the Arctic during most of the 20th century. Average arctic temperatures increased at almost twice the global average rate in the past 100 years, and the Arctic (together with the Antarctic) experienced the greatest regional warming on earth in recent decades (TRENBERTH et al. 2007, ANISIMOV et al. 2007). Average annual temperatures have risen by about 2-3 °C since the 1950s and in winter up to 4 °C (MCBEAN et al. 2005). The most recent warming (exceeding 1 °C/decade since 1980) is strongest over the interior portions of northwestern North America and northern Asia. It is strongest in winter and spring, and smallest in autumn. The instrumental record of land-surface air temperature is qualitatively consistent with other climate records in the Arctic such as temperatures in the marine Arctic (SERREZE et al. 2000; POLYAKOV et al. 2003) or surface temperatures derived from satellite thermal infrared measurements (COMISO 2003).

In Alaska, observed data indicate that over the last 50 years mean annual surface temperatures have increased by 3-5 °C with some of the largest increases occurring along the Alaskan North Slope (Alaska Climate Impact Assessment Commission 2008). Summer warming in arctic Alaska has accelerated from about 0.15 to 0.17 °C per decade (1961-1990 and 1966-1995) to about 0.3 to 0.4 °C per decade (1961-2004; Fig. 1) (SERREZE et al. 2000; CHAPIN et al. 2005a). Alaska and northern Asia, together with the Antarctic Peninsula, have been the most rapidly warming regions of the globe over the past several decades (TURNER et al. 2007). The observed warming in the Arctic in the latter half of the 20th century appears to be without precedent since the early Holocene (MANN & JONES 2003).

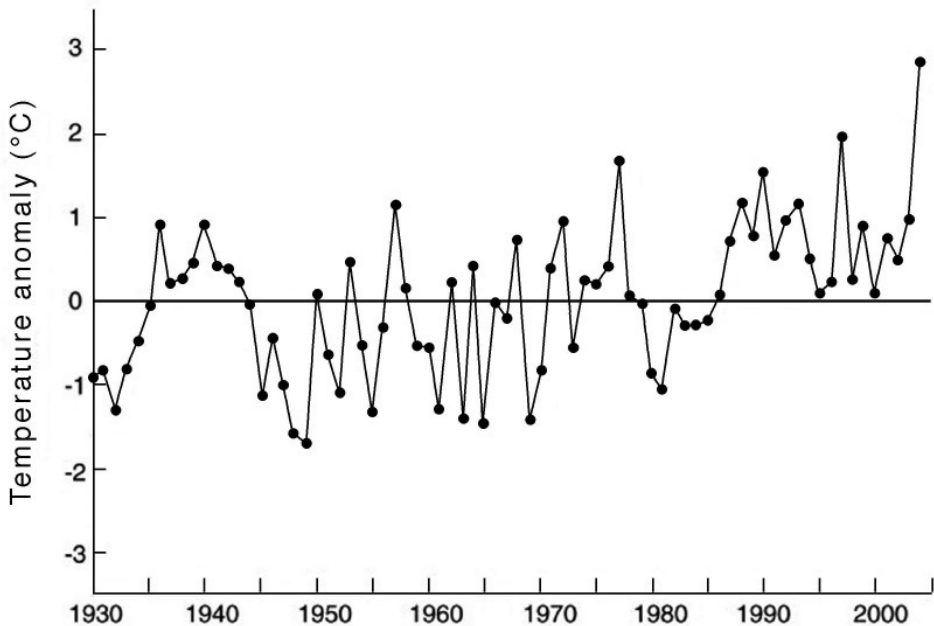


Fig. 1: Air temperature anomaly (deviation from the long-term mean) in Alaska, 1930-2004 (after CHAPIN et al. 2005a)

At the same time, precipitation in the Arctic shows signs of an increase over the past century. However, the trends are small, highly variable in space, and highly uncertain because of deficiencies in the precipitation measurement network. In the past 40 years, precipitation increased by about 2 % per decade (MCBEAN et al. 2005). Increases in precipitation primarily occur during the autumn and winter season (SERREZE et al. 2003) with an additional fraction of liquid precipitation at the cost of the fraction falling as snow (cf. FØRLAND & HANSEN-BAUER 2003). There have been significant positive trends in annual precipitation (up to 20 % increase) over Alaska and in Canada north of 55° N (KARL et al. 1993; MEKIS & HOGG 1999). Average Alaskan precipitation has increased in all seasons. SERREZE & FRANCIS (2006) concluded that a substantial portion of the recent climate change is circulation-driven, and that the Arctic is in the early stages of a manifestation of a human-induced greenhouse signature.

Globally, 2005 was the warmest year on record with a sustained period of warming in the Arctic during 2000-2005. 1998 and 2002-2004 are the next warmest years in the series since 1850 (TRENBERTH et al. 2007). Global warming is currently impacting Alaska and will continue to impact in a number of ways. This paper first reviews the impacts of climate change on physical systems including change in soil moisture, permafrost melt, greenhouse gas exchange between polar landscapes and the atmosphere, sea ice and glacier retreat, increasing discharge of arctic rivers, rising sea level, coastal erosion, and increased storm severity. It also outlines related effects such as infrastructure damage and relocation of villages. Subsequently, it illustrates the response of terrestrial ecosystems to climate and related environmental changes, focussing on vegetation dynamics. Apart from an increase in greenness and biological productivity, considerable changes in species' ranges and abundances and also in the position of treelines in northern Alaska have been observed. Knowing how the structure and function of arctic terrestrial ecosystems are responding to recent climate change is of fundamental importance for the understanding of the future state of the Earth system (HINZMAN et al. 2005). Understanding the system response is also vital in terms of adaptation planning.

Since polar regions act as an important cooling system for the globe by reflecting incoming radiation from ice, snow, and clouds and by transferring the heat transported poleward by the atmosphere and oceans back to space, they play a key role in the global climate system. Climate-driven changes in the terrestrial cryosphere and hydrology such as degrading permafrost and decreasing surface albedo will have cascading effects on key regional bio-physical systems, and cause global climatic feedbacks. At the same time, these changes are affecting socio-economic systems in the north. Arctic human communities are already adapting to climate change, but both external and internal stressors might exceed their adaptive capabilities. Polar regions are thus singled out as areas of special concern: they are extremely vulnerable to current and projected climate change, and have the greatest potential to affect global climate and thus human populations and biodiversity (ANISIMOV et al. 2007).

2 Impacts of climate change on physical systems

Enhanced rates of temperature increase have inevitable consequences for cryospheric processes. Unequivocally, the physical processes of climate-permafrost interactions are affected, and observations of permafrost change are increasing. Precise measurements in boreholes indicate a general increase in arctic permafrost temperatures during the last 50 years (ROMANOVSKY et al. 2002). On the North Slope of Alaska, permafrost temperatures in boreholes rose by 2-4 °C during the last 50-100 years (LACHENBRUCH & MARSHALL 1986), and showed a recently accelerating warming. Borehole temperature data from the Alaskan Arctic Coastal Plain and Alaskan Arctic Foothills indicate permafrost warming by about 3 °C since the late 1980s (CLOW & URBAN 2002). Long-term monitoring of deep wells in a N-S transect across the North Slope from Prudhoe Bay to the Brooks Range (Fig. 2) likewise reveals a clear warming trend over the last 25 years (HINZMAN et al. 2005). Measurements on Barter Island and in the Arctic National Wildlife Refuge (ANWR) confirm the warming trend documented for the central and western Alaskan Arctic. Near Kaktovik (Barter Island) and in the northern ANWR, permafrost warmed 1.5 to 3 °C from 1985 to 2004 (OSTERKAMP & JORGENSEN 2006). Concomitantly, discontinuous permafrost further south is warming and thawing. The magnitude of warming at the discontinuous permafrost surface amounts to 0.5 to 1.5 °C (OSTERKAMP & ROMANOVSKY 1999).

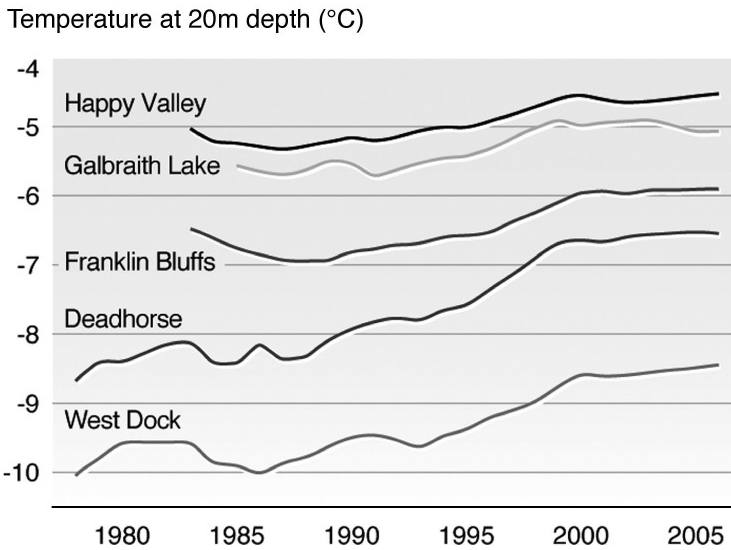


Fig. 2: Temperatures measured at 20 m depth in permafrost boreholes on the North Slope of Alaska display broad-scale warming over recent decades (after <http://maps.grida.no/go/graphic/trends>, updated from OSTERKAMP 2003)

Thawing of ice-rich permafrost results in a marked subsidence of the surface, leading to the development of extensive areas of thermokarst terrain and to dramatic changes in the ecosystem. Thermokarst can occur with warming even in very cold climates such as the North Slope of Alaska, because massive ice is very close to the ground surface.

Extensive thermokarsting and creation of new water-filled surface depressions was recently observed on the coastal plain in northern Alaska (JORGENSEN et al. 2003). However, in regions over thin permafrost, where a talik penetrates the permafrost and connects with subpermafrost groundwater, surface ponds may also shrink and surface soils may become drier as the permafrost degrades (cf. HINZMAN et al. 2005). In interior Alaska, boreal forests on badly drained sites underlain by ice-rich permafrost are currently replaced by wet sedge meadows, bogs, and thermokarst ponds and lakes (JORGENSEN et al. 2001). Thaw subsidence can reach several meters. HINZMAN et al. (2005) point out that much of the discontinuous permafrost in Alaska is both warm and ice-rich, making it highly susceptible to thermal degradation.

The detrimental impact thawing permafrost has on the infrastructure built upon it will greatly affect socio-economic systems. As frozen ground thaws, many existing buildings, roads, pipelines, airports, and industrial facilities are likely to be destabilized, requiring substantial rebuilding, maintenance, and investment. Transportation and industry on land will increasingly be disrupted by the shortening of the periods during which ice roads and tundra are frozen sufficiently to permit travel (INSTANES et al. 2005).

In view of future climate change, a key concern of permafrost thawing is the feedback to the global climate system through potential emission of greenhouse gases. Changes in temperature and thickness of the active layer (seasonally thawed layer overlying permafrost) and associated soil moisture dynamics are critical in this respect since most ecological, hydrological, biogeochemical, and pedogenic processes take place within the active layer. Conclusive evidence of increases in active layer thickness is lacking so far, at least for northern Alaska. However, a marked delay in active layer freezing resulting from relatively milder winters in recent years is currently observed (HINZMAN et al. 2005). The permafrost base has been thawing at a rate ranging up to 0.04 m per year in Alaska since 1992 (LEMKE et al. 2007). It is projected that the depth of seasonal thawing may increase on average by 15-25 % by the middle of the century and by 50 % in the northernmost locations (ANISIMOV & BELOLUTSKAIA 2004; WALSH et al. 2005).

Warming and permafrost thawing potentially alters the carbon balance substantially. The trajectories of soil carbon flux are largely influenced by soil moisture dynamics, in particular by the water table position. HINZMAN et al. (2005) provided evidence that the surface water balance (precipitation minus potential evapotranspiration) significantly declined for both the Alaskan coastal plain (on average 2.0 mm/yr) and interior regions (on average 5.5 mm/yr) between 1960 and 2001. A long-term drying trend in northern Alaska corresponds to observations by local residents. Lowering the water table can markedly increase the CO₂ emission rates from soil. Increased emissions of carbon will likely lead to positive climate forcing (SITCH et al. 2007). Arctic areas that have warmed and dried are generally a carbon source. After having accumulated carbon during most of the Holocene, Alaska became a net carbon source when regional warming began in the 1970s (OECHEL et al. 1994). As plant- and ecosystem-scale feedbacks increased carbon uptake by plants, the strength of this source declined (OECHEL et al. 2000). Currently there is a trend toward carbon release in the short term, whereas long-term trends depend on the balance between increased primary production and uncertain trends in respiration (CHAPIN et al. 2005b). Climate warming also enhances methane release from arctic

wetlands since methane efflux responds positively to soil moisture and summer soil temperatures. Thawing of permafrost in peatlands and frozen organic matter accelerates biochemical decomposition. Increasing areas of wetlands and thaw lakes as a result of warming and thawing of permafrost further increases methane efflux, creating another positive feedback to climate change (CHRISTENSEN et al. 2004).

The impacts of permafrost degradation include drainage patterns, surface wetness and hydrological processes in general which are primarily controlled by the presence or absence of permafrost, but also by the thickness of the active layer and the total thickness of the underlying permafrost. Hydrological processes impacted by degrading permafrost in northern Alaska include gradual or catastrophic drainage of lakes, increased winter stream flows, decreased summer peak flows, changes in stream water chemistry, and fluvial geomorphological processes (HINZMAN et al. 2005). Arctic rivers have increased their discharge to the Arctic Ocean over the past decades, primarily due to increases in winter discharge (PETERSON et al. 2002). SHIKLOMANOV et al. (2000) calculated time series of river discharge from individual drainage areas between 1921 and 1999 based on hydrometeorological observations and found positive trends for the Asian and northern American regions (linear trend of $0.7 \text{ km}^3/\text{yr}$ each). Stream monitoring stations in central and northern Alaska show statistically significant trends. Rivers on the North Slope display increasing trends in runoff over the period of record (20-30 years), even when their basins are non-glacierized (HINZMAN et al. 2005). Increasing runoff is a common feature of basins with a substantial glacial component, presumably due to increases in glacier melt. On many rivers the spring discharge pulse is now occurring earlier. Earlier break-up and later freeze-up have combined to lengthen the ice-free season of rivers and lakes by up to three weeks since the early 1900s (WALSH et al. 2005).

The Arctic Ocean is extremely sensitive to changes in discharge because it receives more discharge per unit ocean volume than any other ocean. Continued increase of low-density fresh water input into the Arctic Ocean and finally into the North Atlantic could disrupt the thermohaline circulation and may trigger major climatic shifts in Europe and the North Atlantic Region (cf. CURRY & MAURITZEN 2005; BINDOFF et al. 2007). The total annual river inflow to the Arctic Ocean is expected to increase by approximately 10 to 30 % by the late 21st century (WALSH et al. 2005).

An additional source of future freshwater input will be from melting of circumpolar glaciers, ice caps and ice sheets. Negative mass balances and glacier retreat have been observed throughout Alaska. ARENDT et al. (2002) analysed 67 glaciers in northern, southern and southeastern Alaska and neighbouring Canada and observed increased and accelerating melting. Nearly all of the glaciers displayed increased thinning compared to earlier measurements collected between 1950 and 1995. CALKIN et al. (1998) ascertained a 30 % reduction in length of the Grand Union glacier (Seward Peninsula) between 1950 and 1990. Considerable reductions in glacier volume and length have also been detected for glaciers in the Brooks Range (NOLAN et al. 2005). Extrapolating the average thinning rate (1.8 m/yr) of 28 glaciers between the mid-1990s and 2000-2001 to all glaciers in Alaska results in a volume change equivalent to a sea-level rise of $0.27 \pm 0.1 \text{ mm/yr}$ (WALSH et al. 2005). The rapid wastage of Alaskan glaciers represents about half the estimated loss of mass by glaciers worldwide (MEIER & DYURGEROV 2002), and the

largest glacial contribution to sea-level rise yet deduced from measurements (ARENDRT et al. 2002). It is generally agreed that the retreat of glaciers will continue across arctic glaciers with a consequent impact on global sea level.

Impacts of climate warming on cryospheric processes include an apparent reduction in coverage and thickness of sea ice in the Arctic. Sea ice is another highly important variable in an assessment of arctic change since potential effects of changing sea ice cover on climate, ecosystems, and infrastructure are large. Satellite data show a continuation of the 2.7 ± 0.6 % per decade decline in annual mean arctic sea ice extent since 1978 (LEMKE et al. 2007). The rate of decrease is accelerating in recent years, corresponding to a decrease in perennial sea ice of about 9 % per decade (COMISO 2002; CAVALIERI et al. 2003). The extent of Arctic sea ice reached an all time low in September 2007, shattering the previous record in 2005 by 23 %. It was also 39 % below the long-term average from 1979 to 2000 (Alaska Climate Impact Assessment Commission 2008). The impacts of decreasing extent and thickness of sea ice on surface energy and moisture budgets are substantial and are affecting climate at least locally and regionally. A loss of sea ice means an increase in open water and thus greater absorption of solar energy, leading to increased warming in the ocean and accelerating ice loss (albedo-temperature feedback). Greater expanses of open water enhance atmospheric humidity and cloudiness, resulting in an increase in precipitation, and could also strengthen low-pressure systems as they move across the arctic seas (WALSH et al. 2005). Wave generation is affected as well since the wind stress acting directly on the ocean is increasing. Reductions in sea ice extent, a rising sea level and more intense wave generation will increase coastal erosion that currently threatens many coastal villages (CHAPIN et al. 2005b), especially during high wind events. Some villages have already begun relocation plans. Vulnerability to storms is likely to increase in low-lying coastal areas as the ice-free season lengthens. Average wind speeds at the northern Alaskan coast, particularly in winter, the intensity of summer cyclones as well as coastal erosion rates have increased in recent decades (HINZMAN et al. 2005).

Changes in snow cover have generally substantial hydrological implications and influence many other physical and biological processes. The snow-covered area has diminished by nearly 10 % since the early 1970s over both North America and Eurasia so that the total extent of northern hemisphere snow during spring and summer was lower in the 1990s than at any time in the past 100 years (WALSH et al. 2005). The disappearance of snow cover at Barrow, northern Alaskan coast, presents a consistent trend of earlier snowmelt (Fig. 3).

Regression analysis indicates that the snowmelt date has advanced by about 10 days since 1941 (HINZMAN et al. 2005). Earlier melt is consistent with lower total snow accumulation in winter and rising March and April temperatures in recent decades. A decrease in snow cover will considerably reduce the surface albedo, leading to enhanced absorption of solar radiation and warming of the ground – an important positive feedback to climate warming. Rapid warming of frozen soils in spring and later snow accumulation in autumn also results in a longer period of soil microbial activity. Accordingly, carbon emissions increase and may not be fully offset by photosynthetic uptake of plants.

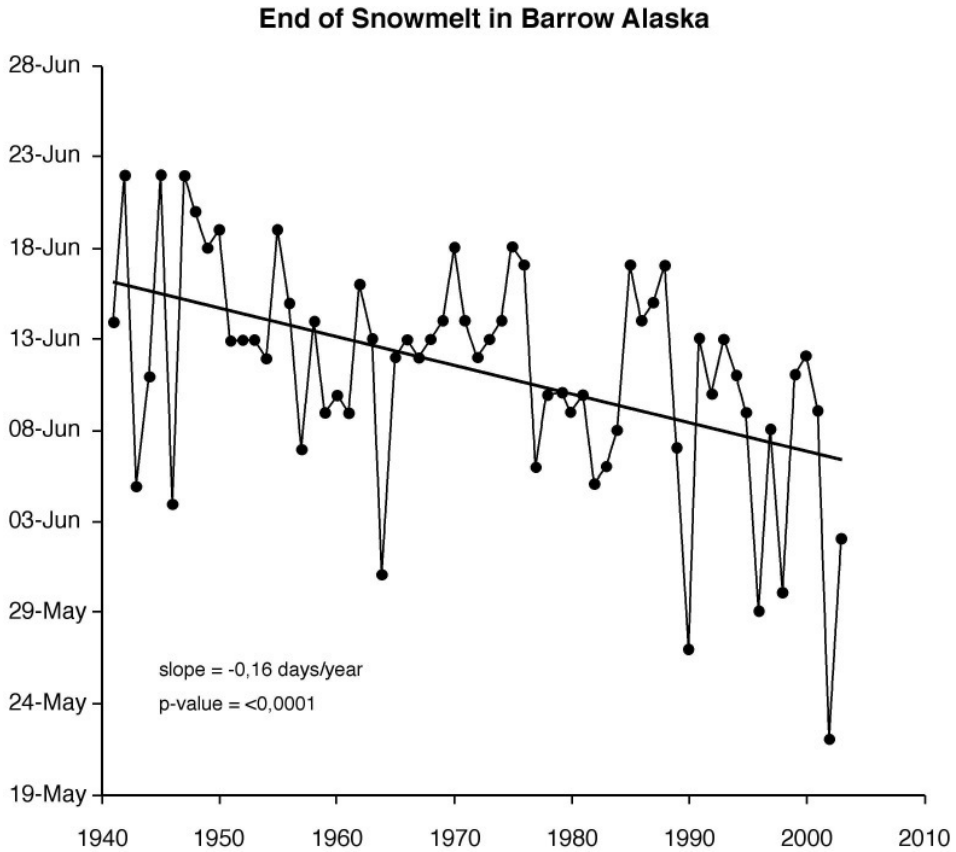


Fig. 3: End of snowmelt in Barrow, Alaska, 1941-2004. The time series was compiled from direct snow depth measurements, proxies estimated from radiometric (albedo) and air temperature measurements (after HINZMAN et al. 2005, updated from STONE et al. 2002)

3 Response of terrestrial ecosystems to climate change

Polar regions are often considered to show particular sensitivity and rapid, visible ecosystem responses to ongoing climate warming and related environmental changes. Current arctic species have characteristics that have enabled them to pass various environmental filters associated with the arctic environment such as freezing tolerance (WALKER, M.D. 1995). However, many of the adaptations of arctic species to their current environments, such as slow and low growth, are likely to limit their responses to climate warming and other environmental changes. Thus, arctic species will probably change their distributions rather than evolve significantly in response to warming (CALLAGHAN et al. 2005). Evidence from the past indicates that geographic ranges of terrestrial species in general are well correlated with bioclimatic variables and that arctic

species are extremely vulnerable to climate alterations. It has been predicted that 21st century climate change will dominate the major factors affecting biodiversity in the Arctic (SALA & CHAPIN 2000).

Actually, the substantial changes in many of the drivers that shape polar physical and biological processes are having profound effects on ecosystems, being reflected inter alia in significant vegetation changes. Changes in relative abundances of arctic plant species have been increasingly documented in recent years. In northern Alaska, a considerable increase in the abundance and extent of shrubs in tundra areas has been detected with comparisons between historical and contemporary photographic imagery. Using 202 pairs of old (taken between 1945 and 1953) and new oblique aerial photographs, TAPE et al. (2006) found that alder (*Alnus crispa*), willow (*Salix alaxensis*, *S. pulchra*, *S. glauca*), and birch (*Betula nana*, *B. glandulosa*) have been increasing in size and abundance on the North Slope of Alaska, colonizing areas where previously there were no large shrubs. 87 % of the pairs of photographs analysed showed a detectable increase in shrubs reflected in expanding shrub patch boundaries, in-filling of shrub patches, and growth of individual shrubs. The results confirm previous repeat photography studies (STURM et al. 2001a) as well as indigenous observations across much of the North American Arctic (KRUPNIK & JOLLY 2002). Moreover, TAPE et al. (2006) present plot and remote sensing evidence for shrub expansion also in Canada, Scandinavia, and parts of Russia.

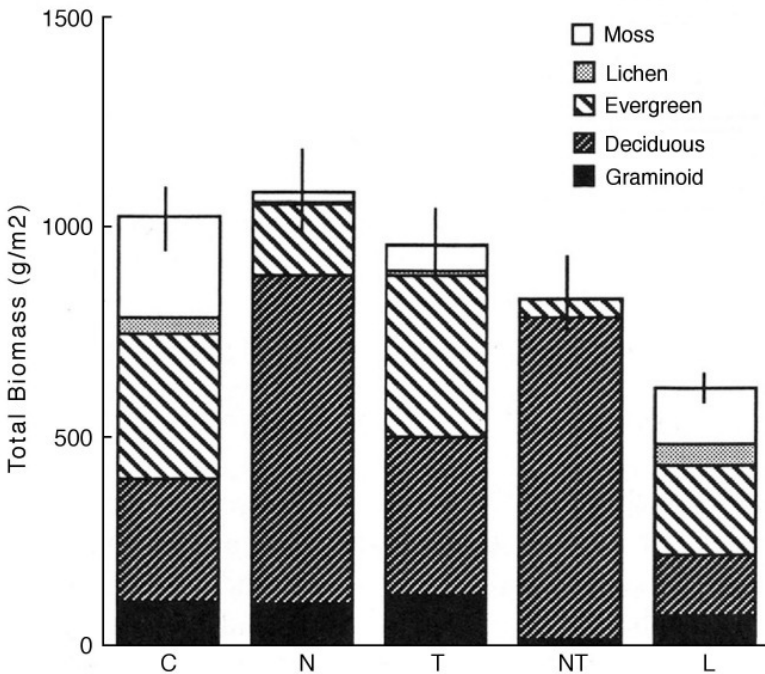


Fig. 4: Total biomass (excluding roots) of plant functional groups in arctic tussock tundra after 9 years of different environmental manipulations: control (C), nutrient addition (N), greenhouse that raised summer air temperature by 3 °C (T), fertilized greenhouse (NT), and shading to reduce light by 50 % (L) (after CHAPIN et al. 1997)

The observed increase in shrub cover in the Alaskan tundra is consistent with anticipated increases in shrub cover due to a warmer climate (STURM et al. 2001b), remote sensing analyses (HOPE et al. 2003; STOW et al. 2004), results of manipulation experiments (CHAPIN et al. 1995, 1997; BRET-HARTE et al. 2001; HOLLISTER 2003; VAN WIJK et al. 2004; WALKER, M.D. et al. 2006), and dynamic vegetation modelling (EPSTEIN et al. 2000, 2004). CHAPIN et al. (1995) manipulated light, temperature, and nutrients in moist tussock tundra in northern Alaska to determine how changes in these parameters might affect community and ecosystem processes (Fig. 4). After 9 years, a strong dominance of deciduous shrubs (mainly *Betula nana*) was associated with a loss of 30-50 % of the species in the nutrient and nutrient-temperature treatments (cf. NT treatment in Fig. 4). Nutrient addition increased biomass and production of deciduous shrubs, but reduced growth of evergreen shrubs and nonvascular plants. Elevated temperature enhanced shrub production too, but reduced production of nonvascular plants. From these results the authors predicted that increased nutrient availability caused indirectly by climate warming should increase the abundance of deciduous shrubs – a shift in dominance which is actually being observed. The large decline in other functional groups points to the sensitivity of tundra ecosystems to climate warming and to potentially profound ecosystem consequences. A recent metaanalysis on plant community measurements from standardized warming experiments (WALKER, M.D. et al. 2006), conducted at 11 locations across the tundra biome and started in the early 1990s, confirms the increasing dominance of deciduous shrubs under experimental and observed climate warming. Warming increased height and cover of deciduous shrubs and graminoids, decreased cover of mosses and lichens, and decreased species richness, diversity and evenness. It is predicted that warming will cause a decline in biodiversity across a wide variety of tundra, at least in the short term. The results of this metaanalysis provide rigorous experimental evidence that recently observed increases in shrub cover are in response to climate warming. A future increase in shrub biomass at the expense of other plant functional types is also suggested by simulations of climate warming using a dynamic tundra vegetation model (EPSTEIN et al. 2000). After 200 simulation years, climate warming associated with increased nitrogen mineralization and growing season length resulted in the formation of novel, stable plant communities with deciduous shrubs as the dominant plant functional type. Using the same model, but focussing on decadal time scales, EPSTEIN et al. (2004) found that the likely changes in tundra plant community composition with warming will be an increase in shrubs and a decline in mosses and lichens. Decreasing lichen biomass and increasing vascular plant biomass following warming was also reported from several other warming experiments (CORNELISSEN et al. 2001). The decline in nonvascular plants (see also HOLLISTER 2003; VAN WIJK et al. 2004) will have profound ecosystem consequences since mosses and lichens are a large component of arctic plant diversity and controllers of ecosystem processes. Mosses insulate the soil and thus strongly influence the soil thermal regime. Lichens are critical to the over-winter nutrition of caribou.

Recent warming in northern Alaska has not only been accompanied by the increase of shrub biomass, but also by a widespread advance of trees into tundra ecosystems. The latitudinal treeline has advanced by 10 km or more, converting about 2 % of tundra to forest in the past 50 years (LLOYD et al. 2003). The density of white spruce (*Picea glauca*) has increased at arctic treelines in NW-Alaska (SUAREZ et al. 1999), range expansions have been also observed in the Brooks Range (COOPER 1986), the White

Mountains and the Alaska Range (LLOYD & FASTIE 2003). The fact that forest age becomes progressively younger when crossing from forest into tundra is a direct evidence for treeline advance. The widespread nature of treeline advance in Alaska strongly suggests that this represents a directional response to regional climate change (HINZMAN et al. 2005). Growth patterns of individual spruce trees at treeline, however, are varied and complex and rarely a linear response to higher temperatures. At certain treeline sites, increased warmth may also induce drought stress and decreased forest productivity (cf. BARBER et al. 2000; LLOYD & FASTIE 2002).

Expansion of shrub tundra and advancing treelines reflect more favourable growth conditions under current warming and the associated lengthening of the growing season. Warming seems to be generally favourable to the growth, development, and reproduction of most arctic plant species, particularly those with high phenotypic plasticity, although other limiting factors such as nutrients and soil moisture may modify plant responses to warming (CALLAGHAN et al. 2005). Analyses of the northern hemisphere NDVI (normalized difference vegetation index; index of vegetation greenness) over the last two decades correspond to expanding growing seasons, increasing primary productivity and aboveground biomass (MYNENI et al. 1997). The increased greenness was associated with an increase in growing-season length of between 3.8 and 4.3 days for the circumpolar area, mainly due to an earlier start of the growing season. SHABANOV et al. (2002) observed similar increases in the onset and length of the growing season in high northern latitudes between 1981 and 1994 using NDVI values and attributed these increases to winter and annual warming of near-surface temperature. In arctic Alaska, JIA et al. (2003) confirmed a long-term trend of increase in vegetation greenness and determined a NDVI increase by 16.9 % since 1981, corresponding approximately to a 171 g/m² increase in aboveground plant biomass for Alaskan tundra between 1981 and 2001. The analysis of changes for four specific vegetation types yielded the result that the temporal changes in peak and time-integrated greenness were greatest in areas of moist nonacidic tundra (Fig. 5). Likewise, an increasing NDVI trend in the 1990s for the Kuparuk river watershed and the entire North Slope of Alaska was reported by STOW et al. (2003) and HOPE et al. (2003).

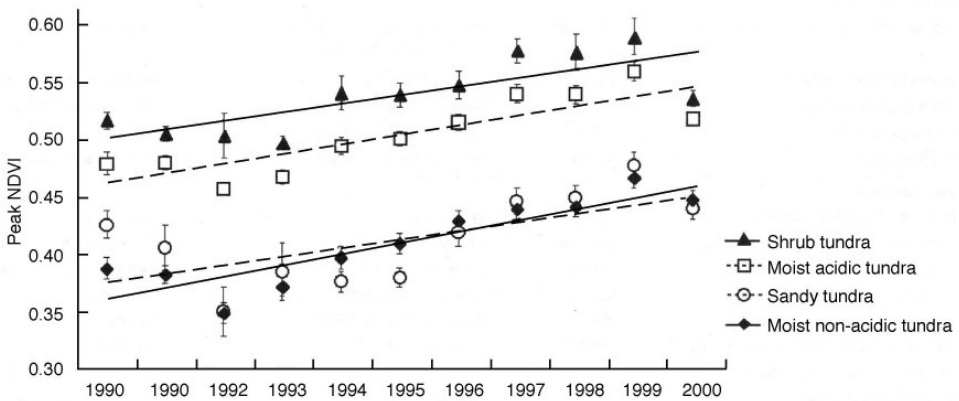


Fig. 5: Trend in Normalized Difference Vegetation Index in Alaskan Arctic Tundra, 1990-2000 (after JIA et al. 2003)

As evident from palaeoecological studies, the dominant response of arctic species to climate change is very likely to be relocation rather than adaptation (CALLAGHAN et al. 2005). At the landscape scale, changes in species abundances and distributions will probably result in forests replacing a significant proportion of the tundra, and in expansions of shrub tundra into regions now occupied by sedge tundra or polar desert. The treeline is projected to move north in all sectors of the Arctic (KAPLAN et al. 2003). According to the Lund-Potsdam-Jena (LPJ) dynamic global vegetation model (SITCH et al. 2003) the increase in taiga area in northern Alaska and neighbouring regions will amount to about 12 % until 2080 (CALLAGHAN et al. 2005). Extensive changes in land cover may significantly alter regional water and energy balances and feedback to the climate system. Decreased albedo due to changes in vegetation, the extension of snow-free and ice-free periods on terrestrial and lake surfaces, and reduction in the area occupied by glaciers and continental ice sheets in high latitudes may act as a positive feedback to radiative forcing and enhance atmospheric warming (HINZMAN et al. 2005). Warming and drying of tundra soils in parts of Alaska have already changed the carbon status of these areas from sink to source (see above), providing an additional positive feedback to warming.

At the plant community scale, a biome shift from tundra to forest or from sedge tundra to shrub tundra will have a great effect on the composition of species. In addition, species compositions of plant communities will be greatly influenced by changing abiotic site conditions under climate warming. As established for riparian willow communities (SCHICKHOFF et al. 2002) and for tussock tundra communities (M.D. WALKER et al. 1994; WALKER, D.A. & M.D. WALKER 1996), edaphic conditions (esp. soil moisture, soil pH) and factors pertaining to topography, disturbance regime and landscape evolution largely control spatial patterns and floristic compositions of vegetation units. Soil moisture appears to be a key abiotic variable for the differentiation of plant communities. Decreases in soil water availability as observed for the Alaskan arctic tundra during past decades (see above) will have inevitable consequences for the species composition of communities and will result in novel species assemblages. The same holds true for increases in soil water availability, e.g. at thermokarst sites. SCHUUR et al. (2007) analysed thermokarst sites in the Alaskan tundra and ascertained a change in plant species composition from graminoid-dominated to shrub-dominated tundra along a gradient of ground subsidence. Changes in dominant plant communities in the Alaskan Arctic during the Late Glacial period and Holocene are believed to have been caused to a great extent by changes in soil moisture (MANN et al. 2002). Changes in other site factors under climate warming such as nutrient supply will also have far-reaching consequences for species compositions as can be deduced from experimental manipulations (e.g., VAN WIJK et al. 2004). The shifts in dominances of plant functional types described above indicate that species abundances and floristic compositions of plant communities have already changed in response to climate and environmental alterations. Moreover, recent climate warming has facilitated the invasion of exotic plant species into polar regions (FRENOT et al. 2005). In the Arctic, maritime regions and inland areas with road and rail connection are already affected (CHAPIN et al. 2005b).

A change in species composition of communities is synonymous with a change in ecosystem structure and function. E.g., species-specific growth rates, reproduction and dispersal rate potential affect ecosystem process rates in response to environmental

change. An increase in trees and shrubs will affect ecosystem structure and function because of their potential to dominate the canopy and reduce light availability to understory species and to reduce overall litter quality and rates of nutrient cycling (CALLAGHAN et al. 2005). Changes in species composition will affect nutrient availability, element accumulations and carbon cycling since species show specific differences in the turnover of elements in their living tissues, biomass element concentrations and in the decomposability of their dead parts (SHAVER et al. 2000). Species also affect element cycles through specific effects on soil temperature regimes, surface energy balance or snow accumulation and snowmelt, and through specific physiological mechanisms that influence trace-gas exchange between soils and the atmosphere (e.g., JOABSSON & CHRISTENSEN 2001). Species richness or diversity itself impacts biogeochemistry of arctic ecosystems as well. A weak positive correlation between productivity and vascular species richness, attributed to more complementary and increasing total uptake of different nutrients, was found in most studies (e.g., GOUGH et al. 2000; MCKANE et al. 2002).

Evidence for animal responses to climate change is increasing, albeit largely pertaining to conspicuous vertebrates such as caribou/reindeer and lemmings. Climate-related changes are likely to cause cascading impacts on plants and animals, e.g., displacing species and disrupting important food chains. Climate change will alter the access to food sources, breeding grounds, and historic migration routes for arctic terrestrial animals. E.g., ice-crust formation on the tundra as a result of freeze-thaw events during winter makes vegetation inaccessible to herbivores and may severely limit forage availability for large ungulates such as caribou (*Rangifer tarandus*) and muskox (*Ovibos moschatus*) (KLEIN 1999). Caribou numbers have been reported to decrease in years when there are many freeze-thaw cycles (THORPE et al. 2001), that are likely to increase with more short-term fluctuations in temperature. Winter survival rates of small mammals such as tundra voles (*Microtus oeconomus*) are likewise considerably affected by the frequency of freeze-thaw cycles (AARS & IMS 2002). Moreover, ice-crust formation creates unfavourable conditions for animals living under the snow, and affects invertebrates such as soil-dwelling springtails (Collembola) by inducing conditions of anoxia. Many invertebrates such as insects respond positively to higher temperatures in terms of population growth and are likely to expand their ranges northward under continued climate warming (CALLAGHAN et al. 2005).

In general, species ranges of animals are projected to shift northward on both land and sea, bringing new species into the Arctic while limiting some species currently present. E.g., possibly in response to changes in climate or prey abundances, the red fox (*Vulpes vulpes*) has already expanded into the Arctic, probably at the expense of the Arctic fox (*Alopex lagopus*) (HERSTEINSSON & MACDONALD 1992). Moose (*Alces alces*) have expanded from the boreal forest to the arctic tundra in Alaska and Canada, exemplifying that the observed expansion of tundra shrubs favours the range expansion of herbivores with wide dietary flexibility (CHAPIN et al. 2005b). On the other hand, the increases in arctic plant biomass, height, and density pose a threat to arctic wetland birds. Arctic birds, especially arctic-breeding water birds and waders, show mostly declining populations, possibly due to eutrophication and habitat loss on wintering and staging sites and concurrent climate change (CALLAGHAN et al. 2005). Some seabirds as well as some marine mammals such as polar bears (*Ursus maritimus*) and ice-inhabiting seals

are negatively affected through the reductions in sea ice and drastically shrinking marine habitats. Regional warming is believed to have contributed to recent northward range extensions of anadromous fish such as salmon (*Oncorhynchus* spp., *Salmo* spp.) (BABALUK et al. 2000).

4 Concluding remarks

Northern Alaska and other arctic regions have experienced accelerating climate change in the past decades, resulting in major ecological impacts. In addition to the impacts of climate change that are amplified in arctic regions, human activities have simultaneously been causing many other stresses affecting ecosystems and biota in the Arctic, including air and water contamination, overfishing, increasing levels of UV-B radiation due to ozone depletion, habitat alteration and pollution due to oil, gas and other resource extraction, and increasing pressure on land and resources related to the growing human population. The sum of these impacts that are largely caused from outside arctic regions threatens to exceed the adaptive capacity of some arctic plant and animal populations and ecosystems. The induced changes in the Arctic, however, will reverberate back to the global community. Changes taking place in the Arctic provide to the society a preview of changes that may be expected in lower latitudes in future. Detailed information on arctic climate change and its impacts have to be disseminated in order to raise awareness among a broader public and get it involved in working toward a sustainable future.

5 References

- AARS, J. & R. A. IMS (2002): Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. - *Ecology* **83**: 3449-3456.
- Alaska Climate Impact Assessment Commission (2008): Final Commission Report. Juneau.
- ANISIMOV, O. A. & M. A. BELOLUTSKAIA (2004): Predictive modelling of climate change impacts on permafrost: effects of vegetation. - *Meteorol. Hydrol.* **11**: 73-81.
- ANISIMOV, O. A., D. G. VAUGHAN, T. V. CALLAGHAN, C. FURGAL, H. MARCHANT, T. D. PROWSE, H. VILHJALMSSON & J. E. WALSH (2007): Polar regions (Arctic and Antarctic). - In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pp. 653-685. Cambridge-New York.
- ARENDRT, A. A., K. A. ECHELMAYER, W. D. HARRISON, C. S. LINGLE & V. B. VALENTINE (2002): Rapid wastage of Alaska glaciers and their contribution to rising sea level. - *Science* **297**: 382-386.
- BABALUK, J. A., J. D. REIST, J. D. JOHNSON & L. JOHNSON (2000): First records of sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and pink salmon (*O. gorbuscha*) from Banks Island and other records of Pacific salmon in Northwest Territories, Canada. - *Arctic* **53**: 161-164.
- BARBER, V., G. P. JUDAY & B. FINNEY (2000): Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. - *Nature* **405**: 668-673.
- BINDOFF, N., J. WILLEBRAND, V. ARTALE, A. CAZENAVE, J. GREGORY, S. GULEV, K. HANAWA, C. LE QUERE, S. LEVITUS, Y. NOJIRI, C. SHUM, L. TALLEY & U. ALAKKAT (2007): Observations: oceanic climate change and sea level. - In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pp. 385-432. Cambridge-New York.

- BRET-HARTE, M. S., G. R. SHAVER, J. P. ZOERNER, J. F. JOHNSTONE, J. L. WAGNER, A. S. CHAVEZ, R. F. GUNKELMAN, S. C. LIPPERT & J. A. LAUNDRE (2001): Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment. - *Ecology* **82**: 18-32.
- CALLAGHAN, T. V., L. O. BJÖRN, F. S. CHAPIN III, Y. CHERNOV, T. R. CHRISTENSEN, B. HUNTLEY, R. IMS, M. JOHANSSON, D. J. RIEDLINGER, S. JONASSON, N. MATVEYEVA, W. OECHEL, N. PANIKOV & G. SHAVER (2005): Arctic tundra and polar desert ecosystems. - In: Arctic Climate Impact Assessment (ACIA), pp. 243-352. Cambridge.
- CALKIN, P. E., D. S. KAUFMAN, B. J. PRZYBYL, W. B. WHITFORD & B. J. PECK (1998): Glacier regimes, periglacial landforms, and Holocene climatic change in the Kigluaik mountains, Seward Peninsula, Alaska, U.S.A. - *Arctic Alp. Res.* **30**: 154-165.
- CAVALIERI, D. J., C. L. PARKINSON & K. Y. VINNIKOV (2003): 30-year satellite record reveals contrasting Arctic and Antarctic decadal sea ice variability. - *Geophys. Res. Lett.* **30**(18), 1970, doi: 10.1029/2003GL018031.
- CHAPIN III, F. S., S. E. HOBBIE & G. R. SHAVER (1997): Impacts of global change on composition of arctic communities: implications for ecosystem functioning. - *Ecol. Stud.* **124**: 221-228.
- CHAPIN III, F. S., G. R. SHAVER, A. E. GIBLIN, K. G. NADELHOFFER & J. A. LAUNDRE (1995): Response of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. - *Ecology* **76**: 694-711.
- CHAPIN III, F. S., M. STURM, M. C. SERREZE, J. P. MCFADDEN, J. R. KEY, A. H. LLOYD, A. D. MCGUIRE, T. S. RUPP, A. H. LYNCH, J. P. SCHIMEL, J. BERINGER, W. L. CHAPMAN, H. E. EPSTEIN, E. S. EUSKIRCHEN, L. D. HINZMAN, G. JIA, C. L. PING, K. D. TAPE, C. D. C. THOMPSON, D. A. WALKER & J. M. WELKER (2005a): Role of land-surface changes in arctic summer warming. - *Science* **310**: 657-660.
- CHAPIN III, F. S., M. BERMAN, T. V. CALLAGHAN, P. CONVEY, A. S. CRÉPIN, K. DANELL, H. DUCKLOW, B. FORBES, G. KOFINAS, A. D. MCGUIRE, M. NUTTALL, R. VIRGINIA, O. YOUNG & S. A. ZIMOV (2005b): Polar systems. - In: HASSAN, R., R. SCHOLLES & N. ASH (eds.): *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends*, pp. 717-743. - Washington, Covelo, London.
- CHRISTENSEN, T. R., T. JOHANSSON, H. J. AKERMAN, M. MASTEPANOV, N. MALMER, T. FRIBORG, P. CRILL & B. H. SVENSSON (2004): Thawing sub-arctic permafrost: effects on vegetation and methane emissions. - *Geophys. Res. Lett.* **31**, doi:10.1029/2003GL018680.
- CLOW, G. D. & F. E. URBAN (2002): Large permafrost warming in northern Alaska during the 1990s determined from GTN-P borehole temperature measurements. *EOS Transact., American Geophysical Union* **83** (47), Fall Meeting Suppl., Abstract B11E-04, Dec. 6-10, 2002, San Francisco.
- COMISO, J. C. (2002): A rapidly declining perennial sea ice cover in the Arctic. - *Geophys. Res. Lett.* **29**(20): 1956, doi: 10.1029/2002GL015650.
- COMISO, J. (2003): Warming trends in the Arctic from clear sky satellite observations. - *J. Clim.* **16**: 3498-3510.
- COOPER, D. J. (1986): White spruce above and beyond treeline in the Arrigetch peaks region, Brooks Range, Alaska. - *Arctic* **39**: 247-252.
- CORNELISSEN, J. H. C., T. V. CALLAGHAN, J. M. ALATALO, A. MICHELSEN, E. GRAGLIA, A. E. HARTLEY, D. S. HIK, S. E. HOBBIE, M. C. PRESS, C. H. ROBINSON, G. H. R. HENRY, G. R. SHAVER, G. K. PHOENIX, D. GWYNN-JONES, S. JONASSON, F. S. CHAPIN III, U. MOLAU, J. A. LEE, J. M. MELILLO, B. SVEINBJORNSSON & R. AERTS (2001): Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? - *J. Ecol.* **89**: 984-994.
- CURRY, R. & C. MAURITZEN (2005): Dilution of the northern North Atlantic Ocean in recent decades. - *Science* **308**: 1772-1774.
- EPSTEIN, H. E., M. D. WALKER, F. S. CHAPIN III & A. M. STARFIELD (2000): A transient, nutrient-based model of arctic plant community response to climate warming. - *Ecol. Appl.* **10**: 824-841.

- EPSTEIN, H. E., M. P. CALEF, M. D. WALKER, F. S. CHAPIN III & A. M. STARFIELD (2004): Detecting changes in arctic tundra plant communities in response to warming over decadal time scales. - *Global Change Biol.* **10**: 1325-1334.
- FØRLAND, E. J. & I. HANSEN-BAUER (2003): Past and future climate variations in the Norwegian Arctic: overview and novel analyses. - *Polar Research* **22**: 113-124.
- FRENOT, Y., S. L. CHOWN, J. WHINAM, P. M. SELKIRK, P. CONVEY, M. SKOTNICKI & D. M. BERGSTROM (2005): Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. - *Biol. Rev.* **80**: 45-72.
- GOUGH, L., G. R. SHAVER, J. CARROLL, D. L. ROYER & J. A. LAUNDRE (2000): Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: the importance of soil pH. - *J. Ecol.* **88**: 54-66.
- HERSTEINSSON, P. & D. W. MACDONALD (1992): Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. - *Oikos* **64**: 505-515.
- HINZMAN, L. D., N. D. BETTEZ, W. R. BOLTON, F. S. CHAPIN, M. B. DYURGEROV, C. L. FASTIE, B. GRIFFITH, R. D. HOLLISTER, A. HOPE, H. P. HUNTINGTON, A. M. JENSEN, G. J. JIA, T. JORGENSEN, D. L. KANE, D. R. KLEIN, G. KOFINAS, A. H. LYNCH, A. H. LLOYD, A. D. MCGUIRE, F. E. NELSON, W. C. OECHEL, T. E. OSTERKAMP, C. H. RACINE, V. E. ROMANOVSKY, R. S. STONE, D. A. STOW, M. STURM, C. E. TWEEDIE, G. L. VOURLITIS, M. D. WALKER, D. A. WALKER, P. J. WEBBER, J. M. WELKER, K. S. WINKER & K. YOSHIKAWA (2005): Evidence and implications of recent climate change in northern Alaska and other Arctic regions. - *Clim. Change* **72**: 251-298.
- HOLLISTER, R. D. (2003): Response of Tundra Vegetation to Temperature: Implications for Forecasting Vegetation Change. Ph.D. Thesis, Michigan State University, East Lansing, Michigan, USA.
- HOPE, A., W. BOYNTON, D. STOW & D. DOUGLAS (2003): Interannual growth dynamics of vegetation in the Kuparuk river watershed based on the normalized difference vegetation index. - *Int. J. Remote Sens.* **24**: 3413-3425.
- INSTANES, A., O. ANISIMOV, L. BRIGHAM, D. GOERING, L. N. KHRUSTALEV, B. LADANYI & J. O. LARSEN (2005): Infrastructure: buildings, support systems, and industrial facilities. - In: Arctic Climate Impact Assessment (ACIA), pp. 907-944. Cambridge.
- JIA, G. J., H. E. EPSTEIN & D. A. WALKER (2003): Greening of arctic Alaska, 1981-2001. - *Geophys. Res. Lett.* **30**(20), 2067, doi:10.1029/2003GL018268.
- JOABSSON, A. & T. R. CHRISTENSEN (2001): Methane emissions from wetlands and their relationship with vascular plants: an arctic example. - *Global Change Biol.* **7**: 919-932.
- JORGENSEN, M. T., E. PULLMAN & Y. SHUR (2003): Degradation of ice wedges in northern Alaska in response to recent warmer temperatures. - SEARCH Open Science Meeting, October 27, 2003, Seattle, Washington, USA.
- JORGENSEN, M. T., C. H. RACINE, J. C. WALTERS & T. E. OSTERKAMP (2001): Permafrost degradation and ecological changes associated with a warming climate in central Alaska. - *Clim. Change* **48**: 551-579.
- KAPLAN, J. O., N. H. BIGELOW, I. C. PRENTICE, S. P. HARRISON, P. J. BARTLEIN, T. R. CHRISTENSEN, W. CRAMER, N. V. MATVEYEVA, A. D. MCGUIRE, D. F. MURRAY, V. Y. RAZZHIVIN, B. SMITH, D. A. WALKER, P. M. ANDERSON, A. A. ANDREEV, L. B. BRUBAKER, M. E. EDWARDS & A. V. LOZHKIN (2003): Climate change and arctic ecosystems. 2. Modeling, paleodata-model comparisons, and future projections. - *J. Geophys. Res.* **108**(D19), 8171, doi:10.1029/2002JD002559.
- KARL, T. R., R. G. QUAYLE & P. Y. GROISMAN (1993): Detecting climate variations and change: new challenges for observing and data management. - *J. Clim.* **6**: 1481-1494.
- KLEIN, D. R. (1999): The roles of climate and insularity in establishment and persistence of *Rangifer tarandus* populations in the high Arctic. - *Ecol. Bull.* **47**: 96-104.
- KRUPNIK, I. & D. JOLLY (2002): The Earth is Faster Now: Indigenous Observations of Arctic Environmental Change. Washington, DC.
- LACHENBRUCH, A. H. & B. V. MARSHALL (1986): Changing climate: geothermal evidence from permafrost in the Alaskan Arctic. - *Science* **234**: 689-696.

- LEMKE, P., J. REN, R. B. ALLEY, I. ALLISON, J. CARRASCO, G. FLATO, Y. FUJII, G. KASER, P. MOTE, R. H. THOMAS & T. ZHANG (2007): Observations: changes in snow, ice and frozen ground. - In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pp. 337-383. Cambridge-New York.
- LLOYD, A. H. & C. L. FASTIE (2002): Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. - *Clim. Change* **52**: 481-509.
- LLOYD, A. H. & C. L. FASTIE (2003): Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. - *Ecoscience* **10**: 176-185.
- LLOYD, A. H., T. S. RUPP, C. L. FASTIE & A. M. STARFIELD (2003): Patterns and dynamics of treeline advance on the Seward Peninsula, Alaska. - *J. Geophys. Res.* **107**(8161), doi:10.1029/2001JD000852.
- MANN, D. H., D. M. PETEET, R. E. REANIER & M. L. KUNZ (2002): Responses of an arctic landscape to late glacial and early Holocene climate changes: the importance of moisture. - *Quater. Sci. Rev.* **21**: 997-1021.
- MANN, M. E. & P. D. JONES (2003): Global surface temperatures over the past two millennia. - *Geophys. Res. Lett.* **30**: 1820-1824.
- MCBEAN, G., G. ALEKSEEV, D. CHEN, E. FORLAND, J. FYFE, P. Y. GROISMAN, R. KING, H. NELLING, R. VOSE & P. H. WHITFIELD (2005): Arctic climate: past and present. - In: *Arctic Climate Impact Assessment (ACIA)*, pp. 21-60. Cambridge.
- McKANE, R. B., L. C. JOHNSON, G. R. SHAVER, K. J. NADELHOFFER, E. B. RASTETTER, B. FRY, A. E. GIBLIN, K. KIELLAND, B. L. KWIATKOWSKI, J. A. LAUNDRE & G. MURRAY (2002): Resource niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. - *Nature* **415**: 68-71.
- MEIER, M. F. & M. B. DYURGEROV (2002): How Alaska affects the world. - *Science* **297**: 350-351.
- MEKIS, E. & W. D. HOGG (1999): Rehabilitation and analysis of Canadian daily precipitation time series. - *Atmosphere-Ocean* **37**: 53-85.
- MYNENI, R. B., C. D. KEELING, C. J. TUCKER, G. ASRAR & R. R. NEMANI (1997): Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. - *Nature* **386**: 698-702.
- NOLAN, M., A. ARENDT, B. RABUS & L. HINZMAN (2005): Volume change of McCall Glacier, Arctic Alaska, USA, 1956-2003. - *Ann. Glaciol.* **42**: 409-416.
- OECHEL, W. C., S. COWLES, N. GRULKE, S. J. HASTINGS, W. LAWRENCE et al. (1994): Transient nature of CO₂ fertilization in arctic tundra. - *Nature* **371**: 500-503.
- OECHEL, W. C., G. L. VOURLITIS, S. J. HASTINGS, R. C. ZULUETA, L. HINZMAN & D. KANE (2000): Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. - *Nature* **406**: 978-981.
- OSTERKAMP, T. E. (2003): A thermal history of permafrost in Alaska. - *Proceedings of the Eighth International Conference on Permafrost*, 21-25 July 2003, Zurich, Switzerland, pp. 863-868.
- OSTERKAMP, T. E. & J. C. JORGENSEN (2006): Warming of permafrost in the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska. - *Permafrost Periglac. Process.* **17**: 65-69.
- OSTERKAMP, T. E. & V. E. ROMANOVSKY (1999): Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska. - *Permafrost Periglac. Process.* **10**: 17-37.
- OVERPECK, J., K. HUGHEN, D. HARDY, R. BRADLEY, R. CASE, M. DOUGLAS, B. FINNEY, K. GAJEWSKI, G. JACOBY, A. JENNINGS, S. LAMOUREUX, A. LASCA, G. MACDONALD, J. MOORE, M. RETELLE, S. SMITH, A. WOLFE & G. ZIELINSKI (1997): Arctic environmental change of the last four centuries. - *Science* **278**: 1251-1256.
- PETERSON, B. J., R. M. HOLMES, J. W. MCCLELLAND, C. J. VÖRÖSMARTY, R. B. LAMMERS, A. I. SHIKLOMANOV, I. A. SHIKLOMANOV & S. RAHMSTORF (2002): Increasing river discharge to the Arctic Ocean. - *Science* **298**: 2171-2173.
- POLYAKOV, I. V., R. V. BEKRYAEV, G. V. ALEKSEEV, U. S. BHATT, R. L. COLONY, M. A. JOHNSON, A. P. MAKSHAS & D. WALSH (2003): Variability and trends of air temperature and pressure in the maritime Arctic, 1875-2000. - *J. Clim.* **16**: 2067-2077.
- ROMANOVSKY, V. E., M. BURGESS, S. SMITH, K. YOSHIKAWA & J. BROWN (2002): Permafrost temperature records: indicators of climate change. - *EOS Transactions* **83**: 589-594.

- SALA, O. E. & F. S. CHAPIN III (2000): Scenarios of global biodiversity. - *Global Change Newsletter* 43: 7-11.
- SCHICKHOFF, U., M. D. WALKER & D. A. WALKER (2002): Riparian willow communities on the Arctic Slope of Alaska and their environmental relationships: a classification and ordination analysis. - *Phytocoenologia* 32: 145-204.
- SCHUUR, E., K. CRUMMER, J. VOGEL & M. MACK (2007): Plant species composition and productivity following permafrost thaw and thermokarst in Alaskan tundra. - *Ecosystems* 10: 280-292.
- SERREZE, M. C. & J. A. FRANCIS (2006): The Arctic amplification debate. - *Clim. Change* 76: 241-264.
- SERREZE, M. C., D. H. BROMWICH, M. C. CLARK, A. J. ETRINGER, T. ZHANG & R. LAMMERS (2003): The large-scale hydro-climatology of the terrestrial Arctic drainage system. - *J. Geophys. Res.* 108, doi:10.1029/2001JD000919.
- SERREZE, M. C., J. E. WALSH, F. S. CHAPIN III, T. OSTERKAMP, M. DYURGEROV, V. ROMANOVSKY, W. C. OECHEL, J. MORISON, T. ZHANG & R. G. BARRY (2000): Observational evidence of recent change in the northern high latitude environment. - *Clim. Change* 46: 159-207.
- SHABANOV, N., L. ZHOU, Y. KNYAZIKHIN, R. MYNENI & C. TUCKER (2002): Analysis of interannual changes in northern vegetation activity observed in AVHRR data during 1981 to 1994. - *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 40: 115-130.
- SHAVER, G. R., J. CANADELL, F. S. CHAPIN III, J. GUREVITCH, J. HARTE, G. HENRY, P. INESON, S. JONASSON, J. MELILLO, L. PITELKA & L. RUSTAD (2000): Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. - *BioScience* 50: 871-882.
- SHIKLOMANOV, I. A., A. I. SHIKLOMANOV, R. B. LAMMERS, B. J. PETERSON & C. J. VÖRÖSMARTY (2000): The dynamics of river water inflow to the Arctic Ocean. - In: LEWIS, E. L., E. P. JONES, P. LEMKE, T. D. PROWSE & P. WADHAMS (eds.): *The Freshwater Budget of the Arctic Ocean*, pp. 281-296. Dordrecht.
- SITCH, S., A. D. MCGUIRE, J. KIMBALL, N. GEDNEY, J. GAMON, R. ENGSTROM, A. WOLF, Q. ZHUANG, J. CLEIN & K. C. McDONALD (2007): Assessing the carbon balance of circumpolar arctic tundra using remote sensing and process modelling. - *Ecol. Appl.* 17: 213-234.
- SITCH, S., B. SMITH, I. C. PRENTICE, A. ARNETH, A. BONDEAU, W. CRAMER, J. O. KAPLAN, S. LEVIS, W. LUCHT, M. T. SYKES, K. THONICKE & S. VENEVSKY (2003): Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. - *Global Change Biol.* 9: 161-185.
- STONE, R. S., E. G. DUTTON, J. M. HARRIS & D. LONGENECKER (2002): Earlier spring snowmelt in northern Alaska as an indicator of climate change. - *J. Geophys. Res.* 107 (D10)10.1029/2000JD000286.
- STOW, D., S. DAESCHNER, A. HOPE, D. DOUGLAS, A. PETERSON, R. MYNENI, L. ZHOU & W.C. OECHEL (2003): Variability of seasonally integrated normalized difference vegetation index across the North Slope of Alaska in the 1990s. - *Int. J. Remote Sens.* 24: 1111-1117.
- STOW, D. A., A. HOPE, D. MCGUIRE, D. VERBYLA, J. GAMON, F. HUENNRICH, S. HOUSTON, C. RACINE, M. STURM, K. TAPE, L. HINZMAN, K. YOSHIKAWA, C. TWEEDIE, B. NOYLE, C. SILAPASWAN, D. DOUGLAS, B. GRIFFITH, G. JIA, H. EPSTEIN, D. WALKER, S. DAESCHNER, A. PETERSEN, L. ZHOU & R. MYNENI (2004): Remote sensing of vegetation and land-cover change in arctic tundra ecosystems. - *Remote Sens. Environ.* 89: 281-308.
- STURM, M., C. RACINE & K. TAPE (2001a): Increasing shrub abundance in the Arctic. - *Nature* 411: 546-547.
- STURM, M., J. P. MCFADDEN, G. E. LISTON, F. S. CHAPIN III, C. H. RACINE & J. HOLMGREN (2001b): Snow-shrub interactions in arctic tundra: a hypothesis with climatic implications. - *J. Clim.* 14: 336-344.
- SUAREZ, F., D. BINKLEY & M. W. KAYE (1999): Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska. - *Ecoscience* 6: 465-470.
- TAPE, K., M. STURM & C. RACINE (2006): The evidence for shrub expansion in northern Alaska and the Pan-Arctic. - *Global Change Biol.* 12: 686-702.

- THORPE, N., N. HAKONGAK, S. EYEGETOK and the Kitikmeot Elders (2001): Thunder on the Tundra: Inuit Qaujimatjuqangit of the Bathurst Caribou. Tuktuk and Nogak Project, Ikaluktuuthak, Nunavut.
- TRENBERTH, K. E., P. D. JONES, P. AMBENJE, R. BOJARIU, D. EASTERLING, A. KLEIN TANK, D. PARKER, F. RAHIMZADEH, J. A. RENWICK, M. RUSTICUCCI, B. SODEN & P. ZHAI (2007): Observations: Surface and Atmospheric Climate Change. - In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pp. 235-336. Cambridge-New York.
- TURNER, J., J. E. OVERLAND & J. E. WALSH (2007): An Arctic and Antarctic perspective on recent climate change. - *Int. J. Climatol.* **27**: 277-293.
- VAN WIJK, M. T., K. E. CLEMMENSEN, G. R. SHAVER, M. WILLIAMS, T. V. CALLAGHAN et al. (2004): Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type response to global change. - *Global Change Biol.* **10**: 105-123.
- WALKER, D. A. & M. D. WALKER (1996): Terrain and vegetation of the Imnavait Creek watershed. - *Ecol. Stud.* **120**: 73-108.
- WALKER, M. D. (1995): Patterns of arctic plant community diversity. - *Ecol. Stud.* **113**: 1-18.
- WALKER, M. D., D. A. WALKER & N. A. AUERBACH (1994): Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brooks Range Foothills, Alaska. - *J. Veg. Sci.* **5**: 843-866.
- WALKER, M. D., C. H. WAHREN, R. D. HOLLISTER, G. H. R. HENRY, L. E. AHLQUIST, J. M. ALATALO, M. S. BRET-HARTE, M. P. CALEF, T. V. CALLAGHAN, A. B. CARROLL, H. E. EPSTEIN, I. S. JONSDOTTIR, J. A. KLEIN, B. MAGNUSSON, U. MOLAU, S. F. OBERBAUER, S. P. REWA, C. H. ROBINSON, G. R. SHAVER, K. N. SUDING, C. C. THOMPSON, A. TOLVANEN, O. TOTLAND, P. L. TURNER, C. E. TWEEDIE, P. J. WEBBER & P. A. WOOKEY (2006): Plant community response to experimental warming across the tundra biome. - *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **103**: 1342-1346.
- WALSH, J. E., O. ANISIMOV, J. O. M. HAGEN, T. JAKOBSSON, J. OERLEMANS, T. D. PROWSE, V. ROMANOVSKY, N. SAVELIEVA, M. SERREZE, A. SHIKLOMANOV, I. SHIKLOMANOV & S. SOLOMON (2005): Cryosphere and Hydrology. - In: *Arctic Climate Impact Assessment (ACIA)*, pp. 183-242. Cambridge.

Address of the author

Prof. Dr. Udo Schickhoff
 Institute of Geography
 University of Hamburg
 Bundesstr. 55
 20146 Hamburg, Germany

e-mail: schickhoff@geowiss.uni-hamburg.de

Meadow and low shrub vegetation of Tuxedni Wilderness Area, Alaska

Stephen S. Talbot, Sandra Looman Talbot, Anchorage (Alaska)

Abstract. Meadow and low shrub plant communities on Chisik Island, Tuxedni Wilderness Area in south-central Alaska were studied to identify the major community types. 38 relevés represent the range of structural and compositional variation in the matrix of vegetation and landform zonation. Data were analyzed by multivariate methods. Five major community types are distinguished: *Lupinus nootkatensis-Festuca rubra* beach terrace meadow, *Athyrium filix-femina-Chamerion angustifolium* meadow, *Calamagrostis canadensis-Sanguisorba canadensis* meadow, *Arnica latifolia-Erigeron peregrinus* snowbed meadow, and *Rubus spectabilis-Calamagrostis canadensis* deciduous thicket. These are interpreted as a complex gradient primarily influenced by elevation and soil moisture.

1 Introduction

Chisik Island is part of Tuxedni Wilderness Area, a remote, scenic, and relatively undisturbed bird sanctuary that is part of the Alaska Maritime National Wildlife Refuge managed by the U.S. Fish and Wildlife Service. Tuxedni Wilderness is a Class I air quality area and in accordance with its responsibility, the Service sought to assess the existing condition of its vegetation resources using guidelines proposed by FOX et al. (1987).

Chisik Island occurs within the 'Subalpine Zone' described by MITCHELL (1966) for south-central Alaska: glaciated uplands and moist mountain valleys that form a mosaic of alder thickets and tall-growing grass and forb communities. Previously TALBOT et al. (2005) described the alder thickets of southwestern Alaska including Chisik Island; herein we focus on herb meadow and *Rubus spectabilis* low shrub vegetation. Our study presents the first quantitative characterization of the upland meadow and low shrub vegetation on the western side of lower Cook Inlet. It includes forb-dominated early melt snowbeds, mesic meadows and their associated low deciduous thickets, and beach terrace meadows but excludes *Leymus*-dominated shorelines. The objectives of the study are: (1) describe major meadow and *Rubus spectabilis* low shrub communities of Chisik Island along representative gradients; (2) identify the main vegetation types using multivariate methods; (3) interpret the community types in relation to site factors; and (4) compare the communities identified for Chisik Island with those of neighboring and similar areas.

2 Study area

Tuxedni Wilderness Area is located at 60°08'N, 152°35'W at the head of Tuxedni Bay on the western side of lower Cook Inlet. The area includes two small maritime islands,

Chisik and Duck Islands. Chisik Island, the study area, is the larger of the two islands; it is 10.5 km long and encompasses about 2,297 ha. The topography of Chisik Island is rugged. From the southern end of the island, the land rises gradually along a ridge to the highest point at 815 m in the northern portion where it drops precipitously to the sea along rock cliffs (Fig. 1).



Fig. 1: The northern portion of Chisik Island (center), Alaska, from the west; the island is dominated by *Alnus viridis* thickets. The white areas atop the mountain are the location of *Arnica latifolia*-*Erigeron peregrinus* snowbed meadows; *Calamagrostis canadensis*-*Sanguisorba canadensis* and *Athyrium filix-femina*-*Chamerion angustifolium* meadows occur down slope to the right. The *Lupinus nootkatensis*-*Festuca rubra* beach terrace meadows are in the lowlands at the northernmost portion of the island. In the foreground are *Alnus viridis* shrubs partially surrounding a meadow of *Athyrium filix-femina*-*Chamerion angustifolium*. 10.06.1993.

Phytogeographically, Chisik Island occurs in the northern latitudinal limit of the 'maritime zone' (SELKREGG 1974: 5, Fig. 3), which is distinguished by heavy precipitation, cool summers, and warm winters. The Iniskin climatic station (59°45'N, 153°14'W) on western lower Cook Inlet, 55 km SW of Chisik Island, is the nearest available climatic site and its records are used herein to represent Chisik Island climate (ARCTIC ENVIRONMENTAL INFORMATION AND DATA CENTER 1989). Mean annual temperature and precipitation recorded for Iniskin (1954-1962) are 0.9°C and 1844 mm, respectively; August is the warmest month with a mean temperature of 11.7°C. Using an ecoclimatic-phytogeographical system, TUHKANEN (1984) classified the Tuxedni Wilderness Area within the middle boreal subzone, hyperoceanic (O₂) sector and humid (h) province.

The exposed bedrock of Chisik Island is Middle to Late Jurassic in age and is mainly marine arkosic sandstone, conglomerate, siltstone, and shale (DEFTERMAN 1966, COBB & HUNTINGTON 1968). The surficial geology of the study area chiefly consists of discontinuous glacial till of Quaternary age, colluvium derived from bedrock outcrops and cliff faces, gravelly alluvial fan and beach deposits, and volcanic ash deposits. The dominant soils are Andisols (RIEGER et al. 1979). These volcanic soils, mainly Typic Fluvicryands, have multiple sequences of horizons formed by repeated deposition of volcanic ash followed by accumulation of organic materials and horizon differentiation. Their principal plant cover is tall herb or a combination of herb and alder (CLARK & PING 1995).

In a floristic study of Tuxedni Wilderness Area, TALBOT et al. (1995) distinguished several broad plant community types: 1) broadleaf deciduous thickets of *Alnus viridis*, *Rubus spectabilis*, *Salix pulchra*, *S. barclayi*; 2) dwarf shrub communities of *Arctostaphylos alpina*, *Harrimanella (Cassiope) stelleriana*, *Empetrum nigrum*, *Luetkea pectinata*, *Vaccinium uliginosum*; 3) herbaceous vegetation of *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis canadensis*, *Chamerion (Epilobium) angustifolium*, *Honckenya peploides*, *Leymus mollis*, *Lupinus nootkatensis*; 4) mire communities of *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Erigeron peregrinus*, *Eriophorum angustifolium*, *Trichophorum cespitosum*; 5) forests of *Picea sitchensis*, *Populus trichocarpa*. The vascular flora of Tuxedni Wilderness Area (290 species) primarily includes species of circumpolar (36.6 %), eastern Asian (22.9 %), and North American (20.4 %) distribution (TALBOT et al. 1995).

3 Methods

3.1 Field Procedures

This study of Chisik Island is based on a set of 38 relevés made according to Braun-Blanquet methods (WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1973) in July 1987 (no. 11, 12, 23, 24), September 1988 (no. 13-22, 25-35) and June 1993 (no. 1-10, 36-38). Plots were laid out in units of homogeneous vegetation so as to represent conspicuous variation in meadow and low shrub communities from lower to upper mountain slopes. Relevé size, 100 m², equaled the minimal area for comparable types (WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1973). Cover-abundance was estimated for all vascular plants according to the nine-point ordinal scale of WESTHOFF & VAN DER MAAREL (1973). Vascular plant nomenclature follows USDA, NRCS (2008); voucher specimens were deposited at BRY. Bryophytes and lichens were not included in the study because of their minor role in composition and abundance. Furthermore, the exclusion of bryophytes and lichens simplifies comparison with other studies in the neighboring areas because most did not include them. Environmental factors recorded were aspect (degrees), elevation (m), litter cover (%), slope inclination (degrees), ecological moisture regime (ordinal values: 2 = subxeric; 3 = submesic; 4 = mesic; and 5 = subhygric), and mesotopography (LUTTMER-DING et al. 1990).

3.2 Data Analysis

From our data set of 160 Chisik Island relevés stored in TURBOVEG (HENNEKENS & SCHAMINÉE 2001), we selected a subset of herb meadow and *Rubus spectabilis* low shrub relevés. The resultant matrix comprised 38 relevés \times 73 species and was exported for analysis. We used the method OPTIMCLASS in JUICE 6.5 (TICHÝ 2002) to determine the optimal number of clusters: the partition with maximum number of diagnostic species across all clusters and maximum number of clusters that have a preselected minimum number of diagnostic species. Diagnostic species were determined based on the P -value 10^{-3} of the Fisher's exact test (TICHÝ & CHYTRÝ 2006).

Numerical analysis was accomplished with the classification and ordination methods of the MULVA-5 program (WILDI & ORLÓCI 1996). Relevés and species were initially arranged using a relatively standard approach described by WILDI (1989). This approach produces results similar to traditional phytosociological tabular classification. Relevé data were transformed based on a square root transformation of the ordinal cover-abundance scale and normalized. Resemblance of relevés was assessed via the VAN DER MAAREL coefficient (similarity ratio) based on normalized relevé vectors and of species using Euclidian distance (WILDI & ORLÓCI 1996).

Relevé and species classification were performed using complete linkage clustering. Correspondence analysis (CA; HILL 1974) was used to order the relevé and species groups externally and internally along the main floristic gradient. Analysis of concentration (AOC; FEOLI & ORLOCI 1979) arranged dense species-relevé blocks along the diagonal. Five relevé groups, or community types, and 20 species groups were identified; these were ordinated by analysis of concentration (AOC) along the main floristic gradient. AOC of a 5×20 contingency table showed block structure deviated significantly from random expectation; a mean square contingency coefficient of 0.440 indicated that group structure was relatively strong (WILDI & ORLÓCI 1996).

F-values (JANCEY 1979) were used to reduce the species set by ranking and to determine differentiating species; the list of diagnostic species was further refined using phi coefficient fidelity values (CHYTRÝ et al. 2002) to 32 species and seven species groups. Vegetation units are termed relevé groups (RG), or community types because units within the Braun-Blanquet system should be based on more data from a variety of localities.

A high-resolution dendrogram of the five relevé groups was prepared using CLUSTANGRAPHICS7 (WISHART 2003).

An ordination was performed using CANOCO 4.5 (TER BRAAK & ŠMILAUER 2002) with the WinKyst1.0 Add-On (ŠMILAUER 2003) to provide non-metric multidimensional scaling (NMDS). For NMDS the species data were transformed using a square-root transformation and a distance matrix was calculated using Bray-Curtis distance. The resulting file was treated in CANOCO 4.5 and CANODRAW 4.0 as suggested by ŠMILAUER (2003) with environmental data related to the sample scores in an unconstrained analysis.

4 Results

4.1 Dendrogram of relevés

Numerical-phytosociological analysis identified five relevé groups (RG), and seven species groups. A quantitative display of relationships between the five communities is presented in Fig. 2. These relevé groups were arranged by AOC along the main floristic gradient (Tab. 1). As indicated in the dendrogram, low shrub thickets (RG 5) are first separated from meadows followed by subxeric lowlands (RG 1), then subhygric snowbed upper mountain meadows (RG 2) from mesic mountain meadows (RG 3 and 4). These types showed differences in composition in diagnostic, constant, and dominant species, community structure, and site and geographic characteristics (Tab. 3). A summary of each type follows:

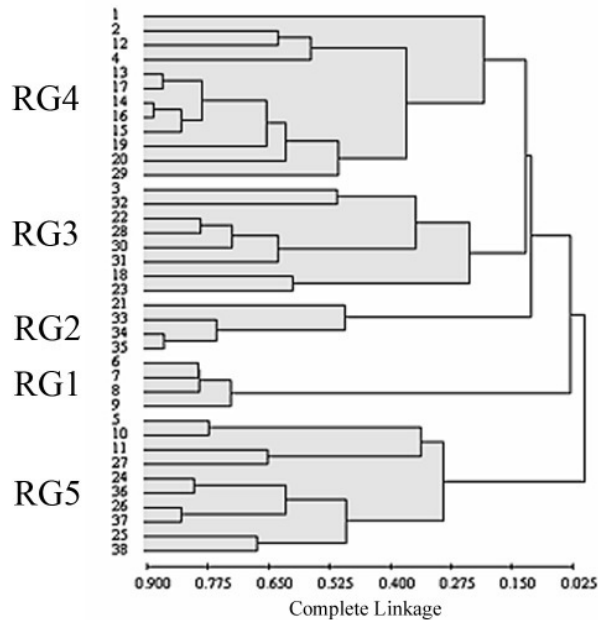


Fig. 2: Classification dendrogram of five relevé groups (community types) from Tuxedni Wilderness Area, Alaska, obtained using the VAN DER MAAREL coefficient (similarity ratio) and complete linkage clustering (WISHART 2003) of 38 relevés. Key: RG 1 = *Lupinus nootkatensis-Festuca rubra* beach terrace meadow; RG 2 = *Arnica latifolia-Erigeron peregrinus* snowbed meadow; RG 3 = *Calamagrostis canadensis-Sanguisorba canadensis* meadow; RG 4 = *Athyrium filix-femina-Chamerion angustifolium* meadow; RG 5 = *Rubus spectabilis-Calamagrostis canadensis* deciduous thicket.

***Lupinus nootkatensis-Festuca rubra* beach terrace meadow** (RG 1) occurs on level terrain at the low elevation (ca. 4 m) on the north end of the island. Forbs are dominant (79 %), and there is a moderate cover of graminoids (19 %). Typical species are *Achillea millefolium* v. *borealis*, *Angelica lucida*, *Arabis lyrata*, *Festuca rubra*, *Geranium erianthum*, *Leymus mollis*, *Lupinus nootkatensis*, and *Poa pratensis*. The mean number of species per relevé is 13. The gravelly, subxeric beach soils are Typic Cryorthents (CLARK & PING 1995). In relation to all other types, this type is found at the lowest elevation and the site is the driest.

***Arnica latifolia-Erigeron peregrinus* snowbed meadow** (RG 2) is found at upper elevation sites (>500 m). Forbs are dominant (72 %) with graminoids second in importance (24 %); dwarf shrubs (17 %) form the largest component of all types investigated. Typical species are *Arnica latifolia*, *Artemisia arctica*, *Calamagrostis canadensis*, *Chamerion angustifolium*, *Erigeron peregrinus*, *Geranium erianthum*, *Luetkea pectinata*, and *Veronica wormskjoldii*. The community is highest in species diversity ($\phi = 24$). The sites are subhygric and soils are mixed Typic Fluvicryands. The aspect is generally south-facing with a mean slope of 18°. Of all types investigated, this type occurs at the highest elevations, is the wettest, and has the lowest cover of litter, 50 %. Litter cover of all other types was nearly twice as high ranging from 90 to 99 % cover.

***Calamagrostis canadensis-Sanguisorba canadensis* meadow** (RG 3) occurs at low to middle elevations ($\phi = 254$ m). The vegetation is dominated by graminoids (62 %) with forbs (43 %) second in importance. Typical species are *Calamagrostis canadensis*, *Geranium erianthum*, *Sanguisorba canadensis*, and *Veratrum viride*. The mean number of species per relevé is 11. The sites are mesic to subhygric and soils are mixed Typic Fluvicryands. The aspect is generally southeast-facing with a mean slope of 7°.

***Athyrium filix-femina-Chamerion angustifolium* meadow** (RG 4) occurs on middle mountain slope ($\phi = 304$ m). The vegetation is dominated by forbs (72 %) with graminoids (27 %) second in importance. Typical species are *Aconitum delphinifolium*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis canadensis*, *Chamerion angustifolium*, *Phegopteris connectilis*, *Rubus spectabilis*, *Senecio triangularis*, and *Trientalis europaea*. The mean number of species per relevé is 14. Sites are mesic (subhygric) and most similar to type RG 3 in moisture regime; the soils are mixed Typic Fluvicryands. The aspect is generally southeast-facing with a mean slope of 17°.

***Rubus spectabilis-Calamagrostis canadensis* deciduous thicket** (RG 5) is found on lower mountain slopes ($\phi = 105$ m). Deciduous low shrubs dominate (71 % cover) with moderate cover of graminoids (18 %), and forbs (16 %). Typical species are *Calamagrostis canadensis*, *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris expansa*, and *Rubus spectabilis*. The mean number of species per relevé is five; the lowest of all types investigated. The sites are submesic (mesic) and soils are Cryands. The aspect is generally south-south-east facing with a mean slope of 18°.

Tab. 1: Meadow and low shrub vegetation of Tuxedni Wilderness Area, Alaska.

Relevé group no.	1	2	3	4	5
Abbreviated relevé group name	Lupinus- Festuca	Arnica- Erigeron	Calamagrostis- Sanguisorba	Athyrium- Chamerion	Rubus- Calamagrostis
Relevé no.	9 6 8 7	3 3 3 2 3 4 5 1	2 3 1 2 3 3 2 3 2 1 8 8 0 2 3	1 2 1 1 1 1 2 1 4 2 9 7 6 0 2 1	1 3 2 2 2 2 3 3 1 0 7 5 4 7 6 5 8 6 1
Differential species of Lupinus nootkatensis-Festuca rubra beach terrace meadow					
<i>Achillea millefolium</i> v. <i>borealis</i>	6 6 7 6	. . . 2
<i>Arabis lyrata</i>	2 3 3 4	4 2 4 2 4 3 5 4 2 4 4 3
<i>Leymus mollis</i>	2 3 3 3
<i>Moehringia lateriflora</i>	2 3 . 2
<i>Festuca rubra</i>	5 6 6 5
<i>Poa pratensis</i>	5 5 5 5
<i>Lathyrus japonicus</i> v. <i>maritimus</i>	2 2 2
Differential species of beach terrace and snowbed meadows					
<i>Angelica lucida</i>	2 4 5 7 . 1 1 2	2 2 2 . 1 1
<i>Lupinus nootkatensis</i>	8 7 6 7 . 1 1 1 3
Differential species of Arnica latifolia-Erigeron peregrinus snowbed meadow					
<i>Vahlodea atropurpurea</i>	2 2 1
<i>Erigeron peregrinus</i>	5 6 3 2 2
<i>Lucula parviflora</i>	3 5 5 4 2
<i>Luetkea pectinata</i>	6 7 2
<i>Carex pyrenaica</i>	2 2 1
<i>Sibbaldia procumbens</i>	2 1 1
<i>Hieracium triste</i>	3 5 5
<i>Campanula lasiocarpa</i>	1 2 2
<i>Arnica latifolia</i>	6 6 6 1
<i>Lycopodium alpinum</i>	1 2 3
<i>Veronica wormskjoldii</i>	2 4 4 2
Differential species of beach terrace, snowbed, and mesic meadows					
<i>Geranium erianthum</i>	3 2 3 2 . 6 7 6 4	2 2 6 6 5 3 2 2	4 4 5 . 3 1 3 6 5 5 . 2 1
<i>Trientalis europaea</i>	1 2 1 . . 2 2 4 2 2 5	4 2 4 2 4 3 5 4 2 4 4 3	3 . 2 . . . 3
<i>Sanguisorba canadensis</i>	2 1 . . . 2 6 5 4 8 3 2 6	1 2 4 . 1 . . 4 2
<i>Athyrium filix-femina</i>	1 1 3 . . 2	6 4 7 9 6 4 9 7 7 7 7 4 2
<i>Veratrum viride</i> 7 2 2 1 7 . . 1 4	2 . 3 2 3 1 4 3 5 2 3
<i>Senecio triangularis</i>	1 3 2 7 . 2 . 3 1 1 . 4	5 6 5 . 5 . 1 7 6 5
<i>Aconitum delphinifolium</i> 1 1 . . . 2 1	1 1 3 . 2 . 2 2 2 2
<i>Castilleja unalascensis</i>	2 3 2 2 . . . 2 2 . 1 . . 2 . 2
<i>Viola langsdorfii</i>	2 2 3 6 . 2 . 5 3 . . 5	4 4 4 . 3 . 4 5 6 5 1 2
Differential species of Athyrium filix-femina-Chamerion angustifolium meadow					
<i>Phegopteris connectilis</i>	2 . 7 2 . 2 . 3 2 2
Differential species of Rubus spectabilis-Calamagrostis canadensis deciduous thicket					
<i>Rubus spectabilis</i>	3 . 2 2 2 1 2 . 3 . 2 5	6 9 9 9 9 9 2 9 9 6
<i>Dryopteris expansa</i> 2 1	6 2 2 2 . 1 9 . 2
Companion species:					
<i>Chamerion angustifolium</i>	2 6 6 5	2 2 5 2	2 2 6 . 2 3 7 .	7 6 6 4 7 7 5 5 7 6 5 8	5 . 3 3 . 1 2 2 4 . .
<i>Calamagrostis canadensis</i>	. 2 . 2	4 2 3 6	9 9 8 7 8 9 6 9	7 5 7 2 6 7 6 7 6 7 7 .	8 . 2 4 4 . 5 2 1 9
<i>Carex macrochaeta</i>	2	7 4 2 5	. 4 5 2 6 3 . .	1 . 2 1 . . 2 2 3
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> 2 2	2 4 . 4 . 4 . 2 2 . 2
<i>Streptopus amplexifolius</i> 2	2 . 2 . 1 . 2 2 2 5
<i>Artemisia arctica</i>	6 6 7 4	. . . 2 2 1 . 2
<i>Heraclium maximum</i> 5 1 1 . . . 7 9 . 2 4 1
<i>Fritillaria camschatcensis</i>	1 3 . 1 2 4 2
<i>Equisetum arvense</i>	3 . 3 . 1 . 2 2
<i>Phleum alpinum</i> 2 2 3 1 2
<i>Maianthemum dilatatum</i> 4 6 2 3
<i>Spiraea stevenii</i>	2 . 2 2 1
<i>Ligusticum scoticum</i>	. 4 3 2

Table 1 (cont.). Other species names are followed by relevé number and cover-abundance value: *Actaea rubra* 12: 1; *Agrostis borealis* 34: 2, 35: 2; *Angelica genuflexa* 3: 2; *Boschniakia rossica* 12: 2; *Botrychium lunaria* 9: 1; *Cardamine oligosperma* 3: 2; 4: 1; *Carex gmelinii* 7: 1, 9: 2; *C. macloviana* 16: 2; *Conioselinum gmelinii* 3:1; *Galium boreale* 32: 5; *G. triflorum* 32: 1; *Harrimanella stellariana* 33: 2; *Hippuris montana* 34: 1; *Lycopodium annotinum* 10: 1; *Oxyria digyna* 31: 1; *Petasites frigidus* 31: 1; 34: 1; *Potentilla pensylvanica* 18: 2; *Prenanthes alata* 20: 2; *Ranunculus eschscholtzii* 31: 1; *Rhinanthus minor* 6:5, 9: 2; *Rubus arcticus* s. *stellatus* 23:3; *Sambucus racemosa* 26: 1; *Sorbus scopulina* 35: 1; 36 1; *Stellaria calycantha* 29: 2; *Urtica dioica* s. *gracilis* 3: 2; *Vaccinium uliginosum* 33: 1; *Viola glabella* 3: 2; *V. palustris* 32: 2.

Tab. 2: Ecological data for the five community types of Tuxedni Wilderness Area vegetation. Entries are expressed as mean values; range indicated in parentheses.

Relevé group no.	1	2	3	4	5
Abbreviated relevé group name	<i>Lupinus-Festuca</i>	<i>Arnica-Erigeron</i>	<i>Calamagrostis-Sanguisorba</i>	<i>Athyrium-Chamerion</i>	<i>Rubus-Calamagrostis</i>
Number of relevés	4	4	8	12	10
Mean number of species	13 (11-16)	24 (17-28)	11 (8-15)	14 (10-19)	5 (2-9)
Percent cover					
Shrub (0.5 - 2 m)	.	.	0.3 (0-2)	1 (0-8)	71 (2-99)
Dwarf shrub (< 0.5 m)	.	17 (0-35)	< 1 (0-1)	< 1 (0-1)	< 1 (0-1)
Graminoid	19 (15-25)	26 (1-90)	62 (20-96)	27 (0-50)	18 (0-99)
Forb	79 (70-85)	72 (20-90)	43 (15-80)	72 (50-98)	16 (0-95)
Moss	7 (2-20)	5 (0-10)	0.8 (0-3)	1 (0-4)	.
Site factors					
Elevation (m)	4 (2.4-4.9)	566 (451-619)	254 (49-396)	304 (60-482)	105 (24-335)
Ecological moisture regime	Subxeric	Subhygric	Mesic - subhygric	Mesic (subhygric)	Submesic (mesic)
Slope (°)	.	18 (12-22)	7 (0-16)	17 (0-36)	18 (0-46)
Aspect (°)	.	174 (135-203)	151 (0-270)	145 (0-250)	164 (0-322)
% cover litter	90 (85-95)	50 (15-95)	96 (90-99)	92 (40-99)	99 (95-99)

4.2 Ordination of relevés

NMDS ordination (Fig. 3) showed 38 relevés in five relevé groups. The primary NMDS solution for two dimensions was found with 25 iterations out of 100, stress = 0.14649 indicating a good fit. The eigenvalues of the first (0.634) and second axis (0.366) indicate that only the first axis has a pronounced explanatory value. The five relevé groups are relatively distinct and there is separation between them indicating they are distinct in nature. The ordination biplot indicates that of five environmental factors ecological moisture regime (EMS), elevation, and litter cover were the three most important factors with EMS and elevation strongly correlated and inversely related to litter cover.

The ordination shows four of the RGs along axis one, with RG 5 on one end (low elevation, low EMS, high litter), 3 and 4 intermediate and 2 at the other end (highest elevations, highest moisture and lowest litter). RG 3 and 4 are similar in their relationship to those three environmental factors, but appear to be separated by slope with RG 4 more strongly inclined. RG 1 is clearly separated from the others, at low elevation, negatively related to EMS, positively to litter, and rather clearly negatively related with slope. The dendrogram and ordination are similar in that RG 1 and 5 differ the most from the others which form a rather close group, especially RG 3 and 4.

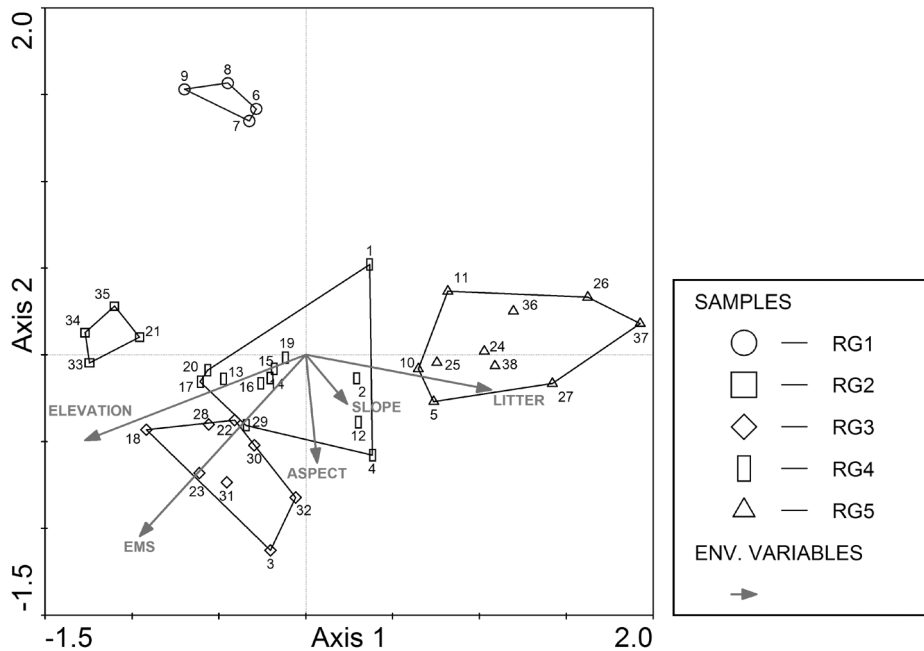


Fig. 3: Non-metric multidimensional scaling ordination (ŠMILAUER 2003, TER BRAAK & ŠMILAUER 2002) of 38 relevés from Tuxedni Wilderness Area, Alaska. The scatterplot shows the five cluster model of community types identified in Fig. 2 in relation to five environmental variables. For key to relevé group (RG) numbers refer to Fig. 2.

5 Discussion

For south central Alaska MITCHELL (1966) described the meadow vegetation as a mosaic of herbaceous community types dominated by *Calamagrostis canadensis*, *Chamerion (Epilobium) angustifolium*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, and *Festuca altaica*; all but the last species are common within the study area.

The meadow vegetation of Chisik Island might be recognized under varying names by different authors: The *Lupinus nootkatensis-Festuca rubra* beach terrace meadow (RG 1) was related to “Stand 23. *Lupinus nootkatensis-Lathyrus maritimus-Achillea borealis-Poa pratensis-Festuca rubra*” reported from a low coastal ridge on Kodiak Island (HANSON 1951). In an international context, RG 1 as well as RG 3 and RG 4 fit in the UNESCO (1973) classification within the formation “Low Forb Communities: Mainly perennial flowering forbs, and ferns.” These forb communities are less than 1 m tall when fully developed and consist mainly of forbs. Graminoids may be present but they usually cover less than 50 %.

The *Calamagrostis canadensis-Sanguisorba canadensis* meadow (RG 3) is referable to the “Bluejoint-herb” type (VIERECK et al. 1992) that is widely distributed in the southern part of Alaska. Other apparently similar types include “Tall Grass-Forb Communities

with *Calamagrostis canadensis* as the chief dominant” in south-central Alaska (HANSON 1951), “*Epilobium angustifolium* mesic forb herbaceous” and “*Calamagrostis canadensis* mesic graminoid herbaceous” (in part) of the Chugach National Forest, south-central Alaska (DEVELICE et al. 1999).

The *Athyrium filix-femina*-*Epilobium angustifolium* meadow (RG 4) fits within the “Mesic forb herbaceous (subarctic herbs)” type (VIERECK et al. 1992) that occurs throughout most of Alaska; it also shares similarities with the “*Calamagrostis*/fireweed/fern” type (RACINE 1978) in adjacent Lake Clark National Park west of Chisik Island.

The *Rubus spectabilis*-*Calamagrostis canadensis* deciduous thicket (RG 5) is referable to the “*Rubus spectabilis*-*Calamagrostis canadensis* closed and open low scrub” occurring on the Kenai Peninsula (DEVELICE et al. 1999), and the “*Rubus spectabilis*/*Athyrium filix-femina* community type” in the Yakutat Foreland of southeastern Alaska (SHEPHARD 1995), but the *Rubus spectabilis* communities of Chisik Island are lower in species diversity than the previous types. RG1 is classified in the UNESCO (1973) system in the formation “Subalpine or subpolar deciduous thicket,” within the subdivision “With primarily hemicryptophytic undergrowth, mainly forbs.”

The *Arnica latifolia*-*Erigeron peregrinus* snowbed meadow (RG 2) forms a mantle to *Harrimanella stelleriana*-*Luetkea pectinata* communities on Chisik Island. The latter is reported for south-central Alaska (DEVELICE et al. 1999), but RG3 is appears to be unreported in the Alaska literature. In the UNESCO (1973) system, it fits best in the formation “Alpine and subalpine meadows of the higher latitudes,” subdivision “Rich in dwarf shrubs;” it is usually moist much of the summer due to melt water.

Acknowledgements. We are grateful to Stanley L. Welsh for confirmation and/or determination of vascular plant species; Lubomír Tichý and Roseann Densmore provided valuable suggestions to the manuscript. This research was funded by the Alaska Region U.S. Fish and Wildlife Service and the Branch of Air Quality, U.S. Fish and Wildlife Service, Denver.

6 References

- ARCTIC ENVIRONMENTAL INFORMATION AND DATA CENTER (1989): Alaska climatic summaries. – Alaska Climate Center Technical Note No. 5. University of Alaska, Anchorage, AK.
- CHYTRÝ M., L. TICHÝ, J. HOLT & Z. BOTTA-DUKÁT (2002): Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. – J. Veg. Sci. **13**: 79-90.
- CLARK, M. H. & C. L. PING (1995): Soil survey investigation – Chisik Island, Tuxedni Wilderness Area, Alaska. – Unpublished report, USDA Natural Resources Conservation Service, Anchorage, AK.
- COBB, E. H. & E. HUNTINGTON (1968): Summary report on the geology and mineral resources of the Bering Sea, Bogoslof, Simeonof, Semidi, Tuxedni, St. Lazaria, Hazy Island, and Forrester Island National Wildlife Refuges, Alaska. – U.S. Geol. Surv. Bull. 1260-K.
- DETERMAN, R. L. (1966): Geology of the Iniskin-Tuxedni Region, Alaska. – U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 512.

- DEVELICE, R. L., C. J. HUBBARD, K. BOGGS, S. BOUDREAU, M. POTKIN, T. BOUCHER, & C. WERTHEIM (1999): Plant community types of the Chugach National Forest: southcentral Alaska. – USDA Forest Service, Chugach National Forest, Alaska Reg. Tech. Publ. R10-TP-76. Anchorage, AK.
- FEOLI, E. & L. ORLÓCI (1979): Analysis of concentration and detection of underlying factors in structured tables. – *Vegetatio* **40**: 49-54.
- FOX, D. G., J. C. BERNABO, & B. HOOD (1987): Guidelines for measuring the physical, chemical, and biological condition of wilderness ecosystems. – USDA Forest Service Tech. Rep. RM-146.
- HANSON, H. C. (1951): Characteristics of some grassland, marsh, and other plant communities in western Alaska. – *Ecol. Monogr.* **21**: 317-378.
- HENNEKENS, S. M. & J. H. J. SCHAMINÉE (2001): TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data. – *J. Veg. Sci.* **12**: 589-591.
- HEUSSER, C. J. (1960): Late-Pleistocene environments of North Pacific North America. – *Am. Geogr. Soc.*, New York, NY.
- HILL, M. O. (1974): Correspondence analysis: a neglected multivariate method. – *Appl. Statist.* **23**: 3340-3354.
- JANCEY, R. C. (1979): Species ordering on a variance criterion. – *Vegetatio* **39**: 59-63.
- KARLSTROM, T. N. V., H. W. COULTER, A. T. FERNALD, J. R. WILLIAMS, D. M. HOPKINS, T. L. PÉWÉ, H. DREWS, E. H. MULLER & W. H. CONDON (1964). Surficial geology of Alaska. – U.S. Geol. Surv. Misc. Geol. Invest. Map I-357.
- LUTTMERDING, H. A., D. A. DEMARCHI, E. C. LEA, D. V. MEIDINGER & T. VOLD (eds.) (1990): Describing ecosystems in the field. 2nd ed. MOE Manual 11. – Min. Forests, Victoria, B.C.
- MITCHELL, W. W. (1968): On the ecology of Sitka alder in the subalpine zone of south-central Alaska. – In: TRAPPE, J. M., J. F. FRANKLIN, R. F. TARRANT, & G. M. HANSEN (eds.): *Biology of alder*. Proceedings of a symposium held at Northwest Scientific Association 40th annual meeting, April 14-15, Pullman, WA. – USDA For. Serv., Pacific Northwest For. Range Exp. Sta. Portland, OR: 45-56.
- RACINE, C. H. (1978): Vegetation of the proposed Lake Clark National Park in relation to topography, soils and disturbance. – In: RACINE, C. H. & S. B. YOUNG (eds.): *Ecosystems of the proposed Lake Clark National Park, Alaska*. – *Contr. Center Northern Studies* #16, Wolcott, VT: 33-129.
- RIEGER, S., D. B. SCHOEPHORSTER & C. E. FURBUSH (1979): Exploratory soil survey of Alaska. – U.S. Department of Agriculture, Soil Cons. Serv., Anchorage, AK.
- SELKREGG, L. L. (1974): Alaska regional profiles: southcentral profile. – Arctic Environmental Information and Data Center, Anchorage, AK.
- SHEPHARD, M. E. (1995): Plant community ecology and classification of the Yakutat Foreland, Alaska. – USDA Forest Service, Alaska Region, R10-TP-56, Juneau, AK.
- ŠMILAUER, P. (2003): WinKyst 1.0 user's guide. – České Budějovice, CZ.
- TALBOT, S. S., S. L. TALBOT, & F. J. A. DANIÉLS (2005): Comparative phytosociological investigation of subalpine alder thickets in southwestern Alaska and the North Pacific. – *Phytocoenol.* **35**: 727-759.
- TALBOT, S. S., S. L. TALBOT, & S. L. WELSH (1995): Botanical reconnaissance of the Tuxedni Wilderness Area, Alaska. – USDI Nat. Biol. Serv., Biol. Sci. Rep. **6**: 1-41.
- TER BRAAK, C. J. F. & P. ŠMILAUER (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- TICHÝ, L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* **13**: 451-453.
- TICHÝ, L. & M. CHYTRÝ (2006): Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. – *J. Veg. Sci.* **17**: 809-818.
- TUHKANEN, S. (1984): A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions. – *Acta Bot. Fenn.* **127**: 1-50 + appendices.
- UNESCO (1973): International classification and mapping of vegetation. – United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris.

- USDA, NRCS. (2008): The PLANTS Database (<http://plants.usda.gov>, 18 February 2008). – National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA.
- VIERECK, L. A., C. T. DYRNESS, A. R. BATTEN, & K. J. WENZLICK (1992): The Alaska vegetation classification. – USDA For. Serv., Gen. Techn. Rep. PNW-GTR-286. Portland, OR.
- WESTHOFF, V. & E. VAN DER MAAREL (1973): The Braun-Blanquet approach. – In: WHITTAKER, R. H. (ed.): Ordination and classification of communities. – Junk, The Hague: 617-726.
- WILDI, O. (1989): A new numerical solution to traditional phytosociological tabular classification. – *Vegetatio* **81**: 95-106.
- WILDI, O. & L. ORLÓCI (1996): Numerical exploration of community patterns: a guide to the use of MULVA-5. – SPB Academic Publishing, New York, NY.
- WISHART, D. (2003): ClustanGraphics Primer, a guide to cluster analysis. – Clustan Limited, Edinburgh.

Addresses of the authors:

Dr. Stephen S. TALBOT
Division of Realty & Natural Resources
U.S. Fish and Wildlife Service
1011 East Tudor Road, Anchorage
Alaska 99503 USA
e-mail: stephen_talbot@fws.gov

Dr. Sandra L. TALBOT
Alaska Science Center
U.S. Geological Survey
4210 University Drive, Anchorage
Alaska 99508 USA
e-mail: sandy_talbot@usgs.gov

Zur Biogeographie und ökophysiologischen Anpassung bipolarer Flechten

Maik Veste, Cottbus und Tassilo Feuerer, Hamburg

Abstract. Aspects of biogeographical relation and ecophysiological adaptation of bipolar lichens, based on more than 200.000 distributional data sets as well as ecophysiological measurements of Antarctic lichens, are discussed. For the first time calculated values of similarity of the Antarctic region with all other continents are presented. The isolated position of the Antarctic lichen flora is confirmed. Sørensen indices are visualized by diagrams. Antarctic lichen populations of *Usnea aurantiaco-atra* show low net photosynthesis rates compared to those of most species from less extreme habitats, due to low temperature, nitrogen limitation and low chlorophyll content.

1 Einleitung

Die Pflanzenwelt, zu der wir hier auch die Flechtenflora zählen, kämpft an wüstenhaften Standorten, vor allem aber in Polnähe, mit den schwierigsten Bedingung weltweit. Es ist sowohl die Kälte, als auch die Trockenheit, die dazu führen, dass größere Teile der kontinentalen Antarktis vegetationsfrei sind. Die maritime Antarktis dagegen bietet einigen Flechten und Moosen erträgliche, ja sogar günstige Umweltbedingungen (WALTER & BRECKLE 1991, KAPPEN 2000). Hier finden sich an bevorzugten Standorten bis zu 200 Flechtenarten auf einem einzigen Quadratkilometer (LEWIS SMITH 2007). Zur maritimen Antarktis zählen neben der westlichen Küste der antarktischen Halbinsel auch die Süd-Orkney-Inseln, die Süd-Shetland-Inseln, die Süd-Sandwich-Inseln und die Bouvet-Insel. Die Lufttemperaturen überschreiten hier mindestens ein bis zwei Monate lang die Null-Grad-Grenze, die Niederschläge liegen zwischen 350 und 500 Millimeter. 17 subantarktische Inseln oder Inselgruppen stehen der maritimen Antarktis ökologisch nahe, darunter auch die Antipoden-Inseln, die Macquarie-Insel, die Campbell-Insel, die Prinz-Edward-Inseln, das Tristan-da-Cunha-Archipel, die Crozet-Inseln, die Kerguelen sowie die Heard-Insel und die Macdonald-Inseln.

Ziel der lichenologischen Forschung in der Umgebung der Pole ist es unter anderem, die Verbreitung aller Taxa zu dokumentieren, deren phylogeographische Beziehung zu verwandten Arten anderer Kontinente oder Regionen zu klären, wie auch die Evolution der Arten und als Grundlage dafür, deren ökophysiologische Anpassungen zu analysieren. Die Erforschung evolutiver Prozesse bipolarer Arten ist dabei von besonderem Interesse, da viele der Disjunktionen durch relativ junge Fernverbreitungsereignisse entstanden sind. Es ist zu erwarten, dass in diesen Fällen Artbildungsprozesse modellhaft zu beobachten sind. Die Untersuchung der Korrelation genetischer Daten mit ökophysiologischen Eigenschaften von Populationen beider Polregionen wird dabei als erster Schritt verstanden. Durch die Charakterisierung zentraler Lebensprozesse, wie der Photosynthese und der Atmung einzelner Populationen ist es möglich, deren Dynamik unter sich ändernden Umweltbedingungen einzuschätzen und neben Rückschlüssen auf ihre Vegetationsgeschichte auch ihr Verhalten unter dem Einfluss einer regionalen

Temperaturerhöhung, wie sie für die maritime Antarktis beschrieben wird (IPCC 2007), zu modellieren.

2 Zur Biogeographie bipolarer Flechten

Aus der Antarktis im weiteren Sinn, also dem antarktischen Kontinent und den subantarktischen Inseln sind gegenwärtig etwa 400 Flechtenarten (LEWIS SMITH 2007) gemeldet, vom antarktischen Festland und den Süd-Shetland Inseln 247 Arten (FEUERER 2008). Eine panarktische Artenliste (KRISTINSSON et al. 2006) zählt 1899 Taxa auf. Dabei ist die taxonomische Umgrenzung der beteiligten Arten in vielen Fällen problematisch, in der Antarktis mehr noch als in der Arktis. Die einzelnen Bearbeitungen der antarktischen Arten in den letzten Jahrzehnten (DOGDE 1973, CASTILLO & NIMIS 1995, OLECH 2001, ØVSTEDAL & LEWIS SMITH 2001) unterscheiden sich erheblich hinsichtlich der Anzahl der akzeptierten Sippen, wie auch deren taxonomischer Bewertung. Trotz großzügiger, vor allem auf die Antarktis, aber auch auf die Arktis ausgerichteter Forschungsprogramme verbleiben viele Unsicherheiten (ROGERS 2007). Breit angelegte molekulare Routineuntersuchungen der letzten Jahre haben zur Klärung beigetragen (KIM et al. 2006), jedoch machen Untersuchungen, die sich mit einzelnen Arten oder Artengruppen beschäftigen, deutlich, dass zentrale Fragen offen bleiben. So ist die Umgrenzung mehrerer *Usnea*-Arten der Sektion *Neuropogon* auch nach aufwendigen Bearbeitungen mehrerer Gene zahlreicher Individuen weiterhin ungeklärt (SEYMOUR et al. 2007, WIRTZ 2006). LEWIS SMITH (2007: 387) rechnet in der Zukunft mit einem Anstieg der Artenzahlen in Zusammenhang mit detaillierten Bearbeitungen und dem Schließen der Besammlungslücken durch umfänglichere Feldforschung.

Die Floren von Arktis und Antarktis setzen sich aus verschiedenen Elementen zusammen, von denen das bipolar disjunkte Element bereits früh besondere Beachtung fand (DU RIETZ 1926, 1940, LAMB 1947, LINDSAY 1977, WALKER 1985). JØRGENSEN (1983) zählt bis zu 25 Prozent der antarktischen Flechtenflora zum bipolaren Element. Die Zählung ihrer Mitglieder erlaubt einen gewissen Spielraum, je nach der Wertung von subkosmopolitisch verbreiteten Arten und solchen Arten, die zwar in den gemäßigten Breiten beider Halbkugeln vorkommen, nicht jedoch sowohl in der Arktis als auch in der Antarktis. Während die panarktische Flechtenflora nicht streng von den benachbarten Floren der Nordhalbkugel zu trennen ist, besitzt die antarktische Flora eine bemerkenswerte Eigenständigkeit. Diese Sonderstellung wird in den Diagrammen des Sørensen-Index der einzelnen Kontinente deutlich (Fig. 1).

Dazu wurden die Checklisten (FEUERER 2008) aller Länder folgender Großregionen jeweils addiert: Afrika, Antarktis, Asien, Australien, Europa, Mittelamerika und Karibik, Mittlerer Osten, Nordamerika, Ozeanien und Südamerika. Diese Gliederung entspricht einer, vor allem im amerikanischen Bereich, in neuerer Zeit üblichen Einteilung. Die Antarktis besitzt die geringste Übereinstimmung mit allen anderen Regionen. Der Sørensen-Index liegt hier nur bei 0,04 für die Ähnlichkeit mit Mittelamerika und der Karibik. Der ähnlichste Kontinent ist mit 0,1 Australien. Australien seinerseits hat geringe Ähnlichkeiten mit den anderen Großregionen. Diese Sonderstellung der antarktischen Flechtenflora ist angesichts des hohen Anteils bipolarer oder subkosmopolitischer Arten besonders bemerkenswert.

Sørensen-Index

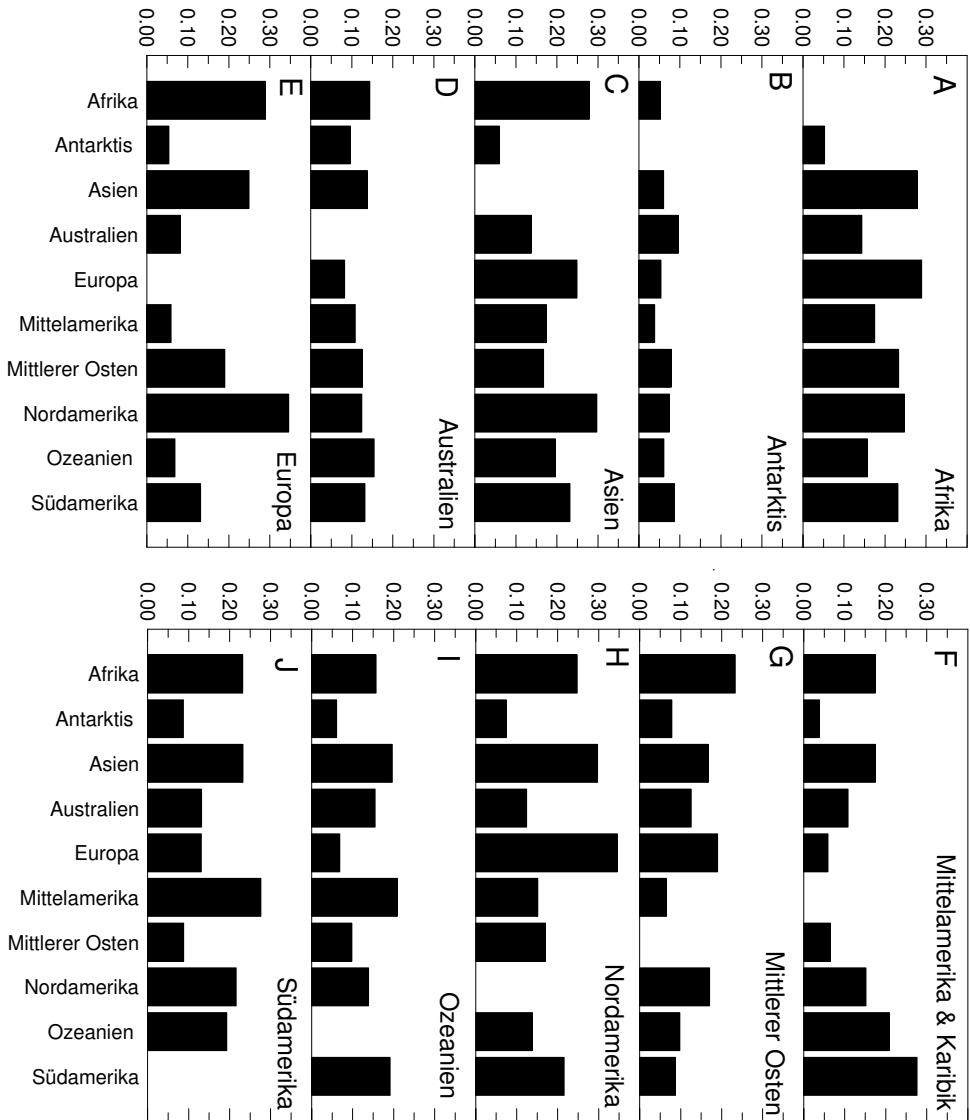


Abb. 1: Ähnlichkeits-Indizes der Großregionen nach SØRENSEN .

Fig. 1: Index of similarity for continental regions after SØRENSEN.

Dabei ist die Ähnlichkeit der Flechtenfloren verschiedener Großregionen durchschnittlich kleiner als diejenige von Moosen, aber größer als diejenige von Blütenpflanzen und Farnen. Ursache ist die unterschiedliche durchschnittliche Größe der Verbreitungsgebiete der Arten. Flechten besitzen kleinere Verbreitungsgebiete als Moose, aber größere als Blütenpflanzen und Farne. Gegenwärtig sind Verbreitungsdaten aller Pilze nicht ausreichend zugänglich um zusammenfassende Aussagen formulieren zu können. Jedenfalls besitzen manche Gruppen, z. B. die Polyporales, größere Verbreitungsgebiete als Flechten und damit größere Ähnlichkeiten ihrer Großregion-Floren (MUELLER et al. 2006). Die festgestellte Ähnlichkeit der antarktischen Flechtenflora mit dem australischen Florenreich ist vorwiegend durch Übereinstimmungen mit Neuseeland verursacht, dessen Flora in diesem Ansatz mit derjenigen Australiens zusammengefasst wurde. Die geringe Ähnlichkeit mit der Flora Südamerikas, das den geringsten Abstand zur maritimen Antarktis besitzt, kann nicht ausreichend erklärt werden. Untersuchungen von KAPPEN & STRAKA (1988) zeigen, dass eine Besiedlung der sub- und maritimen Antarktis aus Südamerika zwar möglich ist, betonen aber auch die Unterschiede der Zusammensetzung der Kryptogamenfloren der kontinentalen Antarktis zu den umliegenden Kontinenten. Ein Faktor ist vermutlich die geringe Evolutionsgeschwindigkeit bei der Entstehung extrem kalteadaptierter Arten. Die Antarktis ist erst seit dem mittleren Tertiär vereist. Vermutlich sind deshalb die seltenen Fernverbreitungsereignisse, die zu bipolaren Arten geführt haben, erfolgreicher als die Einwanderung aus Patagonien bei gleichzeitiger Kälteanpassung.

3 Ökophysiologische Anpassungen

Die physiologische Toleranz und Plastizität gegenüber extremen Umweltbedingungen stellt für Flechten einen wichtigen Faktor für die Besiedlung der polaren Gebiete dar. Als poikilohyde Organismen benötigen Flechten nur eine temporär ausreichende Wasserversorgung, um photosynthetisch aktiv zu sein. Weiterhin sind Flechten dafür bekannt, in extremen Ökosystemen sowohl bei hohen Temperaturen in Wüsten (KAPPEN 1988), als auch bei extrem niedrigen Temperaturen in den Trockentälern der Antarktis zu überleben (KAPPEN 2000). Spezielle physiologische Anpassungen erlauben es den Flechtenalgen, auch bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt Photosynthese zu betreiben. Die Mycobionten können auch bei niedrigen Temperaturen noch Stoffwechselprodukte von den Algen übernehmen und in Hyphenwachstum umsetzen. Gaswechsellmessungen an *Usnea aurantiaco-atra* (VESTE et al. 2006) zeigen, dass diese Flechte auch bei einer Lufttemperatur von -5°C in der Lage ist, Photosynthese zu betreiben (Abb. 2). Die optimale Photosynthese bei Lichtsättigung liegt zwischen 5°C und 15°C . Bei dieser niedrigen Umgebungstemperatur ist die Lichtsättigung der Photosynthese mit $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sehr niedrig. Bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt steigt die für die Sättigung benötigte Strahlungsintensität an und kann mehr als $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ betragen (Abb. 3).

Auch der Photosyntheseapparat der Flechten ist an die extrem niedrigen Temperaturen in den Polargebieten angepasst. Sowohl Gaswechsellmessungen im Freiland als auch Laboruntersuchungen der Chlorophyllfluoreszenz an *Usnea sphacelata*, *Umbilicaria aprina*, *Umbilicaria antarctica* und *Xanthoria elegans* zeigen, dass sie bei Temperaturen zwischen -10°C bzw. -17°C noch Netto-Photosynthese betreiben können (KAPPEN 1989, SCHROETER et al. 1994, BARTÁK et al. 2007).

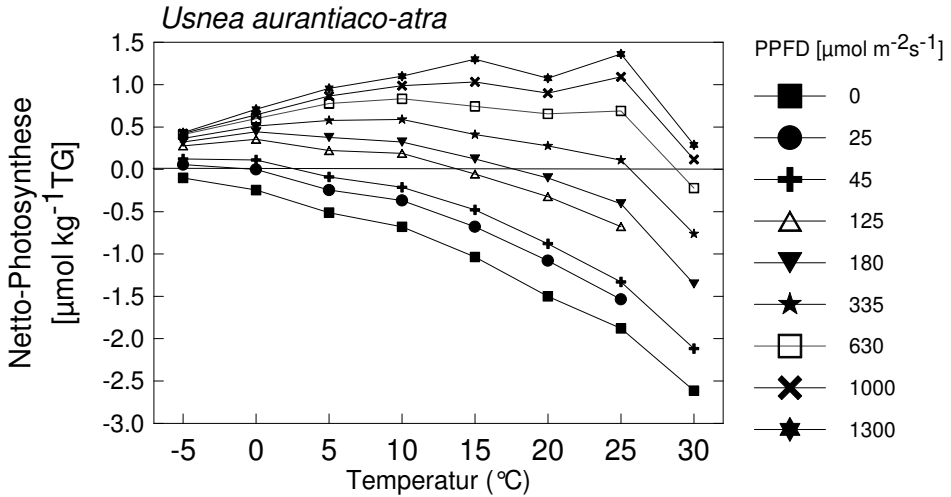


Abb. 2: Einfluss der Temperatur auf die Netto-Photosynthese bei verschiedenen Strahlungsintensitäten (PPFD = Photosynthetische Photonendichte) bei *Usnea aurantiaco-atra* von Livingston Island, Süd-Shetlands, maritime Antarktis (TG = Trockengewicht).

Fig. 2: Effects of temperature on net photosynthesis (per kg dry weight) at different irradiation levels (PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density) of *Usnea aurantiaco-atra* from Livingston Island, Maritime Antarctic.

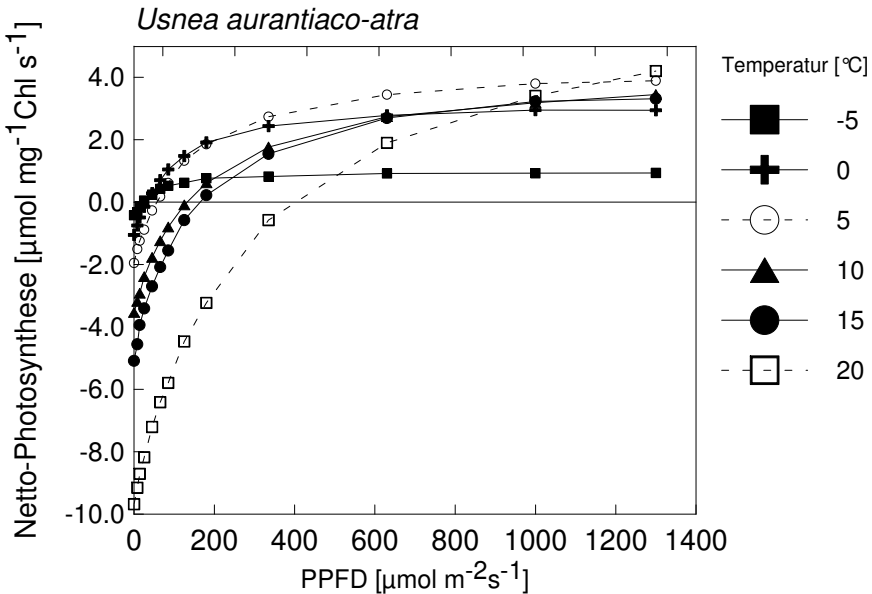


Abb. 3: Licht- und Temperaturabhängigkeit der Netto-Photosynthese von *Usnea aurantiaco-atra* von Livingston Island, maritime Antarktis; Chl = Chlorophyll, PPFD = Photosynthetische Photonendichte (nach VESTE et al. 2006).

Fig. 3: Light- and temperature dependency of net photosynthesis of *Usnea aurantiaco-atra* from Livingston Island, Maritime Antarctic, Chl = chlorophyll, PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density (after VESTE et al. 2006).

Unterschiede in der Photosyntheseleistung der Flechten lassen sich auch kleinräumig bei *Usnea aurantiaco-atra* entlang eines Höhengradienten von der Küste bis auf 200 m ü.N.N. auf Livingston Island finden. Die maximale Photosynthese der Flechten, die unmittelbar an der Küste wuchsen, war signifikant höher als diejenige von Flechten im Inland (Abb. 4). Ursache dieses Unterschieds könnte eine bessere Nährstoffversorgung der Flechten im Strandbereich sein, da bei Flechten, wie bei höheren Pflanzen, die Stickstoffversorgung eine wichtige Rolle für die Photosyntheseleistung spielt. Auf Livingston Island lassen sich entlang einer Catena von der Küste zum Inland gute Übereinstimmungen zwischen der Nährstoffversorgung und der Photosyntheserate bei Flechten finden (VALLADARES & SANCHO 2000). Weiterhin zeigte PALMQVIST et al. (2002), dass die N-Gehalte in *U. aurantiaco-atra* in der Umgebung von Pinguinkolonien mit 8-11 g N pro kg Trockengewicht doppelt so hoch waren als außerhalb der Brutkolonien (4-5 g N kg⁻¹ TG), auch die Photosyntheseleistung war deutlich erhöht. Sowohl Laubflechten, als auch Strauchflechten sind in der Lage, den vom Wind verwehten Staub zwischen den Rhizinen bzw. den Thallusästen oder an der Thallusoberfläche zu akkumulieren und so ihre Nährstoffversorgung zu verbessern. Zwar sind die Polargebiete im allgemeinen nährstoffarme Standorte an denen Stickstoff einen limitierenden Faktor für das Wachstum und die Photosynthese darstellt (SMITH & GREMMEN 2001, WASLEY et al. 2006), aber gerade in der Nachbarschaft von Seevogelkolonien und Gebieten mit Tieraktivitäten (Robben, See-Elefanten u.a.) ist Stickstoff im Überfluss vorhanden. Massenvorkommen nitrophiler Flechtenarten weisen darauf hin (KAPPEN & SCHROETER 2002). Ein weiterer Eintragsweg für N ist die biologische Stickstofffixierung, die in der Antarktis durch freilebende *Nostoc*-Arten auf 52–119 mg N m⁻² a⁻¹ (DAVEY & MARCHANT 1983) und in Moos-Polstern auf bis 329 mg N m⁻² a⁻¹ (NAKATSUBO & INO 1987) geschätzt wird. Im Vergleich hierzu fixieren Cyanobakterienkrusten in warmen Wüsten zwischen 0,7–1,3 g N m⁻² a⁻¹ (RUSSOW et al. 2005).

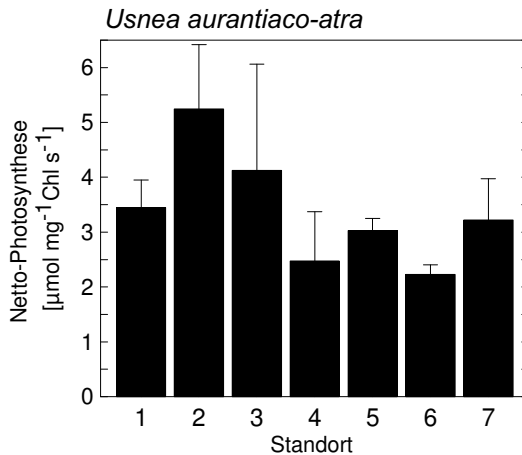


Abb. 4: Mittlere maximale Netto-Photosyntheserate von *Usnea aurantiaco-atra* an verschiedenen Standorten auf Livingston Island, Süd-Shetlands, maritime Antarktis. 1-3 direkt an der Küste, 4-7 entlang eines Höhengradienten von 40 m-200 m ü. NN (South Bay, Reinia Sofia) (Chl = Chlorophyll).

Fig.4: Mean maximum net photosynthesis of *Usnea aurantiaco-atra* at different locations on Livingston Island, South Shetlands, Maritime Antarctica, 1-3 at the coast, 4-7 along an altitudinal gradient 40 m-200 m a.s.l (South Bay, Reinia Sofia) (Chl = chlorophyll, Standort = habitat).

Deutliche Unterschiede in der physiologischen Aktivität bestehen hingegen zwischen Populationen subkosmopolitischer Flechten, die sich an die regionalen Klimabedingungen in ihrem jeweiligen Verbreitungsgebiet angepasst haben (SANCHO et al. 2000). Diese Arten folgen nicht uneingeschränkt dem Walter'schen Gesetz der relativen Standortskonstanz“, wie es von POELT (1987) auch für Flechten postuliert wurde. *Umbilicaria nylanderiana* ist eine typische bipolare Flechte. Sie kommt sowohl in der maritimen Antarktis als auch in den Rocky Mountains, Neuengland, Skandinavien und in Bergen Spaniens oberhalb der Baumgrenze vor. Labormessungen zeigten, dass die Netto-Photosynthese (bezogen auf das Trockengewicht) der mediterranen Populationen um etwa das Zehnfache über der Photosynthese der antarktischen Population lag (Abb. 5A). Ursache dieser Unterschiede ist der geringere Chlorophyllgehalt in *U. nylanderiana* aus der Antarktis (Chl a+b = 0.299 mg g⁻¹ TG) im Vergleich zu den Flechten aus der mediterranen Population (Chl a+b = 1.1012 mg g⁻¹ TG) (SANCHO et al. 2000). Auch wenn die Netto-Photosyntheserate auf den Chlorophyllgehalt bezogen wird (Abb. 5B) bleibt der Unterschied zwischen den Werten beider Populationen bestehen, was sowohl für die optimale Temperatur der Photosynthese (Abb. 6A), als auch für den Lichtkompensationspunkt (Abb. 6B) in den verschiedenen Populationen von *U. nylanderiana* gilt. Dies unterstreicht die Bedeutung der Algenpartner für die ökophysiologische Anpassungsfähigkeit der Flechten an die klimatischen Bedingungen (SANCHO et al. 2000).

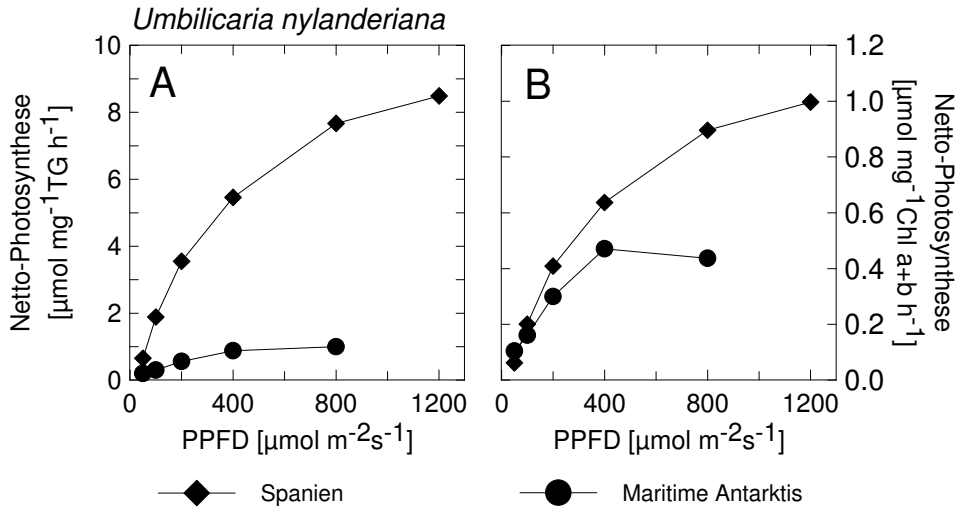


Abb. 5: Netto-Photosynthese von *Umbilicaria nylanderiana* bezogen auf das Trockengewicht (A) und auf den Gesamt-Chlorophyllgehalt (Chl a+b) (B) aus Bergen in Spanien und der maritimen Antarktis (nach SANCHO et al. 2000); (TG = Trockengewicht, PPFD = Photosynthetische Photonendichte)

Fig. 5: Net photosynthesis of *Umbilicaria nylanderiana* related to dry weight (A) and to the total chlorophyll content (Chl a+b) from Mediterranean mountains (Spain) and from the maritime Antarctic (after SANCHO et al. 2000); (TG = dry weight, PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density)

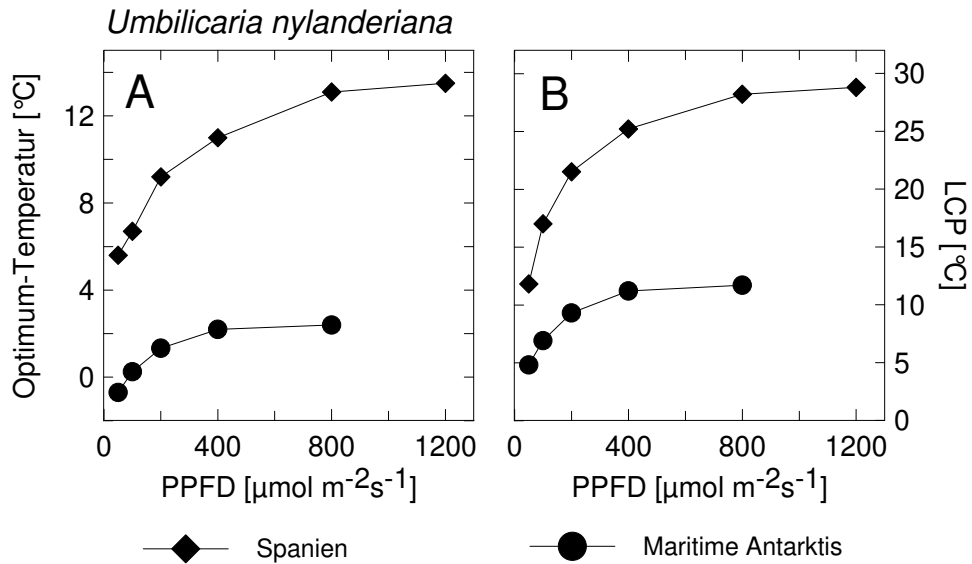


Abb. 6: Optimale Temperatur (A) und unterer Temperaturkompensationspunkt LCP (B) in Abhängigkeit von der eingestrahlt Lichtmenge (PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density) für *Umbilicaria nylanderiana* aus Bergen in Spanien und der maritimen Antarktis (nach SANCHO et al. 2000).

Fig. 6: Optimum temperature (A) and lower temperature compensation point LCP (B) for *Umbilicaria nylanderiana* in relation to light intensity (PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density) from Mediterranean mountains (Spain) and from the maritime Antarctic (after SANCHO et al. 2000).

4 Schlussfolgerungen und Ausblick

Die physiologische Anpassungsfähigkeit der Arten ist ein entscheidender Faktor für die zukünftige Zusammensetzung der jeweiligen Kryptogamengesellschaften und der Verbreitung ihrer Mitglieder unter dem Druck des globalen Wandels. Insbesondere die Anpassungsfähigkeit von Symbiosegemeinschaften wie die der Flechten, die aus einem photoautotrophen und einem heterotrophen Partner bestehen, ist von besonderem Interesse, da die Atmung des Mykobionten und die Photosynthese der Alge unterschiedlich, ja sogar gegenläufig auf den Temperaturanstieg reagieren können. Dabei sind die komplexen abiotischen und biotischen Interaktionen in den Ökosystemen, die auch zu neuen Vergesellschaftungen und damit anderen Ökosystemen führen, erst wenig verstanden. Diesbezügliche Daten werden gerade für das Verständnis der gegenwärtig ablaufenden Änderungen des Klimas und des damit verbundenen starken Wandels der Lebens- und Umweltbedingungen in der Arktis und Antarktis von großer Bedeutung sein. Bereits heute führt die rasche Erwärmung der Erdatmosphäre im Verlauf der vergangenen Jahrzehnte zu einer Verschiebung der Klimazonen (IPCC 2007) und als deren Folge zu

signifikanten Verschiebungen der Verbreitungsareale von Pflanzen- und Tierarten, so auch in den arktischen und sub-antarktischen Gebieten (CONVEY 2003, SANCHO & PINTADO 2004). Gerade für die Erfassung dieser langfristigen Veränderungen der Vegetation sind sowohl kontinuierliche ökophysiologische Untersuchungen als auch detaillierte Kenntnisse der Flora von grundlegender Bedeutung um Anpassungsprozesse an Klimaänderungen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation auf allen Skalenebenen, vom Organismus bis zum Ökosystem, modellieren und einschätzen zu können. So tragen auch die breit angelegten Untersuchungen von FRED DANIÉLS wichtige Resultate für das Verständnis der Biodiversität in den arktischen Regionen und deren Änderungen unter dem Einfluss des Klimawandels bei (DANIÉLS & ALSTRUP 1996, SIEG & DANIÉLS 2005, DANIÉLS et al. 2005).

Danksagung. Die ökophysiologischen Untersuchungen von M. Veste wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Schwerpunktprogramms SPP 1158 „Antarktisforschung mit vergleichenden Untersuchungen in arktischen Eisgebieten“ gefördert. Die biodiversitätsinformatischen Daten von T. Feuerer basieren auf Ergebnissen des von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projektes „Untersuchungen zur globalen Diversität lichenisierter Ascomyceten mittels Korrelationsanalysen von geographischen, ökologischen und anatomisch-morphologischen Daten“.

5 Literatur

- BARTÁK, M., P. VÁCZI, J. HÁJEK & J. SMYKLA (2007): Low-temperature limitation of primary photosynthesis processes in Antarctic lichens *Umbilicaria antarctica* and *Xanthoria elegans*. - *Polar Biol.* **31**: 47-51.
- CASTILLO, M. & P. L. NIMIS (1995): A critical revision of Antarctic lichens described by C. W. Dodge. - *Bibl. Lichenol.* **57**: 71-92.
- CONVEY, P. (2003): Maritime Antarctic climate change: signals from terrestrial biology. - In: DOMACK, E., BURNETT, A., LEVENTER, A. et al. (eds.): Antarctic peninsula climate variability: a historical and palaeoenvironmental perspective. - *Pub. Am. Geophys. Union Antarct. Res. Ser.* 79:45–158.
- DANIÉLS, F. J. A. & V. ALSTRUP (1996): On the vegetation of Eastern North Greenland. - *Acta Bot. Neerl.* **45**: 583.
- DANIÉLS, F. J. A., A. ELVEBAKK, S. S. TALBOT & D. A. WALKER (2005): Classification and mapping of Arctic vegetation. - *Phytocoenologia* **35** (4): 715-1079.
- DAVEY, A. & H. MARCHANT (1983): Seasonal variation in nitrogen fixation by *Nostoc commune* Vaucher at the Vestfold Hills, Antarctica. - *Phycologica* **22**: 377-385.
- DODGE, D. W. (1973): Lichen flora of the Antarctic Continent and adjacent islands. - Phoenix Publishing, Canaan, New Hampshire.
- DU RIETZ, G. E. (1926): Den subantarktiska florens bipolära element i lichenologisk belysning. - *Svensk Bot. Tidskr.* **20**: 299-303.
- DU RIETZ, G. E. (1940): Problems of bipolar plant distribution. - *Acta Phytogeogr. Suec.* **13**: 215-282.
- FEUERER, T. (2008): Checklists of lichens and lichenicolous fungi. - <http://www.checklists.de>.
- IPCC (2007): Fourth Assessment Report (AR4) – Climate Change 2007. - Intergovernmental Panel for Climate Change. <http://www.ipcc.ch/>
- JØRGENSEN, P. M. (1983): Distribution patterns of lichens in the Pacific region. - *Austral. J. Bot. Suppl. Ser.* **10**: 43-66.

- KAPPEN, L. & B. SCHROETER (2002): Plants and lichens in the Antarctic, their way of life and their relevance to soil formation. - In: BEYER, L. & M. BÖLTER (eds.): *Geoecology of Antarctic ice-free coastal landscapes*. - Springer, Heidelberg: 327-373.
- KAPPEN, L. (1988): Ecophysiological relationships in different climatic regions. - In: GALUN, M. (ed.): *CRC Landbook of lichenology*. - CRC Press, Boca Raton, Florida: 37-100.
- KAPPEN, L. (1989): Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state. - *Antarct. Sci.* **1**: 31-34.
- KAPPEN, L. (2000): Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. - *Antarct. Sci.* **12**: 314-324.
- KAPPEN, L. & H. STRAKA (1988): Pollen and spores transport into the Antarctic. - *Polar Biol.* **3**: 173-180.
- KIM, J. H., I.-Y. AHN, S. G. HONG, M. ANDREEV, K.-M. LIM, M. J. OH, Y. J. KOH & J.-S. HUR (2006): Lichen flora around the Korean Antarctic scientific station, King George Island - Antarctic. - *J. Microbiol. (Korea)* **44**: 480-491.
- KRISTINSSON, H., E. S. HANSEN & M. ZHURBENKO (2006): Panarctic lichen checklist. CAFF-Flora group. Outprint 22. Dec. 2006.
- LAMB, I. M. (1947): A monograph of the lichen genus *Placopsis* Nyl. - *Lilloa* **13**: 151-288.
- LEWIS SMITH, R. I. (2007): Half a continent in a square kilometre: the exceptional lichen diversity of a small Antarctic island. - In: KÄRNEFELT, I. & A. THELL (eds.): *Lichenological contributions in honour of David Galloway*. *Bibl. Lichenol.* 95. - J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin-Stuttgart: 387-403.
- LINDSAY, D. C. (1977): The lichens of Marion and Prince Edward Islands, Southern Indian Ocean. - *Nova Hedwigia* **28**: 667-689.
- MUELLER, G. M., J. P. SCHMIT, P. R. LEACOCK, B. BUYCK, J. CIFUENTES, D. E. DESJARDIN, R. E. HALLING, K. HUORTSTAM, T. ITTURIAGA, K.-H. LARSSON, D. J. LODGE, T. W. MAY, D. MINTER, M. RAJCHENBERG, S. A. REDHEAD, L. RYVARDEN, J. M. TRAPPE, R. WATLING & Q. WU (2006): Global diversity and distribution of macrofungi. - *Biodivers. Conserv.* **16**: 37-48.
- NAKATSUBO, T. & Y. INO (1987): Nitrogen cycling in an Antarctic ecosystem 2. Estimation of the amount of nitrogen fixation in a moss community on East Ongul Island. - *Ecol. Res.* **2**: 31-40.
- OLECH, M. (2001): Annotated checklist of Antarctic lichens and lichenicolous fungi. - Institute of Botany Jagiellonian University, Kraków.
- ØVSTEDAL, D. O. & R. I. LEWIS SMITH (2001): *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. - *Studies in Polar Research*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PALMQUIST, K., L. DAHLMAN, F. VALLADARES, A. TEHLER, L. SANCHO & J.-E. MATSSON (2002): CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climatic zones. - *Oecologia* **133**: 295-306.
- POELT, J. (1987): Das Gesetz der relativen Standortskonstanz bei den Flechten. - *Bot. Jahrb. Syst.* **108**: 363-371.
- ROGERS, A. D. (2007): Evolution and biodiversity of Antarctic organisms: a molecular perspective. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **362**: 2191-2214.
- RUSSOW, R., M. VESTE & F. BÖHME (2005): A natural ¹⁵N approach to determine the biological fixation of atmospheric nitrogen by biological soil crusts of the Negev desert. - *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **19** (23): 3451-3456
- SANCHO, L. & A. PINTADO (2004): Evidence of high annual growth rate for lichens in the maritime Antarctic. - *Polar Biol.* **27**: 312-319.
- SANCHO, L. G., F. VALLADRES, B. SCHROETER & L. KAPPEN (2000): Ecophysiology of Antarctic versus temperate populations of bipolar lichens: the key role of photosynthetic partner. - In: HOWARD-WILLIAMS, C. & B. DAVISON (eds.): *Antarctic Ecosystems: Models for wider ecological understanding*. - New Zealand Natural Science, Christchurch: 190-194.
- SCHROETER, B., T. G. A. GREEN, L. KAPPEN & R. D. SEPPELT (1994): Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. - *Cryptog. Bot.* **4**: 233-241.

- SEYMOUR, F. A., P. D. CRITTENDEN, N. WIRTZ, D. O. ØVSTEDAL, P. S. DYER & H. T. LUMBSCH (2007): Phylogenetic and morphological analysis of Antarctic lichen-forming *Usnea* species in the group *Neuropogon*. - *Antarct. Sci.* **19**: 71-82.
- SIEG, B. & F. J. A. DANIÉLS (2005): Altitudinal zonation of vegetation in continental West Greenland with special reference to snowbeds. - *Phytocoenologia* **35** (4): 887-908.
- SMITH, V. R. & N. J. M. GREMMEN (2001): Photosynthesis in a sub-Antarctic shore zone lichen. - *New Phytol.* **149**: 291-299.
- VALLADARES, F. & L. G. SANCHO (2000): The relevance of nutrient availability for lichen productivity in the maritime Antarctic. - *Bibl. Lichenol.* **75**: 405-419.
- VESTE, M., B. SCHROETER, J. HERMANN, T. FEUERER, J.-P. FRAHM, T. G. A. GREEN & L. SANCHO (2006): Influence of temperature and light intensity on the photosynthesis of the lichens *Usnea aurantiaco-atra* and *Usnea antarctica* from the maritime Antarctic. - *Verh. Ges. Ökol.* **36**: 299.
- WALKER, F. J. (1985): The lichen genus *Usnea* subgenus *Neuropogon*. - *Bull. British Museum (Nat. Hist.), Bot. Ser.* **13**(1): 1-130.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (1991): Ökologie der Erde. Band 4, Gemäßigte und arktische Zonen außerhalb Euro-Nordasiens. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- WASLEY, J., S. A. ROBINSON, C. E. LOVELOCK & M. POPP (2006): Climate change manipulations show Antarctic flora is more strongly affected by elevated nutrients than water. - *Global Change Biol.* **12**: 1800-1812.
- WIRTZ, N. (2006): Phylogenie und Phylogeographie antarktischer und bipolarer Flechten der Gattung *Usnea*, *Neuropogon*. - Dissertation, Universität Duisburg-Essen.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Maik Veste
 Brandenburgische Technische Universität Cottbus
 Forschungszentrum für Landschaftsentwicklung und Bergbaulandschaften
 Konrad-Wachsmann-Allee 6
 03046 Cottbus
 Germany
 e-mail: maik.veste@t-online.de

Dr. Tassilo Feuerer
 Universität Hamburg
 Biozentrum Klein-Flottbek und Botanischer Garten
 Ohnhorststr. 18
 22609 Hamburg
 Germany
 e-mail: feurerer@botanik.uni-hamburg.de

Fred Daniëls, Subzone A, and the North American Arctic Transect

Donald A. Walker, Martha K. Reynolds, Fairbanks (Alaska)
& William A. Gould, Rio Piedras (Puerto Rico)

Abstract. Prof. Fred Daniëls greatly influenced the current understanding of North American Arctic vegetation because of his important role in several key events, including the first and second international workshops on classification and mapping of Arctic vegetation, the Circumpolar Arctic Vegetation Map (CAVM), the 1999 CAVM Expedition to the Canadian Arctic, the 2005 Expedition to Isachsen, and the North American Arctic Transect (NAAT). The latter was established in 2002-2006 to study the biocomplexity of patterned-ground ecosystems across the full Arctic bioclimate gradient. In this festschrift for Fred Daniëls, we place special emphasis on Subzone A of the CAVM because this is an area of special interest to him and it is a rare and endangered Arctic bioclimate subzone. We also argue the need for a well-coordinated international effort to obtain a baseline of vegetation and environmental observations using the Braun-Blanquet approach along the full Arctic bioclimate gradient, and especially in Subzone A, so that future generations of Arctic scientists can document the consequences of ongoing rapid climate change in this sensitive region of the Arctic.

1 Introduction

One of Fred Daniëls' true loves is the Arctic – particularly Greenland. His early work with vegetation in the Angmagssalik region of southeast Greenland (DANIËLS 1968, 1969, 1975 & 1982, DANIËLS & DE MOLENAAR 1970) triggered a lifelong interest that eventually grew to encompass the entire circumpolar Arctic. Prof. Daniëls is among the small group of Arctic phytosociologists and geobotanists with training in the Braun-Blanquet approach to vegetation classification and a truly circumpolar perspective. He participated in twelve expeditions to Greenland, three to Arctic Canada, and five to areas bordering the Arctic including the Aleutian Islands, and East Siberia. He is a member of the Permanent Flora Group of the Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF), the biodiversity group of the Arctic Council, the Circum-Arctic Terrestrial Biodiversity (CAT-B) group of the International Arctic Science Committee (IASC), and the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) Arctic Plant Specialist Group. It was natural that he would play a leadership role in the first International Workshop on Classification of Arctic Vegetation held in Boulder, 5-9 March 1992 (WALKER et al. 1995).

At the Boulder workshop, Fred Daniëls was among the signers of the resolution to make a Circumpolar Arctic Vegetation Map (WALKER et al. 1994, WALKER 1995). The participants noted that the Arctic is increasingly recognized as a single geo-ecosystem with a common set of cultural, political, economic, and ecological issues. Previous vegetation maps of the circumpolar Arctic depicted a few broad arctic land-cover categories (PRENTICE et al. 1992, STEFFEN et al. 1996); however, it was noted that much

more detail was needed for a variety of conservation studies, land-use planning, and education. In addition, changes associated with global warming and rapid land-use changes in the Arctic (NELLEMAN et al. 2001) added urgency to the creation of a new map.

In the ten years following the Boulder meeting, Fred Daniëls participated in all of the major workshops that led up to the final map including those at Lakta, Russia in 1994 (WALKER & MARKON 1996); Arendal, Norway in 1996; Anchorage, Alaska in 1997 (WALKER & LILLIE 1997); the Canadian Arctic Transect in 1999 (GONZALEZ et al. 2000); Moscow, Russia in 2001 (RAYNOLDS & MARKON 2001); and Tromsø, Norway in 2004 (DANIËLS et al. 2005). Prof. Daniëls led the effort to make the Greenland portion of the CAVM. This information was then synthesized, first with other information from North America then as one map for the whole Arctic (CAVM TEAM et al. 2003).

Prof. Daniëls edited the final CAVM volume published in *Phytocoenologia* that commemorated the completion of the map and the work of Dr. Boris Yurtsev with twelve papers that described the ongoing process to classify and map the vegetation of the Arctic (DANIËLS et al. 2005). Among the contributions to this volume were papers by KUCHEROV & DANIËLS (2005), TALBOT et al. (2005), and SIEG & DANIËLS (2005). The volume made a significant contribution to an enlarged syntaxonomical and synecological knowledge of arctic and related vegetation, but a coherent picture of circumpolar vegetation is still far away.

The map took over 11 years from the initial Boulder resolution until its final publication (CAVM TEAM et al. 2003). During that period, several of us in North America benefited greatly from our association with Prof. Daniëls. He helped introduce the methods of the Braun-Blanquet approach to vegetation classification in the North American Arctic and provided numerous insights regarding the geobotanical relationships of Arctic vegetation, particularly the mosses and lichens.

One of the most interesting aspects of making the CAVM was the focus on Arctic bioclimate zonation and different approaches to zonation that had developed in Eurasia and North America. These differences had to be resolved in order to produce a consistent map legend for the whole Arctic. Nowhere were the differences greater than in the northernmost part of the Arctic, the region that was called 'polar desert' in Russia and what became to be known as 'Subzone A' on the CAVM. This area was relatively poorly known in North America, and it became an area of intense interest by all the members of the CAVM and later projects working in the North American Arctic. One of the justifications for making the CAVM was the rapid land-use and climate-related changes that were occurring in the Arctic. This concern has only increased with the astonishingly rapid reduction of the extent of perennial Arctic sea ice (NGHIEM et al. 2007, COMISO et al. 2008). Subzone A has become of special concern because for the first time it is clear that the very conditions that created the northernmost bioclimate subzone, i.e., the presence of multi-year sea ice, would likely no longer exist within the lifetime of the present generation of Arctic geobotanists. The second chapter of this article provides a brief overview of the characteristics of Subzone A and the debate regarding how it should be named, as well as its special sensitivity to climate change.

In the years after the CAVM was completed, several of us in North America were interested in using the zonation approach of the CAVM as a framework for studying tundra ecological processes along the complete Arctic bioclimate gradient. Towards this end we established the North American Arctic Transect (NAAT) to study cryo-ecological processes involved in patterned-ground formation (Fig. 1). The third chapter of this article provides a description of the NAAT with a summary of Fred Daniëls' role in several key events associated with the transect, including a 1999 expedition to the Canadian Arctic, the Biocomplexity of Patterned-Ground project, and the 2005 expedition to Isachsen.

2 The unique character of Subzone A, the 'polar desert' of Russian geobotanists

One dream of Fred Daniëls during the construction of the CAVM was to visit Subzone A. This coldest subzone covers only about 2 % of the Arctic and is confined to areas where the mean July temperature is less than 2-3°C. Subzone A is especially poorly known in North America. Very few American geobotanists have visited this subzone or recognized its unique character. Before the elaboration of the CAVM, the approaches used to subdivide the Arctic were quite different in North America and Eurasia. Russian geobotanists typically divided the Arctic into many more subzones or regions than their North American counterparts. For example ALEKSANDROVA (1980) recognized eight subdivisions; whereas in North America, the most widely cited approaches recognized only two or three (POLUNIN 1951, BLISS 1997). Most of the Russian approaches recognized the region with temperatures less than 2-3°C as a truly unique part of the Arctic that they call the 'polar desert' (GORODKOV 1935, ALEKSANDROVA 1980, MATVEYEVA 2006). Important characteristics of this zone include a complete lack of woody species, sedges, and *Sphagna*, absence of peat in wetlands, and a predominance of bryophytes, crustose lichens, and blue-green algae with a mixture of scattered cushion-forming herbaceous species. The total species number of vascular plants in local floras within this subzone is generally less than 60, and the total summer warmth index (sum of mean monthly temperatures greater than 0°C) is less than 6°C (YOUNG 1971). It has also faunal uniqueness that has been studied most extensively in Russia (CHERNOV 1995, CHERNOV & MATVEYEVA 1997).

In North America the term 'polar desert' has a different connotation than that used in Russia, and this has led to considerable confusion regarding Arctic zonation terminology. In North America the works of J. Tedrow and L. Bliss were most influential. Tedrow, an American soil scientist, provides a thorough review of the Russian geobotanical and pedologic zonation schemes in his book *Soils of the Polar Landscapes* (TEDROW 1977), but he arrives at an endpoint that is quite different than any of the current Russian approaches. He defined 'polar desert', 'subpolar desert', and 'tundra' pedologic zones. These more or less followed POLUNIN's (1951) High-, Middle-, and Low-Arctic boundaries. Even though he used the terms 'polar desert' and 'tundra' to describe his zones, neither term was equivalent to the present-day Russian usage. His polar desert was defined on the basis of desert soil processes, which operate in extremely cold and dry climates. TEDROW (1977) also defined specific polar desert soils, which are characteristically very well drained, often with gravelly desert pavements, little organic

matter, and salt encrustations. Polar-desert soils predominated in his 'polar desert zone'. This included all of Ellesmere, Axel Heiberg, Devon, Cornwallis, and Bathurst Islands, an area much larger than Aleksandrova's polar desert region. Mean July temperatures in many areas of Tedrow's 'polar desert' can be much warmer than 2-3°C, which is the temperature often used as the southern limit of the Russian polar desert.

Such a concept does have precedent in the Russian literature. B. N. Gorodkov, whom many consider the father of the polar desert concept, distinguished three subzones within his 'arctic desert'. The southernmost included abundant prostrate dwarf shrubs (*Salix arctica*, *S. polaris*, *Dryas punctata*). In other words, Gorodkov's original concept (GORODKOV 1935) was closer to the polar desert of Tedrow and Bliss. V. Aleksandrova later restricted the polar desert concept to the northernmost of Gorodkov's subzones, an herb-moss arctic desert with an extremely poor angiosperm flora. The present-day Russian concept of polar desert is based largely on 12 criteria used by ALEKSANDROVA (1980, p. 145-150). She stressed that this region corresponds almost completely with Young's floristic Zone 1 (YOUNG 1971). She thus places primary emphasis on the floristic differences between the polar desert and warmer parts of the Arctic.

Bliss further departed from the Russian concepts by applying the term 'polar desert' broadly to barren arctic landscapes throughout the Canadian High Arctic islands (BLISS & SVOBODA 1984, BLISS et al. 1984, BLISS 1997). He considers the concept of zonation inappropriate in the Canadian Arctic because of the numerous islands and highly dissected landscapes and does not use 'polar desert' in a zonal sense at all, but more as a landscape descriptor. Bliss has only two 'zones', the High Arctic and the Low Arctic. The High Arctic is the region of primarily mineral soils and discontinuous vegetation, whereas the Low Arctic is the area with primarily peaty tundras and mostly continuous vegetation cover. The boundary between the High and Low Arctic roughly follows the boundary between the 'Arctic tundra' and 'sub-Arctic tundra' of ALEKSANDROVA (1980) and the 'Arctic tundra' and 'hypo-Arctic tundra' of YURTSEV (1994). Within the High Arctic there are mires, polar semideserts, and polar deserts. These are further divided into vegetation types based on dominant plant growth forms. As such, Bliss's polar desert describes huge poorly vegetated areas of the Canadian Arctic. These areas often have water deficits, and there is less importance placed on their floristic aspects than on the overall landscape physiognomy. His polar deserts include areas with coarse-grained sediments at high elevations such as the Devon Plateau. This is unlike the Russian concept of polar deserts. In the Russian concept, the term was based on the zonal vegetation, which occurs on fine-grained sediments at or near sea level. In summary, Bliss's concept of polar desert was much broader than the Russian concept. It was based to a large extent on Tedrow's ideas of polar desert soils and their strong correspondence with sparsely vegetated landscapes. The concept was primarily a physiognomic one that was used to describe landscapes at high and low elevations on zonal and nonzonal sites. It extended into much warmer areas than the Russian concept, and was only weakly tied to floristic criteria. This is in contrast to the Russian concept, which, through the influence of Aleksandrova, Young, Yurtsev and others, developed strong floristic criteria for polar desert delimitation. However, there was one exception to this view in North America. S. Edlund during extensive work in the Canadian Archipelago in the 1980's defined subzones that were surprisingly close to those in Russia (EDLUND 1983, 1987,

1990 & 1996, EDLUND & ALT 1989). She recognized a 'herb zone' that corresponds to the polar desert subzone of the Russians.

There is also a good argument against using the term 'polar desert' for this coldest bioclimatic subzone – namely because it is often climatically less desert-like than the adjoining subzone. Numerous studies have shown that this subzone is primarily due to oceanic phenomena. Recent reevaluations of the 'polar desert' areas in northern Greenland and the Taimyr Peninsula have confined the subzone to the coastal fringes (BAY 1997, RAZZHIVIN 1999). Similarly, during the 1999 Canadian CAVM transect, we saw that the interior areas of the larger Canadian islands were drier and more desert-like than the cold coastal margins. The colder temperatures at the coast (due to fog and the ice covered seas) cause a later snowmelt and lower evapotranspiration, promoting a moister situation. Many areas on fine-grained sediments in the coldest regions of the Canadian Arctic are well vegetated, whereas the warmer, more continental inland areas are more desert like. YURTSEV (1994) commented on tundra-like conditions within the coastal fringe in northern Ellesmere Island. On Amund Ringnes Island we encountered large areas of meadow-like vegetation growing on mesic fine-grained sediments in the vicinity of Stratigrapher Creek. Pictures from the 'polar desert' islands in Russia show similar vegetation. The cold moist conditions near the coast keep the soils on zonal sites in a continuously moist condition. ALEKSANDROVA (1980) commented on the "oceanic, cryo-humid climate" in the vicinity of the Barents Sea, and the resulting abundant cryptogam cover. BAY (1997) noted that the coastal fringe of northeast Greenland, where the so-called 'polar desert' occurs, is foggy and considerably moister than the inland area. About 200 mm of moisture occur at the coast compared to ca. 25 mm inland. Although arid saline conditions can be locally found on the drier portions of toposequences, 'placor' areas on fine-grained soils are moister and often more meadow-like than the term 'desert' implies. The interior areas of the larger islands in the Canadian Archipelago, Greenland and elsewhere are sunnier, warmer and more desert-like but also have the woody plants and floras typical of the more southern subzones. Pictures of continental inland areas of Peary Land, Ellesmere, Cornwallis, Melville, Bathurst, and Devon Islands depict extremely arid desert landscapes, but these areas are not within the Russian concept of the 'polar desert'.

The northernmost subzone probably covers much less than the 4.6% of the Arctic depicted on YURTSEV'S (1994) map because it is primarily a coastal phenomenon. Despite its small size there are several good reasons for portraying this subzone on global maps: (1) The subzone represents the endpoint along the Arctic bioclimatic gradient. The low temperatures, not aridity control the extremely low stature of the vegetation. (2) The area of the subzone is large enough to portray on global maps. (3) Similar 'oropolar desert' landscapes occur at higher elevations in all arctic subzones due to adiabatic cooling. These create complex mosaics of 'polar desert' landscapes that may cover larger areas than their low-elevation zonal counterparts (BLISS & MATVEYEVA 1992). (4) There is a great deal of research that has shown this subzone to have distinctive ecosystem properties (BLISS et al. 1984, ALEKSANDROVA 1988, CHERNOV & MATVEYEVA 1997). (5) This subzone could have special significance for global change because even small changes in temperature at this extreme will result in major biological changes.

Many climate and vegetation-change modelers today use maps depicting ‘tundra’ and ‘polar desert’ (HOLDRIDGE 1947, WALTER 1979, OLSON et al. 1983, CRAMER 1997), but the polar desert regions on all of these maps are closer to the concept of Tedrow and Bliss. They depict broad regions of northern Canada as desert (including Bliss’s ‘polar desert’ and ‘polar semidesert’) rather than a narrow coastal strip and the few islands in the northwestern Canadian Archipelago as delimited on Russian zonal maps. At this point, it appears unlikely that the Eurasians will accept a broad delimitation of the polar desert, nor is it likely that Americans will accept an extreme restriction of the concept to the coastal strips and a few islands in the coldest part of the Arctic. Thus, the CAVM authors agreed to the compromise of subdividing the Arctic into five subzones along the lines of YURTSEV’S (1994) subdivisions, but using alphabetic labels A to E. The mean July temperatures in each subzone are roughly as follows: A: <3°C; B: 3-5°C; C: 5-7°C; D: 7-9°C; and E: 9-12°C.

In summary, although there is good reason to recognize the existence of this northernmost subzone, there is also good reason not to use the term ‘polar desert’ to describe it. There are major conflicts in the meaning of the term in Eurasia and North America. To limit ‘polar deserts’ to the extreme coldest bioclimatic region in North America would cause confusion and would be inappropriate and inaccurate – despite the long use of the term in this context in Eurasia.

3 The North American Arctic Transect (NAAT)

The NAAT was designed to examine zonal ecosystems along the full Arctic bioclimate gradient in North America. Here we describe the transect, its history, and how it might be utilized as part of a network of circumpolar Arctic observatories. We also outline the special role that Fred Daniëls played in the NAAT.

The NAAT was established during a project funded by the National Science Foundation entitled ‘Biocomplexity of Patterned-Ground Ecosystems’ (WALKER et al. 2008, in press). The transect is approximately 1800 km long. The purpose of the transect was to observe tundra processes on zonal sites in all five bioclimate subzones of the Circumpolar Arctic Vegetation Map (CAVM TEAM et al. 2003) (Fig. 1). The transect includes ten locations: six are along the Dalton Highway in northern Alaska (Happy Valley, Sagwon, Franklin Bluffs, Deadhorse, West Dock, and Howe Island) and four are in Canada (Inuvik, Green Cabin, Mould Bay, and Isachsen). The locations were selected using the following criteria: (1) They have representative zonal vegetation on fine grained soils (to avoid rocky soils for active layer measurements or sandy leached situations) and are mostly unglaciated during the last glacial maximum so that zonal vegetation and soils have had time to develop; (2) they have small patterned-ground features that are representative of the subzone; (3) they have long-term climate records; and (4) they have good air strips that permit year-round access. Most of the subzones have at least two study locations, but there is only one location in subzones A and B (Isachsen and Mould Bay respectively). These were the only sites in these subzones within North America that satisfied the other criteria.

At each location, a suite of baseline climate, permafrost, soil, vegetation, and other site observations were collected. During the project, it was clear that these data would be most useful if they were collected using standardized protocols that could be applied at many sites around the circumpolar Arctic and which could be repeated in future years. Such protocols existed for describing the vegetation and soils (DIERSCHKE 1994, SOIL SURVEY STAFF 1993); however, for variables such as species diversity and plant biomass, no internationally accepted standards existed.

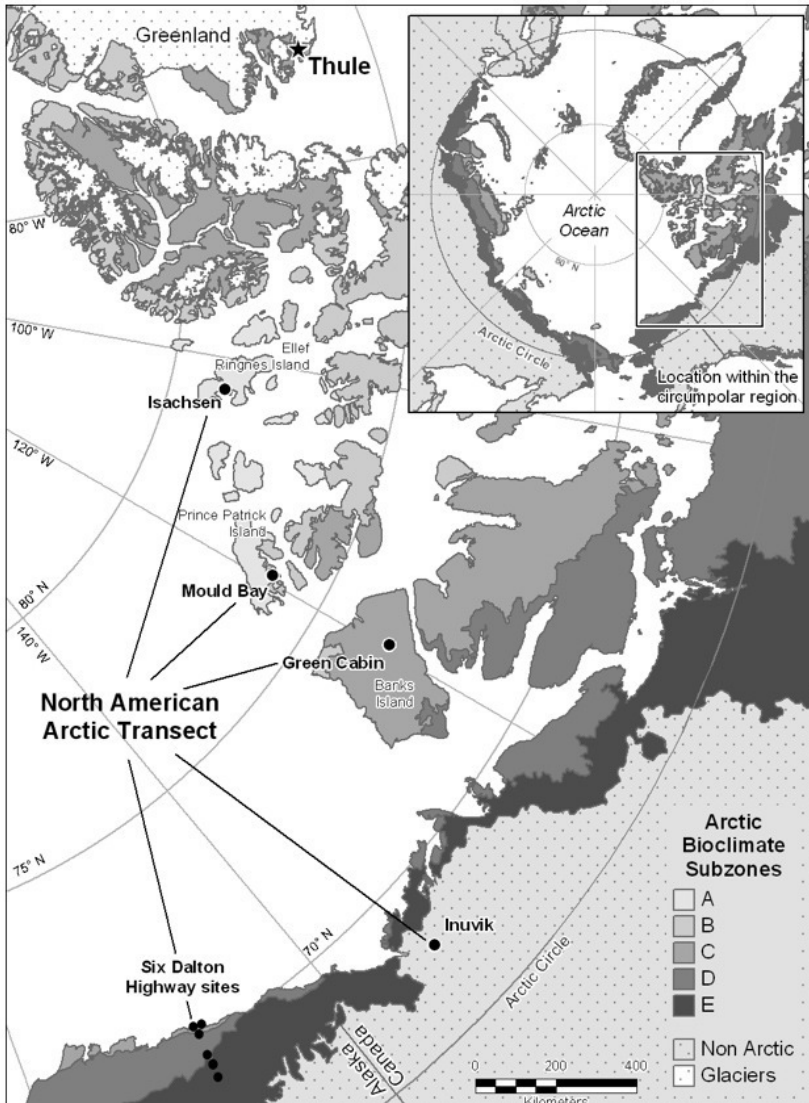


Fig. 1: Locations of the study sites for the Biocomplexity of Patterned-Ground Project (NAAT). The Arctic tundra bioclimate subzones are from the Circumpolar Arctic Vegetation Map (CAVM et al. 2003). The inset map shows the circumpolar distribution of the Arctic tundra biome.

Isachsen on Ellef Ringnes Island is a particularly important location on the transect. It has the coldest summer climate of any weather station in Arctic North America. Summer air temperatures are held close to 0°C all summer. It is cold because Ellef Ringnes Island is in the region of perennial sea ice with strong summer winds that blow off the ice-pack. Isachsen is in Subzone A of the CAVM. There is no other terrestrial research site in the North American Arctic in this subzone except for Alert, which is on a rocky non-zonal site and has difficult access issues for terrestrial research. The corner of the Arctic along the northwestern part of the Canadian Archipelago may become the last refuge for perennial sea-ice in the Arctic, and it is important that we obtain baseline observations in this area before the sea-ice is eliminated and Subzone A vanishes.

3.1 The 1999 expedition to the Canadian Arctic

One of the key steps in making the CAVM and an important basis for the NAAT was unification of the North American and Eurasian concepts of Arctic zonation into a circumpolar perspective. In 1999, key scientists participating in the CAVM project and students from five countries combined research and education in an investigation of bioclimatic zonation along a Canadian Arctic transect, from Amund Ringnes Island and Ellesmere Island in the north to the Daring Lake research camp at the southern edge of the tundra in Nunavut (GOULD et al. 2003). The major goal of the expedition was to determine if the Russian approach of zonation could be applied to North America in order to resolve the terminology conflicts that prevented unification of the Russian and North American approaches to classifying vegetation. The expedition visited all five subzones in North America as they were defined by Boris Yurtsev's latitudinal phytogeographic subdivision of the Arctic (YURTSEV 1994). General agreement was reached that the subzone boundaries can be defined primarily on the basis of the northern limits of several species of woody plants with distinct upright or prostrate growth forms, and ultimately with the northern limit of woody plant species. The five subzones, A-E, from north to south, are characterized by dominant growth forms: (A) cushion forb, (B) prostrate dwarf shrub, (C) hemiprostrate dwarf shrub, (D) erect dwarf shrub, and (E) low shrub.

One of the many highlights of the expedition was the trip to Subzone A, which is difficult to access even from the camp at Eureka at 80°N on Ellesmere Island. A helicopter took a subgroup of the expedition to Stratigrapher Creek on Amund Ringnes Island. Unfortunately the helicopter could only hold five people including the pilot. Skip Walker, and Bill Gould, organizers of the expedition, along with Nadya Matveyeva, who had come specifically from Russia to see Subzone A in North America, joined the flight. Arve Elvebakk from Norway and Fred Daniëls drew straws for the remaining seat, and Arve won. Although disappointed, Fred accepted the situation with his usual grace and good nature.



Fig. 2: Members of the 1999 CAVM Expedition to Canada. Standing from left to right: Christine and Howard Hill (students, USA), Boris Yurtsev (Russia), Fred Daniēls (Germany), Sylvia Edlund (Canada), Arve Elvebakk (Norway), April Desjarlais (student, USA), Diana Alsup (student, USA). Seated, from left to right: D. A. (Skip) Walker (USA), Nadya Matveyeva (Russia), Bill Gould (USA), Chris Schadt (student, USA).

3.2 The Biocomplexity of Patterned-Ground Project and the NAAT

Patterned-ground features, such as non-sorted circles, small non-sorted polygons, and hummocks are common in nearly all Arctic landscapes. The goal of this project was to understand the complex linkages between patterned-ground processes, climate, biogeochemical cycles, vegetation, soils, permafrost, and disturbance across the full temperature gradient in the Arctic, in order to better predict arctic ecosystem responses to changing climate (WALKER et al. 2008, in press). A standard set of environmental information was collected at each location along the NAAT and is available in four data reports (MUNGER 2004 & 2005, BARREDA et al. 2006, VONLANTHEN et al. 2006). Two papers describe the plant communities along the transect (KADE 2005, VONLANTHEN 2008, in press). Fred Daniēls is a co-author on the second paper and played a key role in both by providing guidance, advice and editorial comments regarding the application of the Braun-Blanquet methods to these studies. A synthesis of the project is presented in nine papers of a special section of the *Journal of Geophysical Research - Biogeosciences* that describe the key observations and models from the project (WALKER et al. 2008, in press).

3 The 2005 expedition to Isachsen

One of Fred Daniëls' dreams during the construction of the CAVM was to visit Subzone A, and in 2005 he joined the Biocomplexity expedition to Isachsen (Fig. 3). He participated in the expedition by sampling the wetland and snowbed vegetation at the site and is a co-author on the paper describing the zonal vegetation at Isachsen (VONLANTHEN et al. 2008, in press). Most importantly, Fred Daniëls, along with Russian participants Nadya Matveyeva and Olga Makarova, helped us realize the unique nature of this location and encouraged further investigations that could not be achieved during the brief 16 days that we spent there in 2005.

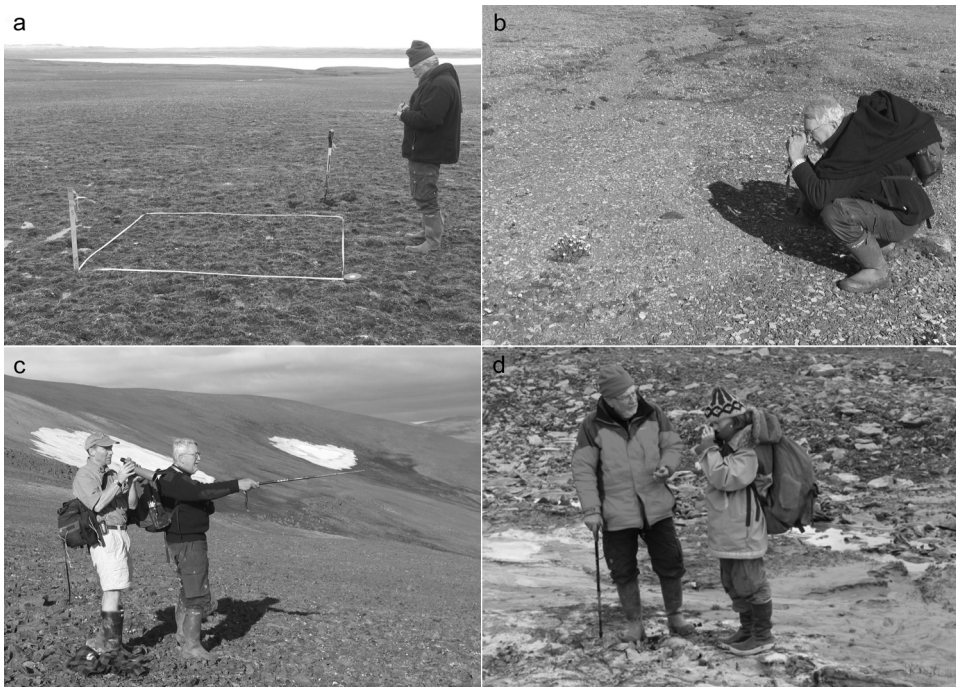


Fig. 3: Fred Daniëls at Isachsen and Mould Bay. (a) Collecting relevé data in an Isachsen wetland, (b) photographing *Papaver polare* at Isachsen, (c) during a walk to a nearby mountain with Bill Gould, (d) collecting mosses with Martha Reynolds at Mould Bay.

4 Summary

Fred Daniëls played a very important role at every stage in planning and documenting the existing vegetation information along the North American Arctic Transect using the Braun-Blanquet method, including conducting vegetation studies at the northernmost site at Isachsen. The NAAT is an important network of sites that could potentially be of long-term value as part of the developing network of Arctic observatories. It would be a

fitting tribute to Fred Daniëls if the vegetation along the gradient, and especially at Isachsen, could be fully documented using the Braun-Blanquet approach. Such documentation is needed now because this site is in a rare and endangered bioclimate subzone with unique vegetation properties that is likely to change dramatically if the perennial sea ice is eliminated.

Acknowledgements. Thanks to Birgit Sieg for excellent comments and editorial help in preparing this manuscript.

5 References

- ALEKSANDROVA, V. D. (1980): *The Arctic and Antarctic: Their Division into Geobotanical Areas*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ALEKSANDROVA, V. D. (1988): *Vegetation of the Soviet Polar Deserts*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- BARREDA, J. E., J. KNUDSON, D. A. WALKER, M. K. RAYNOLDS, A. KADE & C. MUNGER (2006): *Biocomplexity of Patterned Ground Data Report, Dalton Highway 2001-2005*. – Alaska Geobotany Center, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK.
- BAY, C. (1997): Floristical and ecological characterization of the polar desert zone of Greenland. – *J. Veg. Sci.* **8**: 685-696.
- BLISS, L. C. (1997): Arctic ecosystems of North America. – In: WIELGOLASKI, F. E. (ed.): *Polar and Alpine Tundra*. – Elsevier, Amsterdam: 551-683.
- BLISS, L. C. & N. V. MATVEYEVA (1992): Circumpolar arctic vegetation. – In: CHAPIN, F. S. III, R. L. JEFFERIES, J. F. REYNOLDS, G. R. SHAVER, J. SVOBODA & E. W. CHU. (eds.): *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*. – Academic Press Inc., San Diego: 59-89.
- BLISS, L. C. & J. SVOBODA (1984): Plant communities and production in the western Queen Elizabeth Islands. – *Hol. Ecol.* **7**: 325-344.
- BLISS, L. C., J. SVOBODA & D. I. BLISS (1984): Polar deserts, their plant cover and production in the Canadian High Arctic. – *Hol. Ecol.* **7**: 305-324.
- BLISS, L. C. & R. W. WEIN (1972): Plant community responses to disturbance in the western Canadian arctic. – *Can. J. Bot.* **50**: 1097-1109.
- CAVM TEAM, (D. A. WALKER, W. A. GOULD, L. C. BLISS, S. A. EDLUND, M. K. RAYNOLDS, S. C. ZOLTAI, F. J. A. DANIËLS, C. BAY, M. WILHELM, E. EINARSSON, G. GUDJONSSON, A. ELVEBAKK, B. E. JOHANSEN, G. V. ANANJEVA, D. S. DROZDOV, A. E. KATENIN, S. S. KHOLOD, L. A. KONCHENKO, Y. V. KOROSTELEV, E. S. MELNIKOV, N. G. MOSKALENKO, A. N. POLEZHAEV, O. E. PONOMAREVA, E. B. POSPELOVA, I. N. SAFRONOVA, R. P. SHELKUNOVA, B. A. YURTSEV, M. D. FLEMING, C. J. MARKON, D. F. MURRAY, & S. S. TALBOT) (2003): *Circumpolar Arctic Vegetation Map*. – Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1, U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, AK.
- CHERNOV, Y. I. (1995): Diversity of the arctic terrestrial fauna. – In: CHAPIN, F. S. III & C. KÖRNER (eds.): *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. – Springer, Berlin: 81-95.
- CHERNOV, Y. I. & N. V. MATVEYEVA (1997): Arctic ecosystems in Russia. – In: WIELGOLASKI, F. E. (ed.): *Polar and Alpine Tundra*. – Elsevier, Amsterdam: 361-507.
- COMISO, J. C., C. L. PARKINSON, R. GERSTEN & L. STOCK (2008): Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. – *Geophys. Res. Lett.* **35**: L01703, doi:10.1029/2007GL031972.
- CRAMER, W. (1997): Modeling the possible impact of climate change on broad-scale vegetation structure: examples from northern Europe. – In: OECHEL, W. C., T. CALLAGHAN, T. GILMANOV, J. I. HOLTEN, B. MAXWELL, U. MOLAU & B. SVEINBJÖRNSSON (eds.): *Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems*. – Springer, New York: 312-329.

- DANIÉLS, F. J. A. (1968): Lichens collected during a Dutch botanical East Greenland expedition to the Angmagssalik area in 1966. – *Acta Bot. Neerl.* **17**: 345-348.
- DANIÉLS, F. J. A. (1969): Shrub heath communities in South-east Greenland. – *Acta Bot. Neerl.* **18**: 483.
- DANIÉLS, F. J. A. (1975): Vegetation of the Angmagssalik District Southeast Greenland. III. Epilithic macrolichen communities. – *Meddr. Grønl.* **198**: 1-32.
- DANIÉLS, F. J. A. (1982): Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland. IV. Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens. – *Meddr. Grønl., Biosci.* **10**: 1-78.
- DANIÉLS, F. J. A. & J. G. DE MOLENAAR (1970): Rare plants from the Angmagssalik District, Southeast Greenland. – *Bot. Tidskr.* **65**: 252-263.
- DANIÉLS, F. J. A., A. ELVEBAKK, S. S. TALBOT & D. A. WALKER (2005): Classification and mapping of arctic vegetation: A tribute to Boris A. Yurtsev. – *Phytocoenol.* **35**: 715-1079.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart.
- EDLUND, S. A. (1983): Bioclimatic zonation in a high arctic region: central Queen Elizabeth Islands. – Paper 83-1A, Geological Survey of Canada, Ottawa.
- EDLUND, S. A. (1987): Plants: living weather stations. – *Geos* **16**: 9-13.
- EDLUND, S. (1990): Bioclimate zones in the Canadian Archipelago. – In: HARRINGTON, C. R. (ed.): *Canada's Missing Dimension: Science and History in the Canadian Arctic Islands*. – Canadian Museum of Nature, Ottawa: 421-441.
- EDLUND, S. (1996): Legend for vegetation of Canadian arctic islands and adjacent mainland. – In: WALKER, D. A. & C. J. MARKON (eds.): *Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop*. – USGS Open File Report 96-251, Reston, Virginia.
- EDLUND, S. A. & B. T. ALT (1989): Regional congruence of vegetation and summer climate patterns in the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. – *Arctic* **42**: 3-23.
- GONZALEZ, G., W. A. GOULD & M. K. RAYNOLDS (2000): 1999 Canadian transect for the Circumpolar Arctic Vegetation Map. Data Report: participants, sampling scheme, site descriptions, soil descriptions and properties, plant species cover, and photographs. – Northern Ecosystem Analysis and Mapping Laboratory, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK.
- GORODKOV, B. N. (1935): *Rastitelnost tundrovoi zony SSSR (The vegetation of the tundra zone of the USSR)*. – Izd. AN SSSR, Moscow-Leningrad.
- GOULD, W. A., D. A. WALKER & D. BIESBOER (2003): Combining research and education: Bioclimate zonation along a Canadian Arctic transect. – *Arctic* **56**: 45-54.
- HOLDRIDGE, L. R. (1947): Determination of world plant formations from simple climatic data. – *Science* **105**: 367-368.
- KADE, A., D. A. WALKER & M. K. RAYNOLDS (2005): Plant communities and soils in cryoturbated tundra along a climate gradient in the Low Arctic, Alaska. – *Phytocoenol.* **35**: 761-820.
- KUCHEROV, I. B. & F. J. A. DANIÉLS (2005): Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetea squarrosae in Central Chukotka. – *Phytocoenol.* **35**: 1019-1066.
- MATVEYEVA, N. Y. (2006): Vegetation of the southern part of Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago). – *Veg. Russ.* **8**: 3-87. (in Russian)
- MUNGER, C. A., M. K. RAYNOLDS & D. A. WALKER (2004): Biocomplexity of Frost-boil Ecosystems, July 2003 Banks Island Expedition. – Data Report, Alaska Geobotany Center, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK.
- MUNGER, C. A., M. K. RAYNOLDS, A. KADE & D. A. WALKER (2005): Biocomplexity of Patterned Ground: Mould Bay Expedition, July 2004. – Data Report, Alaska Geobotany Center, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK.
- NELLEMAN, C., L. KULLERUD, I. VISTNES, B. C. FORBES, E. HUSBY, B. P. KATTENBORN, J. ROUAUD, M. MAGOMEDOVA, R. BOBIWASH, C. LAMBRECHTS, P. J. SCHEL, S. TVEITDAL, O. GRAN & T. S. LARSEN (2001): Global method for mapping human impacts on the biosphere: The Arctic 2050 scenario and global application. – United Nations Environment Programme, UNEP/DEWA/TR-01-3.
- NGHIEM, S. V., I. G. RIGOR, D. K. PEROVICH, P. CLEMENTE-COLÓN & J. W. WEATHERLY (2007): Rapid reduction of Arctic perennial sea ice. – *Geophys. Res. Lett.* **34**: L19504, doi:10.1029/2007GL031138.

- OLSON, J. S., J. A. WATTS & L. J. ALLISON (1983): Carbon in live vegetation of major world ecosystems. – ORNL-5862, Environmental Science Division.
- POLUNIN, N. (1951): The real Arctic: suggestions for its delimitation, subdivision and characterization. – *J. Ecol.* **39**: 308-315.
- PRENTICE, I. C., W. CRAMER, S. P. HARRISON, R. LEEMANS, R. A. MONSERUD & A. M. SOLOMON (1992): A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. – *J. Biogeogr.* **19**: 117-134.
- RAYNOLDS, M. K. & C. J. MARKON (2002): Fourth International Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop. Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 10-13 April 2001. – USGS Open File Report 02-181, Reston, Virginia.
- RAZZHIVIN, V. Y. (1997): Life form adaptations of vascular plants to the most extreme environments of Asian Arctic. – *Opera Botanica* **132**: 169-178.
- SOIL SURVEY STAFF. (1996): Keys to Soil Taxonomy (7th edition). – USDA Natural Resources Conservation Service, Washington DC.
- SIEG, B. & F. J. A. DANIÉLS (2005): Altitudinal zonation of vegetation in continental West Greenland with special reference to snowbeds. – *Phytocoenol.* **35**: 887-908.
- STEFFEN, W. L., W. CRAMER, M. PLÖCHL & H. BUGMANN (1996): Global vegetation models: incorporating transient changes to structure and composition. – *J. Veg. Sci.* **7**: 321-328.
- TALBOT, S. S., S. L. TALBOT & F. J. A. DANIÉLS (2005): Comparative phytosociological investigations of subalpine alder thickets in southwestern Alaska and the North Pacific. – *Phytocoenol.* **35**: 727-760.
- TEDROW, J. C. F. (1977): Soils of the Polar Landscapes. – Rutgers University Press, New Brunswick, NJ.
- VONLANTHEN, C., M. K. RAYNOLDS, C. MUNGER, A. KADE & D. A. WALKER (2006): Biocomplexity of Patterned Ground Isachsen Expedition, July 2005. – Data Report, Alaska Geobotany Center, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK.
- VONLANTHEN, C., D. A. WALKER, M. K. RAYNOLDS, A. KADE, P. KUSS, F. J. A. DANIÉLS & N. V. MATVEYEVA (2008, in press): Patterned-ground plant communities along a bioclimate gradient in the High Arctic, Canada. – *Phytocoenol.*
- WALKER, D. A. (1995): Toward a new circumpolar arctic vegetation map. – *Arct. Alp. Res.* **31**: 169-178.
- WALKER, D. A. & A. C. LILLIE (1997): Proceedings of the Second Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop, Arendal, Norway, 19-24 May 1996 and the CAVM-North America Workshop, Anchorage, Alaska, USA, 14-16 January 1997. – *Inst. Arct. Alp. Res. Occasional Paper*: 1-61.
- WALKER, D. A. & C. J. MARKON (1996): Circumpolar arctic vegetation mapping workshop: abstracts and short papers. – USGS Open File Report 96-251, Reston, Virginia.
- WALKER, D. A., H. E. EPSTEIN, V. E. ROMANOVSKY, C. L. PING, G. J. MICHAELSON, R. P. DAANEN, Y. SHUR, R. A. PETERSON, W. B. KRANTZ, M. K. RAYNOLDS, W. A. GOULD, G. GONZALEZ, D. J. NICKOLSKY, C. M. VONLANTHEN, A. N. KADE, P. KUSS, A. M. KELLEY, C. A. MUNGER, C. T. TARNOCAI, N. V. MATVEYEVA & F. J. A. DANIÉLS (2008, in press): Arctic patterned-ground ecosystems: a synthesis of field studies and models along a North American Arctic Transect. – *J. Geophys. Res. - Biogeosci.*
- WALKER, M. D., F. J. A. DANIÉLS & E. VAN DER MAAREL (1994): Circumpolar arctic vegetation: Introduction and perspectives. – *J. Veg. Sci.* **5**: 758-764.
- WALKER, M. D., F. J. A. DANIÉLS & E. VAN DER MAAREL (1995): Circumpolar Arctic Vegetation. – IAVS and Opulus Press, Uppsala.
- WALTER, H. (1979): Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-Biosphere. – 2nd ed., Springer, New York.
- YOUNG, S. B. (1971): The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the arctic regions. – *Contrib. Gray Herbarium* **201**: 11-115.
- YURTSEV, B. A. (1994): Floristic divisions of the Arctic. – *J. Veg. Sci.* **5**: 765-776.

Addresses of the authors:

Prof. Dr. Donald A. Walker
University of Alaska Fairbanks
Institute of Arctic Biology and Department of Biology and Wildlife
Alaska, USA, 99775
e-mail: ffdaw@uaf.edu

Martha K. Reynolds
University of Alaska Fairbanks
Institute of Arctic Biology and Department of Biology and Wildlife
Alaska, USA, 99775
e-mail: fnmkr@uaf.edu

Dr. William A. Gould
U.S. Department of Agriculture Forest Service
International Institute of Tropical Forestry
Río Piedras, Puerto Rico, 00926-1119
e-mail: wgould@fs.fed.us

Cladonia oricola, a new coastal species of reindeer lichen in eastern North America

Teuvo Ahti and Soili Stenroos, Helsinki

Abstract. A new species of reindeer lichens, *Cladonia oricola*, is reported from Newfoundland (type locality), Miquelon Island, Nova Scotia, and Massachusetts. The species was particularly observed in hyperoceanic maritime heaths on the Avalon Peninsula, Newfoundland. It resembles *C. rangiferina* but is distinguished by slender growth form, pale colour and presence of red slime in conidiomata. From *C. ciliata* it is distinguished by production of atranorin, lower frequency of dichotomous branching, and slightly stouter habit. All the earlier records of *C. ciliata* f. *ciliata* from eastern North America apparently belong to *C. oricola*.

1 Introduction

The widespread reindeer lichen *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. WIGG. (*Cladina rangiferina* (L.) NYL.) is known to be fairly variable in many regions of its area, even at single localities. AHTI (1961) recognized four geographic races within it, and the names subsp. *abbayesii* (AHTI) AHTI & DEPRIEST and subsp. *grisea* AHTI are still in use. The former (Latin American) subspecies may even deserve species rank, as its distinction is supported by a molecular analysis (STENROOS et al. 2002), while the latter is more doubtfully distinguishable (in East Asia). Later AHTI (1986) described one more segregate of *C. rangiferina*, namely *C. conspicua* (AHTI) AHTI (type from Newfoundland!), but its status is still in need of confirmation. In addition, we (AHTI & HYVÖNEN 1985) earlier segregated *C. stygia* (Fr.) RUOSS from *C. rangiferina* after finding that the presence of red pigment in conidiomata could be used as a definite diagnostic character between the species (in addition to other characters). Since then AHTI (e.g. 2000) has recognized two more apparently close allies of *C. rangiferina* in South America (*C. argentea* (AHTI) AHTI & DEPRIEST, *C. kalbii* (AHTI) AHTI & DEPRIEST), in part based on this same character.

In September 2007 we participated in a lichenological foray, called Tuckerman Workshop, on the Avalon Peninsula, Newfoundland, Canada (HILTON 2007, PITCHER & CLAYDEN 2007). There, in several places we came across to a strange, very pale variant of *C. rangiferina*. Subsequent study revealed that the slime in conidiomata (pycnidial jelly) turned out to be purple, while it is hyaline in *C. rangiferina*. Since the purple pigment in conidia seems to correlate with other, more subtle characters, we think that

this variant should be considered as a distinct species, which will be described below. In fact, this lichen was observed in Newfoundland for the first time in 1956 by the senior author, but in the absence of clear-cut diagnostic characters it was not taxonomically recognized before.

2 *Cladonia oricola* AHTI & S. STENROOS, spec. nova

(Figs. 1, 2)

Sicut *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. WIGG. sed podetia regulariter leucophaea, apice brunnescentia, internodiis elongatis (1-2 cm) et gelatina conidiomatum purpurea. Atranorinam et acidum fumarprotocetraricum continens.

Primary thallus not seen but presumably crustose. Podetia 5-15 cm tall, forming wide clonal patches, commonly 20-40 cm across, erect or ascendent, pale whitish to glaucescent gray, terminal branchlets usually conspicuously browned, not melanotic at dying base; branching type anisotomic, thus main axes distinct, terete, branching di- to tetrachotomic, dichotomy most frequent; apical main branchlets of individual podetia single or very few, not forming denser tops, strongly unilaterally deflexed; extreme tips acute to acuminate; axils closed or perforated. Surface of podetia fairly compactly arachnoid, smooth near tips, farther down becoming clearly maculate (sites of algal glomerules appearing as green or browned spots), slightly verruculose, but not scabrose. Podetial wall 130-150 μm thick, ectal layer + medulla 60-70 μm , stereome 50-75 μm , central canal papillulate. Conidiomata frequent, 90-160 x 50-110 μm , dolioliform or shortly cylindrical, containing purple slime; conidia 5 x 1 μm , falciform. Hymenial disks (apothecia) infrequent, in groups of 2-4 at tips of subapical branchlets, pale brown, 0.4-0.6 mm wide, convex, spores 7-12 x 2-3 μm , fusiform, simple, colourless.

Chemistry: PD+ orange red, K+ yellow. Atranorin and fumarprotocetraric acid, with traces of protocetraric and confumarprotocetraric acids (TLC).

Holotype: Canada. Newfoundland. Avalon Peninsula: Witless Bay Line, at boundary of Hawke Hills Ecological Reserve, 2007 *Teuvo Ahti 67674 & Soili Stenroos* (H; isotypes in CANL, BM, NFM, NY).

Etymology: *Oriola*, lat., "coast dweller", from *ora*, coast.

Habitats: The major habitat type of *Cladonia oricola* seems to be constantly humid, wind-exposed, maritime heath, a community type which is characteristic of SE

Newfoundland. The species can also occur on hummocks of wet peat bogs, but up to now always near the sea.

Distribution: *Cladonia oricola* is so far only known from coastal eastern Canada, mostly from the south coast of Newfoundland but also from Nova Scotia and Massachusetts. It is expected to be widespread right on the coast. However, it was observed at least to 200 m on the mountain slopes.



Fig. 1: *Cladonia oricola* at type locality, Hawke Hills, Avalon Peninsula, Newfoundland. The associated plants *Kalmia angustifolia* and *Sibbaldiopsis tridentata* are some of the dominant plants of the maritime heath communities in this area. Photo S. Stenroos 2007.

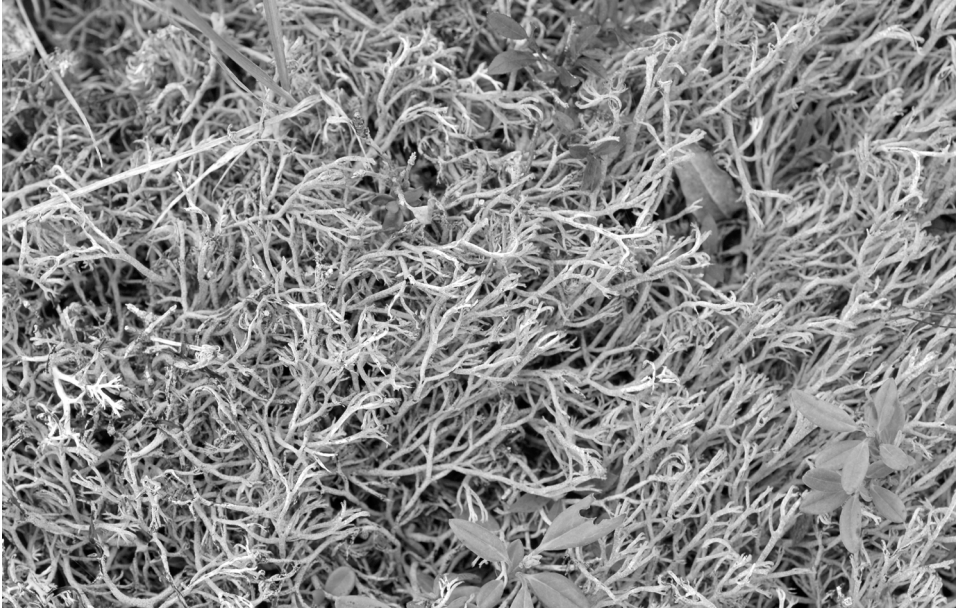


Fig. 2: *Cladonia oricola*, west of Trepassey, Avalon Peninsula, Newfoundland. Photo S. Stenroos 2007.

3 Discussion

The colour of the slime in the conidiomata is an important diagnostic character of *Cladonia oricola*, but it is unfortunately rarely visible neither in fresh material nor herbarium specimens. The conidiomata are regularly present but are usually either immature or empty. When the conidia are being ejaculated, a purple drop is seen at the ostiolum of the conidioma, even in older herbarium specimens. Usually several conidiomata adjacent to each other exhibit the purple slime at the ostiolum. When dried at the right stage, the drop remains even in older collections. For instance the purple pigment is still visible (not faded) in specimens (PC) collected by the French explorer E.-A. Delamare on Miquelon in 1882, and the colour is distinct on many conidiomata in the specimen (H) collected by Eli Lear on 5 June 1956.

A very similar lichen is *Cladonia ciliata* STIRT., which is a species only known from the maritime heaths of SE Newfoundland in eastern North America. It has two colour forms: f. *ciliata* (*Cladonia leucophaea* ABBAYES), which is bluish-grey, containing no usnic

acid, and f. *flavicans* (FLÖRKE) AHTI & DEPRIEST (*Cladonia tenuis* (FLÖRKE) HARM.) with usnic acid. The former has almost the same colouring as *C. oricola*, and even the slime in the conidiomata is purple. However, *C. ciliata* never contains atranorin, is thinner, and the branching is even more dichotomous. When AHTI (1960, 1961) reported *C. ciliata* (under the name *C. tenuis*) as new to North America, he did not know any record of the usnic-acid deficient strain in eastern North America. Only later (AHTI 1983: 328, fig. 3C) he listed it to occur there.

The Newfoundland material of f. *ciliata* in H was restudied. Although not all specimens were subjected to a chemical analysis by thin-layer chromatography, it seems clear that they all contain atranorin and are now referable to *C. oricola*. Thus *C. ciliata* f. *ciliata* should be excluded from the known biota of eastern North America. *C. ciliata* f. *flavicans* does occur there, but is much less frequent than *C. oricola*.

4 Specimens examined

The following specimens of *Cladonia oricola* have been examined in addition to sight records in the field:

CANADA. Newfoundland. Peters River Road, 1956 Lear *s.n.* (H, NFLD); 9.5 km NE of Portugal Cove South, 1956 *Ahti* 2989 (H); Bay Roberts, Mad Point, 2007 *Ahti* 67861 (CANL, H, MIN, NFM, UPS), 67875 (H), 67884 (DUKE, FH, H, TNS), 67885 (B, BM, H, NY), 67886 (H); Bristy Cove River, 2007 *Ahti* 67648 (H); 7 km E of Peter's River, 2007 *Ahti* 67668 (H); by Hawke Hills Ecological Reserve, 2007 *Ahti* 67705 & *Stenroos* (H); Hawke Hills, 5.9 km E of Trans-Canada Highway, 2007 *Ahti* 67919 (H); same, 2 km E, 1999 *Ahti* 56952a & *Scott* (H, NFM., US); Doe Hills, WNW of Chapel Arm, 2007 *Ahti* 67969, 67970, 68015f (H); 24 km N of Port-aux-Basques, 1966 *Norris* 3148 (H).

Nova Scotia. Halifax Co., Sable Island, Main Station, 1976, *Wright* (H, NSPM); Peggys's Cove, 2004 *Ahti* 62681 (CANL, H, NSPM).

ST. PIERRE & MIQUELON. **Miquelon**, 1882, *Delamare* (PC), Olivier, Herb. Lich. No. 401, as *Cladonia gigantea* (PC), Butte d'Abondance, 1882, *Delamare* 457 (PC).

U.S.A. Massachusetts. Dukes Co., Martha's Vineyard, S side, 1936, *Torrey* (G, H).

Acknowledgements. We wish to thank the curators of the herbaria, where lichen specimens were examined. The help in the field in Newfoundland by our Canadian colleagues Stephen R. Clayden, Nathalie Djan-Chékar, Mac Pitcher, Peter J. Scott and others is gratefully acknowledged. Financial support was received from the Academy of Finland (No. 211172).

We dedicate this paper to our good friend Prof. Dr. Fred Daniëls on the occasion of his retirement in honour of his many contributions to the ecology of the arctic and subarctic plant communities, including various lichen-rich communities.

5 References

- AHTI, T. (1960): Four species of *Cladinae* new to North America. - Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 'Vanamo' **14**: 129-134.
- AHTI, T. (1961): Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subgenus *Cladina*). - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 'Vanamo' **32**(1): 1-160.
- AHTI, T. (1983): Lichens. - In: SOUTH, G. R. (ed.): Biogeography and ecology of the Island of Newfoundland. - Dr W. Junk Publishers, The Hague: 319-360.
- AHTI, T. (1986): New species of reindeer lichens (*Cladina*). - Ann. Bot. Fenn. **23**: 221-227.
- AHTI, T. (2000): Cladoniaceae. - Flora Neotropica Monogr. **78**: 1-363.
- AHTI, T. & P. DEPRIEST (2001): New combinations of *Cladina* epithets in *Cladonia* (Ascomycotina, Cladoniaceae). - Mycotaxon **78**: 499-502.
- AHTI, T. & HYVÖNEN, S. (1985): *Cladina stygia*, a common, overlooked reindeer lichen. - Ann. Bot. Fenn. **23**: 221-227.
- HILTON, B. (2007): BLS at the Tuckerman Workshop, Avalon Peninsula, Newfoundland, 5-11 September 2007. - British Lich. Soc. Bull. **101**: 12-18.
- PITCHER, M. & CLAYDEN, S. R. (2007): The Tuckerman Lichen Workshop in Newfoundland September 6-11, 2007. - Osprey **38**: 124-128.
- STENROOS, S., J. HYVÖNEN, L. MYLLYS, A. THELL & T. AHTI (2002): Phylogeny of the genus *Cladonia* s. lat. (Cladoniaceae, Ascomycetes) inferred from molecular, morphological, and chemical data. - Cladistics **18**: 237-278.

Addresses of the Authors:

Prof. Dr. Teuvo Ahti & Dr. Soili Stenroos
Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History
P.O. Box 7
FI-00014 Helsinki University
Finland

e-mail: teuvo.ahiti@helsinki.fi
e-mail: soili.stenroos@helsinki.fi

Succession Processes and Vegetation on the Desiccated Sea Floor of the former Aral Sea

Siegmar-W. Breckle, Bielefeld

Abstract. The Aral Sea, east of the Caspian Sea, was once (until 1960) the 4th largest lake on the globe. It has almost disappeared. The water body decreased to only 12 %, the remnant water surface area to about 22 %. Huge irrigation programs during Sovjet times have changed the whole water balance of this huge tectonic basin under an arid continental climate regime. The desiccated sea floor with about 55.000 km² is a huge area and an excellent example to study succession processes. This desiccated sea floor area is called the new desert Aralkum. The Aralkum nowadays, exhibits mainly a mosaic of salt deserts. These salt deserts are the source for salt dust storms. The temporal and spatial dynamics during the last 50 years has been tremendous. Many halophytic vegetation types have been distinguished, their composition is very variable. Succession studies can serve as a basis for phytoreclamation as well as for nature conservation in this “catastrophic” environment.

1 Introduction

The Aralkum, the new desert on the desiccated sea floor of the Aral Sea, developed since 1960, when the coastline started to retreat. This was caused by the strongly increasing water use for irrigation, water which was diverted from the main tributaries Amudarya and Syrdaya (ALADIN & POTTS 1992, AGACHANJANZ & BRECKLE 1993, BABAEV & MURADOV 1999, BRECKLE & AGACHANJANZ 1994, BRECKLE et al. 1998, 2001b,c). The Aral Sea basin is located in the Central Asian desert belt with high continentality and aridity and a strong evaporative demand. The general climatic conditions can be depicted from Fig. 1, the ecological climatic diagram of Aralsk.

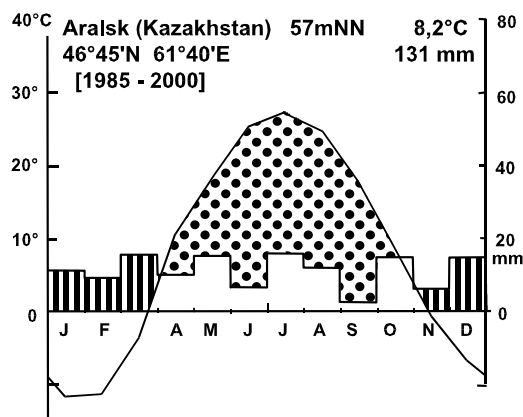


Fig. 1: Ecological climatic diagram of the meteorological station Aralsk, indicating very high continentality, strong winter and severe summer heat and drought (after BRECKLE et al. 2008).

The older sea floor mainly consists of sandy substrates, these parts of the Aralkum are nowadays sandy deserts subject to strong eolian processes and formation of sand dune systems. The younger desiccated sea floor is mainly characterized by silt, loam and clay substrates. During desiccation the salinity of the sea water increased steadily, these deserts are salt deserts. They cover now about 70 % of the Aralkum, 20 % are sand deserts and the remnant 10 % are swampy areas (salt swamps etc.). The former Aral Sea is now divided in some smaller remnant water bodies, mainly three basins, the northern “Small Aral Sea” (totally on Kazakhstan territory), and the southern “Big Aral Sea” with its Western deep basin and an Eastern shallow basin (on Uzbekistan and Kazakhstan territory) (Fig. 2).

The Eastern coast is almost totally flat; this has caused here the largest retreat of more than 100 km. Altogether, now 55.000 km² are desiccated sea floor, an area, which distinctly is larger than the whole Netherlands (41.530 km²). The desiccation has caused a steady retreat. Close to the actual coast the primary succession started. This primary vegetation moved more or less synchronously with the retreating coastline forming an ever-increasing gradient behind. The invasion of species from the adjacent desert areas (Kyzylkum and Karakum) is obvious. It needs long distance transport of diaspores.

2 Desiccation history

The hydrological water balance of the Aral Sea basin before 1960 was rather in balance as it was for some centuries. The Aral Sea basin in the preceding millenia, however, was subject to several severe regression and transgression periods according to the fluctuating climatic conditions in the mountains of Central and Middle Asia and to varying overflows of the Amudarya via the Sarykamish depression and Uzboi wadi to the Caspian Sea (LETOLLE & MAINGUET 1996). It has a very dynamic history (ALADIN 1998).

The recent regression is very fast and has led to a very low water level almost not known from history. The discharge of the Amudarya fell within the last 50 years from about 49 km³ H₂O annually and 14 km³ H₂O from the Syrdarya (about 40 km³ underground discharge) to less than 10 km³ (Amudarya) and 5 km³ (Syrdarya) (GIESE et al. 1998). Thus, within less than 50 years the water level fell from 53 m asl to about 26 m asl (Big Aral Sea). Compared to the situation of 1960, the water volume fell to about 12 % , the water area to about 22 % and the salinity rose from 0.9 % to about 7-9 % (Big Aral Sea). By construction of a dam at the Berg Bay, the Small Aral Sea is now a separate water body, only fed by the Syrdarya. It has now reached again an artificially constant level of 43 m asl (BRECKLE & WUCHERER 2006, 2007). The eastern basin of the Big Aral Sea which is very flat and shallow will change its shape within the very next few years drastically to a huge salt swamp, whereas the western deep basin will keep its shape rather constant. The “ideal” situation under the given catastrophic circumstances in hydrological sense would be to develop an overflow of the western basin in the north to the eastern basin by diverting all the remnant Amudarya drainage water to the western basin. This would lead to a decrease in salinity in the western basin. The eastern basin then would function as a big evaporation pan.



Fig. 2: Coastlines of the Aral Sea from 1960, 1990 and 2007, exhibiting the tremendous desiccation and the formation of the Aralkum (adapted from LETOLLE&MAINGUET 1996, BRECKLE & WUCHERER 2006, 2007, BRECKLE et al. 2008)

3 Primary and secondary succession, spatial and temporal dynamics of vegetation

Along the steeper west and north coasts, the desiccated sea floor gradients are rather short with narrow belts up to 5 or 10 km width. Along the east and south east coast, however, the desiccated sea floor is partly more than 100 km wide. This is altogether a huge area, where primary succession took and takes place during the ongoing desiccation process.

The shorter gradients on the desiccated sea floor at the north coast are characterized by typical belts, here often with stripes of *Tamarix*, which are easily visible from the higher chinks, the cliffs from late tertiary and early quaternary.

The primary succession starts with a broad *Salicornia* belt, which can develop for 2 or 3 years but which is very variable in density (Fig. 3), productivity and vitality from year to year. In some years it is even lacking. Very few other annuals can be seen, too, in this belt (e.g. *Suaeda acuminata*, *Climacoptera aralensis*, *Petrosimonia triandra*, *Bassia hyssopifolia*). In reality, it is to say, that the very first stages of succession on the moist surface, are here represented also by a cover of Cyanobacteriae (Fig. 5, 6), as it is all over the globe on many other primary succession surfaces (BRECKLE 2002C, WUCHERER & BRECKLE 2001). After drying of the soil, often only few annuals remain, and it develops a typically bare succession desert with salt crusts. This can be many km wide on the eastern Aralkum; it is the source of severe and harmful salt dust storms (e.g. NASA: <http://rapidfire.sci.gsfc.nasa.gov/gallery/?2006164-0613/AralSea.A2006164.0925.1km.jpg>). Sooner or later, after some years, depending on the favourable moisture conditions and on the salinity processes in soil, as well as on the long distance transport of diaspores, other annuals and the first perennials germinate. The replacement of annuals by perennials is rather low (Fig. 4).

The oldest sites are now often covered by a rather dense scrub with *Haloxylon aphyllum* (Black Saxaul), which almost could be regarded as somehow being the zonal semidesert vegetation, if the particle size of substrate is clay, silt or fine sand. Middle and coarse sand areas which fell dry also some decades ago often are covered by a loose and rather species rich vegetation of psammophytic *Calligonum* shrubs (there are now 32 species of *Calligonum* known from Aralkum).

The whole flora of the Aralkum comprises now 344 species of vascular plants (WUCHERER et al. 2001, DIMEYEVA & ALIMBETOVA 2006, BRECKLE et al. 2008). The Aralkum flora is a typical immigration flora derived mainly from Karakum and Kyzylkum, with a low content of original features, typical for North Turan and South Turan desert provinces (LITWINOV 1905, KUZNETSOV 1995, DIMEYEVA & KUZNETSOV 1999, DIMEYEVA & ALIMBETOVA 2006). It consists of many interesting species, the Chenopodiaceae being the most numerous plant family with 84 species.

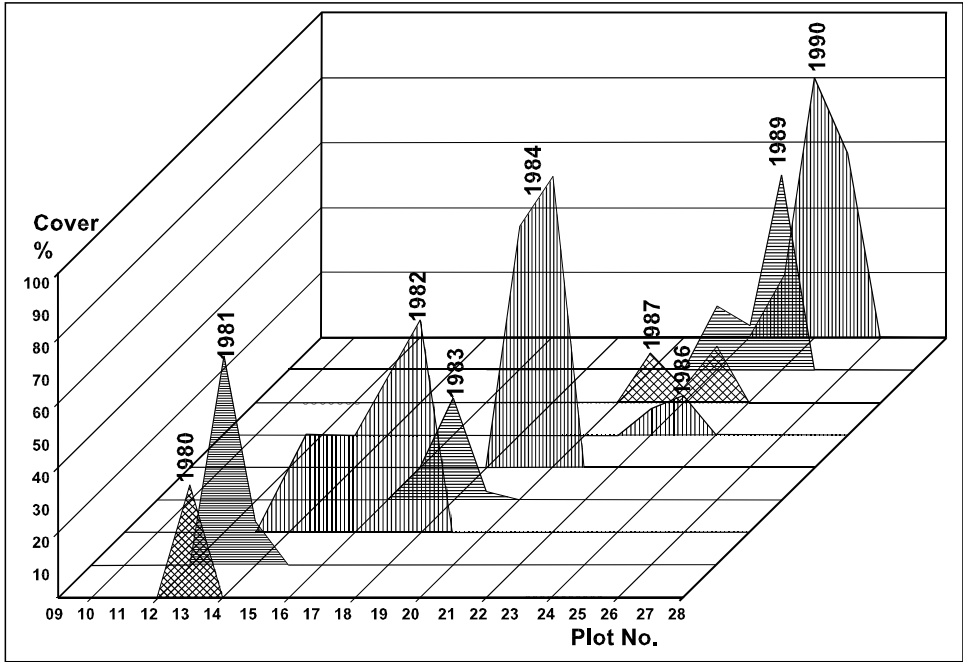


Fig. 3: The spatial and temporal gradient of the *Salicornia* belt on the desiccated sea floor of the Aral Sea during the steady retreat of the coast line at the shallow east coast (modified from WUCHERER & BRECKLE 2001, 2005)

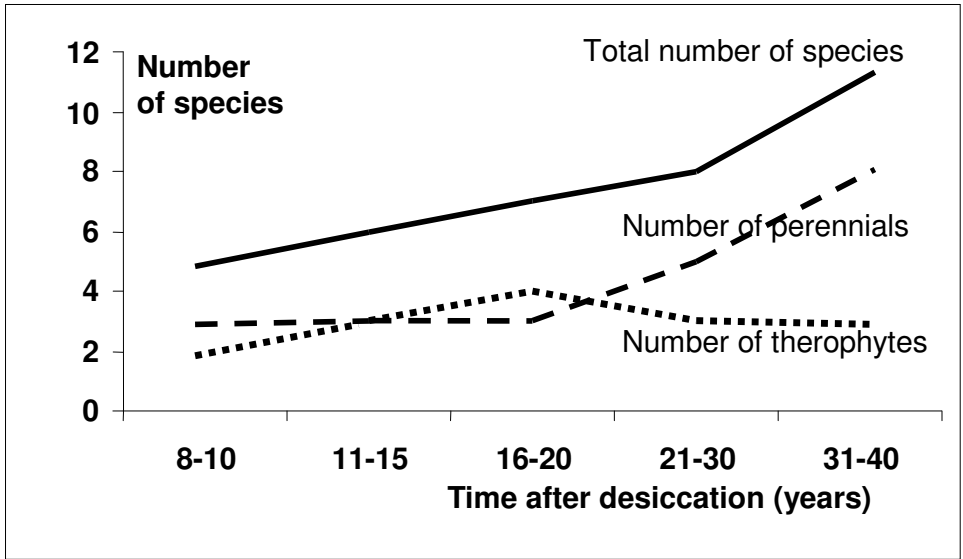


Fig. 4: The spatial and temporal gradient of annuals and perennials on the desiccated sea floor of the Aral Sea during the steady retreat of the coast line at the shallow east coast (modified from WUCHERER & BRECKLE 2001, 2005)

On the older parts of the desiccated sea floor, sandy substrates prevail. On those areas a rich psammophytic vegetation starts to develop (Fig. 5), depending on the eolian processes of sand movement and dune formation with deflation and accumulation of sand as well as on the water storage capacities of the sandy substrate.

On those areas where fine grained soils prevail, with silt and clay, salinity is much higher. These are the areas of the desiccated sea floor of the last decades when the sea water of the Aral Sea was already much more saline. Those substrates are less favorable for colonization with plants. Depending on the availability of a thinner or thicker sand sheet (from sand dust storms), on the chemistry of the salt crust (which is often a mixture of NaCl, but also sulphates, carbonates etc.) and on the slow ongoing desalinization process various halophytes start to conquer that areas (Fig. 6).

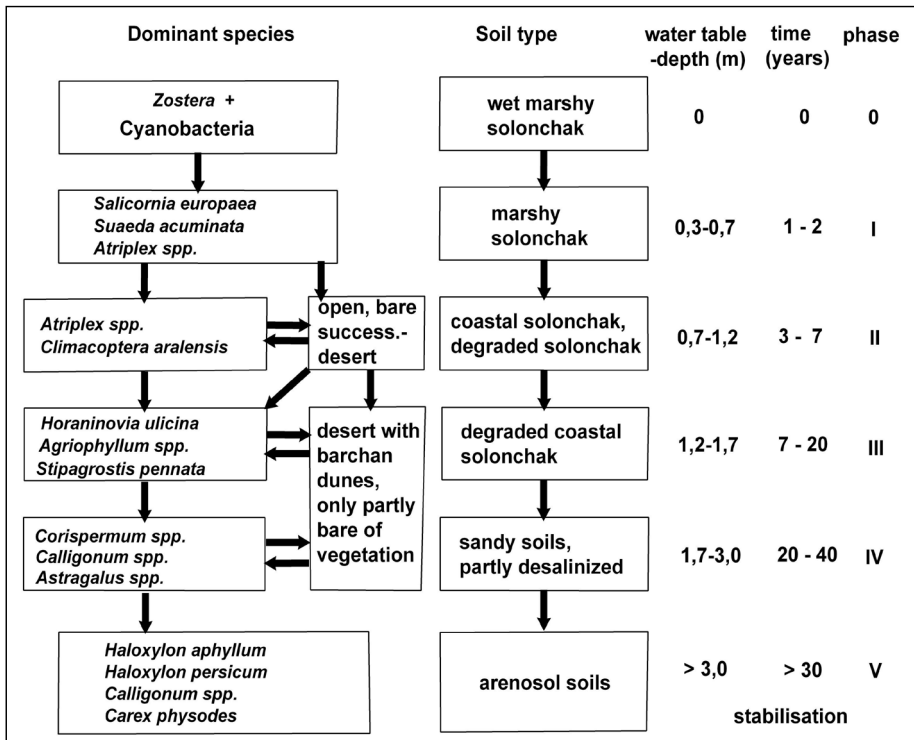


Fig. 5: The main direction of primary succession after the desiccation of the Aral Sea floor on sandy (older) substrates (modified from WUCHERER & BRECKLE 2001, 2003, 2005, BRECKLE et al. 2008)

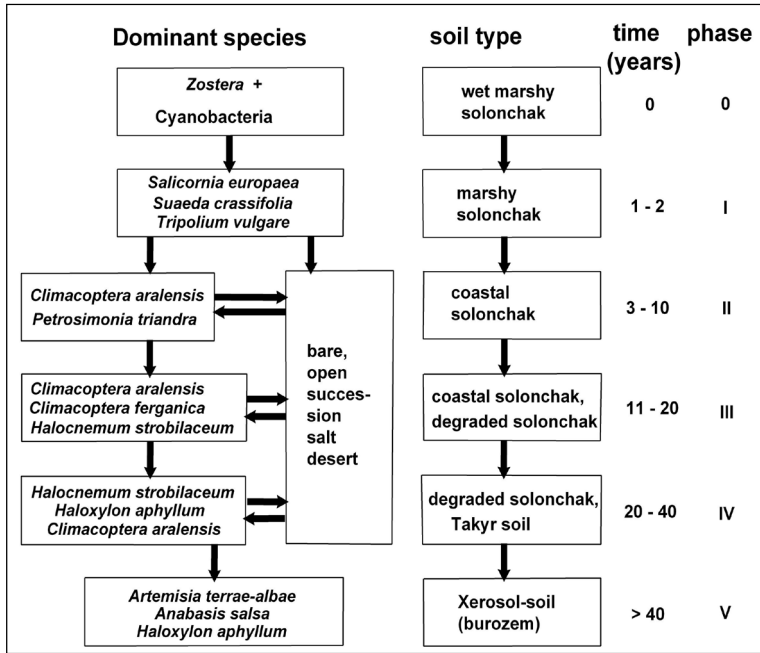


Fig. 6: The main direction of primary succession after the desiccation of the Aral Sea floor on loamy, clayey (younger) substrates (modified from WUCHERER & BRECKLE 2001, 2003, 2005, BRECKLE et al. 2008)

On both substrates during the primary succession process a rather regular sequence can be observed, but after the first reproductive cycles (when secondary succession starts to prevail) a totally unpredictable mosaic of vegetation with a mixture of species is found. The composition of species varies from year to year, certainly because the climatic conditions also vary tremendously from year to year, as it is seen from the length or lack of snow cover, the intensity and length of the normally rather long winter frost period, the occurrence and intensity of rains in spring and from the starting date of the heat and drought period in late spring or beginning of summer. Thus, the given succession sequences in Fig. 5 and 6 are only a rough and a generalized draft for the majority of investigated gradients, indicating the most dominant plant species. But the vegetation cover is often characterized by great patchiness and complexity.

Solonchaks are vegetated by communities of *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*, *Nitraria schoberi*, *Tamarix laxa*, *Suaeda physophora*. Communities of *Anabasis aphylla*, *A. salsa*, *Artemisia terrae-albae* are distributed in undulating plains with more or less sand. Sagebrush communities with ephemerals and perennial saltwort (*Artemisia terrae-albae*, *Salsola orientalis*, *Eremopyrum orientale*, *Poa bulbosa*) usually occur in a complex with annual saltworts (*Salsola nitraria*, *Climacoptera brachiata*) depending on local salinity conditions and on less saline hummocks, as well as on

moisture conditions in spring. Halophytic herbs as e.g. *Limonium suffruticosum*, *L.gmelinii*, *Aeluropus littoralis*, *Atriplex pungens*, *A.pedunculata*, *A.littoralis*, and some others are intermixed.

Psammophytic shrubs (*Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*, *Salsola arbuscula*) can occur in combination with *Halocnemum strobilaceum* and tamarisk communities (*Tamarix hispida*, *T. laxa*). Mobile sand dunes often are partly fixed by *Stipagrostis pennata* and scattered *Eremosparton aphyllum* or *Salsola arbuscula*, sometimes mixed with *Astragalus brachypus*, *Ammodendron bifolium*, *Atraphaxis spinosa* and other shrubs. Indicator species of disturbance (*Anabasis aphylla*, *Peganum harmala*, *Salsola nitraria*) occupy overgrazed areas normally not far from the former coastline.

The final stages of succession give a good hint on the zonal vegetation of these desert areas. They are similar to those of the adjacent Kyzylkum and Karakum deserts. Especially saxaul (*Haloxylon aphyllum*) is present in most vegetation types (Fig. 5, 6). This is a good indication also for the strong necessity and usefulness of saxaul for bioreclamation of the open bare desert areas in the Aralkum. Only few species are suitable for phytomelioration under these severe climatic and edaphic conditions. There is still a strong need to check the various *Tamarix*-species, *Halostachys belangeriana*, *Nitraria schoberi*, shrubby *Salsola*-species and especially the most salt-tolerant Chenopodiaceae, *Halocnemum strobilaceum*, for their capacity of phytomelioration (KAVERIN 1998, BRECKLE et al. 2001a,b, 2008). Also the halophytic behaviour needs additional experiments (BRECKLE 1995, 2000, 2002a) in order to understand the natural conditions governing halophytes in salt deserts (BRECKLE 2002b, BRECKLE et al. 2001a). Efforts of planting saplings and various seeding experiments have shown that a rather considerable acceleration of covering the ground can be achieved in order to minimize salt dust storms (KAVERIN 1998, WUCHERER & BRECKLE 2005, WUCHERER et al. 2005, BRECKLE & WUCHERER 2006, 2007). It is hoped that islands of plantings within few years may form reproductive centers for colonization of the adjacent wide-stretching bare grounds.

4 Conclusions

The formation of the Aralkum since 1960 is the biggest succession experiment mankind is performing unintentionally. But it is also called one of the biggest ecological catastrophes. Under the severe climatic (continentality, frost, heat, drought, sand storms) and edaphic conditions (salinity, alkalinity) the primary succession starts with very salt resistant annuals (*Salicornia*, *Petrosimonia*, *Suaeda*). Halophytic perennials need a rather long time to conquer the area. However, they are those plant life forms which lately can minimize the severe salt dust storms which have their source in the open, salt desert with its puffy and crusty solonchaks. Thus, phytomelioration projects, which have started in the area (in Kazakhstan and Uzbekistan), using mainly only the widespread occurring saxaul (*Haloxylon aphyllum*), can be improved by studying thoroughly the natural primary and secondary succession processes and the governing ecological conditions.

Since some parts are very rich in various halophytes, the former nature reserve Barsa Kelmes recently has been enlarged considerably in order to preserve some of the old saxaul “forests” and parts of the new Aralkum flora with a very interesting fauna. Basically, succession studies can thus serve also for new nature conservation projects in a “catastrophic” environment.

Acknowledgments. The projects of the Department of Ecology were financed by the German Ministry of Education and Research (BMBF), by GTZ-UNCCD/Bonn, by DAAD and by various Kazakh institutions. Technical help by many villagers in the area, but especially by the Botanical Institute of the Academy of Science/Almaty, by students and technical assistants as well as the overall input of W. Wucherer, all their help is greatly acknowledged.

5 References

- AGACHANJANZ, O. E. & S.-W. BRECKLE (1993): Umweltsituation in der ehemaligen Sowjetunion. – *Naturwiss. Rdschau* **47**: 99-106.
- ALADIN, N. V. (1998): Some palaeolimnological reconstruction and history of the Aral Sea basin and its catchment area. – In: UNESCO: Ecological research and monitoring of the Aral Sea deltas. A basis for restoration. UNESCO Aral Sea project – Final scientific reports: 3-12.
- ALADIN, N. V. & W. T. W. POTTS (1992): Changes in the Aral Sea ecosystem during the period 1960-1990. – *Hydrobiologia* **237**: 67-79.
- BABAEV, A. G. & C.O. MURADOV (1999): The problems of the Aral and Caspian Sea. – In: BABAEV, A. G. (ed.): Desert problems and desertification in Central Asia. Springer, Berlin, Heidelberg: 231-246.
- BRECKLE, S.-W. (1995): How do plants cope with salinity? – In: KHAN, M. A. & I. A. UNGAR (eds.): Biology of salt tolerant plants (Proceedings of the Internat. Symposium) Dept. of Botany, Univ. of Karachi/Pakistan: 199-221.
- BRECKLE, S.-W. (2000): Wann ist eine Pflanze ein Halophyt? Untersuchungen an Salzpflanzen in Zentralasien und anderen Salzwüsten. – In: BRECKLE, S.-W., B. SCHWEIZER & U. ARNDT (Hrsg.): Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschungen (Proceedings of the 1st Symposium of the A. F. W. Schimper-Foundation, establ. by H. & E. Walter, Hohenheim), Verlag Günter Heimbach, Stuttgart: 91-106.
- BRECKLE, S.-W. (2002 a): Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems. – In: LÄUCHLI, A. & U. LÜTTGE (eds.): Salinity: Environment - Plants - Molecules. – Kluwer Acad. Publ., Dordrecht: 53-77.
- BRECKLE, S.-W. (2002 b): Salt deserts in Iran and Afghanistan. – In: BARTH, H.-J. & B. BÖER(eds.): Sabkha ecosystems. Kluwer, NL: 109-122.
- BRECKLE, S.-W. (2002 c): Primärsukzessionen – Beispiele von Sanddünen, Vulkanaschen, Salzböden und anderen Substraten. – *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* **14**: 5-16.
- BRECKLE, S.-W. & O. E. AGACHANJANZ (1994): Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens, Zonobiom VI-IX. – *Ökologie der Erde*. Band 3 (2. edit.) – Fischer, Stuttgart, 729 pp.
- BRECKLE, S.-W., O. E. AGACHANJANZ & W. WUCHERER (1998): Der Aralsee: Geoökologische Probleme. – *Naturwiss. Rdschau* **51**: 347-355.
- BRECKLE, S.-W., A. SCHEFFER & W. WUCHERER (2001 a): Halophytes on the dry sea floor of the Aral Sea. – In: BRECKLE, S.-W., M. VESTE & W. WUCHERER (eds.): Sustainable Land-Use in Deserts. – Springer, Berlin, Heidelberg: 139-146.
- BRECKLE, S.-W., M. VESTE & W. WUCHERER (2001 b): Sustainable land-use in deserts (Proceedings of the International Königswinter workshop). – Springer, Berlin, Heidelberg, 465 pp.

- BRECKLE, S.-W., M. VESTE & A. YAIR (2008): Arid dune ecosystems – The Nizzana Sands in the Negev desert. – *Ecol. Studies* 200, 459 pp.
- BRECKLE, S.-W., W. WUCHERER, O. E. AGACHANJANZ, & B. GELDYEYEV (2001 c): The Aral Sea Crisis region. – In: BRECKLE, S.-W., M. VESTE & W. WUCHERER (eds.): *Sustainable Land-Use in Deserts*. Springer, Berlin, Heidelberg: 27-37.
- BRECKLE, S.-W. & W. WUCHERER (2006): Combating desertification in the Northern Aral Sea region. – In: GAO, J., M. VESTE, S. BAOPING & W. BEYSCHLAG (eds.): *Restoration and stability of ecosystems in arid and semi-arid areas. (Peking-Symposium China Herbst 2004)* – Science Press, Beijing: 304-316.
- BRECKLE, S.-W. & W. WUCHERER (2007): What will be the future of the Aral Sea? – In: LOZAN, J. L., H. GRAßL, P. HUPFER, L. MENZEL & C.-D. SCHÖNWIESE (eds.): *GLOBAL CHANGE: Enough Water for all?* – *Wissenschaftliche Auswertungen GEO*, Hamburg: 142-146.
- DIMEYEVA, L. A. & Z. ALIMBETOVA (2006): Flora of Nature Reserve Barsakelmes. – In: *Proceedings of III Int. Botanical Conference*. – Almaty, Kazakhstan: 46-48.
- DIMEYEVA, L. A. & L. A. KUZNETSOV (1999): Flora of the Aral seaside belt. *Botanicheskii Zhurnal (St. Petersburg)* 84: 39-52. (Russ.).
- GIESE, E., G. BAHRO & D. BETKE (1998): *Umweltzerstörungen in Trockengebieten Zentralasiens (West- und Ost-Turkestan)*. – Ursachen, Auswirkungen, Maßnahmen. Stuttgart, Erdkundliches Wissen Band 125.
- KAVERIN, V. S. (1998): Empfehlungen zum Sortiment der Aufforstungsarten und zur Technologie der Anpflanzungen auf dem trockenengefallenen Aralseeboden. – Kokshetau, 17 pp. (Russ.).
- KUZNETSOV, L. A. (1995): Flora of Barsakelmes Island. Biological and nature conservation problems of the Aral Sea and the coast. *Proceedings of Russian Institute of Zoology, St. Petersburg*: 106-128.
- LETOLLE, R. & M. MAINGUET (1996): *Der Aralsee. Eine ökologische Katastrophe*. – Springer, Berlin, Heidelberg. 517 pp.
- LITWINOV, D. (1905): Plants of the Aral Sea coast. – *Proceedings of Turkestan-Russian Geogr.Science* 5: 1-41.
- WUCHERER, W. & S.-W. BRECKLE (2001): Vegetation dynamics on the dry seafloor of the Aral Sea. – In: BRECKLE, S.-W., M. VESTE & W. WUCHERER (eds.): *Sustainable Land-Use in Deserts*. – Springer, Berlin, Heidelberg: 52-68.
- WUCHERER, W. & S.-W. BRECKLE (2003): Psammophytic succession at the south-east coast of the Aral Sea. – In: RACHKOVSKAYA, E. I., E. A. VOLKOVA & V.N. KHRAMTSOV (eds.): *Botanical Geography of Kazakhstan and Middle Asia (Desert Region)*, Sankt Petersburg: 145-152 (Russ.), 340-347 (Engl.).
- WUCHERER, W. & S.-W. BRECKLE (2005): Desertifikationsbekämpfung und Sanierung der Salzwüsten am Aralsee. Sukzession und Phytomelioration, Naturschutz und nachhaltige Entwicklung. – *Bielefelder Ökologische Beiträge (BÖB19)* 19, 94 pp.
- WUCHERER, W., S.-W. BRECKLE & L. A. DIMEYEVA (2001): Flora of the dry sea floor of the Aral Sea. – In: BRECKLE, S.-W., M. VESTE & W. WUCHERER, (eds.): *Sustainable Land-Use in Deserts*. – Springer, Berlin, Heidelberg: 38-51.
- WUCHERER, W., M. VESTE, O. HERRERA BONILLA & S.-W. BRECKLE (2005): Halophytes as useful tools for rehabilitation of degraded lands and soil protection. – *Proceedings of the First International Forum on Ecological Construction of the Western Beijing / Beijing*: 87-94 (English), 169-175 (Chinese).

Address of the author:

Prof. a.D. Dr. Siegm. W. Breckle
 Bielefeld University, Department of Ecology
 Wasserfuhr 24-26
 33619 Bielefeld, Germany
 e-mail: sbreckle@gmx.de

Epiphytes and deforestation in the tropics

S. Robbert Gradstein, Göttingen

Abstract. The rapid conversion of tropical forests poses the question as to the fate of the rich epiphyte communities of these forests. This paper presents results of our recent investigations on deforestation and epiphytes along disturbance gradients in mountain forest areas in Bolivia, Ecuador and Costa Rica. Species losses following disturbance vary considerably among the different groups of epiphytes and are particularly severe among orchids, bromeliads and filmy ferns. Moreover, shade epiphytes of the forest understory are more strongly impacted than sun epiphytes of the forest canopy. Species turnover along the disturbance gradient is high in all epiphyte groups and recovery of the epiphyte communities in the regenerating secondary forests is very slow. Canopy closure and microclimate are principal factors predicting epiphyte diversity changes along the disturbance gradient. In addition, changes in tree species composition and host tree characteristics play an important role. The lichen / bryophyte species ratio is a powerful indicator of the degree of human disturbance in tropical moist forests.

1 Introduction

Tropical moist forests, especially montane forests, are very rich in epiphytes, including orchids, bromeliads, aroids, ferns, bryophytes, lichens, etc. (Fig. 1). In the Reserva Biológica San Francisco, a mountain forest hotspot in the Andes of southern Ecuador with more than 2000 species of plants, about one on every two plant species is an epiphyte (HOMEIER & WERNER 2008, GRADSTEIN et al. 2008).

Unfortunately, these epiphyte-rich forests are now disappearing rapidly due to the growing human pressures on the natural resources. By the early 1990s it was estimated that almost 90% of the tropical montane forests of South America had been converted into pastures or other land use types (HENDERSON et al. 1991) and conversion is continuing at an alarming pace in spite of efforts to slow down the process of deforestation (MOSANDL & GÜNTER 2008). The rapid conversion of these forests poses the question as to the fate of the rich epiphyte communities. Can they survive in the degraded, logged forests, in plantations or on remnant trees in pastures? Are they able to re-establish in the regenerating secondary forests and if so, how fast is their recovery?

The impact of deforestation in the tropics on epiphytes has been little investigated and most studies focus on vascular epiphytes (flowering plants, ferns). Some authors reported a marked impoverishment of epiphyte diversity following forest clearance (TURNER et al. 1994, DUNN 2000, BARTHOLOTT et al. 2001), others found little or no change (HIETZ-SEIFERT et al. 1996); reasons for these contrasting results have remained unclear. This paper presents some results of our recent investigations on deforestation and epiphytes along disturbance gradients in Central and South America. By comparing epiphyte diversity and (micro)climatic conditions in differently impacted habitats, we tried to obtain insight into the responses of epiphytes to forest alteration and their ability to recover after deforestation. In addition to vascular epiphytes we included bryophytes and lichens in our studies, which had hitherto been neglected.



Fig. 1: Prof. J-P. Frahm in the interior of a tropical montane forest rich in epiphytes. Above Chachapoyas, Peru, 3200 m. Photograph by the author.

2 Methods

Fieldwork was carried out in mountain forest areas in Bolivia, Costa Rica and Ecuador. In Bolivia, we sampled vascular epiphytes and bryophytes on selected trees in natural forest and adjacent young, 10-15 yr old secondary forest on the eastern slope of the Andes near La Paz, at 600 m and 1600 m (KRÖMER 2003, BACH 2004). In Costa Rica, we studied epiphytic bryophyte and macrolichen diversity in primary and secondary (15 and 40 yr old) oak forests at ca. 3000 m in the Cordillera de Talamanca (HOLZ 2003, KAPPELLE 2006). In Ecuador, we sampled vascular epiphytes, bryophytes and lichens at ca. 1900 m in natural forest, 50 yr old secondary forest and on isolated trees in pastures in the Reserva Biológica San Francisco area between Loja and Zamora, fieldwork site of Research Units 402 and 816 of the German Research Foundation (NÖSKE 2005, WERNER 2007, BECK et al. 2008, Nöske et al. 2008, GRADSTEIN et al. 2008a). In all locations, trees were ascended by means of the single-rope climbing technique and epiphytes were collected from trunk bases to the outer portions of the crowns using a standard protocol for representative sampling of epiphytes (GRADSTEIN et al. 2003; Fig. 2).



Fig. 2: PhD student Christine Gehrig ascending into a tree by means of the single-rope climbing technique for the study of epiphytes. Reserva Biológica San Francisco, Ecuador, 1900m. Photograph: Florian Werner.

3 Results and discussion

Bolivia. We collected almost 500 species of vascular epiphytes and 100 of epiphytic bryophytes on selected trees in natural forest and fallows, indicating that these forests rank among the richest worldwide in terms of epiphyte diversity. Deforestation resulted in major losses of epiphytes: young secondary forests (fallows) had on average 60-70% fewer epiphyte species than neighbouring natural forests (ACEBEY et al. 2003, KRÖMER & GRADSTEIN 2004). Losses were particularly severe in orchids (90%), bromeliads (70-80%) and filmy ferns (Hymenophyllaceae; 100%). Among bryophytes, species reduction was much lower (ca. 30%) and no reduction was observed in the fern families Aspleniaceae and Polypodiaceae. Species composition in the fallows, however, differed considerably from that in the natural forest indicating that turnover was high and that many forest species had become lost. Especially vulnerable were the species of the shaded forest understory, the drought-intolerant "shade epiphytes". Those of the high canopy of the natural forest, the drought-tolerant "sun epiphytes", however, were less impacted and many had re-established on the secondary forest trees. We also recorded a significant vertical shift of epiphytic species towards lower relative heights on the trees in the secondary forests. The latter phenomenon had been observed earlier by plant collectors but had never been demonstrated in a rigorous manner.

The changes in the epiphyte flora towards the secondary forest seemed to be influenced by several factors. The most important factor seemed the drier microclimate in the fallows, caused by the more open canopy. Furthermore, the secondary forest trees were generally smooth-barked and of a different architecture than those in natural forest, having less-branched crowns and oblique (instead of horizontal) branches. This type of bark and crown architecture is unfavourable for the establishment of many species of epiphytes. A third factor, finally, was the lack of a dense bryophyte cover on the secondary forest trees. In mature montane forests, trunks and branches are usually covered by thick moss layers, providing a suitable substrate for the germination of epiphytic ferns and flowering plants (NADKARNI 1984). The lack of such bryophyte layers on trees in the fallows may have hampered the re-establishment of at least some vascular epiphyte species.

Costa Rica. We recorded 168 cryptogamic epiphyte species, including 108 bryophytes and 60 macrolichens, on just 15 trees in early secondary, late secondary and primary oak forest (five trees in each forest type). As opposed to the Bolivian study, we found no significant differences in species richness in the different successional stages of the forest (HOLZ & GRADSTEIN 2005). Apparently this was due to the closed canopy in all three forest types, resulting in similarly high atmospheric humidity. In the Bolivian forests investigated, young secondary ones had much more open canopies than natural ones and were therefore much drier. However, like in the Bolivian study species composition in primary and secondary forests differed markedly, indicating that turnover along the gradient was high. Apparently, long time is needed for the recovery of the microhabitats and the associated epiphyte communities of the primary forest (see also NADKARNI 2000). No less than 40% of the species recorded were only found in the secondary forest, indicating the important contribution of these forests to biodiversity.

Ecuador. We collected over 250 species of vascular epiphytes, 115 of epiphytic lichens (micro- and macrolichens), and almost 100 of epiphytic bryophytes on selected trees in natural forest, 50 yr old secondary forest and in meadows. As in Bolivia and Costa Rica, we recorded major floristic changes along the disturbance gradient (WERNER et al. 2005, NÖSKE et al. 2008). We also observed the characteristic shift of canopy species towards lower parts of the tree in open habitats, recorded earlier in Bolivia. The changes in species richness were very different among the various groups of epiphytes, however. Total species numbers towards open vegetation declined dramatically (over 80%) in bromeliads and orchids, less so (ca. 30%) in bryophytes, and increased in lichens, especially among the tiny microlichens (10-15%). The abundance of lichens on isolated trees in pastures was striking (Fig. 3); in the dense forest they were much scarcer and largely restricted to branches and twigs in the relatively dry outer portions of the tree crowns. The preference of epiphytic lichens for relatively dry habitats has also been observed elsewhere and is apparently due to their ability to withstand long periods of desiccation (LANGE 1992, FRAHM 2003). Interestingly, we found a good correlation between air humidity and the species ratio of bryophytes vs. lichens (NÖSKE 2005). A 2 : 1 ratio of lichen vs. bryophyte species was characteristic for the relatively dry forest canopies and isolated trees; in the humid forest understory, however, the ratio was reversed.



Fig. 3: Abundant growth of epiphytic lichens on an isolated tree in pasture land. Reserva Biológica San Francisco, Ecuador, 1900 m. Photograph: Florian Werner.

As in Bolivia and Costa Rica, we found that canopy closure and microclimate were important parameters predicting the responses of epiphytes to habitat alteration. The very different species composition of the natural forest and the recovering secondary forest, again, indicated that regeneration of the rich epiphyte communities following disturbance is slow. Among the various groups of epiphytes, bryophyte species were the best indicators of disturbance (NÖSKE 2005, WERNER & GRADSTEIN in press). About 40% of the bryophyte species sampled along the disturbance gradient in the Reserva Biológica San Francisco area occurred with high fidelity in only one of the three habitat types studied, as compared with ca. 10% of the lichen species.

4 Conclusions

Our work on the impact of forest disturbance on epiphyte diversity revealed the paramount importance of canopy closure and microclimate. Disruption of the forest canopy leads to microclimatic changes which in turn affect the epiphyte communities. In addition, changes in tree species composition and host tree characteristics play an important role. Species losses following disturbance vary considerably among the different groups of epiphytes and are particularly severe among orchids, bromeliads and filmy ferns. Moreover, shade epiphytes of the forest understory are more strongly impacted than sun epiphytes of the forest canopy. Species turnover along the disturbance gradient is high in all epiphyte groups and recovery of the epiphyte communities in the regenerating secondary forests is very slow. As a result, the epiphyte flora of secondary forests may be very different from that of the natural forest. The lichen / bryophyte species ratio, finally, appears to be a powerful indicator of microclimatic conditions and degree of human disturbance in tropical moist forests.

Acknowledgements. This research was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG grants 1588/3, 1588/4, 1588/5 and 1588/10 to S. R. Gradstein) and the Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD).

5 References

- ACEBEY, C., S. R. GRADSTEIN & T. KRÖMER (2003): Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. – *J. Trop. Ecol.* **19**: 9-18.
- BACH, K. (2004): Vegetationskundliche Untersuchungen zur Höhenzonierung tropischer Bergregenwälder in den Anden Boliviens. – Dissertation, Universität Göttingen. Görlich & Weierhausen, Marburg.
- BARTHLOTT, W., V. SCHMITT-NEUERBURG, J. NIEDER & S. ENGWALD (2001): Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. – *Plant Ecol.* **152**: 145-156.
- BECK, E., J. BENDIX, I. KÖTTKE, F. MAKESCHIN & R. MOSANDL (2008): Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador. – *Ecol. Stud.* **198**: 1-525.
- DUNN, R. R. (2000): Bromeliad communities in isolated trees and three successional stages of an Andean cloud forest in Ecuador. – *Selbyana* **21**: 137-143.
- FRAHM, J.-P. (2003): Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes. – *Cryptog., Bryol.* **21**: 3-14.

- GRADSTEIN, S. R., C. BOCK, N. MANDL & N. NÖSKE (2008): Bryophyta. – In: LIEDE-SCHUMANN, S. & S.-W. BRECKLE (eds.): Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco valley and its surroundings (Reserva Biológica San Francisco / Prov. Zamora-Chinchi, southern Ecuador). – *Ecotropical Monogr.* **4**: 69-88.
- GRADSTEIN, S. R., J. HOMEIER & D. GANSERT (2008a): The Tropical Mountain Forest – Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot. – Universitätsverlag Göttingen.
- GRADSTEIN, S. R., N. M. NADKARNI, T. KRÖMER, I. HOLZ & N. NÖSKE (2003): A protocol for rapid and representative sampling of epiphyte diversity of tropical rain forests. – *Selbyana* **24**: 87-93.
- HENDERSON, A., S. P. CHURCHILL & J. L. LUTEYN (1991): Neotropical plant diversity. – *Nature* **351**: 21-22.
- HIEZ-SEIFERT, U., P. HIEZ & S. GUEVARA (1996): Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. – *Biol. Cons.* **75**: 103-111.
- HOLZ, I. (2003): Diversity and Ecology of Bryophytes and Macrolichens in Primary and Secondary Montane Quercus Forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. – Dissertation, Universität Göttingen.
- HOLZ, I. & S. R. GRADSTEIN (2005): Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. – *Plant Ecol.* **178**: 89-109.
- HOMEIER, J. & F. A. WERNER (2008): Spermatophyta. – In: LIEDE-SCHUMANN, S. & S.-W. BRECKLE (eds.): Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco valley and its surroundings (Reserva Biológica San Francisco / Prov. Zamora-Chinchi, southern Ecuador). – *Ecotropical Monogr.* **4**: 15-58.
- KAPPELLE, M. (2006): Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak forests. *Ecol. Stud.* **185**: 1-483.
- KRÖMER, T. (2003): Diversität und Ökologie vaskulärer Epiphyten in primären und sekundären Bergwäldern Boliviens. – Dissertation, Universität Göttingen. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- KRÖMER, T. & S. R. GRADSTEIN (2004): Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. – *Selbyana* **24**: 190-195.
- LANGE, O. (1992): Pflanzenleben unter Stress. – Universität Würzburg.
- MOSANDL, R. & S. GÜNTER (2008): Sustainable management of tropical mountain forests in Ecuador. – In: GRADSTEIN, S. R., J. HOMEIER & D. GANSERT (eds.): The Tropical Mountain Forest – Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot. – Universitätsverlag Göttingen: 179-196.
- NADKARNI, N. M. (1984): Epiphyte mats and nutrient capital of a neotropical elfin forest. – *Biotropica* **16**: 249-256.
- NADKARNI, N. M. (2000): Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest. – *Biotropica* **32**: 358-363.
- NÖSKE, N. (2005): Effekte anthropogener Störung auf die Diversität kryptogamischer Epiphyten (Flechten, Moose) in einem Bergregenwald in Südecuador. – Dissertation, Universität Göttingen.
- NÖSKE, N., N. HILT, F. A. WERNER, G. BREHM, K. FIEDLER, H. J. SIPMAN & S. R. GRADSTEIN (2008): Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest of Ecuador. – *Basic Appl. Ecol.* **9**: 4-12.
- TURNER, I. M., H. T. W. TAN, Y. C. WEE, A. B. IBRAHIM, P. T. CHEW & R. T. CORLETT (1994): A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. – *Cons. Biol.* **8**: 705-712.
- WERNER, F. A. (2007): Effects of Human Disturbance on Epiphyte Assemblages in the Andes of Ecuador. – Dissertation, Universität Göttingen.
- WERNER, F. A. & S. R. GRADSTEIN (in press): Diversity of dry forest epiphytes across a gradient of human disturbance in the tropical Andes. – *J. Veg. Sci.*
- WERNER, F. A., J. HOMEIER & S. R. GRADSTEIN (2005): Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. – *Ecotropica* **11**: 21-40.

Address of author:

Prof. Dr. S. Robbert Gradstein
Department of Systematic Botany
Institute of Plant Sciences
University of Göttingen
Untere Karspüle 2
37073 Göttingen
Germany

e-Mail: sgradst@uni-goettingen.de

Physiographie und Ökophysiologie der Vegetation des Fynbos

Margaretha Herppich, Werder, Dieter J. von Willert, Münster
& Werner B. Herppich, Werder

Abstract. The South African Cape heath, the fynbos, is one of the ecosystems of the world with mediterranean-type climate. The fynbos is characterised by three sclerophyllous elements. However, the characteristic ericoid (ericoid-leaved low shrubs), the restioid (wiry, aphyllous hemicryptophytes) and the proteoid (normally broad-leaved shrubs) forms may be accompanied by other evergreen sclerophylls of many families. On a large scale, the fynbos biome may be separated into the coastal and the mountain fynbos vegetation types. Although soil nutrient poverty is typical for both, differences in the physiogeographic situation and the microclimatic conditions lead to distinct species compositions. In the following an overview on the definition and the physiogeography of the fynbos biom and on the comparative ecophysiology of the vegetation in both fynbos vegetation types is given.

1 Einleitung

Als Fynbos, die begriffsbildenden Worte "fijen bosch" sind dem Afrikaans entnommen, bezeichnet man die mit sklerophyllen Büschen durchsetzte Heidelandschaft auf den nährstoffarmen Böden der süd-westlichen und südlichen Kapprovinz (JARMAN & MUSTART 1988). Diese Vegetationszone ist klimatisch dem mediterranen Bereich sehr ähnlich und wird von der 300 mm Isohyete eingegrenzt. ACOCKS (1953) unterteilt die südafrikanische Heidelandschaft in drei Kategorien - Coastal Macchie, Macchie und False Macchie, TAYLOR (1978) in zwei - Coastal und Mountain Fynbos, - wobei in letzterem Macchie und False Macchie unter dem Term Mountain Fynbos zusammengefasst sind. Die Einteilungen berücksichtigen Physiographie, Bodenbeschaffenheit sowie klimatische Gegebenheiten.

Die Fynbos-Gesellschaften zeichnen sich durch eine große Artenvielfalt und einen hohen Grad an Endemismus aus. Charakteristisch ist v. a. die restioide Wuchsform der blattlosen Hemikryptophyten aus der Familie Restionaceae bzw. Cyperaceae. Neben der zweiten Hauptform, dem ericoiden Element, bestehend aus niedrigen Büschen und Zwergsträuchern mit Ericaceen-Rollblättern, ist auch das proteoide Element weit verbreitet. Die Blätter der Pflanzen dieser Gruppe sind meist breit, sklerophyll und isobilateral. Außer diesen drei Hauptformen gibt es noch zahlreiche weitere, die sich nach morphologischen Zuordnungsmerkmalen einteilen lassen (CAMPBELL 1986).

Obwohl es für die Vegetationen der vier anderen Ökosysteme der Erde (DAY 1983) mediterranen Klimas wie Mallee (Australien), Chaparral (Californien), Matorral (Chile) oder der Macchie (z. B. Portugal) bzw. der Garrigue umfangreiche ökophysiologische Studien gibt, sind die Pflanzengesellschaften des Fynbos hinsichtlich ihres Nährstoff-, Kohlenstoff- oder Wasserhaushaltes wenig untersucht (DAY 1983, MILLER et al. 1983,

MOONEY et al. 1983, SPECHT & MOLL 1983). Die Literatur beinhaltet Ergebnisse oft nur in stark verallgemeinerter Form und zudem ohne integrierte Aufarbeitung. VON WILLERT et al. (1989) und HERPPICH et al. (1994, 2002) konnten zum ersten Mal das Zusammenwirken der genannten Größen an Vertretern der verschiedensten Wuchsformen des Fynbos aufzeigen. Im Nachfolgenden soll ein Überblick über Physiographie und Ökophysiologie der Vegetation dieser beeindruckenden Heidelandschaft gegeben werden.

2 Definition des Fynbos

Entsprechend des immensen Artenreichtums (etwa 9000 Arten¹) und dem hohen Anteil an Endemiten (mehr als 6200 Arten²) stellt die süd-westliche und südliche Kapregion Südafrikas ein eigenes Florenreich, die Kapensis, dar. Geographisch gesehen deckt sich die Kapensis großteils mit dem Fynbos Biom (KRUGER 1979). Hinter dem Begriff Fynbos verbirgt sich die südafrikanische Heidelandschaft, die manchmal auch als "Kap Macchie" (DAY 1983) bezeichnet wird. Zum Fynbos Biom wurden in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren (ACOCKS 1953, TAYLOR 1978, KRUGER 1979, BOUCHER & MOLL 1981, MOLL & BOSSI 1984) auch andere Vegetationstypen und Vegetationsübergänge gezählt. KRUGER (1979) z. B. rechnet mehrere von ACOCKS (1953) beschriebene Vegetationseinheiten (Veld Typen) mit ein. So bezeichnet Strandveld das von breitblättrigem, sklerophyllem Gebüsch bewachsene und stellenweise mit sukkulenten, karroiden Komponenten durchsetzte Küstengebiet einschließlich Dünen auf kalkhaltigen Böden über Granituntergrund. Das Renosterveld bzw. das Coastal Renosterveld ist eine oft degradierte Buschlandschaft auf nährstoffreicheren Böden. Hier wird das Erscheinungsbild der Vegetation vom „renosterbos“, der strauchförmigen Asteraceae *Elytropappus rhinocerotis* geprägt.

Die Systeme der Coastal Macchia oder Coastal Fynbos, der Macchia und der False Macchia oder Mountain Fynbos (TAYLOR 1978) beziehen sich grundsätzlich auf eine mit immergrünen, sklerophyllen Büschen durchsetzte Heide auf sehr nährstoffarmen Böden. Als echte Fynbos Buschlandschaft wird meist jedoch nur Mountain und Coastal Fynbos (Abb. 1) verstanden (KRUGER 1979). MOLL & JARMAN (1984) gehen sogar soweit nur diese beiden bzw. nach ACOCKS (1953) drei Veldtypen zum Biom zu rechnen. Physiographie, Bodenbeschaffenheit und veränderte klimatische Gegebenheiten spielen bei dieser Betrachtungsweise eine Rolle. Mountain und Coastal Fynbos unterscheiden sich hauptsächlich im Habitat und der floristischen Zusammensetzung. So sind in letzterem wesentlich mehr Grasarten vertreten.

Obwohl sich der Mountain Fynbos geographisch in einen westlichen und östlichen Teil aufspaltet (TAYLOR 1978), finden sich im äußeren Erscheinungsbild, Struktur und Komposition der Vegetation kaum Unterschiede, die eine Unterteilung in Macchie und False Macchie (ACOCKS 1953) rechtfertigen würde. CAMPBELL (1986) bzw. MOLL (1987) bezeichnen allerdings den östlichen Block des Mountain Fynbos wegen der zunehmenden Flächendeckung durch Grasarten als Grassy Fynbos. Synonym zum Coastal Fynbos wur-

¹ http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cape_floristic, TAYLOR 1978

² http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cape_floristic

de der Begriff Lowland Fynbos (MOLL et al. 1984) eingeführt, da darin die räumliche Ausdehnung des gemeinten Gebietes besser erfasst wird.

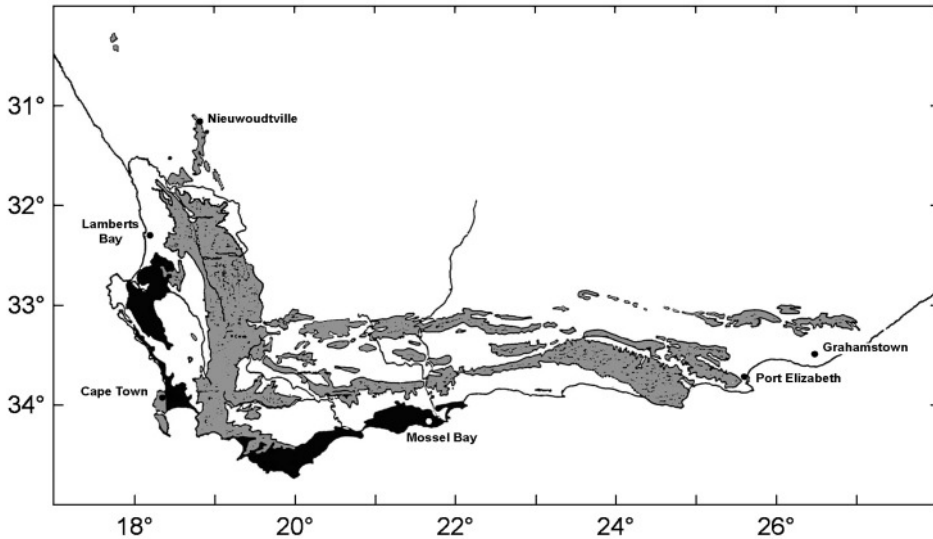


Abb. 1: Ausdehnung von Mountain (grau) und Coastal Fynbos (schwarz) (verändert nach KRUGER 1979)

Fig. 1: Extension of Mountain (grey) and Coastal Fynbos (black) (modified after KRUGER 1979)

3 Physiographie und Klima des Fynbos

3.1 Ausdehnung, Geologie und Böden

Landschaftsbestimmend in der Kapregion ist der kapländische Faltengebirgsgürtel, der zum Landesinneren hin durch das Hochbecken der großen Karoo begrenzt wird. Der großteils die Gebirge bildende harte und widerstandsfähige Sandstein wird der Tafelberg- und Witteberg-Gruppe zugerechnet. Den Untergrund in den angrenzenden Tälern und Ebenen bilden die leichter verwitternden Schiefer und Phyllite (kristalline Schiefer) der Bokkeveld- und Malmsbury Gruppe aber auch Granitgestein (LAMBRECHTS 1979).

Die durchschnittliche Höhe der Gebirge liegt bei 1000-1500 m, einzelne Erhebungen erreichen allerdings ca. 2000 m Höhe. Im Westen der Region erstrecken sich die Gebirgsketten von Nieuwoudtville bis zur Kaphalbinsel. Anfangs d. h. hauptsächlich vom Van Rhynsdorp Pass über das Cedarberg und Cold Bokkefeld Gebirge verläuft die Faltung der Gebirge noch in nord-südlicher Richtung, wohingegen im Süden, im Gebiet um Worcester, Stellenbosch und Caledon, die Ausrichtung der Falten variiert (LAMBRECHTS 1979).

Im Osten erstrecken sich die Höhenzüge von Kap Hangklip in mehreren unterbrochenen, zur Küste parallelen Ketten mit ost-westlicher Faltungsrichtung bis Port Elizabeth und weiter nach Grahamstown (Abb. 1). Die größten Höhenzüge sind dabei zum Landesinneren hin die Swartberg-Baviaanskloof und zur Küste hin gesehen die Langeberg-Outeniqua-Tzitzikama (KRUGER 1979, LAMBRECHTS 1979). Der Mountain Fynbos ist ausschließlich auf die Hänge der Gebirge beschränkt. Einzelne Ausläufer des Vegetationstyps finden sich in den Kamiesbergen im Norden sowie an Berghängen in der Kleinen Karoo.

Der Lowland Fynbos der Westküste dehnt sich weitestgehend auf einen bis zu 50 km breiten, von äolischen Sanden beachtlicher Höhe bedeckten Küstenstreifen mit geringen Erhebungen aus. Unterbrochen durch die bis ans Meer reichenden Gebirge setzt sich das Vegetationsgebiet schließlich westlich von Hermanus in östlicher Richtung bis Mossel Bay fort (Abb. 2B). Dabei findet man die charakteristische Vegetation nicht nur im Flachland auf äolischen kalkhaltigen Sandböden, auf Kalkgestein oder marinen lehmhaltigen Ablagerungen, sondern auch an den Hängen der Vorgebirgsausläufer, die durch Schieferuntergrund gekennzeichnet sind.

3.2 Klima

Modifiziert durch die landschaftlichen Gegebenheiten und die beiden küstennahen Meeresströmungen, Benguela (Süd- und Südwestküste) und Agulhas (westlich von Port Elizabeth bis Kap Agulhas), spannen die Klimabedingungen im Fynbos Biom von typisch mediterran im Westen bis humid temperat im Osten. Demnach verändert sich das Klima sowohl landeinwärts als auch von der jeweiligen Höhenlage und Hangausrichtung abhängig deutlich.

Zum südafrikanischen Hochbecken hin wird die Fynbos Vegetationszone durch die 300 mm Isohyete abgegrenzt. In den Küstenregionen reicht die Verbreitung allerdings stellenweise bis zur 250 mm Niederschlagsgrenze (KRUGER 1979). Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 15 bis 18°C, mit Durchschnittswerten von 10 bis 12°C in den milden Wintermonaten. Ein Absinken der Temperaturen unter den Gefrierpunkt kommt außer in höheren Lagen und Gebirgstälern kaum vor.

Im wärmsten Monat Februar erreichen die durchschnittlichen Temperaturen 20 bis 24°C. Die Schwankungsbreite der Jahresdurchschnittstemperatur ist an der Küste stets gering und beträgt dort ca. 4,5°C; zum Landesinneren hin kann sie bis auf 11°C ansteigen. Typisch mediterranes Klima setzt einen milden, humiden Winter, in dem mindestens 60 % der jährlichen Niederschlagsmenge fällt, verbunden mit einem milden bis heißen (wärmster Monat unter 22°C bzw. über 22°C) und trockenen Sommer voraus. Streng genommen sind diese Bedingungen nur im Gebiet zwischen der Saldanha Bay an der Westküste, der Breede River Mündung an der Südküste und bis zu den ersten niedrigeren Gebirgen zu finden.

Ab 20° östlicher Breite bis hin nach Grahamstown fällt der Regen in zunehmendem Maße ganzjährig. Nur noch 38% der gesamten jährlichen Regenmenge wird in Grahamstown im Winter gemessen (KRUGER 1979). In der Region von Swellendam bis Mossel

Bay kann im Herbst und Frühjahr noch eine Zunahme der Niederschlagsmenge und eine längere Trockenperiode im Sommer registriert werden.



Abb. 2: Typische Beispiele für die Landschaft und die Vegetation des Coastal (links; CSIR Versuchsstation Pella, 33°31'S, 18°32'O, 62 km nördlich von Kapstadt und 15 km landein von der Westküste) und des Mountain Fynbos (rechts; am Kliprand in der Nähe des Van Rhynsdorp Passes, 5 km südwestlich von Nieuwoudville, Höhe 800 m, 33°30'S, 19°05'O)

Fig. 2: Typical examples of landscape and vegetation of the Coastal (left; CSIR fynbos biome intensive study site at Pella, 33°31' S, 18°32' E, 62 km north of Cape Town and 15 km inland from the west coast) and Mountain Fynbos (right; edge of an escarpment near the Van Rhynsdorp Pass, 5 km south-west of Nieuwoudville, altitude 800 m, 33°30'S, 19°05'E)

4 Vegetation des Fynbos

Die begriffsbildenden Worte "fijen bosch" sind dem Afrikaans entliehen und wurden von den ersten Siedlern benutzt, um das sklerophylle "feinblättrige" Gebüsch, das der Landschaft ihr Aussehen verleiht, zu beschreiben. Von BEWS (1916) wurde dieser Ausdruck zum ersten Mal in Verbindung mit der sklerophyllen Kapvegetation in einer wissenschaftlichen Arbeit verwandt. BEWS erkannte auch, dass es keine Dominanz einzelner Arten in dieser Region gibt. Dies und die Tatsache, dass die Familie der Restionaceae, die hier den ökologischen Stellenwert der Poaceae einnehmen, ein im Fynbos strukturgebendes Element darstellt, wurde zur Definition der Vegetation herangezogen (TAYLOR 1978).

Charakteristisch für die Physiognomie ist demnach vor allen Dingen die restioide Wuchsform, die durch die schon erwähnten Restionaceae, buschige, nahezu blattlose Hemikryptophyten mit krautigen, aber harten drehrunden Halmen, vertreten wird (Abb. 3 links). Einige Cyperaceae können ebenfalls unter dieser Wuchsform eingereicht werden.

Ein weiteres, das Aussehen der Fynbos-Gesellschaften prägendes Element ist das ericoide (Abb. 3 Mitte). Darunter versteht man niedrige Büsche oder Zwergsträucher mit länglichen, schmalen Blättern vom Typ des Ericaceen-Rollblattes. Repräsentanten der unterschiedlichsten Pflanzenfamilien wie Ericaceae, Rutaceae, Rosaceae und Rhamnaceae, um nur einige zu nennen, zählen hierzu.

Typisch, aber nicht notwendigerweise überall vorhanden ist das proteoide Element (Abb. 3 rechts). Dazu gehören hartlaubige kleinere Bäume und Büsche sowohl aufrecht als auch niederliegend und manchmal mit unterirdischen Stämmen. Die mittelgroßen bis großen Blätter sind isobilateral und besitzen die unterschiedlichsten Blattformen. Die Vertreter dieser Pflanzengruppe stammen größtenteils aus der Familie der Proteaceae.



Abb. 3: Beispiele für die wesentlichen Vegetationselemente des Fynbos, restioid (links, *Thamnochortus punctatus*), ericoid (Mitte, *Erica mammosa*) und proteoid (rechts, *Protea laurifolia*)

Fig. 3: Examples of the major elements of the Fynbos vegetation, restioid (left, *Thamnochortus punctatus*), ericoid (mid, *Erica mammosa*) and proteoid (right, *Protea laurifolia*)

Außer den erwähnten drei wichtigsten Wuchsformen gibt es natürlich noch weitere (pinoid, penaeoid u.s.w.), die sich nach morphologischen Zuordnungsmerkmalen einteilen lassen (TAYLOR 1978, CAMPBELL 1986). Eine auf den Grundlagen von TAYLOR (1978) basierende, aber allgemeinere Definition der Fynbos Vegetation stammt von MOLL & JARMAN (1984):

"Evergreen, sclerophyllous shrublands, on oligotrophic soils, comprising essentially Cape Floristic Kingdom elements, consisting predominantly of either functionally isobilateral picophyllous and/or microphyllous to mesophyllous shrubs and usually associated with evergreen aphyllous and/or narrow-leaved sclerophyllous hemicryptophytes."

5 Ökophysiologie der Fynbos Vegetation

5.1 Photosynthese

Die hier vorgestellten Untersuchungen zum Kohlenstoff- und Mineralstoffhaushalt einer großen Anzahl von Pflanzen verschiedener Wuchsgruppen aus Mountain und Coastal

Fynbos wurden während der sommerlichen Trockenzeit (Januar und Februar) durchgeführt. Sie ergänzen damit Arbeiten, die gegen Ende einer ausgedehnten Winterregenperiode im Mountain Fynbos erfolgt waren (VON WILLERT et al. 1989) und sind mit diesen zusammen die ersten übergreifenden Darstellungen der Ökophysiologie der Fynbos Vegetation.

Die maximalen CO₂-Austauschraten (Abb. 4) zeigen generell eine sehr hohe Variabilität (1.0-15.2 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Dabei überschneiden sich die Ergebnisse sowohl innerhalb der Fynbos-Vegetationselemente selbst als auch zwischen den einzelnen Elementen. Unterschiede im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen aus Mountain und Coastal Fynbos konnten nicht gefunden werden. Die gemessenen Maximalraten der Fynbos-Arten sind insgesamt niedrig und entsprechen den für Pflanzen des Chaparral, der Matorral und der Macchie angegebenen (MOONEY 1981, OECHEL et al. 1981).

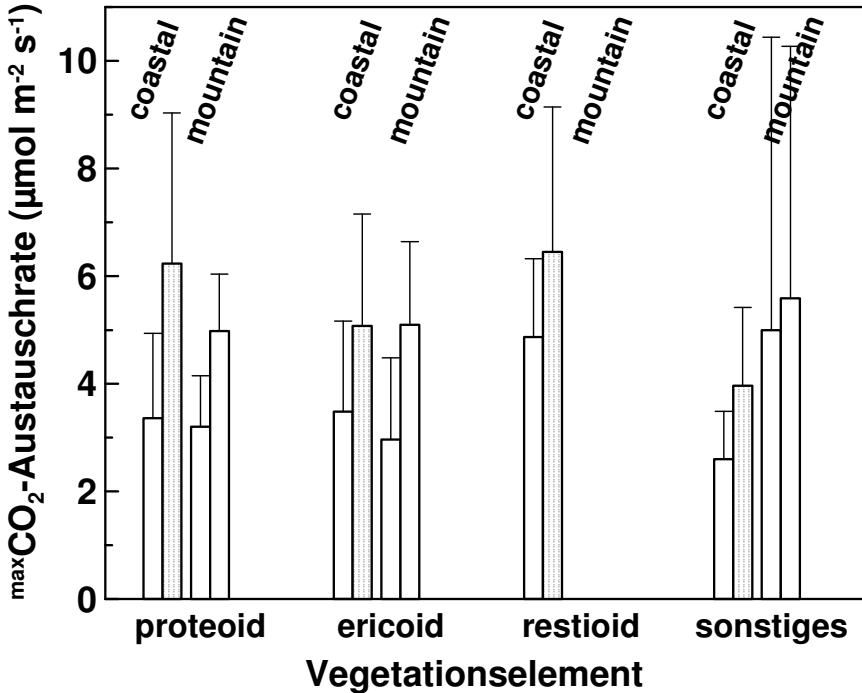


Abb. 4: Variabilität (links: Minima; rechts: Maxima) der maximalen Photosyntheseraten von Pflanzen der unterschiedlichen Elemente des Coastal und des Mountain Fynbos

Fig. 4: Variability of the maximum photosynthetic CO₂ uptake rates of plants (left col. minima, right col. maxima) of the different vegetation elements of Coastal and Mountain Fynbos

Bei zunehmender Bodentrockenheit aber auch bei hohem Wasserdampf-sättigungsdefizit zwischen Blatt und Luft kommt es in der Regel im Tagesverlauf zu einer mehr oder minder stark ausgeprägten mittäglichen Depression bzw. kontinuierlichen Verminderung

des Gasaustausches (Abb. 5). Im Extremfall wird dieser auf die frühen Morgenstunden reduziert. Die Kohlenstoffdioxidkonzentration im substomatären Raum ist dann über den Tag entweder konstant oder steigt während der mittäglichen Depression leicht an, was eine rein stomatäre Behinderung der Photosynthese ausschließt (TENHUNEN et al. 1984). Wie sich mit Hilfe der Chlorophyllfluoreszenzanalyse zeigen ließ, ist bei diesen Pflanzen die photochemische Effizienz anhaltend heruntergeregelt (HERPPICH et al. 1994). Das Zusammenwirken von verringerter Bodenwasserverfügbarkeit, atmosphärischem Trockenstress und hoher Energieeinstrahlung führt bei Pflanzen arider Gebiete oft zu einer ausgeprägten Photoinhibition (HERPPICH et al. 1997, HERPPICH 2000).

Die Analyse einer Vielzahl von Lichtsättigungskurven der Photosynthese verdeutlicht die Temperaturabhängigkeit der maximalen Photosynthesekapazität sowie deren Beeinflussbarkeit durch eine eingeschränkte Wasserverfügbarkeit (EHLERINGER & COMSTOCK 1987, TENHUNEN et al. 1987). Das von VON WILLERT et al. (1989) gefundene ausgeprägte Adaptationsvermögen der Pflanzen an die herrschenden hohen Strahlungsintensitäten konnte bestätigt werden. Sättigung der Photosynthese bei niedrigen Lichtintensitäten ($\ll 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD), wie sie allgemein für Pflanzen mediterraner Gebiete beobachtet wird (MOONEY 1981, TENHUNEN et al. 1987), und auch auf die Fynbosvegetation übertragen wurde (MOONEY et al. 1983), trat nur bei hohen Blatttemperaturen ($>33^\circ\text{C}$), problematischer Wasserversorgung oder beginnender Seneszenz der Blätter auf.

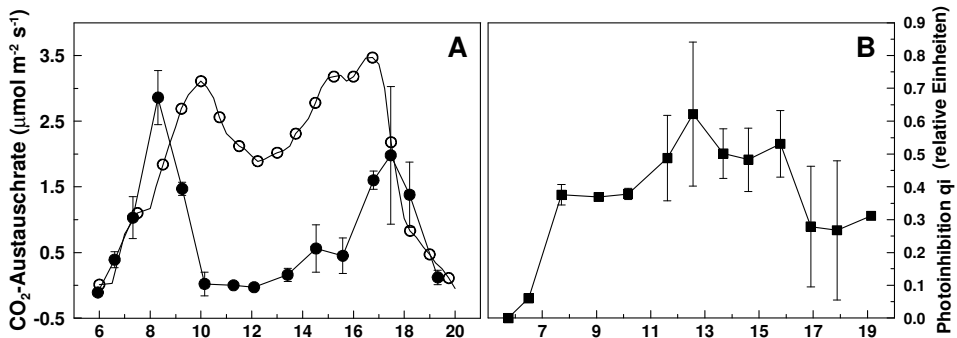


Abb. 5: Tageszeitliche Änderung der Photosyntheseaktivität (A) von Blättern von *Protea acaulos* bei sehr hohen (geschlossene Kreise) bzw. bei moderaten Blatttemperaturen (offene Kreise) bzw. (B) das relative Ausmaß der Photoinhibition der Blätter bei hohen Blatttemperaturen.

Fig. 5: Diurnal changes in photosynthetic activity of leaves of *Protea acaulos* as measured at very high (closed circles) or moderate (open circles) leaf temperatures. (B) Relative degree of photoinhibition occurring in those leaves exposed to very high temperatures.

Unabhängig vom Fynbostyp oder der Vegetationsgruppe variieren die Transpirationsraten ($0.34\text{-}4.68 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf ($12\text{-}187 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) stark. Wie erwartet sind sie während der sommerlichen Trockenzeit generell niedriger als die im Mountain Fynbos am Ende der Regenzeit bei guter Wasserversorgung registrierten (VON WILLERT et al. 1989). Eine lineare Abhängigkeit von Photosynthese und Transpiration bzw. Blattleitfähigkeit war nicht immer gegeben

(COWAN & FARQUHAR 1977). Für *Protea repens* wurde z. B. bei angespannter Wasserversorgung nachgewiesen, dass die Stomata weiter geöffnet waren als es für die gemessene Photosyntheserate notwendig gewesen wäre (VON WILLERT et al. 1989).

Sowohl Photosynthese, Blattleitfähigkeit für Wasserdampf als auch Wasserpotential der Pflanzen verifizieren die Annahme, dass die Vegetation in den untersuchten Gebieten denen des Chaparral sehr ähnlich ist (MILLER et al. 1983, MOONEY 1981, POOL et al. 1981). Die höchsten Wassernutzungskoeffizienten, wie auch die im Mittel höchsten Photosyntheseraten wurden in der Familie der Proteaceen festgestellt.

Die ermittelten Blattleitfähigkeiten und Photosynthesedaten von künstlich bewässerten Pflanzen aus dem Coastal Fynbos entsprechen etwa den von VON WILLERT et al. (1989) angegebenen. Wegen der im Verhältnis sehr starken Transpiration der künstlich bewässerten Pflanzen sind die über die diurnale Messperiode integrierten Wassernutzungskoeffizienten oft niedriger als die der an den anderen Messplätzen untersuchten Pflanzen (0.88-5.0 mmol CO₂/mol H₂O). Während des Forschungsaufenthaltes auftretende Regenfälle zeigten, dass kurze, ergiebige Regenfälle im Sommer rasch eine positive Reaktion der Pflanzen hervorrufen und wesentlich effektiver genutzt werden als eine langjährige Bewässerung (MILLER 1981).

5.2 Stickstoffeffizienz

Für alle untersuchten Pflanzen wurde ein sehr geringer Stickstoffgehalt gekoppelt mit einem hohen Gesamtkohlenstoffgehalt in den Blättern (Abb. 6), was allgemein für Vertreter dem Fynbos ähnlicher Vegetationen gilt, nachgewiesen (HERPPICH et al. 2002). Dabei kommt dem Stickstoffgehalt in den einzelnen mediterranen Ökosystemen mit ihrer unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeit ein wechselnder Einfluss auf das Pflanzenwachstum zu.

Eine Antwort auf die starke Nährstoffarmut des Messgebietes im Mountain Fynbos und möglicherweise auf ein im jahreszeitlichen Verlauf wechselndes Nährstoffangebot, z. B. Stickstoffzunahme im Boden durch starke Regenfälle in den Wintermonaten (GROVES 1983), stellt die saisonale Schwankung im Blattstickstoffgehalt dar. Leider fehlen Vergleichsmöglichkeiten mit anderen mediterranen Ökosystemen, um eine funktionelle Konvergenz abzuleiten.

Mögliche Erklärungen für die niedrigen Blattstickstoffgehalte der Proteaceen sind ihr langsames Pflanzenwachstum (MITCHELL & COLEY 1987) verknüpft mit einer langen Lebenserwartung der sklerophyllen immergrünen Proteaceenblätter (MOONEY et al. 1983, READ & MITCHELL 1983) und die Aufnahme und Umsetzung von anorganischem Stickstoff wie es bei *Protea repens* nachgewiesen wurde (STOCK & LEWIS 1986). Die Konservierung der Nährstoffe in der Pflanze (CHAPIN 1980) sind ebenfalls zu nennen. Letzteres beinhaltet auch den Abtransport von z. B. Stickstoff vor dem Abwurf der alternden Organe und damit das Herstellen eines nahezu geschlossenen Kreislaufes. Dieses Verhalten konnte z. B. für die Proteaceae *Leucospermum parile* (WITKOWSKI et al. 1990) und die Restionaceae *Thamnochortus punctatus* (STOCK et al. 1987) nachgewiesen werden. Die bei den Vertretern der Proteaceae ähnlich wie bei denen der

Restionaceae (READ & MITCHELL 1983) knapp unter der Oberfläche im kompostierten Laub zusätzlich ausgebildeten dicht gepackten kleinen Wurzeln scheinen nicht zur vermehrten Stickstoffaufnahme beizutragen.

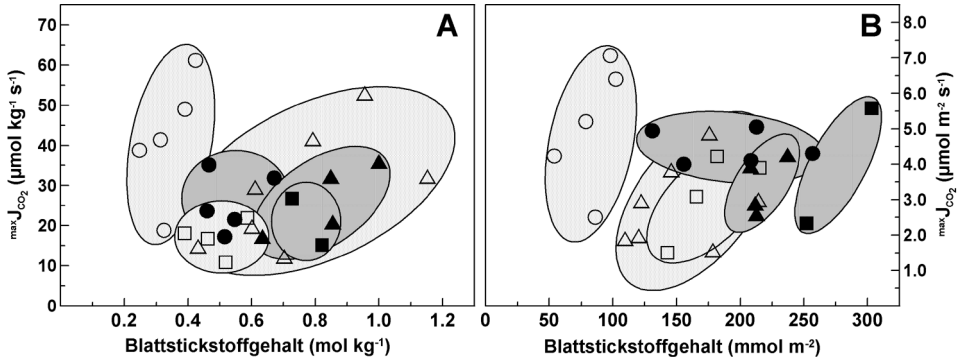


Abb. 6: Maximale Photosyntheseleistung als Funktion des Blattstickstoffgehaltes, (A) bei Bezug der Größen auf die Trockenmasse; (B) bei Bezug der Größen auf die Blattfläche, für vollentwickelte, ein Jahr alte Blätter bzw. nicht blühende Zweigspitzen von Vertretern der proteoiden (Kreise), der ericoiden Wuchsform (Rechtecke) sowie anderer immergrüner sklerophyller Pflanzen (Dreiecke) des Coastal Fynbos (offene Symbole) und des Mountain Fynbos (gefüllte Symbole).

Fig. 6: Relationship between maximum photosynthetic activity and leaf nitrogen content of fully developed leaves or non flowering twigs of plant from the proteoid (circles), the ericoid element (squares) and other sclerophyllous plants (triangles) of the Coastal Fynbos (open symbols) and des Mountain Fynbos (closed symbols). Both parameters were related to either leaf mass (A) or leaf area (B)

Die gruppenspezifischen Unterschiede in der Fähigkeit zur Nutzung des Stickstoffangebotes werden über die Linearität der Photosyntheseleistung zum Blattstickstoffgehalt bei Bezug auf das Trockengewichte offensichtlich (Abb. 6). Die hohe Effizienz der untersuchten Proteaceen nach Brand im Coastal Fynbos hängt zum Teil mit dem noch geringen Alter des untersuchten Bestandes und der ausgewählten Pflanzen zusammen. In den ersten Jahren nach einem, für den Fynbos typischen Brand, wird der Hauptanteil der Vegetation von "Resproutern", darunter viele Angehörige des ericoiden Elementes und kleinblättrige, sklerophylle Pflanzen (HOFFMAN et al. 1987, MUSIL & DE WITT 1990) bestritten. Die Dichte in den späteren Jahren bestimmen dann die aus Samen wachsenden Proteaceen, hier sind vor allen Dingen *Leucospermum parile* und *Protea repens* (HOFFMAN et al. 1987) zu nennen. Gerade diese beiden, für die auch die höchste Photosyntheseleistung ermittelt wurde, weisen auch ein gut ausgeprägtes Sommerwachstum auf (WITKOWSKI et al. 1990).

6 Literatur

- ACOCKS, J. P. H. (1953): Veld Types of South Africa. – Mem. Bot. Surv. S. Afr. **28**: 1-192.
- BEWS, J. W. (1916): An Account of the Chief Types of Vegetation in South Africa, with Notes on the Plant Succession. – J. Ecol. **4**: 129-159.
- BOUCHER, C. & E. J. MOLL (1981): South African Mediterranean-Type Shrublands. – In: DI CASTRI, F., D. W. GOODALL, R. L. SPECHT (eds.): Mediterranean-Type Shrublands. Ecosystems of the World. – Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam: 233–248.
- CAMPBELL, B. M. (1986): Mountain Plant Communities of the Fynbos Biome. – Vegetatio **66**: 3-16.
- CHAPIN, F. S. III (1980): The mineral nutrition of wild plants. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **11**: 233-260.
- COWAN, I. R. & G. D. FARQUHAR (1977): Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment In: JENNINGS, D. H. (ed.): Integration of Activity in the Higher Plants. – Soc. Exp. Biol. Symp. **31**: 471–505.
- DAY, J. A. (1983): Mineral nutrients in mediterranean ecosystems. – S. Afr. Nat. Sci. Prog. CSIR, Pretoria, Report No. **71**: 1-176.
- EHLERINGER, J. R. & J. COMSTOCK (1987): Leaf Absorbance and Leaf Angle: Mechanisms for Stress Avoidance. – In: TENHUNEN, J. D., F. M. CATARINO, O. L. LANGE & W. C. OECHEL (eds.): Plant Response to Stress - Function Analysis in Mediterranean Ecosystems. Ecological Sciences Vol. 15, NATO ASI Series. – Springer Verlag, Berlin: 55-77.
- GROVES, R. H. (1983): Nutrient cycling in Australian heath and South African Fynbos. – In: KRUGER F. J., D. T. MITCHELL & J. U. M. JARVIS (eds.): Mediterranean-type ecosystems: The role of nutrients. – Springer Verlag, Berlin: 179-191.
- HERPPICH, M., W. B. HERPPICH & D. J. VON WILLERT (1994): Influence of drought, rain and artificial irrigation on photosynthesis, gas exchange and water relations of the fynbos plant *Protea acaulis* (L.) Reich at the end of the dry season. – Bot. Acta **107**: 369-472.
- HERPPICH, M., W. B. HERPPICH & D. J. VON WILLERT (2002): Leaf nitrogen content and photosynthetic activity in relation to soil nutrient availability in coastal and mountain fynbos plants (South Africa). – Basic Appl. Ecol. **3**: 329-337.
- HERPPICH, W. B. (2000): Interactive effects of light and drought stress on photosynthetic activity and photoinhibition under (sub-) tropical conditions. – Acta Hort. **531**: 135-142.
- HERPPICH, W. B., B. M.-T. FLACH, D. J. VON WILLERT & M. HERPPICH (1997): Field investigations in *Welwitschia mirabilis* during a severe drought. II. Influence of leaf age, leaf temperature and irradiance on photosynthesis and photoinhibition. – Flora **192**: 165-174.
- HOFFMAN, M. T., E. J. MOLL & C. BOUCHER (1987): Post-fire succession in Pella, a South African lowland fynbos site. – S. Afr. J. Botany **53**: 370-374.
- JARMAN, M. L. & P. MUSTART (1988): Introduction. – In: A Description of the Fynbos Biome Project Intensive Study Site at Pella. – CSIR, Pretoria, Ecosystem Programms Report No 33: 1-10.
- KRUGER F. J. (1979): South African Heathlands. – In: SPECHT, R. L. (ed.): Ecosystems of the World 9 A. – Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam: 19-79.
- LAMBRECHTS, J. J. N. (1979): Geology, Geomorphology and Soils. In: DAY, J., W. R. SIEGFRIED, G. N. LOUW, & M. L. JARMAN (eds.): South African National Science Progress Report **40**: 16-26.
- MILLER, P. C. (1981): Similarities and Limitations of Resource Utilization in Mediterranean Type Ecosystems. – In: MILLER, P. C. (ed.): Resource Use by Chaparral and Matorral. – Springer Verlag, Berlin: 369-407.
- MILLER, P. C., J. M. MILLER & P. M. MILLER (1983): Seasonal Progression of Plant Water Relations in Fynbos in the Western Cape Province, South Africa. – Oecologia **56**: 392-396.
- MITCHELL, D. T. & P. G. F. COLEY (1987): Litter production and decomposition from shrubs of *Protea repens* growing in sand plain lowland and mountain fynbos, south-western Cape. – S. Afr. J. Bot. **53**: 25-31.

- MOLL, E. J. (1987): Review of some new concepts in "fynbos" ecology. In: PARKINGTON, J., & M. HALL (eds.): Papers in the Prehistory of the Western Cape, South Africa., - BAR International Series, Oxford: 120-131.
- MOLL, E. J. & L. BOSSI (1984): Assessment of the extent of the natural vegetation of the fynbos biome of South Africa. - S. Afr. J. Sci. **80**: 355-358.
- MOLL, E. J. & L. JARMAN (1984) Classification of the Term Fynbos. - S. Afr. J. Sci. **80**: 351-352.
- MOLL, E. J., B. M. CAMPBELL, R. M. COWLING, L. BOSSI, M. L. JARMAN & C. BOUCHER (1984): A Description of the Major Vegetation Categories in and adjacent to the Fynbos Biome. - S. Afr. Nat. Sci. Prog. CSIR, Pretoria, Report No. **83**: 1-29.
- MOONEY, H. A. (1981): Primary Production in Mediterranean-Climate Regions. - In: DI CASTRI, F., D. W. GOODALL & R. L. SPECHT (eds.): Mediterranean-Type Shrublands. - Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam: 249-255.
- MOONEY, H. A., C. FIELD, S. L. GULMON, P. RUNDEL & F. J. KRUGER (1983): Photosynthetic Characteristic of South African Sclerophylls. - Oecologia **58**: 398-401.
- MUSIL, C. F. & D. M. DE WITT (1990): Post-fire regeneration in a sand plain lowland fynbos community. - S. Afr. J. Bot. **56**: 167-184.
- OECHEL, W. C., W. LAWRENCE, J. MUSTAFA & J. MARTINEZ (1981): Energy and Carbon Acquisition. - In: MILLER P. C. (ed.): Resource Use by Chaparral and Matorral. - Springer Verlag, Berlin: 151-183.
- POOL, D. K., S. W. ROBERTS & P. C. MILLER (1981): Water Utilization. - In: MILLER P. C. (ed.): Resource Use by Chaparral and Matorral. - Springer Verlag, Berlin: 123-149.
- READ D. J. & D. T. MITCHELL (1983): Decomposition and mineralisation processes in mediterranean-type ecosystems and in heathlands of similar structure. - In: KRUGER, F. J., D. T. MITCHELL & J. U. M. JARVIS (eds.): Mediterranean-type ecosystems: The role of nutrients. - Springer Verlag, Berlin: 103-109.
- SPECHT, R. L. & R. J. MOLL (1983): Mediterranean-Type Heathlands and Shrublands of the World. An Overview. - In: KRUGER, F. J., D. T. MITCHELL & J. U. M. JARVIS (eds.): Mediterranean-Type Ecosystems: The Role of Nutrients. (1983). - Springer, Berlin: 41-65.
- STOCK, W. D. & O. A. M LEWIS (1986): Soil nitrogen and the role of fire as a mineralizing agent in a South African coastal fynbos ecosystem. - J. Ecol. **74**: 317-328.
- STOCK, W. D., J. E. M. SOMMERVILLE & O. A. M. LEWIS (1987): Seasonal allocation of dry mass and nitrogen in a fynbos endemic Restionaceae species, *Thamnochortus punctatus* Pill. - Oecologia **72**: 315-320.
- TAYLOR, H. C. (1978): Phytogeographie and Ecology of Capensis. - In: WERGER, M. J. A. (ed.): The Biogeography and Ecology of Southern Africa. - W. Junk, The Hague: 171-229.
- TENHUNEN, J. D., W. BEYSLAG, O. L. LANGE & P. C. HARLEY (1987): Changes during Summer Drought in Leaf CO₂ Uptake Rates of Macchia Shrubs Growing in Portugal: Limitations Due to Photosynthetic Capacity, Carboxylation Efficiency, and Stomatal Conductance. - In: TENHUNEN, J. D., F. M. CATARINO, O. L. LANGE & W. C. OECHEL (eds.): Plant Response to Stress - Function Analysis in Mediterranean Ecosystems. Ecological Sciences Vol. 15, NATO ASI Series. - Springer Verlag, Berlin: 305-329.
- TENHUNEN, J. D., O. L. LANGE, J. GEBEL, W. BEYSLAG, A. J. WEBER (1984): Changes in Photosynthetic Capacity, Carboxylation Efficiency, and CO₂ Compensation Point Associated with Midday Stomatal Closure and Midday Depression of Net CO₂ Exchange of Leaves of *Quercus suber*. - Planta **162**: 193-169.
- VON WILLERT, D. J., M. HERPPICH & J. M. MILLER (1989): Photosynthetic Characteristics and Leaf Water Relations of Mountain Fynbos Vegetation in the Cedarberg Area (South Africa). - S. Afr. Tydskr. Plantk. **55**: 288-298.
- WITKOWSKI, E. T. F., D. T. MITCHELL & W. D. STOCK (1990): Responses of a Cape fynbos ecosystem to nutrient additions: shoot growth and nutrient contents of a proteoid (*Leucospermum parile*) and an ericoid (*Phyllica cephalantha*) evergreen shrub. - Acta Ecol. **11**: 311-326.

http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cape_floristic/Pages/default.aspx: Letzter Zugriff
17.04.2008

Anschriften der Verfasser:

Margaretha Herppich,
Dr. Werner B. Herppich &
Prof. a. D. Dr. Dieter J. von Willert
alle ehemals
Institut für Ökologie der Pflanzen
Westfälische Wilhelms-Universität
Hindenburgplatz 55
48143 Münster
Germany

Margaretha Herppich
Obstzüchterstr. 43
14542 Werder (Havel)
Germany

Dr. Werner B. Herppich
Leibniz-Institut für Agrartechnik Potsdam-Bornim e. V.
Abteilung Technik im Gartenbau
Max-Eyth-Allee 100
14469 Potsdam
Germany
e-mail: wherppich@atb-potsdam.de

Prof. a. D. Dr. Dieter J. von Willert
Kalkgat Phyto-Consulting
P.O. Box 235
Vanrhynsdorp 8170
South Africa
e-mail: willert@uni-muenster.de

Die Vegetation ombrotropher Moore Südpatagoniens

Till Kleinebecker, Andreas Vogel
& Norbert Hölzel, Münster

Abstract. This paper gives an overview of South-Patagonian ombrotrophic peatland vegetation and summarizes floristic and ecological features of the major vegetation types. The most important coenocline in South Patagonian ombrotrophic bog vegetation is reflected by a gradient of continentality ranging from pacific blanket bogs dominated by cushion-building vascular plants via an ecotonal mixed type to *Sphagnum*-dominated continental raised bogs. Climatic constraints as well as biogeochemical peat characteristics significantly change along this gradient. At a local scale, South Patagonian bog vegetation shows a distinct variation along edaphic moisture gradients which is very similar to north-hemispherical ombrotrophic bog types.

1 Einleitung

Moore sind aufgrund ihrer Funktion im globalen Kohlenstoff-Kreislauf ein wichtiger Gegenstand ökologischer Forschung geworden (z. B. TURUNEN & TOLONEN 1996). Die Vegetation und die ökologischen Zusammenhänge nordhemisphärischer Moore sind vergleichsweise gut untersucht und umfassend zusammengefasst und diskutiert worden (z. B. WHEELER & PROCTOR 2000, ØKLAND et al. 2001, HÁJEK et al. 2006). Im Gegensatz dazu ist das Wissen über die Moore der Südhemisphäre, insbesondere derjenigen in Südpatagonien, gering. Die südpatagonische Moorregion umfasst einen bedeutenden Anteil der noch weitgehend ungestörten Moore der temperaten Zone weltweit. Während auf der Nordhemisphäre viele Moorökosysteme durch Entwässerung (SUCCOW & JOOSTEN 2001) und hohe Nährstoffeinträge (z. B. BOBBINK et al. 1998) stark beeinflusst sind, bietet Südpatagonien ideale Voraussetzungen, ökologische Zusammenhänge in Mooren ohne anthropogene Überprägungen zu studieren. Durch die ganzjährig starken Westwinde, die geringe Bevölkerungsdichte und das Fehlen intensiver Landwirtschaft sind die atmosphärischen Stickstoffeinträge äußerst gering (GODOY et al. 2001, PERAKIS & HEDIN 2001). Auch Veränderungen durch Torfabbau und Entwässerung haben noch nicht in deutlichem Maße stattgefunden (CASPER 2002). Eine bessere Kenntnis über die Ökologie ungestörter Moorökosysteme kann wichtige Informationen für den Moorschutz und die Wiederherstellung von Mooren bereitstellen (z. B. WASSEN et al. 2005). Wissen über die wesentlichen floristischen und ökologischen Gradienten ist die Voraussetzung für detaillierte Forschung in diesem bisher wenig untersuchten Raum. In dem vorliegenden Text werden die floristischen Gradienten der Vegetation ombrotropher Moore Südpatagoniens vorgestellt und die wichtigsten zugrunde liegenden Umweltfaktoren beschrieben.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsraum

Die Südanden bilden eine der stärksten Klimascheiden weltweit. Orographische Einflüsse auf das Klima treten so klar wie in keiner anderen Region der Erde zu Tage (MILLER 1976). Dieser starke klimatische Gradient spiegelt sich am deutlichsten in der Niederschlagsverteilung wider. Im zentralen Bereich der Anden werden Niederschläge von bis zu $10.000 \text{ mm} \times \text{a}^{-1}$ gemessen, wohingegen der Jahresniederschlag östlich der Anden auf unter 500 mm fällt (Abb. 1, SCHNEIDER et al. 2003). Obwohl sich die Jahresmitteltemperaturen entlang dieses Gradienten kaum verändern (ca. $6 \text{ }^\circ\text{C}$), steigt die Jahresamplitude nach Osten an (PISANO 1977). Der Unterschied in den Temperaturverhältnissen zeigt sich in regelmäßigen winterlichen Frostereignissen und höheren Sommertemperaturen östlich der Anden, während im Westen längere Frostperioden fehlen und die Sommer deutlich kühler ausfallen (TUHKANEN 1992).

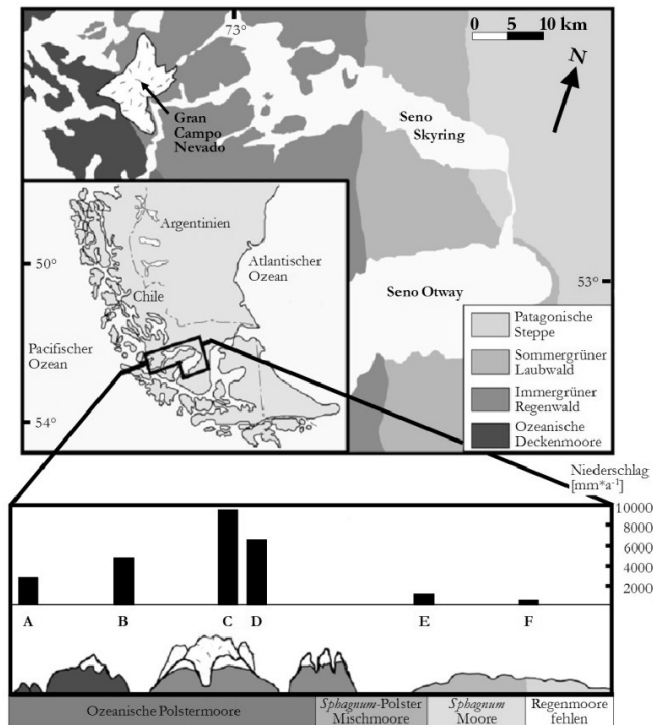


Abb. 1: Anordnung der zonalen Vegetation, mittlere Jahresniederschläge und Haupttypen ombrotropher Moore Südpatagoniens (verändert nach SCHNIRCH 2001). Die Niederschlags-summen wurden PISANO (1977) und SCHNEIDER et al. (2003) entnommen; A = Islas Evangelistas, B = Bahía Felix, C = Gran Campo (Pass), D = Gran Campo (Hütte), E = Estancia Skyring, F = Punta Arenas.

Fig. 1: Distribution of zonal vegetation types, annual precipitation, and major ombrotrophic peatland types (SCHNIRCH 2001, modified). Precipitation data extracted from PISANO (1977) and SCHNEIDER et al. (2003); A = Islas Evangelistas, B = Bahía Felix, C = Gran Campo (pass), D = Gran Campo (hut), E = Estancia Skyring, E = Punta Arenas.

Der steile Klimagradient wird deutlich von der zonalen Vegetation nachgezeichnet (BOELCKE et al. 1985). Von West nach Ost ist eine klare Zonierung von pazifischen Deckenmooren über kühlgemäßigten immergrünen Regenwald und sommergrünen Laubwald zu semiarider Steppenvegetation ausgebildet (Abb. 1). Entlang dieses longitudinalen Gradienten verändert sich ebenfalls die floristische Zusammensetzung der ombrotrophen Moore (BLANCO & DE LA BALZE 2004). Mit zunehmender Entfernung zum Pazifischen Ozean werden ozeanische Deckenmoore, an deren Aufbau vor allem polsterbildende Gefäßpflanzen beteiligt sind, zunehmend von *Sphagnum*-dominierten Hochmooren ersetzt (KLEINEBECKER et al. 2007). Im östlichen Patagonien finden sich aufgrund der geringen Niederschläge keine Regenmoore (Abb. 1).

Der westliche Teil Südpatagoniens gehört in die geologische Einheit der Andenkordillere, die von West nach Ost in drei Teile untergliedert werden kann: Küsten-, Zentral- und Randkordillere (PISANO 1977). Die Küstenkordillere wird hauptsächlich aus Andesiten, Dioriten und Graniten, also sauren Intrusivgesteinen, aufgebaut. Die Zentralkordillere besteht in erster Linie aus stark metamorphen Gesteinen, in die granitische und granodioritische Intrusivkörper eingeschaltet sind. Die Randkordillere grenzt weiter östlich an das magellanische Sedimentbecken (PALMER & DALZIEL 1973) und ist durch Sedimentgesteine (Sandsteine, Tonsteine, Konglomerate) gekennzeichnet. Allgemein lassen sich die Gesteine des betrachteten Raums als sauer und basenarm charakterisieren.

2.2 Probenahme, Laboranalysen und Datenauswertung

An dieser Stelle sollen nur einige, für das Verständnis der Abbildungen und Tabellen wichtige Informationen gegeben werden. Methodische Einzelheiten können bei KLEINEBECKER et al. (2007 & 2008) nachgelesen werden.

Die Aufnahme der Vegetation erfolgte auf 1 m² großen Flächen in floristisch und strukturell einheitlichen Beständen. Die Nomenklatur richtet sich nach folgenden Quellen: Gefäßpflanzen (MOORE 1983), Laubmoose (HE 1998), Lebermoose (ENGEL 1978, FULFORD 1963, 1966, 1976, HÄSSEL DE MENÉNDEZ & SOLARI 1985), Flechten (FEUERER 2006). Für 82 der insgesamt 381 Aufnahmeflächen wurden Torfproben aus 5-10 cm Tiefe entnommen und im Labor analysiert: pH-Wert (CaCl₂) Gesamtgehalt C und N, Aschegehalt, pflanzenverfügbares P (CAL löslich), K, Na, Ca, Mg, Mn (NH₄Cl löslich). Im Gelände wurden der Zersetzungsgrad (VON POST-Skala) und der aktuelle Wasserstand als Umweltvariable erhoben. Zur Klassifikation von Vegetationstypen wurde eine Clusteranalyse durchgeführt und diagnostische Arten mittels phi-Koeffizient identifiziert. Hierfür wurde JUICE 6.3 verwendet (TICHY 2002). Die wichtigsten Gradienten wurden durch Detrended Correspondence Analysis (DCA) mit PCORD 5.0 ermittelt. Mittelwertvergleiche von Messdaten wurden bei Normalverteilung und Varianzhomogenität mit dem Tukey Honest-Significance Test durchgeführt. Waren diese Testvoraussetzungen nicht gegeben, wurde ein paarweiser Vergleich mittels Mann-Whitney U-Test vorgenommen und das Signifikanzniveau anschließend Bonferroni-korrigiert. Die Berechnungen wurden mit SPSS 11.0 durchgeführt.

3 Floristische und standörtliche Großgliederung

Die ombrotrophen Moore Südpatagoniens lassen sich in drei Vegetationstypen gliedern, die sich sowohl floristisch als auch standörtlich stark voneinander unterscheiden (KLEINEBECKER et al. 2007). ROIG et al. 1985 gliedern die behandelten Vegetationstypen wie folgt:

Myrteolo-Sphagnetea OBERD. 1960

Myrteolo-Sphagnetalia OBERD. 1960

Donation fascicularis ROIG 1985

Donatietum fascicularis ROIG 1985 (Pazifische Polstermoore)

Sphagnion magellanicum ROIG 1985

Donatio-Sphagnetum magellanicum ROIG 1985 (Polster-*Sphagnum*-Mischmoore)

Carici-Sphagnetum magellanicum ROIG 1985 (Kontinentale *Sphagnum*-Moore)

In den in dieser Arbeit behandelten Vegetationstypen finden sich die drei oben genannten Assoziationen wieder, z. T. handelt es sich aber um weitere Assoziationen oder noch nicht beschriebene Untereinheiten. Die syntaxonomische Beschreibung ist an anderer Stelle vorgesehen, da hier der Schwerpunkt auf der ökologischen Differenzierung der Moorvegetation liegt. Räumlich sind diese Vegetationstypen meridional entlang eines West-Ost-Gradienten angeordnet (Abb. 2, KLEINEBECKER et al. 2008). Unter hyperhumiden Bedingungen kommt es zur Ausbildung von terrainbedeckenden Mooren, die von polsterbildenden Gefäßpflanzen dominiert werden. Der Torf erreicht hier Mächtigkeiten, die kaum ein bis zwei Meter überschreiten (KLEINEBECKER et al. 2007). Bei 500 bis 1500 mm Jahresniederschlag herrschen östlich der Anden uhrglasförmig gewölbte Hochmoore vor, die von *Sphagnum magellanicum* dominiert werden und Torfmächtigkeiten von sechs und mehr Metern erreichen (vgl. BIESTER et al. 2003). Die polsterbildenden Gefäßpflanzen der pazifischen Moore fehlen völlig. In Moorkomplexen einer Übergangszone kommen beide Typen sowohl nebeneinander als auch eng ineinander verzahnt vor (KLEINEBECKER et al. 2007). Ältere Arbeiten sehen den starken Klimagradienten, der durch die Südanden als Barriere zu den ganzjährig herrschenden Westwinden hervorgerufen wird, als alleinige Ursache für den floristischen Gradienten in der Moorvegetation (z. B. PISANO 1983a, ROIG et al. 1985).

Neben den klimatischen Bedingungen ändern sich jedoch auch die chemischen Eigenschaften des Torfsubstrats grundlegend, was entscheidenden Einfluss auf die Artenzusammensetzung hat (Abb. 2, KLEINEBECKER et al. 2008). Die kontinentalen *Sphagnum*-Moore zeichnen sich durch niedrige pH-Werte und eine sehr geringe Basenverfügbarkeit aus (Abb. 3). Die Gesamtstickstoffgehalte sind extrem niedrig und C/N-Verhältnisse von bis zu 250 werden erreicht. Der Torf pazifischer Polstermoore ist durch leicht höhere pH-Werte und eine deutlich bessere Basenverfügbarkeit gekennzeichnet. Die N-Gehalte sind erheblich höher, was ein engeres C/N-Verhältnis bewirkt (Abb. 3). Die chemischen Eigenschaften der Mischmoore befinden sich meist auf mittlerem Niveau zwischen diesen beiden Extremen. Ursache für diesen trophischen Gradienten mit zunehmender Distanz zum Pazifischen Ozean ist vermutlich der Eintrag von basischen Kationen via sea spray (KLEINEBECKER et al. 2008).

Die höhere Verfügbarkeit an basischen Kationen bewirkt durch bessere Mineralisations- und Zersetzungsbedingungen eine bessere Streuqualität und folglich eine höhere

Stickstoffverfügbarkeit in den ozeanischen Mooren (KLEINEBECKER et al. 2008). Der Torf der kontinentalen *Sphagnum*-dominierten Hochmoore ist schwach zersetzt (VON POST-Skala: 1-3, CASPERS 2002). Der Torf der pazifischen Polstermoore ist weitgehend stark zersetzt (VON POST-Skala: 6-9) und pflanzliche Strukturen sind vielfach kaum noch erkennbar (KLEINEBECKER et al. 2007). In Mischmooren liegt der Zersetzungsgrad im mittleren Bereich.

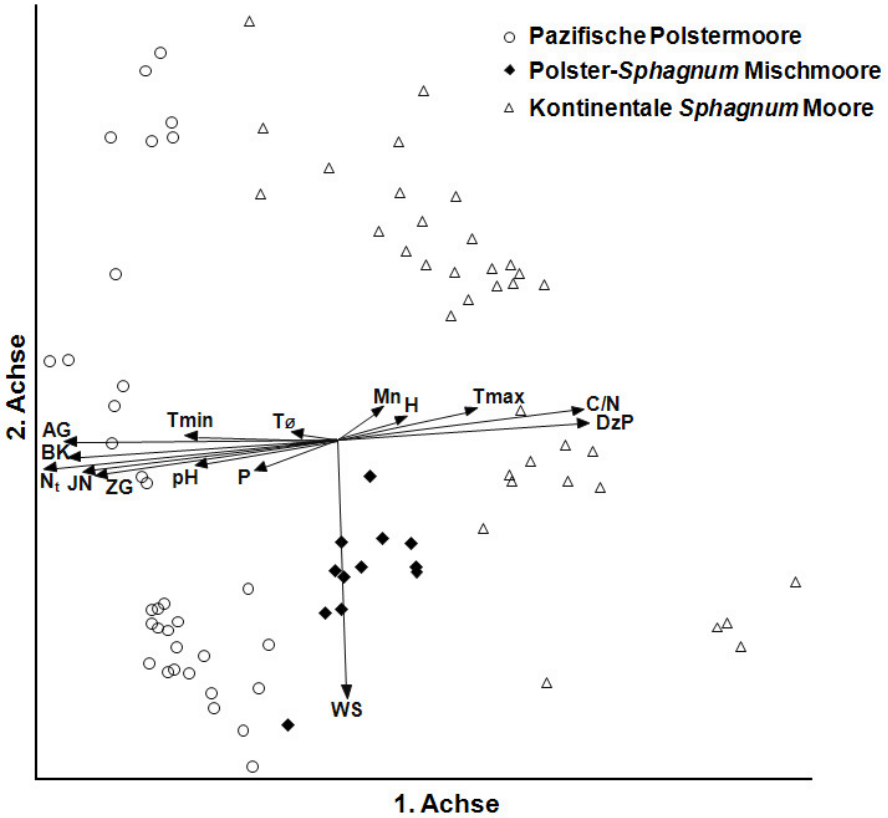


Abb. 2: DCA-Ordination von 82 Aufnahmen und ausgewählten Umweltvariablen südpatagonischer Moore (verändert nach KLEINEBECKER et al. 2008), Eigenvalue / Länge der ersten Achse: 0,56 / 4,6. P = Phosphat, ZG = Zersetzungsgrad, Mn = Mangan, N_t = Gesamtstickstoff, AG = Aschegehalt, C/N = C/N-Verhältnis, BK = Summe der Basenkationen (Ca, Mg, Na, K), JN = Jahresniederschlag, T₀ = Jahresmitteltemperatur, T_{min} = Temp. kältester Monat, T_{max} = Temp. wärmster Monat, H = Höhe über NN, WS = Wasserstand, DzP = Distanz zum Pazifischen Ozean.

Fig. 2: Biplot of DCA ordination of 82 samples and selected environmental variables of South Patagonian peatlands (KLEINEBECKER et al. 2008, modified), eigenvalue / length of first axis: 0,56 / 4,6. P = phosphate, ZG = degree of decomposition, Mn = manganese, N_t = total nitrogen, AG = ash content, C/N = C/N ratio, BK = sum of base cations (Ca, Mg, Na, K), JN = annual precipitation, T₀ = mean annual temperature, T_{max} = temperature of warmest month, T_{min} = temperature of coldest month, H = elevation above sea level, DzP = distance to the Pacific Ocean, WS = water level.

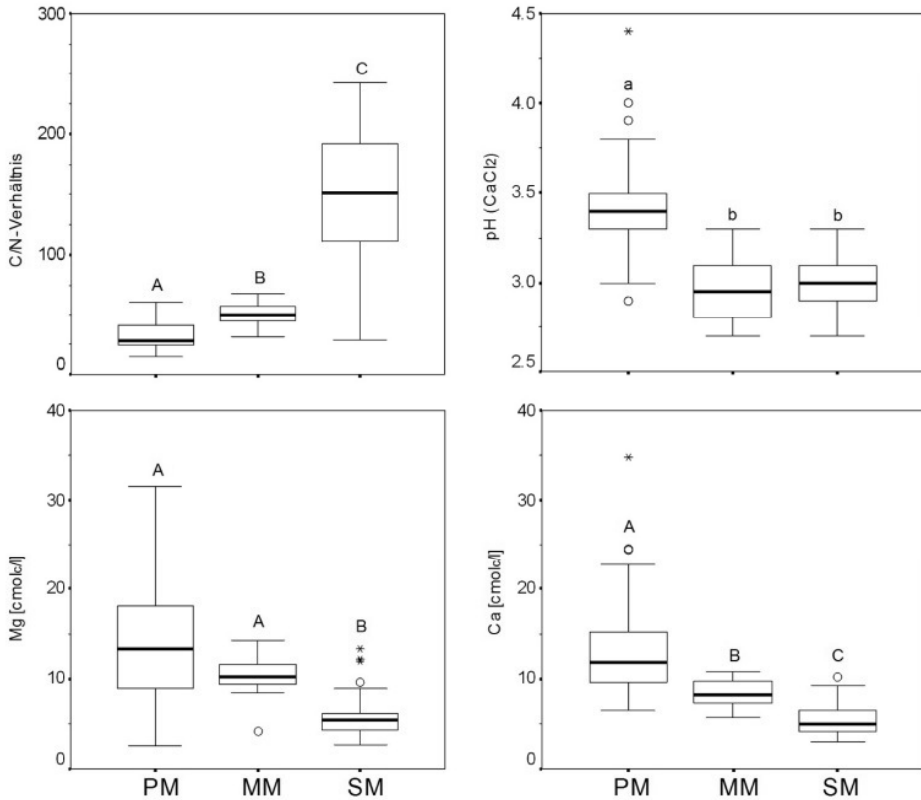


Abb. 3: Torfcharakteristika südpatagonischer Moore (aus KLEINEBECKER 2006). PM = Pazifische Polstermoore (N=34), MM = Mischmoore (N=12), SM = Kontinentale *Sphagnum*-Moore (N=31). Die Buchstaben symbolisieren signifikante Unterschiede ($p \leq 0,05$) nach parametrischem Tukey-Test (A, B, C) oder nicht-parametrischem Mann-Whitney U-Test (a, b, c; Bonferroni-korrigiert).

Fig. 3: Peat characteristics of South-Patagonian peatlands (KLEINEBECKER 2006, modified). PM = Pacific cushion bog (N=34), MM = mixed bog (N=12), SP = Continental *Sphagnum*-bog (N=31). Different letters indicate significant differences ($p \leq 0,05$) after parametric Tukey-Test (A, B, C) or non-parametric Mann-Whitney U-Test (a, b, c; Bonferroni-corrected).

4 Vegetation & Standort der drei Haupttypen ombrotropher Moore

4.1 Pazifische Polstermoore

Die Vegetation westeuropäischer Deckenmoore ist durch Zwergsträucher und Grasartige wie *Schoenus nigricans*, *Narthecium ossifragum* oder *Molinia caerulea*, die weiter östlich als Mineralbodenwasserzeiger gelten, gekennzeichnet (DIERSSEN 1982). Die ozeanischen Polstermoore Südpatagoniens (*Donatietum fascicularis*) zeigen eine ähnliche Tendenz. Einige Arten wie *Schoenus antarcticus* oder *Festuca purpurascens* sind

als Mineralbodenwasserzeiger einzustufen (KLEINEBECKER et al. 2007). In ozeanischen Deckenmooren verschimmt die Grenze zwischen ombrotrophen und minerotrophen Bereichen. Atmosphärische Einträge zeigen eine hohe regionale Variabilität und überlagern Einflüsse des geologischen Untergrundes, so dass eine chemische Charakterisierung des Moorwassers oder des Torfes keine allgemeingültige Unterscheidung zwischen Hoch- und Niedermooren zulässt (WHEELER & PROCTOR 2000). Floristisch unterscheiden sich die ozeanischen Moore Südpatagoniens von ihren nordhemisphärischen Pendanten erheblich. Ozeanische Moore der Südhemisphäre werden von polsterbildenden Gefäßpflanzen dominiert (PISANO 1983a, GIBSON & KIRKPATRICK 1985). Die Taxa moorspezifischer Polsterpflanzen wie z. B. *Donatia*, *Astelia* oder *Oreobolus* zeigen eine gondwanische Verbreitung und bleiben auf die Südhalbkugel beschränkt (DAWSON 1963). Im Vergleich zu den kontinentalen *Sphagnum*-Mooren sind die pazifischen Polstermoore deutlich artenreicher. Dies ist im wesentlichen auf eine größere Diversität an krautigen Gefäßpflanzen und Lebermoosen zurückzuführen (KLEINEBECKER et al., in prep.). Innerhalb der südpatagonischen Polstermoore zeigt sich eine klare Differenzierung der Vegetation entlang eines Feuchtegradienten (KLEINEBECKER et al. 2007). Hier spielt vor allem die standörtliche Differenzierung aufgrund wechselnder Drainagebedingungen eine Rolle (MOORE 1979, PISANO 1983a).

Fluvioglaziale Ebenen oder größere flache Bereiche in der Rundhöckerlandschaft der westchilenischen Kanal- und Inselzone werden von *Donatia fascicularis* (Stylidiaceae) oder *Astelia pumila* (Liliaceae) dominiert. Der Moorwasserspiegel ist relativ konstant in der Nähe der Oberfläche (Tab. 1, Typ VI, KLEINEBECKER et al. 2007). Extrem nasse Bereiche zeichnen sich durch kleine Schlenken aus, in denen *Sphagnum cuspidatum* und einige Lebermoose wie *Pallavicinia pisicolor* oder *Riccardia pallidivirens* mit hoher Stetigkeit annähernd submers auftreten. Im Gegensatz zu den kontinentalen *Sphagnum*-Mooren erreichen diese Mikrostrukturen selten größere Dimensionen als 30 × 30 cm. Weitere hochstete Arten sind z. B. *Carpha alpina*, *Oreobolus obtusangulus* (beide Cyperaceae), *Tapeinia magellanica* (Iridaceae) und *Gaimardia australis* (Centrolepidaceae).

Wird das Relief geneigter bzw. die Standorte weniger nass, treten neben den Polsterpflanzen einige weitere Arten mit hoher Stetigkeit auf (KLEINEBECKER et al. 2007). Dies sind z. B. *Schoenus antarcticus*, *Festuca purpurascens* oder *Philesia magellanica* (Tab. 1, Typ VII und VIII). Trotz besserer Drainage ist der Wasserspiegel aufgrund der großen Niederschlagsmengen vergleichsweise hoch, jedoch niedriger als in ebenen Lagen. Bei starker Inklination treten die Polsterpflanzen deutlich zurück und *Schoenus antarcticus* bestimmt den Aspekt (Tab. 1, Typ VIII). Einige Arten, die auch auf schwächer geneigten Flächen auftreten, zeigen eine höhere Stetigkeit und Deckung. Zwischen den Grashorsten finden sich eine Reihe von Lebermoosen wie *Lepidozia chordulifera*, *Gackstroemia magellanica* oder *Apometzgeria frontipilis* (KLEINEBECKER et al. 2007). Edaphisch trockenere Randbereiche oder Flächen in unmittelbarer Nachbarschaft zu Gehölzgruppen werden von *Empetrum rubrum* dominiert (Tab. 1, Typ IX, PISANO 1983a). Häufig tritt *Marsippospermum grandiflorum* mit größerer Deckung auf und eine Reihe von Lebermoosen besiedelt das dichte Zwergstrauchgeflecht (KLEINEBECKER et al. 2007). Trotz Ähnlichkeiten zur Bultvegetation kontinentaler *Sphagnum*-Moore ist die ozeanische *Empetrum*-Gesellschaft floristisch klar von dieser abgrenzbar. Zum einen fehlen *Sphagnum* und einige Flechtenarten, zum anderen sind höhere Anteile an Lebermoosen

und einigen Straucharten wie *Pernettya mucronata*, *Desfontainia spinosa* oder *Berberis ilicifolia* kennzeichnend (PISANO 1983a, KLEINEBECKER et al. 2007). Typisch für die Polstermoore ist ebenfalls ein häufiges Auftreten von *Nothofagus betuloides*- und *N. antarctica*-Keimlingen, die in den Hartpolstern vorübergehend gute Etablierungsbedingungen finden.

4.2 Kontinentale *Sphagnum*-Moore

Die kontinentalen *Sphagnum*-Moore Südpatagoniens, überwiegend dem *Carici-Sphagnetum magellanicum* zugehörig, weisen eine hohe floristische Ähnlichkeit zu nordhemisphärischen Hochmooren auf (SCHWAAR 1976, 1981, MOEN 2005). Zwergsträucher aus der Familie der Ericaceen spielen in beiden Hemisphären eine wichtige Rolle in der Zusammensetzung der Vegetation. Es finden sich nah verwandte Arten wie *Empetrum rubrum* auf der Süd- und *E. nigrum* auf der Nordhalbkugel. Teilweise treten gleiche Arten auf (*Sphagnum magellanicum*, *S. cuspidatum*, *Carex magellanica* oder einige *Cladonia*-Arten). Wie nordhemisphärische Hochmoore stellen die kontinentalen *Sphagnum*-Moore Südpatagoniens artenarme Ökosysteme dar (KLEINEBECKER et al., in prep.). Bemerkenswert ist jedoch die im Vergleich zur Nordhemisphäre geringe Zahl an *Sphagnum*-Arten. Auffällige Ähnlichkeiten zeigen sich auch in den Oberflächenstrukturen. Südpatagonische *Sphagnum*-Moore zeigen eine uhrglasförmige Aufwölbung und ein meist stark ausgeprägtes Randgehänge. Zentrale Bereiche von größeren Moorkomplexen sind eben und nass, die Randbereiche meist durch ausgeprägte Bultstrukturen gekennzeichnet (CASPER 2002). Das Mikorelief aus Bulten, Rasenbereichen und Schlenken bewirkt eine floristische Differenzierung entlang eines Wasserstandsgradienten, die im Folgenden dargestellt wird (Tab. 1, KLEINEBECKER et al. 2007).

Die nassesten Bereiche, häufig streifenhaft am Rand von Moorgewässern, mit Wasserständen an oder nahe der Oberfläche werden von Schlenkenvegetation besiedelt (Tab. 1, Typ I) (CASPER 2002, KLEINEBECKER et al. 2007). Ältere Publikationen geben *Sphagnum fimbriatum* als bestandsbildende Art der Schlenken an (z. B. PISANO 1983a, ROIG et al. 1985). Tatsächlich bleibt *S. fimbriatum* aber auf Moorränder oder klar minerotrophe Standorte beschränkt (MOEN 2005, KLEINEBECKER et al. 2007) und die Schlenken werden von *S. cuspidatum* dominiert. Daneben treten mit *Carex magellanica* und *Tetroncium magellanicum* (Juncaginaceae) nur zwei weitere Arten mit höherer Stetigkeit auf. Gebietsweise kommen *Pernettya pumila*, *Juncus scheuchzerioides* und *Carex canescens* hinzu (SCHWAAR 1976, 1981).

Oft in direkter Nachbarschaft zu Schlenken bildet *Sphagnum magellanicum* dichte, intensiv rot gefärbte Rasen, in denen sich nur wenige weitere Arten mit geringer Deckung behaupten können (Tab. 1, Typ II). *S. cuspidatum* fehlt, aber *Carex magellanica* und *Tetroncium magellanicum* treten höchstens auf (PISANO 1983b). Weitere Arten mit nennenswerter Stetigkeit sind *Gaultheria antarctica*, *Pernettya pumila* (beide Ericaceae) und das Lebermoos *Neolepidozia oligophylla*, das zwischen den *Sphagnum*-Köpfchen wächst. Vereinzelt können eine Reihe weiterer Arten wie z. B. *Nanodea muscosa* (Santalaceae), *Juncus scheuchzerioides* oder *Carex microglochin* auftreten (SCHWAAR 1976, KLEINEBECKER et al. 2007).

Liegt der Moorwasserspiegel 20-30 cm unter Flur, ist die rote Färbung der *Sphagnum*-Rasen deutlich blasser. Mit *Carex magellanica* und *Tetroncium magellanicum* fallen die kennzeichnenden Arten der nassen Moorbereiche aus und Zwergsträucher, insbesondere *Empetrum rubrum*, treten mit hoher Stetigkeit und größeren Deckungsgraden in den Vordergrund (Tab. 1, Typ III). Moorbereiche mit einer gewissen Inklination und folglich einer höheren horizontalen Wasserbewegung werden oft von *Marsippospermum grandiflorum* (Juncaceae) besiedelt. Zwischen den *Sphagnum*-Köpfchen sind die Lebermoose *Neolepidozia oligophylla* und *Microisophylla saddlensis* kennzeichnend. Durchgängig finden sich Keimlinge von *Nothofagus antarctica* (SCHWAAR 1976). In trockeneren *Sphagnum*-Rasen haben zudem *Juncus scheuchzerioides* und *Drapetes muscosa* (Thymelaceae) ihren Schwerpunkt.

Die trockensten Bereiche der kontinentalen Hochmoore werden durch Bultgesellschaften gebildet. Der Wasserspiegel liegt in der Regel mindestens 40 cm unter Flur. Die Vitalität von *S. magellanicum* geht deutlich zurück und auch die Dominanz nimmt im Vergleich zu den Rasengesellschaften ab (Tab. 1, Typ IV, KLEINEBECKER et al. 2007). Teilweise fehlen lebende Torfmoose, obwohl der Torf selbst nahezu ausschließlich aus schwach zersetzten *Sphagnum*-Resten besteht. Die wichtigste bestandsbildende Art ist *Empetrum rubrum*, die hochstet und meist mit hoher Deckung die Vegetationsmatrix der Bulte aufbaut. An Standorten, die besser drainiert sind oder Zerfallserscheinungen aufweisen, kann auch *Marsippospermum grandiflorum* den Aspekt bestimmen (PISANO 1983b). Unter der dichten Decke von Zwergsträuchern oder zwischen den Halmen von *M. grandiflorum* sind regelmäßig *Dicranoloma robustum* und verschiedene Lebermoose wie z. B. *Lepidozia chordulifera* oder *Riccardia*-Arten anzutreffen. Hohe Stetigkeiten zeigen ebenfalls einige *Cladonia*-Arten. Zerfallsstadien von Bulten, die in der Regel kaum oder kein lebendes *Sphagnum* mehr aufweisen sind häufig reich an Flechten und von *Ochrolechia frigida* dominiert. Auch *Polytrichum strictum* kann in Bereichen mit weniger Zwergsträuchern aspektbestimmend sein (vgl. DOLLENZ 1983).

4.3 Polster-*Sphagnum* Mischmoore

Polster-*Sphagnum* Mischmoore weisen einen gewissen Ökotoncharakter auf. ROIG et al. (1985) beschreiben sie als *Donatio-Spagnetum magellanici*. Arten der Polstermoore und der *Sphagnum*-Moore kommen hier bestandsbildend sowohl nebeneinander als auch kleinräumig ineinander verzahnt vor. Der Artenreichtum dieser Mischmoore ist vergleichbar mit demjenigen der pazifischen Polstermoore und deutlich höher als in kontinentalen *Sphagnum*-Mooren (KLEINEBECKER et al., in prep.). Ähnlich wie bei letzteren erfolgt eine floristische Differenzierung entlang des Feuchtegradienten (TENE & DOLLENZ 2004, KLEINEBECKER et al. 2007). Dabei sind sowohl das Mikrorelief als auch die mit der Inklination verbundenen Drainageverhältnisse und veränderten trophischen Bedingungen durch bewegtes Wasser von Bedeutung.

Die Schlenkenvegetation der Mischmoore ist derjenigen der kontinentalen *Sphagnum*-Moore sehr ähnlich. Differenzierend können *Carpha alpina*, *Dicranoloma robustum* oder einige Lebermoose auftreten. Auch die Bultvegetation weist eine hohe strukturelle und floristische Ähnlichkeit zu den reinen *Sphagnum*-Mooren auf. Mit vergleichsweise hoher Stetigkeit treten jedoch *Lepidothamnus fonkii* und einige Lebermoose wie

Gackstroemia magellanica und *Jamesionella colorata* auf, die in den kontinentaleren Mooren fehlen (KLEINEBECKER et al. 2007). Die Rasenbereiche sind von einem kleinräumigen Mosaik von Pflanzen der reinen *Sphagnum*-Moore und der pazifischen Polstermoore gekennzeichnet (ROIG et al. 1985). Der Moorwasserspiegel liegt durchschnittlich etwa 10 cm unter Flur (KLEINEBECKER et al. 2007). Floristisch findet sich kaum eine Art die auf diesen Moortyp beschränkt bleibt. Einzig die chamaephytische Cupressaceae *Lepidothamnus fonkii* hat einen eindeutigen Schwerpunkt in diesem Vegetationstyp und fehlt weitgehend in pazifischen Polstermooren und kontinentalen *Sphagnum*-Mooren. Mit zunehmender Ozeanität steigt die Bedeutung der Arten der pazifischen Polstermoore (*Oreobolus obtusangulus*, *Donatia fascicularis*, *Astelia pumila*) an. Im Übergang zu den kontinentaleren Mooren können größere Bereiche überwiegend *Sphagnum*-dominiert sein. Hier zeigen dann *Carpha alpina*, *Oreobolus obtusangulus* oder das Lebermoos *Pseudocephalozia quadriloba* erste floristische Ähnlichkeiten zu den pazifischen Polstermooren an. Bemerkenswert ist auch ein häufigeres Auftreten von Bäumen in den Mischmooren. Niedrigwüchsige Exemplare von *Nothofagus betuloides* und *N. antarctica* sowie *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae) sind mit geringen Deckungen vertreten.

Erläuterungen zur Tabelle 1 auf der folgenden Seite:

Tab. 1: Synoptische Tabelle der Vegetation südpatagonischer Regenmoore. Die Zahlenangaben entsprechen der prozentualen Stetigkeit der entsprechenden Art in der jeweiligen Vegetationseinheit. Diagnostische Arten sind durch Fettdruck hervorgehoben; zu den Kriterien siehe KLEINEBECKER et al. (2007). Arten mit einer Stetigkeit $\leq 20\%$ in allen Einheiten wurden weggelassen. Hochgestellte Zahlen zeigen den Bereich der Artmächtigkeitswerte (1-9 Ordinalskala nach VAN DER MAAREL 1979). Zuordnung der Arten zu funktionalen Gruppen: LM: Laubmoos, LeM: Lebermoos, Fl: Flechte, KH: Krautiger Hemikryptophyt, GH: Grasartiger Hemikryptophyt, P: Polsterpflanze, F: Farn, ZS: Zwergstrauch, S: Strauch / Baum.

Tab. 1: Synoptic table of South Patagonian peatland vegetation. Species values are percentage frequencies. Diagnostic species are shown in bold, for details see KLEINEBECKER et al. (2007). Species with a frequency $\leq 20\%$ in all clusters are omitted. Superscripts indicate the range of the cover-abundance values (1-9 ordinal scale by VAN DER MAAREL 1979). Classification of life forms: LM: moss, LeM: liverwort, Fl: lichen, KH: herbal hemicryptophyte, GH: graminoid hemicryptophyte, P: cushion plant, F: fern, ZS: dwarf shrub, S: shrub / shrubby tree.

Funktionale Gruppe	n	Sphagnum-Moore				Polsterpflanzenmoore				
		24	38	41	68	64	45	47	35	19
		<i>S. cuspidatum</i> Schlenken	Nasse <i>S. magellanicum</i> Rasen	Trockene <i>S. magellanicum</i> Rasen	<i>S. magellanicum</i> Bulle	Sphagnum-Polster Mischtyp	Polsterpflanzen- rasen	Polsterpflanzen- typ auf Rundhöckern	<i>Schoenus antarcticus</i> -Typ	<i>Empetrum</i> -Typ in Polstermooren
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	LM	100 ⁶⁻⁹	5 ²	.	.	.	29 ²⁻⁵	.	.	.
<i>Tetroncium magellanicum</i>	GH	92 ²⁻⁷	97 ²⁻⁷	12 ¹⁻²	13 ¹⁻⁶	88 ²⁻⁵	87 ²⁻⁵	34 ²⁻⁵	54 ²⁻⁴	16 ³
<i>Carex magellanica</i>	GH	71 ²⁻⁷	82 ²⁻⁶	2 ²	12 ²⁻³	23 ²⁻⁵
<i>Sphagnum magellanicum</i>	LM	50 ²⁻⁷	100 ⁶⁻⁹	100 ⁶⁻⁹	56 ²⁻⁸	92 ²⁻⁸
<i>Neolepidozia oligophylla</i>	LeM	.	89 ²⁻⁴	98 ²⁻⁴	16 ²⁻⁴	34 ²⁻⁴	2 ²	.	.	.
<i>Pernettya pumila</i>	ZS	4 ²	42 ²⁻⁴	54 ¹⁻⁴	12 ²⁻⁴	3 ²	.	26 ²⁻⁴	3 ³	.
<i>Microsophylla saddlensis</i>	LeM	.	8 ²⁻⁴	80 ²⁻⁵	34 ²⁻⁵	20 ²⁻⁵	2 ²	.	3 ³	5 ²
<i>Juncus scheuchzerioides</i>	GH	.	8 ²⁻³	27 ²⁻⁴	6 ²⁻³	3 ²	2 ²	.	.	.
<i>Drapetes muscosa</i>	KH	.	3 ²	20 ²⁻⁴	1 ²
<i>Empetrum rubrum</i>	ZS	4 ²	47 ²⁻⁶	100 ²⁻⁷	99 ²⁻⁹	33 ¹⁻⁵	.	.	3 ⁷	84 ²⁻⁷
<i>Marsippospermum grandiflorum</i>	GH	.	3 ²	41 ¹⁻⁷	72 ¹⁻⁹	.	16 ¹⁻⁵	49 ¹⁻³	46 ²⁻⁶	100 ⁵⁻⁷
<i>Riccardia prehensilis</i>	LeM	.	.	.	40 ²⁻⁵	.	2 ²	.	9 ²⁻³	42 ²⁻⁵
<i>Cladonia rangiferina</i>	FI	.	3 ²	12 ²⁻³	57 ²⁻⁷	33 ¹⁻⁵	20 ²⁻⁵	.	.	.
<i>Cladonia borealis</i>	FI	.	5 ²⁻³	5 ²⁻³	40 ²⁻⁵	6 ²⁻³
<i>Ochrolechia frigida</i>	FI	.	.	12 ²⁻³	32 ²⁻⁷	11 ¹⁻³	2 ³	.	.	.
<i>Lepidozia fuegiensis</i>	LeM	.	3 ²	24 ²⁻³	32 ²⁻⁴	12 ²⁻⁴	4 ²⁻³	.	.	.
<i>Cladonia cornuta</i>	FI	.	5 ¹⁻²	2 ²	22 ²⁻⁶
<i>Bunodophoron spec.</i>	FI	.	.	.	24 ²⁻⁶	6 ¹⁻³
<i>Cladonia arbuscula ssp. squarrosa</i>	LeM	.	8 ¹⁻²	24 ²⁻⁵	57 ²⁻⁷	55 ¹⁻⁶	18 ²⁻³	.	.	.
<i>Microsophylla setiformis</i>	LeM	.	3 ²	.	56 ²⁻⁶	62 ²⁻⁶	13 ²⁻⁵	.	.	.
<i>Cladonia arbuscula ssp. mitis</i>	FI	.	5 ²	12 ²⁻³	51 ²⁻⁷	50 ¹⁻⁵	24 ¹⁻³	2 ²	23 ²⁻³	16 ²
<i>Lepidothamnium fontkii</i>	ZS	.	3 ¹	.	29 ²⁻⁹	86 ¹⁻⁹
<i>Drosera uniflora</i>	KH	.	24 ²⁻³	.	1 ²	84 ²⁻⁴	60 ²⁻⁴	49 ²⁻³	14 ²⁻³	.
<i>Carpus alpina</i>	GH	33 ²⁻⁶	16 ²⁻³	.	10 ²⁻⁶	91 ¹⁻⁶	100 ²⁻⁷	83 ²⁻⁶	49 ²⁻⁷	21 ²⁻³
<i>Oreobolus obtusangulus</i>	P	.	8 ²	.	3 ³⁻⁵	83 ²⁻⁸	71 ²⁻⁶	85 ²⁻⁵	54 ²⁻⁵	.
<i>Donatia fascicularis</i>	P	67 ²⁻⁹	98 ²⁻⁹	98 ³⁻⁸	83 ²⁻⁷	.
<i>Astelia pumila</i>	P	53 ²⁻⁸	96 ²⁻⁹	100 ³⁻⁸	89 ²⁻⁷	5 ⁶
<i>Andere Lebermoose</i>	LeM	8 ³⁻⁵	5 ³⁻⁵	2 ⁵	10 ²⁻⁶	3 ²⁻³	89 ²⁻⁶	53 ²⁻⁵	83 ²⁻⁶	21 ²⁻⁵
<i>Gaimardia australis</i>	P	25 ²⁻⁵	84 ¹⁻⁶	91 ²⁻⁶	77 ²⁻⁵	.
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	LM	12 ²⁻⁵	69 ²⁻⁸	64 ²⁻⁶	86 ²⁻⁶	53 ²⁻⁶
<i>Taipenia magellanica</i>	GH	67 ¹⁻⁴	87 ²⁻⁴	60 ¹⁻⁴	.
<i>Pallavicinia pisicolor</i>	LeM	40 ²⁻⁶	.	.	.
<i>Riccardia pallidivirens</i>	LeM	.	8 ³⁻⁴	5 ²⁻³	3 ²⁻³	2 ³	33 ²⁻⁵	.	.	.
<i>Riccardia georgiensis</i>	LeM	20 ²⁻⁵	.	.	.
<i>Caltha dioneifolia</i>	KH	4 ³	5 ³	17 ¹⁻³	1 ²	16 ²⁻⁵	71 ²⁻⁵	94 ²⁻⁵	60 ²⁻⁵	.
<i>Thamnotia vermicularis</i>	FI	4 ²⁻³	81 ²⁻⁴	34 ²⁻³	.
<i>Adelanthus lindenbergianus</i>	LeM	.	.	49 ²⁻⁴	49 ²⁻⁷	22 ²⁻⁵	4 ²	64 ²⁻⁵	34 ²⁻⁵	.
<i>Perezia magellanica</i>	KH	2 ²	30 ²⁻³	17 ²⁻³	.
<i>Bolax caespitosa</i>	P	30 ²⁻⁵	6 ²⁻³	.
<i>Azorella lycopodioides</i>	P	28 ²⁻³	.	.
<i>Schoenus antarctica</i>	GH	2 ²	27 ¹⁻⁶	100 ²⁻⁶	100 ⁵⁻⁸	5 ²
<i>Lepidozia chordulifera</i>	LeM	.	3 ⁴	2 ²	62 ²⁻⁶	9 ²⁻⁴	4 ²⁻⁴	79 ¹⁻⁴	80 ²⁻⁵	84 ¹⁻⁴
<i>Acaena pumila</i>	KH	.	.	10 ²	9 ²⁻⁴	5 ²	49 ²⁻⁴	72 ²⁻³	94 ²⁻⁵	16 ²
<i>Philesia magellanica</i>	S(ZS)	.	.	.	4 ²⁻⁵	.	4 ²	53 ²⁻⁴	46 ²⁻⁴	21 ²
<i>Festuca purpurascens</i>	GH	4 ¹⁻³	47 ¹⁻⁵	69 ²⁻⁶	16 ³
<i>Myrteola nummularia</i>	ZS	.	21 ²⁻³	29 ¹⁻⁴	40 ²⁻⁵	64 ²⁻⁴	91 ²⁻⁵	89 ²⁻⁵	97 ²⁻⁵	89 ²⁻⁶
<i>Carex microglochin</i>	GH	.	8 ³⁻⁴	12 ²⁻⁴	6 ²⁻⁴	.	11 ²⁻³	32 ²⁻⁴	54 ²⁻³	5 ⁴
<i>Luzuriaga radicans</i>	KH	.	.	2 ²	12 ²⁻³	.	.	6 ¹⁻²	37 ¹⁻³	21 ²⁻³
<i>Gleichenia quadripartita</i>	F	4 ²	23 ²⁻⁵	.
<i>Gackstroemia magellanica</i>	LeM	.	.	.	28 ²⁻⁷	5 ¹⁻²	.	19 ²⁻⁴	94 ²⁻⁶	100 ²⁻⁶
<i>Pilgerodendron uviferum</i>	S	.	.	.	12 ²⁻⁶	8 ¹⁻³	20 ¹⁻⁵	23 ¹⁻³	91 ¹⁻⁷	58 ¹⁻⁵
<i>Apometzgeria frontipilis</i>	LeM	2 ²	9 ²⁻³	80 ¹⁻⁴	68 ¹⁻⁵
<i>Jamesoniella colorata</i>	LeM	.	.	.	31 ²⁻⁷	2 ²	7 ²	13 ²⁻⁴	66 ²⁻⁵	74 ²⁻⁶
<i>Leptoscyphus expansus</i>	LeM	.	.	17 ²	35 ²⁻⁶	14 ²⁻³	2 ⁵	.	63 ¹⁻⁴	58 ²⁻⁴
<i>Tribeles australis</i>	ZS	.	.	.	1 ²	.	13 ¹⁻²	2 ²	63 ¹⁻⁵	58 ²⁻⁶
<i>Blechnum penna-marina</i>	F	.	.	2 ²	15 ²⁻⁴	.	.	4 ¹⁻²	57 ¹⁻³	68 ²⁻⁴
<i>Plagiochila hirta</i>	LeM	6 ²	51 ²⁻⁴	63 ²⁻⁴
<i>Hypochoeris palustris</i>	KH	.	.	2 ²	13 ²⁻⁴	2 ²	4 ¹⁻²	4 ²⁻³	51 ¹⁻⁵	42 ²⁻⁴
<i>Lepicolea ochroleuca</i>	LeM	3 ³⁻⁵	.	.	43 ²⁻³	79 ²⁻⁶
<i>Riccardia spec.</i>	LeM	.	5 ³	20 ²⁻⁴	60 ²⁻⁵	61 ²⁻⁵	78 ²⁻⁷	74 ²⁻⁵	77 ²⁻⁶	100 ²⁻⁴
<i>Riccardia fuegiensis</i>	LeM	11 ²⁻⁶	100 ²⁻⁶
<i>Blepharidophyllum densifolium</i>	LeM	.	5 ²	.	37 ²⁻⁵	20 ²⁻⁵	33 ²⁻⁶	26 ²⁻⁵	49 ²⁻⁶	63 ²⁻⁵
<i>Berberis ilicifolia</i>	S	.	.	.	4 ²⁻³	.	.	11 ¹⁻²	29 ¹⁻²	53 ¹⁻³
<i>Chilotrichum diffusum</i>	S	.	.	17 ¹⁻³	18 ¹⁻³	.	.	6 ¹	11 ¹⁻²	42 ¹⁻²
<i>Pernettya mucronata</i>	S	.	.	2 ²	4 ¹⁻²	.	.	.	6 ¹⁻²	32 ¹⁻²
<i>Desfontainia spinosa</i>	S	6 ²	26 ²⁻³
<i>Uncinia tenuis</i>	GH	.	.	.	4 ²	.	.	.	6 ²⁻³	21 ²⁻³
<i>Macrachaenium gracile</i>	KH	.	.	.	1 ²	21 ²
<i>Dicranoloma robustum</i>	LM	25 ²⁻⁶	11 ²⁻⁴	29 ²⁻⁵	72 ²⁻⁸	75 ²⁻⁷	91 ²⁻⁶	98 ²⁻⁶	86 ²⁻⁶	95 ²⁻⁷
<i>Nothofagus betuloides</i>	S	4 ¹	21 ²⁻³	46 ¹⁻⁴	41 ¹⁻⁶	77 ¹⁻⁵	78 ¹⁻³	60 ¹⁻³	86 ²⁻³	53 ²⁻³
<i>Caltha appendiculata</i>	KH	8 ³	18 ²⁻⁴	17 ²⁻³	19 ¹⁻⁵	38 ¹⁻⁴	40 ²	36 ²⁻⁴	49 ²⁻³	47 ²⁻³
<i>Nothofagus antarctica</i>	S	4 ²	8 ²	37 ¹⁻³	12 ²⁻⁵	8 ²⁻⁵	49 ¹⁻³	45 ²⁻⁵	43 ¹⁻³	26 ¹⁻²
<i>Gaultheria antarctica</i>	ZS	.	63 ²⁻⁵	85 ²⁻⁴	81 ²⁻⁵	95 ²⁻⁵	91 ²⁻⁶	91 ²⁻⁵	94 ²⁻⁵	89 ²⁻⁵
<i>Nanodea muscosa</i>	KH	.	24 ¹⁻⁴	29 ²⁻⁴	19 ¹⁻³	9 ²⁻³	20 ¹⁻³	6 ²	.	.
<i>Hymenophyllum secundum</i>	F	.	.	2 ²	16 ²⁻⁴	.	.	.	17 ²⁻³	26 ²⁻³
<i>Gunnera lobata</i>	KH	.	.	.	7 ²⁻⁴	3 ²	51 ²⁻⁴	43 ²⁻⁵	46 ¹⁻⁴	47 ²⁻³

5 Literatur

- BIESTER, H., A. MARTINEZ-CORTIZAS, S. BIRKENSTOCK & R. KILIAN (2003): Effect of peat decomposition and mass loss on historic mercury records in peat bogs from Patagonia. – *Environ. Sci. Technol.* **37**: 32-39.
- BLANCO, D. E. & V. M. DE LA BALZE (2004): Los Turbales de la Patagonia. Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad. – Wetlands International, América del Sur, Buenos Aires.
- BOBBINK, R., M. HORNING & J. G. M. ROELOFS (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. – *J. Ecol.* **86**: 717-738.
- BOELCKE, O., D. M. MOORE & F. A. ROIG (1985): Transecta Botánica de la Patagonia Austral. – CONICET Argentina, Inst. Patagonia Chile, Royal Society Gran Bretaña, Buenos Aires.
- CASPERS, G. (2002): Die *Sphagnum*-Moore in Süd-Patagonien und auf West-Feuerland, Chile. – *Telma* **32**: 37-50.
- DAWSON, J. W. (1963): Origins of the New Zealand alpine flora. – *Proc. New Zeal. Ecol. Soc.* **10**: 12-15.
- DIERSSEN, K. (1982): Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. – Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève hors sér 6, Genève.
- DOLLENZ, O. (1983): Fitosociología de la Reserva “El Parillar”, Península de Brunswick, Magallanes. – *Ans. Inst. Pat.* **14**: 110-118.
- ENGEL, J. J. (1978): A taxonomic and phytogeographic study of Brunswick Península. Hepaticae and Anthocerotae. – *Fieldiana Bot.* **41**: 1-319.
- FEUERER, T. (2006): Checklists of lichens and lichenicolous fungi of Chile. – http://www.biologie.uni-hamburg.de/checklists/lichens/south-america/chile_1.htm [01.04.2008].
- FULFORD, M. (1963): Manual of the leafy Hepaticae of Latin America, Part I. – *Mem. New York Bot. Gard.* **11**: 1-172.
- FULFORD, M. (1966): Manual of the leafy Hepaticae of Latin America, Part II. – *Mem. New York Bot. Gard.* **11**: 173-276.
- FULFORD, M. (1976): Manual of the leafy Hepaticae of Latin America, Part IV. – *Mem. New York Bot. Gard.* **11**: 393-535.
- GIBSON, N. & J. B. KIRKPATRICK (1985): A comparison of the cushion plant communities of New Zealand and Tasmania. – *New Zeal. J. Bot.* **23**: 549-566.
- GODOY, R., C. OYARZÚN & V. GERDING (2001): Precipitation chemistry in deciduous and evergreen *Nothofagus* forests of southern Chile under a low-deposition climate. – *Basic Appl. Ecol.* **2**: 65-72.
- HÁJEK, M., M. HORSÁK, P. HAJKOVA & D. DITE (2006): Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. – *Perspect. Plant Ecol.* **8**: 97-114.
- HÄSSEL DE MENENDEZ, G. G. & S. S. SOLARI (1985): Catalogo de las hepaticas. – In: BOELCKE, O., D. M. MOORE & F. A. ROIG (eds.): *Transecta Botánica de la Patagonia Austral.* – CONICET Argentina, Inst. Patagonia Chile, Royal Society Gran Bretaña Buenos Aires: 299-232.
- HE, S. (1998): A checklist of the mosses of Chile. – *J. Hattori Bot. Lab.* **85**: 23-109.
- KLEINEBECKER, T. (2006): Biogeochemistry of South-Patagonian peatlands as a reference for restoration. – Poster presentation, 5th European Conference on Restoration Ecology, Greifswald.
- KLEINEBECKER, T., N. HÖLZEL & A. VOGEL (2007): Gradients of continentality and moisture in South Patagonian peatland vegetation. – *Folia Geobot.* **42**: 363-382.
- KLEINEBECKER, T., N. HÖLZEL & A. VOGEL (2008): South Patagonian ombrotrophic bog vegetation reflects biogeochemical gradients at the landscape level. – *J. Veg. Sci.* **19**: 151-160.
- KLEINEBECKER, T., N. HÖLZEL & A. VOGEL (in prep.): Patterns and gradients of diversity in South Patagonian ombrotrophic peat bogs.

- MILLER, A. (1976): The Climate of Chile. – In: SCHWERTFEGER, W. (ed.): *Climates of Central and South America*. – World Survey of Climatology 12, Elsevier, Amsterdam: 113-145.
- MOEN, A. (2005): Comments on the regional variation and mires in Tierra del Fuego - a comparison with Fennoscandia. – In: COUWENBERG, J. & H. JOOSTEN (eds.): *International Mire Conservation Group*. – Newsletter **4**: 11-13.
- MOORE, D. M. (1979): Southern oceanic wet-heathlands (including Magellanic Moorland). – In: SPECHT, R. L. (ed.): *Heathlands and related shrublands, Ecosystems of the World 9A*. – Elsevier, Amsterdam: 489-497.
- MOORE, B. M. (1983): *Flora of Tierra del Fuego*. – Anthony Nelson, Shropshire.
- ØKLAND, R. H., T. ØKLAND & K. RYDGREN (2001): A Scandinavian perspective on ecological gradients in north-west European mires: reply to Wheeler and Proctor. – *J. Ecol.* **89**: 481-486.
- PALMER, K. F. & I. W. D. DALZIEL (1973): Structural studies in the Scotia Arc: Cordillera Darwin, Tierra del Fuego. – *Antarct. J. US* **8**: 11-14.
- PERAKIS, S. S. & L. O. HEDIN (2001): Fluxes and fates of nitrogen in soil of an unpolluted old-growth temperate forest, southern Chile. – *Ecology* **82**: 2245-2260.
- PISANO, E. (1977): Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena - Comunidades vegetales entre las latitudes 52 y 56° S. – *Ans. Inst. Pat.* **8**: 121-250.
- PISANO, E. (1983a): The Magellanic tundra complex. – In: GORE, A. J. P. (ed.): *Mires: swamp, bog, fen and moor, B. Regional studies, Ecosystems of the world 4*. – Elsevier, Amsterdam: 295-329.
- PISANO, E. (1983b): Comunidades en el sector norte de la Península Muños Gamero (Ultima Esperanza, Magallanes). – *Ans. Inst. Pat.* **14**: 83-101.
- ROIG, F. A., O. DOLLENZ & E. MENENDEZ (1985): Las comunidades vegetales de la Transecta Botánica de la Patagonia Austral. La vegetación en los Canales. – In: BOELCKE, O., D. M. MOORE & F. A. ROIG (eds.): *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. – CONICET Argentina, Inst. Patagonia Chile, Royal Society Gran Bretaña Buenos Aires: 457-520.
- SCHNEIDER, C., M. GLASER, R. KILIAN, A. SANTANA, N. BUTOROVIC & G. CASASSA (2003): Weather observations across the southern Andes at 53°S. – *Phys. Geogr.* **24**: 97-119.
- SCHNIRCH, M. (2001): Ableitung eines digitalen Geländemodells mit Hilfe photogrammetrischer Verfahren zur Erstellung eines Gletscherinventars des Gran Campo Nevado, Chile. – Magisterarbeit. Albert-Ludwigs Universität Freiburg.
- SCHWAAR, J. (1976): Die Hochmoore Feuerlands und ihre Pflanzengesellschaften. – *Telma* **6**: 51-59.
- SCHWAAR, J. (1981): Pflanzengesellschaften der *Oxycocco-Sphagnetea* und *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* in Feuerland. – In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): *Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. Syntaxonomie*. – Cramer, Vaduz: 397-401.
- SUCCOW, M. & H. JOOSTEN (2001): *Landschaftsökologische Moorkunde*. – 2. Aufl., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- TENEB, E. & O. DOLLENZ (2004): Distribución especial de la flora vascular, la humedad y el pH en un turbal de esfagno (*Sphagnum magellanicum* Brid.), Magallanes, Chile. – *Ans. Inst. Pat.* **32**: 5-12.
- TICHÝ, L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* **13**: 451-453.
- TUHKANEN, S. (1992): The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. – *Acta Bot. Fenn.* **145**: 1-64.
- TURUNEN, J. & K. TOLONEN (1996): Rate of carbon accumulation in boreal peatlands and climate change. – In: LAPPALAINEN, E. (ed.): *Global peat resources*. – International Peat Society, Jyskä, Saarijärvi: 21-28.
- VAN DER MAAREL, E. (1979): Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. – *Vegetatio* **39**: 97-114.
- WASSEN, M. J., H. OLDE VENTERINK, E. D. LAPSHINA & F. TANNEBERGER (2005): Endangered plants persist under phosphorus limitation. – *Nature* **437**: 547-550.
- WHEELER, B. D. & M. C. F. PROCTOR (2000): Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. – *J. Ecol.* **88**: 187-203.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Till Kleinebecker
Institut für Landschaftsökologie
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Robert-Koch-Straße 26-28
48149 Münster
Germany
e-mail: tillhan@uni-muenster.de

Dr. Andreas Vogel
Institut für Landschaftsökologie
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Robert-Koch-Straße 26-28
48149 Münster
Germany
e-mail: voghild@uni-muenster.de

Prof. Dr. Norbert Hölzel
Institut für Landschaftsökologie
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Robert-Koch-Straße 26-28
48149 Münster
Germany
e-mail: nhoelzel@uni-muenster.de

Zur Wedelentwicklung und Heterophyllie bei Pteridospermen aus dem Oberkarbon und Unterperm

Michael Krings, München, Hans Kerp, Münster & Benjamin Bomfleur, Münster

Abstract. Late Paleozoic pteridosperms are gymnosperms with fern-like foliage. The leaves/fronds of many forms have been reconstructed, and frond architecture is today regarded as a significant character in pteridosperm taxonomy. Most reconstructions, however, depict full-grown fronds of adult plants; immature fronds and undersized mature fronds are rarely documented. This paper describes small mature fronds of the peltasperm *Autunia conferta* and the putative peltasperm *Rhachiphyllum schenkii* that provide evidence for heteroblastic development, and juvenile fronds displaying circinate-conduplicate vernation and successive unfolding of the lateral pinnae. Small mature fronds of *Mariopteris muricata* (?Lyginopteridales) and other mariopterids have the same architecture as large mature fronds, but show a lesser extent of pinna differentiation. This suggests that the basic frond bauplan retained unchanged during the ontogeny of these plants.

1 Einleitung

Die Pteridospermen (Samenfarne) sind eine heterogene, heute ausgestorbene Gruppe der Gymnospermen, die im ausgehenden Paläozoikum weit verbreitet war. Das Laub dieser Pflanzen bestand aus ein- bis mehrfach gefiederten, farnartigen Wedeln, die bis zu 7 m lang wurden. Abdrücke von Teilen solcher Wedel machen den größten Anteil an der Gesamtheit jungpaläozoischer Pteridospermenfossilien aus. Diese Abdrücke vermitteln zwar oftmals einen guten Eindruck vom Aussehen der Beblätterung, Informationen über die Anatomie und Histologie sind ihnen aber nicht so ohne weiteres abzugewinnen. Die Klassifikation erfolgt daher in künstlichen Morphotaxa, die auf der Basis makromorphologischer Merkmale der Fiedern und Fiederblättchen (u. a. Ansatz und Form der Blättchen, Nervatur) definiert werden (z. B. ZEILLER 1886, 1888; KIDSTON 1925), aber nicht unbedingt natürliche Verwandtschaftsverhältnisse widerspiegeln.

Durch die Einbeziehung zusätzlicher Merkmale, die als diagnostisch verlässlicher angesehen werden als die Makromorphologie der Fiedern und Fiederblättchen, sind verschiedentlich Vorschläge gemacht worden, das traditionelle Klassifikationssystem partiell auf eine fundiertere Basis zu stellen. Ein Ansatz verwendet die epidermale Anatomie (Kutikularanalyse) zur genaueren Definition der Taxa (z. B. BARTHEL 1962; KERP 1990; KRINGS & KERP 1999, 2000), während ein zweiter versucht, auf der Basis der Wedelarchitektur eine Einteilung in natürliche Gruppen zu entwickeln (z. B. LAVEINE 1967, 1997, 2005; LAVEINE et al. 1993). Während der erste Ansatz nur dort greift, wo von den Fossilien gut erhaltene Kutikulen gewonnen werden können, ist der zweite Ansatz dadurch eingeschränkt, dass von vielen Taxa die Wedelarchitektur nicht bekannt ist. Darüber hinaus ist wenig über die Ontogenese und intraspezifische Variabilität (Heterophyllie) der Pteridospermenwedel bekannt, so dass der diagnostische Wert von Unterschieden in der Architektur oft nur schwer einzuschätzen ist. Zwar sind in der

Literatur durchaus komplette Wedel abgebildet, und weitere sind zeichnerisch rekonstruiert worden, diese zeigen allerdings fast ausschließlich ausgewachsene Wedel adulter Pflanzen (vgl. KRINGS et al. 2006). Gut bestimmbare Fossilien juveniler Wedel und kleine(re) ausgewachsene Wedel, die es ermöglichen würden, die Wedelentwicklung und intraspezifische Variabilität zu erfassen, sind vergleichsweise selten bzw. selten beschrieben worden.

Der *fossil record* ermöglicht detailliertere Aussagen zur Wedelentwicklung und Heterophyllie nur für wenige jungpaläozoische Pteridospermen, zum Beispiel für die überwiegend oberkarbonischen Mariopteriden, die unterpermische Peltasperme *Autunia conferta* (STERNBERG) KERP und die vermutlich auch zu den Peltaspermen gehörige *Rhachiphyllum schenkii* (HEYER) KERP. Zudem fehlt bislang eine zusammenfassende Darstellung des aktuellen Wissensstandes. In dieser Arbeit soll nun ein kurzer Überblick über die Wedelentwicklung und Heterophyllie bei Mariopteriden, *A. conferta* und *R. schenkii* gegeben werden.

2 Mariopteriden (?Lygniopteridales, ?Callistophytales)

Die mariopteridischen Pteridospermen (z. B. *Karinopteris* BOERSMA, *Mariopteris* ZEILLER, und *Pseudomariopteris* DANZÉ-CORSIN) sind eine systematisch heterogene Gruppe kleinerer Kletterpflanzen, die sich mit Hilfe von Kletterhaken oder Dornen in der umgebenden Vegetation verankerten (KRINGS et al. 2001, 2003a,b). *Karinopteris* und *Mariopteris* waren in den oberkarbonischen Steinkohlenwäldern Europas und Nordamerikas (Westfalium) weit verbreitet, während *Pseudomariopteris* im jüngsten Karbon und lokal im Unterperm recht häufig war. Das Laub der Pflanzen bestand aus kleinen, kompakten Wedeln (bis 45 cm lang), die am Stamm spiralig angeordnet waren (ZEILLER 1886, 1888; DANZÉ-CORSIN 1953; BOERSMA 1972).

Der mariopteridische Wedel hat einen nackten Stiel und eine bi- (z. B. *Karinopteris*, *Pseudomariopteris*) oder quadripartite (*Mariopteris*) Spreite. Bipartite Wedel zeichnen sich durch eine distale Gabelung des Stiels aus, durch die eine zweiteilige Spreite mit zwei Rhachiden entsteht; quadripartite Wedel (Abb. 1d) entstehen durch zwei Gabelungen des Stiels (der ersten folgt nach kurzer Distanz eine zweite), wodurch sich eine vierteilige Spreite mit vier Rhachiden bildet. Die Rhachiden tragen wechselständig äußere und innere Fiedern. Diese Fiedern können entweder wechselständige Fiedern zweiter Ordnung (in tripinnaten Spreiten) oder Fiederblättchen (in bipinnaten Spreiten) produzieren.

Größere Wedelteile im Juvenilzustand (Abb. 1a) zeigen, dass alle Spreitenteile zunächst eingerollt waren und sich im Verlauf der Maturation sukzessive entrollten. Bei dem abgebildeten Stück erkennt man darüber hinaus, dass die Erstarkung der Rhachiden der Maturation der Fiedern vorausgeht, da der proximale Teil der Rhachis seine endgültige Dicke bereits erreicht hat, während die Fiedern noch weitgehend eingerollt sind. Vergleichbare Juvenilzustände sind auch von neuropteridischen Formen bekannt (Abb. 1b).

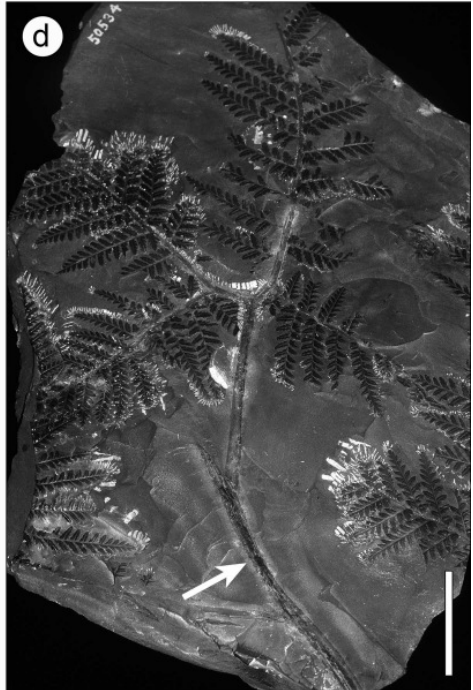
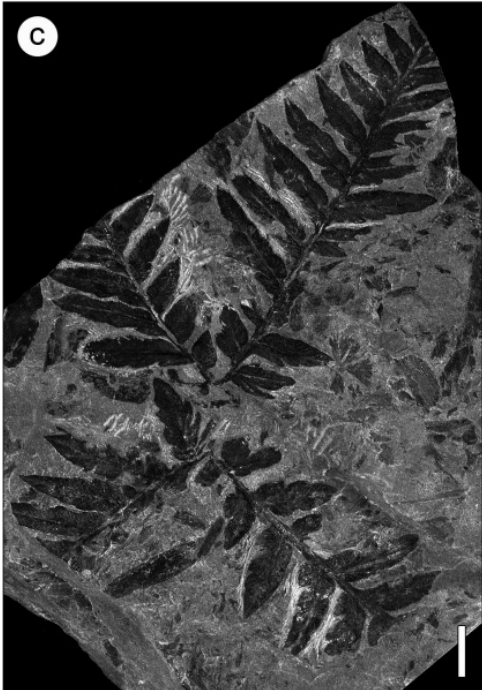


Abb. 1: (a) Teil eines juvenilen Wedels einer Mariopteride (*Karinopteris* sp.). Westfal (Oberkarbon), Fundort unbekannt. Slg. Stratmann, Witten (ohne Nummer). (b) Juvenile Fieder einer Neuropteride. Westfal (Oberkarbon), Piesberg bei Wallenhorst, Deutschland. Forschungsstelle f. Paläobotanik, WWU Münster (ohne Nummer). (c) Kleiner ausgewachsener Wedel von *Mariopteris muricata*. Westfal (Oberkarbon), Grube Maybach bei Bildstock, Deutschland. Bay. Staatsslg. f. Paläont. u. Geol., München (BSPG 1953 VIII 9). (d) Großer ausgewachsener Wedel von *Mariopteris muricata*. Westfal B (Oberkarbon), Staatsmijn Emma, Süd-Limburg, Niederlande. Naturalis, Leiden (50534). Maßstab = 10 cm. [Maßstäbe = 1 cm, sofern nicht anders angegeben]

Fig. 1: (a) Portion of a juvenile frond of a mariopterid (*Karinopteris* sp.). Westphalian (Upper Carboniferous), provenance unknown. Coll. Stratmann, Witten (without number). (b) Juvenile pinna of a neuropterid. Westphalian (Upper Carboniferous), Piesberg near Wallenhorst, Germany. Forschungsstelle f. Paläobotanik, WWU Münster (without number). (c) Small full-grown frond of *Mariopteris muricata*. Westphalian (Upper Carboniferous), Quarry Maybach near Bildstock, Germany. Bay. Staatsslg. f. Paläont. u. Geol., Munich (BSPG 1953 VIII 9). (d) Large full-grown frond of *Mariopteris muricata*. Westphalian B (Upper Carboniferous), Staatsmijn Emma, South Limburg, The Netherlands. Naturalis, Leiden (50534). Bar scale = 10 cm. [Bar scales = 1 cm, unless otherwise indicated]

Die beiden abgebildeten Stücke lassen vermuten, dass die Fiederblättchen sowohl bei Mariopteriden als auch bei Neuropteriden konduplikat angelegt waren. Während bei der Mariopteride (Abb. 1a) die jungen Fiedern eingerollt und quer zur Rhachis angeordnet waren, scheinen sie bei der neuropteridischen Form (Abb. 1b) nach dem Erstarken zunächst der Achse in Längsrichtung angelegen zu haben.

Heterophyllie ist für mehrere Mariopteriden belegt (z. B. KIDSTON 1925; BOERSMA 1972; KRINGS & KERP 2000; KRINGS et al. 2001, 2003a) und zeichnet sich dadurch aus, dass die einzelnen Wedel zwar in Bezug auf die Gesamtgröße sowie den Differenzierungsgrad der Fiedern stark variieren, die bi- bzw. quadripartite Grundarchitektur aber nicht variabel ist. Abb. 1d zeigt einen ausgewachsenen Wedel einer adulten Pflanze (noch am Stamm ansitzend [Pfeil]). Im Vergleich dazu ist der in Abb. 1c dargestellte ausgewachsene Wedel derselben Art wesentlich kleiner. Er zeigt dieselbe quadripartite Architektur, nur sind die Fiedern weniger stark differenziert. Während im großen Wedel einzelne Fiederblättchen in allen Fiedern ausgebildet sind, fehlen diese in dem kleinen Wedel; die Fiedern stellen hier im Prinzip einheitliche, zum Teil lobierte Fiederblättchen dar.

3 *Autunia conferta* (Peltaspermales) und *Rhachiphyllum schenkii* (?Peltaspermales)

Autunia conferta und *Rhachiphyllum schenkii* sind zwei im europäischen und nordamerikanischen Unterperm häufige Taxa (z. B. KERP 1988; DIMICHELE et al. 2005); die Gattung *Autunia* KRASSER ist ein früher Vertreter der Peltaspermales, und wahrscheinlich gehört auch *Rhachiphyllum* KERP zu dieser Ordnung. *Autunia conferta* und *R. schenkii* sind heute in Bezug auf die Wedelmorphologie und Ökologie gut bekannt (z. B. BARTHEL & HAUBOLD 1980; KERP 1988; KERP & HAUBOLD 1988). Beide Pflanzen hatten vermutlich einen buschförmigen Wuchs und waren laubwerfend; in ihren Habitaten waren sie nicht selten bestandbildend.

Die Wedelarchitektur beider Taxa ist durch KERP (1988) detailliert beschrieben und diskutiert worden. Die Wedel von *Autunia conferta* (auch bekannt unter dem alten Namen *Callipteris conferta* [STERNBERG] BRONGNIART) sind denen von *Rhachiphyllum schenkii* sehr ähnlich; anhand der Morphologie der Fiederblättchen sind die beiden Taxa oft nur schwer zu unterscheiden. Lediglich die dünne Lamina und die lockere, dünne und mehrfach gegabelte Nervatur gelten als diagnostisch relevante Merkmale für *R. schenkii* (KERP 1988; BARTHEL 2006). Der typische Wedel adulter Pflanzen ist 50-60 cm lang, von mesoton-akrotoner Form und doppelt bis dreifach katadrom gefiedert. Er hat einen robusten, nackten, basal verbreiterten Stiel und eine kräftige Rhachis mit interkalaren Fiederblättchen (Abb. 4b[Pfeile]). Die Rhachis trägt Fiedern, welche wechselständig oder subopposit anstehen und entweder wechselständige Fiedern zweiter Ordnung (in tripinnaten Wedeln) oder Fiederblättchen (in bipinnaten Wedeln) produzieren. In der Mittelregion der Spreite haben die Fiedern letzter Ordnung zungenförmige, ganzrandige bis lobierte, an der Achse herablaufende Fiederblättchen; in den proximalen und distalen Fiedern der Spreite sind die einzelnen Fiederblättchen meist miteinander verwachsen (Abb. 4a,b).

In sehr jungen *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* Wedeln sind alle Spreitenteile eingerollt (Abb. 2c). Da bereits sehr junge Wedel über eine kräftige Rhachis verfügen, kann man davon ausgehen, dass auch bei diesen Pflanzen, wie bei den Mariopteriden, die Erstarkung der Rhachis dem kompletten Entrollen und der Maturation der Fiedern und konduplikat angelegten Fiederblättchen vorausgeht (Abb. 4c). Die entrollten Fiedern lagen der Rhachis zunächst an (Abb. 3b[Pfeil],c,d), durch späteres Abwinkeln erreichten sie ihre endgültige Position (Abb. 3b). Nach der vollständigen Entwicklung der Fiedern und Fiederblättchen waren die Wedel zunächst meist noch recht gedrunken (Abb. 3a,b, 4d,e); durch ein sich anschließendes Streckungswachstum der Rhachis rückten die einzelnen Fiedern auseinander und in ihre endgültige Position (Abb. 4a,b). Da in juvenilen bzw. nicht (voll) ausgewachsenen Wedeln die Lamina der Fiederblättchen noch nicht komplett entwickelt und die Kutikula dünn war, sehen diese Wedel im Abdruck oft etwas welk oder „gerupft“ aus (Abb. 3a,b, 4e), da sie gegenüber biologischem Abbau und mechanischer Zerstörung vor der Fossilisation weniger widerstandsfähig waren als die ausgewachsenen Wedel.

Sehr kleine (<10 cm) ausgewachsene Wedel (Abb. 2d) besitzen, wie die großen Wedel, einen robusten, basal verbreiterten Stiel und eine kräftige Rhachis. Die Spreite besteht allerdings aus nur wenigen, kurzen, dicht stehenden Fiedern. Einzelne Fiederblättchen sind in solchen Wedeln nicht entwickelt. Vielmehr stellen die Fiedern große, ganzrandige oder randlich lobierte Fiederblättchen dar. Etwas größere (<15-20 cm) ausgewachsene Wedel (Abb. 2a,b,e) zeigen bereits die Grundarchitektur großer bipinnater Wedel, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, dass einzelne Fiederblättchen (inklusive der interkalaren Fiederblättchen) nicht oder nur unvollständig ausgebildet sind. Die Fiedern in solchen Wedeln sind entweder als lang-zungenförmige, teils lobierte und an der Rhachis herablaufende Fiederblättchen ausgebildet (Abb. 2b) oder tragen einzelne Fiederblättchen, die aber mehr oder weniger stark miteinander verwachsen sind (Abb. 2a,e).

Erläuterungen zu den Abbildungen auf den folgenden Seiten:

Abb. 2: *Autunia conferta* (a–c) und *Rhachiphyllum schenkii* (d,e). (a,b) Ausgewachsene Wedel junger Pflanzen. Unterperm, Lebach, Deutschland. (a): Forschungsinst. Senckenberg, Frankfurt a. M. (B13667); (b): Mus. f. Naturkunde, Berlin (1980/613). (c) Juveniler Wedel. Unterperm, Bad Sobernheim, Deutschland. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (ohne Nummer). (d) Sehr kleiner ausgewachsener Wedel. Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (ohne Nummer). (e) Ausgewachsener Wedel einer jungen Pflanze. Unterperm, Bad Sobernheim, Deutschland. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (ohne Nummer). [Maßstäbe = 1 cm]

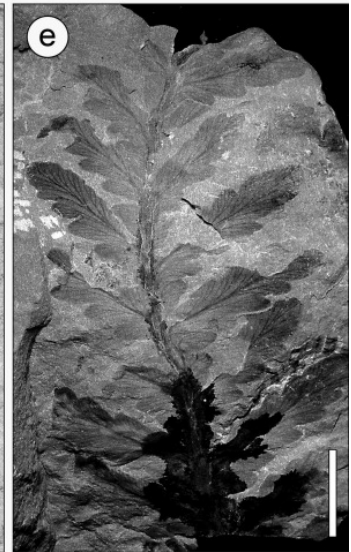
Fig. 2: *Autunia conferta* (a–c) and *Rhachiphyllum schenkii* (d,e). (a,b) Full-grown fronds of young plants. Lower Permian, Lebach, Germany. (a): Forschungsinst. Senckenberg, Frankfurt a. M. (B13667); (b): Mus. f. Naturkunde, Berlin (1980/613). (c) Juvenile frond. Lower Permian, Bad Sobernheim, Germany. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (without number). (d) Very small full-grown frond. Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (without number). (e) Full-grown frond of a young plant. Lower Permian, Bad Sobernheim, Germany. Geol. Inst., JGU Mainz (without number). [Bar scales = 1 cm]

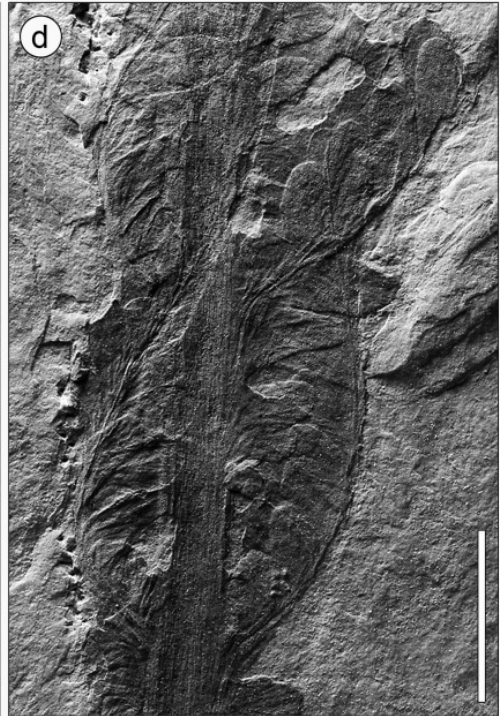
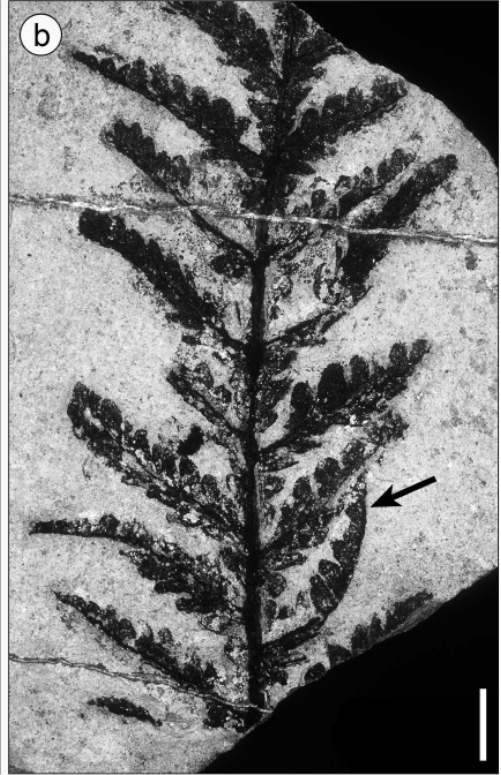
Abb. 3: *Rhachiphyllum schenkii*. (a,b) Fast ausgewachsene Wedel adulter Pflanzen. (a): Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Gén  26, ohne Nummer); (b): Unterperm, Niederw resbach, Deutschland. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (ohne Nummer). (c) Teil eines juvenilen, gro en Wedels mit noch angelegten Fiedern. Unterperm, Sperbersbach, Deutschland. Mus. f. Naturkunde, Berlin (Slg. Gimm 4/c/10). (d) Detailansicht aus Abb. 3c. [Ma st be = 1 cm]

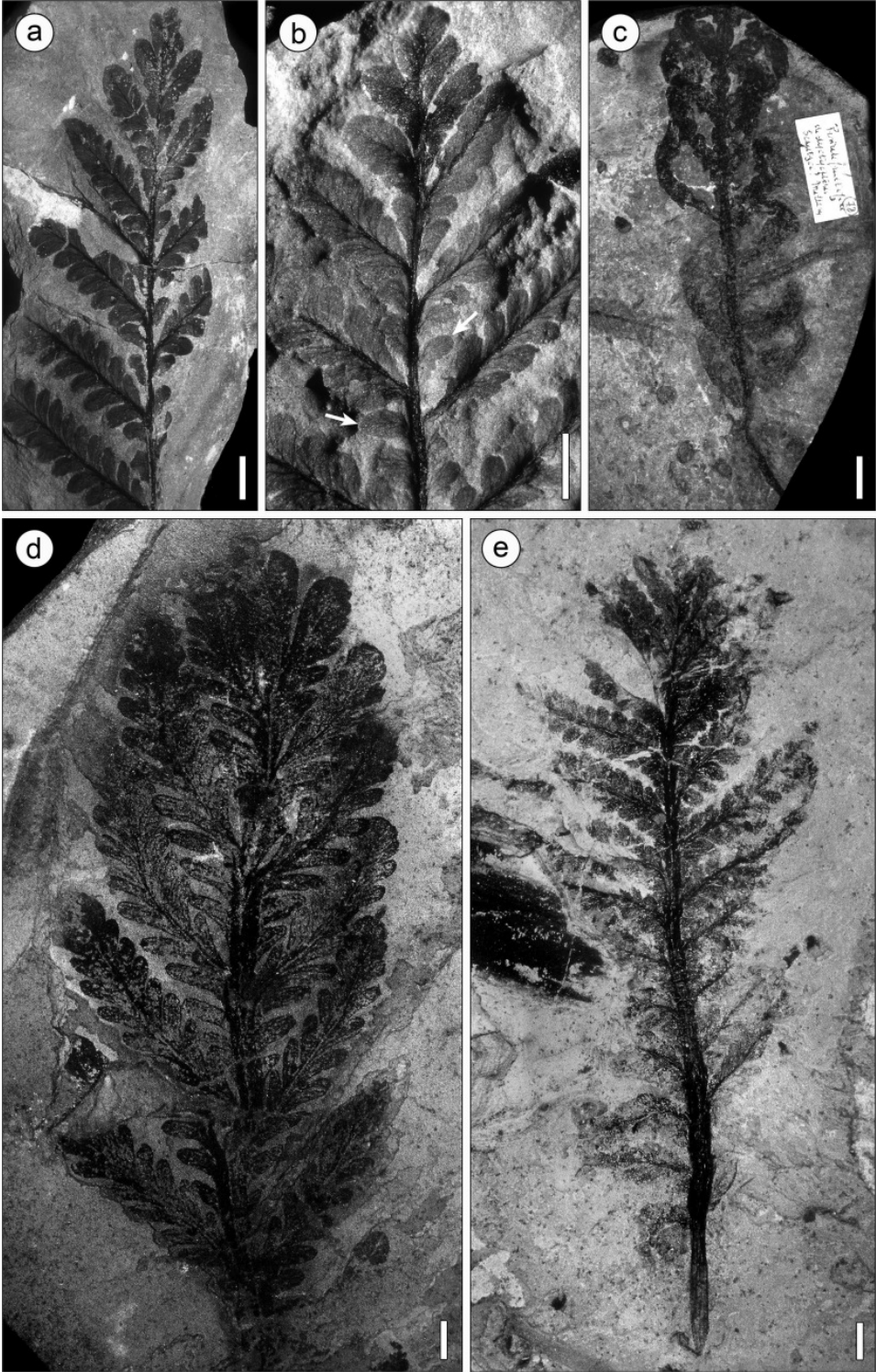
Fig. 3: *Rhachiphyllum schenkii*. (a,b) Nearly full-grown fronds of adult plants. (a): Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. G n  26, without number); (b): Lower Permian, Niederw resbach, Germany. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (without number). (c) Portion of a juvenile frond with pinna abutting the rachis. Lower Permian, Sperbersbach, Germany. Mus. f. Naturkunde, Berlin (Coll. Gimm, 4/c/10). (d) Detail of Fig. 3c. [Bar scales = 1 cm]

Abb. 4: *Rhachiphyllum schenkii*. (a,b) Distale Teile zweier ausgewachsener Wedel von adulten Pflanzen. Unterperm, Bad Sobernheim, Deutschland. Lab. Palaeobot. Palynol., Univ. Utrecht (LPPU 13752A, LPPU 13752B). (c) Juveniler Wedel einer mittelgro en Pflanze. Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. G n  78). (d,e) Fast ausgewachsene Wedel adulter Pflanzen. Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. G n  28, 29). [Ma st be = 1 cm]

Fig. 4: *Rhachiphyllum schenkii*. (a,b) Distal portions of full-grown fronds of old, mature plants. Lower Permian, Bad Sobernheim, Germany. Lab. Palaeobot. Palynol. Utrecht (LPPU 13752A, LPPU 13752B). (c) Juvenile frond of a medium-sized plant. Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. G n  78). (d,e) Nearly full-grown fronds of adult plants. Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. G n  28, 29). [Bar scales = 1 cm]







4 Diskussion

Die juvenilen Wedel der Mariopteriden, *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* ähneln den Wedeln heutiger Farne und vieler Cycadeen hinsichtlich der Vernation. Ein interessanter Aspekt ist, dass bei *A. conferta* und *R. schenkii* die Fiedern letzter Ordnung nach dem Entrollen der Rhachis zunächst längs anlagen, und erst in einem späteren Stadium in ihre endgültige Position gelangten (Abb. 3b[Pfeil],c,d). Ein ähnliches Bild vermittelt die abgebildete juvenile Fieder einer Neuropteride (Abb. 1b); bei *Karinopteris* sp. (Abb. 1a) war dies aber offensichtlich nicht der Fall. KERP (1988) listet eine Reihe von Merkmalen auf, anhand derer späte(re) Stadien juveniler *A. conferta* und *R. schenkii* Wedel von ausgewachsenen Wedeln unterschieden werden können (vgl. dazu Abb. 3a,b und 4d,e mit 4a,b): Wedel mit einer robusten Rhachis, dicht stehenden Fiedern, nicht voll entwickelten interkalaren Fiederblättchen sowie nicht komplett ausdifferenzierten einzelnen Fiedern und Fiederblättchen werden als juvenil bzw. nicht (voll) ausgewachsen interpretiert. Ist eines dieser Merkmale nicht vorhanden, handelt es sich um einen ausgewachsenen Wedel. Dies ist beim in Abb. 2d gezeigten Stück besonders gut nachvollziehbar: dieser Wedel besitzt eine robuste Rhachis und dicht stehende Fiedern, und es fehlen interkalare Fiederblättchen. Auf Grund dieser Merkmalskombination könnte man annehmen, es handele sich um einen juvenilen Wedel. Da aber alle Fiedern voll entwickelt sind, stellt dieses Fossil einen sehr kleinen ausgewachsenen Wedel dar. Die späte(re)n Stadien der mariopteridischen Wedelentwicklung sind nicht bekannt.

Die Heterophyllie der Mariopteriden, *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* ist schwer zu interpretieren, da das Auftreten von Heterophyllie durch verschiedene Mechanismen bedingt sein kann (STEEVES & SUSSEX 1989). Heterophyllie kann Ausdruck heteroblastischer Entwicklung sein, bei welcher kleine bzw. einfach(er) gebaute Wedel von jungen Pflanzen produziert werden. Dies ist vermutlich der Fall bei *A. conferta* und *R. schenkii* (KERP 1988). Die sehr kleinen Wedel (Abb. 2d) wurden demnach von Keimlingen produziert; im Zuge der weiteren Entwicklung der Pflanze nahm die Wedelgröße sowie der Differenzierungsgrad der Fiedern und Fiederblättchen (vgl. Abb. 2b mit 2e,a) graduell zu. Ähnliches könnte auch für die Mariopteriden zutreffen. Da eine Pflanze normalerweise nur während einer relativ kurzen Phase zu Beginn ihrer Entwicklung kleine Blätter/Wedel produziert, eine adulte Pflanze aber über einen langen Zeitraum große Blätter/Wedel bilden kann, spricht die Tatsache, dass die kleinen Wedel im *fossil record* erheblich seltener sind als große Wedel, für eine heteroblastische Entwicklung. Andererseits kann Heterophyllie aber auch ein Mechanismus der Adaptation sein. Viele tropische Kletterpflanzen und Lianen durchwachsen im Laufe ihres Lebens Waldbereiche mit verschiedenen Lichtregimen, wobei sie auf solche mit ungünstigen Lichtverhältnissen zum Beispiel mit verlängerten Internodien und/oder reduzierten Blättern bzw. verlangsamter Blattausbildung reagieren können (z. B. PEÑALOSA 1983). Da die oberkarbonischen Mariopteriden Kletterpflanzen waren, ist es durchaus möglich, dass diese Pflanzen mit Heterophyllie auf lokale Unterschiede in den Lichtverhältnissen reagiert haben (KRINGS et al. 2001, 2003b). Ob auch bei *A. conferta* und *R. schenkii* externe Faktoren die Wedelmorphologie beeinflusst haben, lässt sich nicht sicher sagen. KERP (1988) vermutet jedoch, dass gewisse Unterschiede in der Morphologie der Fiederblättchen bei *A. conferta* auf die Existenz von Sonnen- und Schattenblättern hinweisen. Auch scheinen Pflanzen, die in armen mineralischen Böden wurzelten, generell kleinere

und/oder weniger differenzierte Wedel gehabt zu haben als solche, die in nährstoffreichen Böden wurzelten.

Bei den bipinnaten Mariopteriden variieren die Wedelgröße und der Differenzierungsgrad der Fiedern, die Wedelarchitektur verändert sich jedoch nicht (Abb. 1c,d). Ob in tripinnaten Mariopteriden (z. B. *Karinopteris acuta* [BRONGNIART] BOERSMA) kleine ausgewachsene Wedel auch tripinnat gewesen sind, oder ob diese Formen kleine(re) bi- und große tripinnate Wedel produziert haben, ist bislang unbekannt. Von *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* ist dahingegen bekannt, dass sehr große Wedel tripinnat sein können, während kleinere Wedel üblicherweise bipinnat sind (KERP 1988). Ähnliche Unterschiede in der Wedelarchitektur wurden auch von einigen anderen Pteridospermen beschrieben. Zum Beispiel hat die oberkarbonische *Odontopteris brardii* (BRONGNIART) STERNBERG (?Medullosales) sowohl bi- als auch tripinnate Wedel (KRINGS et al. 2006). Unklar bleibt hier allerdings, ob dies vom Alter der Pflanzen abhängt oder (auch) auf andere Ursachen zurückzuführen ist, da zwar in den meisten Lokalitäten sowohl bi- als auch tripinnate Wedelteile auftreten, es aber bei Parkville in Missouri (USA) eine Lokalität gibt, in der diese Spezies häufig vorkommt, dort bislang aber ausschließlich bipinnate Wedel gefunden wurden.

Juvenile Wedel und intraspezifische Variabilität in der Wedelmorphologie können wichtige Anhaltspunkte liefern für Überlegungen zur Entwicklungsbiologie und Ökologie jungpaläozoischer Pteridospermen. Notwendige Voraussetzung dafür ist jedoch, dass der *fossil record* eine detaillierte Rekonstruktion der Wedelentwicklung und Heterophyllie erlaubt. Nur dann kann auch in der Taxonomie die Architektur der Wedel als diagnostisch verlässliches Merkmal verwendet werden.

Danksagung. Den verantwortlichen Kuratoren der in den Abbildungsunterschriften genannten Instituts- und Museumssammlungen sowie Herrn W. Stratmann (Witten) sind wir für die Bereitstellung der Fossilien zu Dank verpflichtet.

5 Literatur

- BARTHEL, M. (1962): Epidermisuntersuchungen an einigen inkohlten Pteridospermenblättern des Oberkarbons und Perms. – *Geologie* **11** (Beih. 33): 1-140.
- BARTHEL, M. (2006): Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Teil 4: Farnsamer und Farnlaub unbekannter taxonomischer Stellung. – *Veröffentl. Naturhist. Mus. Schleusingen* **21**: 33-72.
- BARTHEL, M. & H. HAUBOLD (1980): Zur Gattung *Callipteris* Brongniart. Teil 1: Die Ausbildung von *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart im mitteleuropäischen Rotliegenden. – *Schriftenr. Geol. Wiss. Berlin* **16**: 49-105.
- BOERSMA, M. (1972): The Heterogeneity of the Form Genus *Mariopteris* Zeiller – A Comparative Morphological Study with Special Reference to the Frond Composition of West-European Species. – Drukkerij Elenkwijk, Utrecht.
- DANZE-CORSIN, P. (1953): Les *Mariopteris* du Nord de la France. – Service Géologique H.B.N.P.C., Études géologiques pour l'atlas de la topographie souterraine. 1. Flore fossile. Contribution à l'étude des Marioptéridées. – *Douriez-Bataille, Lille*.
- DIMICHELE, W. A., H. KERP, M. KRINGS & D. S. CHANEY (2005): The Permian peltasperm radiation: evidence from the southwestern United States. – *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* **30**: 67-79.
- KERP, H. (1990): The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. – *Palaios* **5**: 548-569.

- KERP, J. H. F. (1988): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermeaceae) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage). – Rev. Palaeobot. Palynol. **54**: 249-360.
- KERP, J. H. F. & H. HAUBOLD (1988): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VIII. On the reclassification of the West- and Central European species of the form-genus *Callipteris* Brongniart 1849. – Rev. Palaeobot. Palynol. **54**: 135-150.
- KIDSTON, R. (1925): Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain. – Mem. Geol. Surv. GB, Palaeontol. **2**: 523-670.
- KRINGS, M. & H. KERP (1999): Morphology, growth habit and ecology of *Blanzyopteris praedentata* (Gothan) nov. comb., a climbing neuropteroid seed fern from the Stephanian of central France. – Int. J. Plant Sci. **160**: 603-619.
- KRINGS, M. & H. KERP (2000): A contribution to the knowledge of the pteridosperm genera *Pseudomariopteris* Danzè-Corsin nov. emend. and *Helenopteris* nov. gen. – Rev. Palaeobot. Palynol. **111**: 145-195.
- KRINGS, M., H. KERP, E. L. TAYLOR & T. N. TAYLOR (2001): Reconstruction of *Pseudomariopteris busquetii*, a vine-like Late Carboniferous-Early Permian pteridosperm. – Amer. J. Bot. **88**: 767-776.
- KRINGS, M., A. GREWING & T. N. TAYLOR (2003a): Mariopterid pteridosperms, scrambling and climbing vines of the Late Carboniferous swamp forest: a case study from the Namurian B of Hagen-Vorhalle (Germany). – Bot. Jahrb. Syst. **124**: 427-448.
- KRINGS, M., H. KERP, T. N. TAYLOR & E. L. TAYLOR (2003b): How Paleozoic vines and lianas got off the ground: on scrambling and climbing Carboniferous-Early Permian pteridosperms. – Bot. Rev. **69**: 204-224.
- KRINGS, M., S. D. KLAVINS, T. N. TAYLOR, E. L. TAYLOR, R. SERBET & H. KERP (2006): Frond architecture of *Odontopteris brardii* (Pteridospermopsida, ?Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A. – J. Torrey Bot. Soc. **133**: 33-45.
- LAVEINE, J. P. (1967): Contribution à l'étude de la flore du terrain houiller. Les Neuroptéridées du Nord de la France (Études Géologiques pour l'Atlas de Topographie Souterraine, Vol. 5). – Le Service Géologique des Houillères du Bassins du Nord et du Pas-de-Calais, Lille.
- LAVEINE, J. P. (1997): Synthetic analysis of the Neuropterids. Their interest for the decipherment of Carboniferous palaeogeography. – Rev. Palaeobot. Palynol. **95**: 155-189.
- LAVEINE, J. P. (2005): The *Cyclopteris* of *Laveinopteris* (Late Carboniferous pteridosperm). Fancies and facts: methodological and taxonomical implications. – Rev. Paléobiol. **24**: 403-487.
- LAVEINE, J. P., A. BEHLIS, Y. LEMOIGNE & S. ZHANG (1993): Frond architecture in the genera *Neuralothopteris* Cremer, *Alethopteris* Sternberg and *Lonchopteris* Brongniart (Carboniferous pteridosperms). – Rev. Paléobiol., vol. spéc. **6**: 149-166.
- PEÑALOSA, J. (1983): Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell.) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. – Ann. Bot. **52**: 737-754.
- STEEVES, T. A. & I. M. SUSSEX (1989): Patterns in plant development. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ZEILLER, R. (1886): Flore fossile du bassin houiller de Vallenciennes. Études des Gîtes Minéraux de France. – Maison Quantain, Paris.
- ZEILLER, R. (1888): Études sur le terrain houiller de Commeny. 2. Flore fossile. I. – In: RENAULT, B. & R. ZEILLER (1888-1890) – Bull. Soc. Ind. Min. **II** (II): 1-366 + atlas.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Michael Krings; Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie und GeoBio-Center^{LMU}, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München, Germany

Prof. Dr. Hans Kerp & Dipl.-Geol. Benjamin Bomfleur; Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Hindenburgplatz 57, 48143 Münster, Germany

A remarkable new lichen from the Netherlands Antilles, *Eremothecella microcephalica*

Harrie Sipman, Berlin

Abstract. A description is presented for the new species of lichenized ascomycetes, *Eremothecella microcephalica*, and its affinity is discussed. The new species was discovered on the Windward Antilles, tropical America, and is characterised by rounded macropycnidia and microcephalic ascospores.

Keywords: Arthoniomycetes, taxonomy, Caribbean, lichenized fungi, new species

1 Introduction

During a floristic inventory on the islands Saba and St. Eustatius (Netherlands Antilles) supported by the organisation Conservation International (see website <http://sweetgum.nybg.org/saba/index.html>), a remarkable, pycnidiate lichen was found. It resembles the genus *Arthonia* by its dark greenish, crustose thallus with dark-brown, flat, discoid sporangia. However, these sporangia appeared to be no ascocarps but to produce exceptionally large, filiform, up to 100 µm long conidia. Subsequent discovery of ascocarps allowed clarifying the affinities of this species and presenting a formal description.

2 Material and methods

The examined specimens are deposited in the herbaria NY and B. For the morphological examination stereomicroscope and compound microscope were used, for the I-staining Lugol's solution and for the K-treatment an aqueous solution of c. 5 % KOH.

3 Description

Eremothecella microcephalica SIPMAN species nova Fig. 1, 2

Type: Netherlands Antilles, St. Eustatius: Around-The-Mountain Trail, between Quill Trail and White Wall, 250 m, deciduous seasonal forest on S-slope of Quill, 29 Jan. 2008, H. Sipman 56666 [NY holotype, B 60 0154921 isotype].

Diagnosis: *Eremothecella macropycnidiis rotundatis*, conidiis ad 100 µm longis, ascosporis microcephalicis triseptatis 16-21 × 6-7 µm.

Thallus crustose, continuous, dull, dark greenish grey, thin, without means for vegetative reproduction, sometimes bordered by a black hypothallus line. Ascocarps irregularly

rounded, well delimited but without differentiated margin, flat or slightly convex, 0.5-1 mm in diam., sometimes seemingly confluent (oversized, partly degenerated ascocarps?), dark brown to almost black, slightly glossy; epithecium brown; hymenium pale brown, c. 50 μm tall, I+ red, after KOH treatment I+ blue; hypothecium brown, to over 80 μm thick in the centre of the ascocarps; asci c. 50 \times 25 μm ; ascospores hyaline, turning brown when decaying, 8 per ascus, 3-septate, without swollen end locules, median locules the largest, 16-21 \times 6-7 μm . Macropycnidia common, superficial, discoid with central, irregular pore, 0.1-0.2 mm in diam., black; conidia filiform, 80-100 \times 2 μm , with c. 12 thin septa, easily broken, therefore length imprecise. Micropycnidia occasional (in type), similar to the macropycnidia but much smaller, c. 0.05 mm in diam.; microconidia rod-shaped, c. 3 \times 1 μm . Brown pigments K-. Photobiont *Trentepohlia*-like, composed of irregularly rounded to elongate cells c. 5-12 \times 5-8 μm in diam., irregularly arranged in chains.

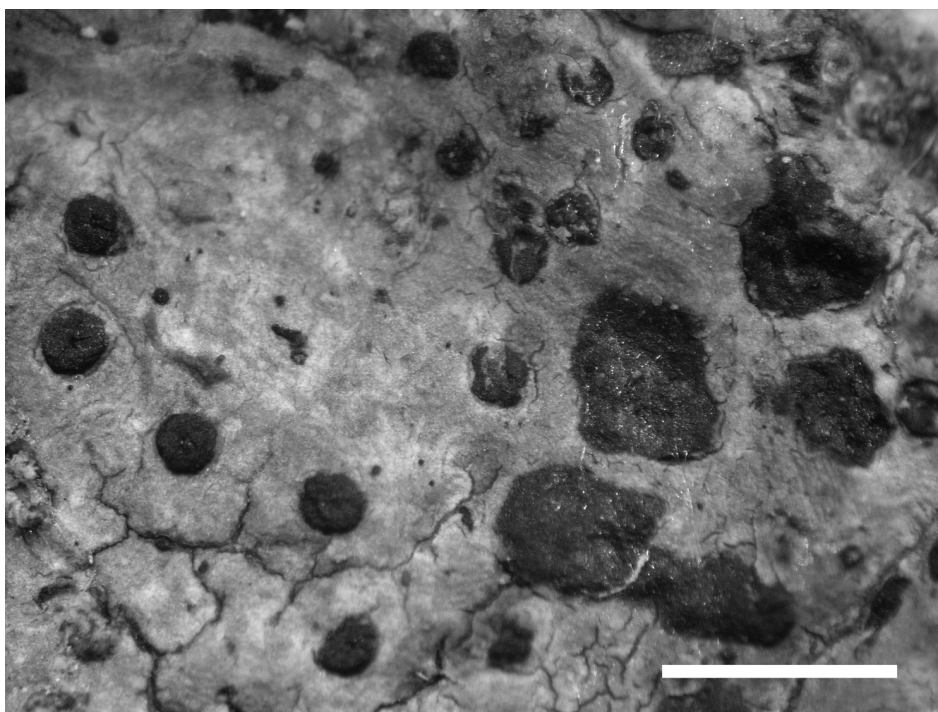


Fig. 1: *Eremothecella microcephalica*, thallus with macropycnidia (dark, rounded discs with irregular, central pores, left side) and ascocarps (larger, more irregular dark spots without central pore, right side). Scale = 1 mm.

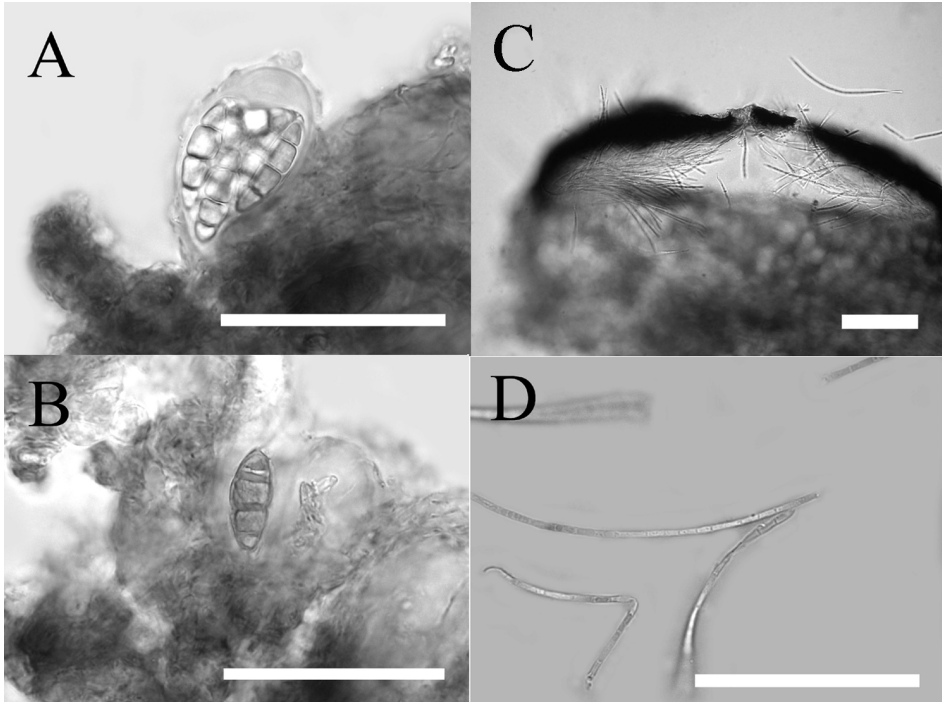


Fig. 2: *Eremothecella microcephalica*. A. Ascospores in ascus (type specimen); B. Decaying, brown ascospore (type specimen); C. Macropycnidium section showing conidia originating from the edges (Sipman 56779a); D. Septate macroconidia (Sipman 56779a). Scale = 50 μ m.

The species is known so far only from two small volcanic islands in the Windward Antilles, Saba and St. Eustatius, where it appears to be not rare between c. 50 and 300 m elevation. It seems to avoid both the dry, open lowland vegetation and the frequently fog-exposed vegetation of the highest peaks and ridges. The available specimens are on smooth, thin bark of branches and trunks of small trees near the ground in low forest on volcano slopes, within few km from the coast. The similarity of the bark in all collections suggests that it might be phorophyte specific. Most specimens have macro- and micropycnidia. Viable apothecia were available in only two specimens, nr. 56655 and 56666, and in these the pycnidia tend to be empty. Some thalli in 56655 had ascocarps only.

E. microcephalica is the first corticolous species in the genus. The further species are all foliicolous. Since all currently known reports are from the Netherlands Antilles only, the species may be a local endemic. However, because of the scarcity of ascocarps it may have been underrecorded elsewhere.

4 Affinity

The new species is most notable by its discoid macropycnidia, which dominate the thalli of all available specimens (Fig. 1) and produce filiform, septate, 80-100 μm long conidia. Similar conidia are known among lichens only from the genus *Eremothecella*. The genus was reinstated to accommodate species formerly included in *Arthonia* but deviating by scattered, globose asci with distinct stalk, large ascospores and unusual pycnidia producing very large, filiform conidia (SÉRUSIAUX 1992, FERRARO & LÜCKING 1997). It is a close relative of *Arthonia*, which is very similar in ascocarp structure but has much shorter pycnospores (SANTESSON 1952, MATZER 1996). The pycnidia of the new species resemble those of *E. calamicola* SYD., the only *Eremothecella* species where pycnidia are known so far, not only in their oversized, filiform, septate conidia, but also in the concentration of the conidiogenous cells in the edge of the pycnidia (Fig. 2C). The macropycnidia in *E. calamicola* differ by their elongate shape with an eccentric pore, the conidiogenous cells are restricted to the opposite edge, and the pycnospores are longer, up to c. 150 μm . The scattered, wide asci and the final browning of the ascospores do also agree with *Eremothecella*. A conspicuous difference is in the shape and size of the ascospores: in *E. calamicola* and the other species of the genus the spores are macrocephalic and large, in the new species microcephalic and medium-sized. Since the pycnidial characters are very unusual, it is assumed here that the agreement in pycnidia is more indicative for the taxonomic affinity of the new species than the differences in the spores. Seemingly the spore shape is of minor taxonomic significance in the genus. This opinion is supported by the report of a species with muriform spores, *Eremothecella cingulata* (R. SANT.) FERRARO & LÜCKING (FERRARO & LÜCKING 1997). However, it remains to be seen whether the large-spored species included in the genus, of which no macropycnidia are known, are really congeneric with *A. calamicola* and *A. microcephalica*.

5 Additional specimens

NETHERLANDS ANTILLES, **Saba**: Wells Bay end of North Coast Trail, in ravine near the road, c. 50 m, low secondary forest on bottom of ravine, 10 March 2007, H. Sipman 54897 [B, NY]; Dancing Place Trail near Windwardside, end, c. 320 m, dry, open forest on steep slope, 12 March 2007, H. Sipman 54978, 54992 [B, NY]. **St. Eustatius**: Quill Trail, lower part till Around-The-Mountain Trail, 150-200 m, thorny woodland and transition to deciduous seasonal forest on S-slope of Quill, 29 Jan. 2008, H. Sipman 56655 [B 60 0154910, NY]; Quill Trail, lower part till Around-The-Mountain Trail, 150 m, thorny woodland and transition to deciduous seasonal forest on S-slope of Quill, 1 Feb. 2008, H. Sipman 56779A [B 60 0163049, NY]; SW-slope of the Quill volcano, 250 m, c. 5 m tall dry secondary forest with *Pisonia subcordata*, *Guettarda scabra*, epiphytic, 7 August 1980, H. Sipman 15143 [B 60 0103865].

Acknowledgements. It is a pleasure for the author to express his gratitude to the staff of New York Botanical Garden and Conservation International, who enabled the field work during which this new species was discovered, and in particular to Scott Mori, Carol Gracie, William Buck and Paul Hoetjes, enjoyable companions in the field. This paper is

dedicated to the Dutch phytosociologist Fred Daniëls in recognition for his friendship and his scientific merits.

6 References

- FERRARO, L. I. & R. LÜCKING (1997): New species or interesting records of foliicolous lichens. III. *Arthonia crystallifera* spec. nova (lichenized Ascomycetes: Arthoniaceae), with a world-wide key to the foliicolous Arthoniaceae. – *Phyton [Austria]* **37** (1): 61-70.
- MATZER, M. (1996): Lichenicolous Ascomycetes with Fissitunicate Asci on Foliicolous Lichens. – *Mycological Papers* 171. CAB International, Wallingford.
- SANTESSON, R. (1952): Foliicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately foliicolous, lichenized fungi. – *Symbolae Bot. Upsal.* **12** (1): 1-590.
- SÉRUSIAUX, E. (1992): Reinstatement of the lichenized genus *Eremothecella* Sydow. – *Systema Ascomycetum* **11** (1): 39-47.

Address of author:

Dr. Harrie Sipman
Freie Universität Berlin
Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem
Königin-Luise-Str. 6-8
14195 Berlin
Germany
e-mail: h.sipman@bgbm.org

Light capture and Plant architecture determine Co-existence and Competitive Exclusion in Grassland Succession - and Grazing interferes in this process

Marinus J. A. Werger, Utrecht, The Netherlands, & Tadaki Hirose, Tokyo, Japan

Abstract. Plants evolved in dense stands and thus competition for light has always been a strong selective pressure. Here we show that the pattern of biomass partitioning of a plant strongly affects its light capture efficiency. We also show how inherent plant architectural designs may constrain the plant's success of light capture when growing in dense vegetation. We show that these plant traits provide the mechanisms that allow some species to co-exist in the same stand of vegetation, while other species are competitively excluded from that vegetation. These mechanisms explain species replacement in a successional series. Finally, we show how grazing by deer interferes with the successional processes to the benefit of some species and the disadvantage of other species, depending on the constraints of their architecture and of their shade-tolerance features.

1 Introduction

The zonal vegetation of the temperate zone is broad-leaved, deciduous forest. Man's action has converted this forest into grassland and agricultural fields, over very substantial parts of its natural distribution area (ELLENBERG 1978, WHITFORD 1983). Under appropriate grazing loads or a suitable mowing regime these grasslands are largely stable in species composition over long periods of time. But if man's use of those derived plant covers stops, the vegetation gradually but readily turns into forest again. In this regenerative process shifts in species abundances occur, and some species are competitively excluded from the vegetation while other species maintain themselves as canopy dominants or as subordinate species in the understorey. What are the driving forces in this successional process? How do some plant species manage to increase in abundance and dominate while others fail? And how are some species excluded from the vegetation while others persist in a subordinate role? Finally, why is it that under grazing the successional processes appear not to work, or how does grazing interfere in the mechanisms of succession?

The single most important process in plant growth is photosynthesis. In fact, it is a complicated series of processes involving light harvesting, energy transport and carboxylation. In photosynthesis, plants harvest light to gain carbon and use these acquired assimilates to grow taller, reproduce, and respire. Accordingly, light harvesting always has been important to plants and, simply spoken, a plant with a larger total leaf area might be expected to harvest more light. But this simple rule does not necessarily hold, because plants have not evolved as totally free-standing individuals which simply had to increase their leaf area to capture more light. Throughout their long history plants generally have evolved in dense stands in which neighbours intensely compete for the

available light. Thus, the efficiency of light harvesting always has been a strong selection pressure in plant evolution and differences in the efficiencies of light harvesting between species may determine their competitive success. As a consequence, it may also explain successional processes in vegetation.

Differences in light harvesting efficiencies between plant species have at least two macroscopical components: (1) Differences resulting from growth patterns of individual plants in a stand; species inherently differ in these growth patterns, and in competition with neighbours in a dense stand, some patterns may be more successful than others. But species also differ in their plasticity in growth patterns in response to the environmental conditions developing in a stand. (2) Inherent differences in the architectural designs of plants may constrain or favour the plant's light capture ability when growing in competition. In this paper we will show that these components, together with differences in the plant's physiological constraints that affect its shade-tolerance, provide the mechanisms that regulate species composition in stands of vegetation, and thus explain changes in a successional series from grassland to forest.

2 Light in vegetation canopies

In stands of vegetation leaves and other plant parts intercept the incoming light, and as a result the available amount of light attenuates from the top to the bottom of the vegetation canopy. More than half a century ago MONSI & SAEKI (1953) showed that the light distribution pattern in herbaceous plant canopies is strongly correlated to the pattern of leaf area distribution in the canopy and can be well described by a simple mathematical formula:

$$I = I_0 \cdot \exp(-kF_w) \quad \text{or} \quad \ln I/I_0 = -kF_w \quad (1)$$

Here F is the accumulative leaf area index (the amount of leaf area per unit ground area, LAI) from the top of the canopy until depth w . I_0 and I are the amounts of light (usually the photosynthetically active photon flux density, PPF) on a horizontal plain above the canopy and within the canopy at depth w , respectively. k is the coefficient of light extinction in the canopy. k is calculated as the slope of the linear regression of I/I_0 after logarithmic transformation on F (see also HIROSE & TERASHIMA 2004). This relationship holds both for single-species and multi-species canopies (MONSI & SAEKI 1953, HIROSE & WERGER 1987, HIROSE et al. 1988, WERGER & HIROSE 1991, HIROSE & WERGER 1995).

Thus, the available light in the canopy decreases exponentially with the amount of leaf area passed (Fig. 2). Accordingly, tall plants which reach high in the vegetation canopy, can capture more light, but they have to invest more in biomass (stems, long and sturdy leaves) than short plants to attain a position high in the canopy. Short plants down in the canopy, on the other hand, can save on those biomass expenditures but they also capture relatively little light.

When we measure the distribution of leaf area of each species in the vegetation canopy we can calculate the amount of light harvested per species in the vegetation stand using

the model of HIROSE & WERGER (1995): The light absorbed by the leaves of species i in the j th layer in the canopy (ϕ_{ij}) is calculated from

$$\phi_{ij} = k \cdot I_0 \cdot \exp(-kF_j) \cdot \Delta f_{ij} \quad (2)$$

where Δf_{ij} is the leaf area of species i in layer j and F_j is the cumulative leaf area at layer j . Thus ϕ_{ij} can be determined from k and the distribution of leaf area of each species in the canopy. Total light absorbed by species i (Φ_i) then is given by

$$\Phi_i = \sum_j \phi_{ij} \quad (3)$$

3 Plant biomass investment patterns and light harvesting efficiency

Since light is absorbed by leaf area, we may expect a positive correlation between light absorption and leaf area. This need not be a linear relationship, however, since leaves can overlap. Therefore, we may use a power equation to describe the relationship between light absorption and leaf area for each species in a stand:

$$\Phi = a A^b \quad (4)$$

with Φ the total amount of light absorbed by the plant species, A its total leaf area, and a and b positive constants.

In order to acquire much light in a stand, a plant not just needs a large leaf area, but also has to position its leaves high in the canopy. Such plants must invest a large fraction of their biomass in support tissues such as stems. If we assume that plants largely develop their aboveground structure to absorb light, we may expect a positive correlation between Φ and the aboveground biomass as well, and may use another power function to describe the relationship between light absorption and biomass for each species in a stand:

$$\Phi = c M^d \quad (5)$$

with M the aboveground biomass of the plant species and c and d positive constants. Dividing equation (4) by A and equation (5) by M gives

$$\Phi_{\text{area}} = \Phi/A = a A^{b-1} \quad (6)$$

and

$$\Phi_{\text{mass}} = \Phi/M = c M^{d-1} \quad (7)$$

with Φ_{area} the light absorbed per unit leaf area defined for each species and Φ_{mass} the light absorbed per unit aboveground mass defined for each species. If M is considered

the investment cost to absorb light, Φ is the benefit gained for that investment. Φ_{area} and Φ_{mass} , being the ratios of benefit to cost, can be considered efficiencies of using leaf area and aboveground biomass to absorb light (see HIROSE & WERGER (1995) where also further details of the calculation procedure for light capture are given).

We will use this model to analyse the characteristics of co-existence of species in a Dutch grassland, and to analyse the processes of vegetation succession, including shift in abundance and species replacement in a successional grassland series in Japan, with and without grazing.

In dense stands competition for light always is important. In competing for light in such dense stands, differences in plant stature may play a decisive role (WILSON 1988, ANTEN & WERGER 1996). Experimental and modelling studies have shown that plants that overtop their neighbours and display sufficient leaf area in the better-lit parts of the stand's canopy are usually the dominants in a stand (FLIERVOET 1984, HIROSE & WERGER 1995, PRONK 2004, PRONK et al. 2006, cf. MITCHLEY & WILLEMS 1995). To achieve this, biomass allocation patterns and associated light harvesting capacities are important (KÜPPERS 1985, HIROSE & WERGER 1995, ANTEN & HIROSE 1999). If constraints in plant stature do not allow a plant to reach the better-lit parts of the canopy, it may still be able to survive and grow under light-limiting conditions low in the canopy, provided that it is shade-tolerant. Here physiological mechanisms and plant morphologies allowing for increased light harvesting capacities play a role (KÜPPERS 1984, 1985, ANTEN & HIROSE 1999). We will demonstrate how these plant traits determine co-existence or species replacement in the Dutch and Japanese grasslands we analysed.

4 Species co-existence in a Dutch grassland

We analysed the species composition of a swampy grassland, the *Thelypterido-Phragmitetum* WESTHOFF & DEN HELD 1969 in the province of Utrecht, The Netherlands (HIROSE & WERGER 1995)(Fig. 1). For decades these swampy meadows have been mown annually in August to prevent succession towards swamp forest. Our stand contained 11 species (see Fig. 3, 4) ranging in height from 130 to 7 cm. *Phragmites australis* reached the highest levels in the vegetation canopy, with *Calamagrostis canescens*, *Carex acutiformis* and *Juncus acutiflorus* at middle height levels, and *Equisetum palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Peucedanum palustre*, *Hydrocotyle vulgaris*, seedlings of *Salix cinerea*, *Veronica scutellata* and *Thelypteris palustris* in the lower layers.



Fig. 1: Stand structure of the *Thelypterido-Phragmitetum* in The Netherlands at peak above-ground biomass.

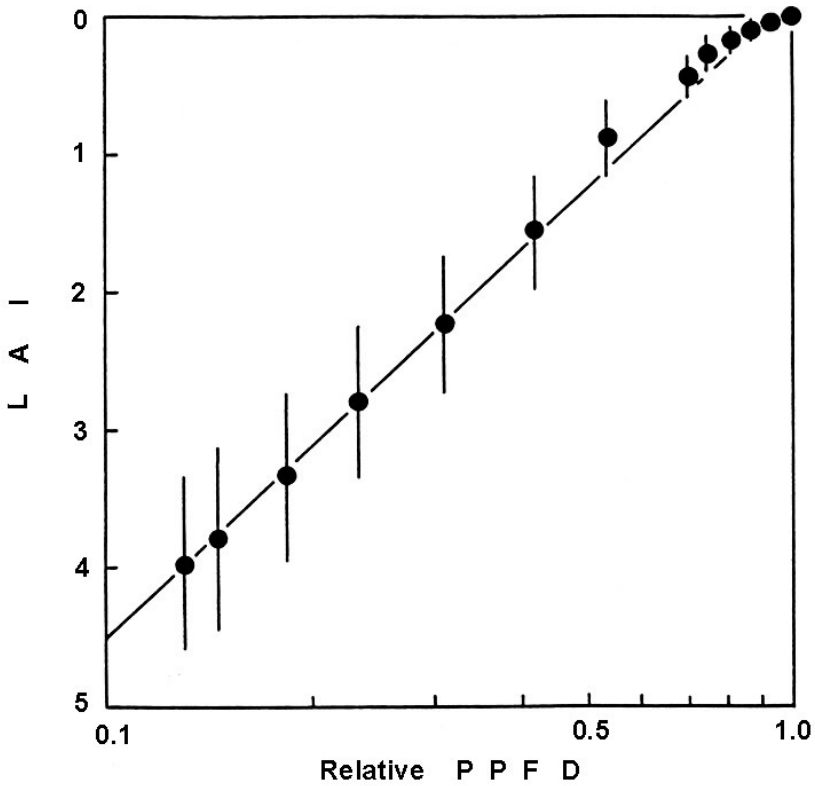


Fig. 2: Relationship between light (relative PPFD) in the vegetation canopy and the leaf area index (LAI) cumulated from the top of the canopy. Points where the amount of light in the canopy has been measured are shown together with 1 SD for the leaf area index at that point. x-axis is standardized: light just above the vegetation canopy = 1.00 (=100%).

We measured the light penetration through the vegetation canopy using light meters above and inside the vegetation. Subsequently we clipped the aboveground vegetation in layers of 10 cm height at peak standing crop, and using equations (1) through (3), we calculated light/leaf area relationship in the vegetation canopy (Fig. 2), the vertical leaf area distribution of all and each species in the vegetation canopy, and the vertical distribution pattern of the amount of light intercepted by each of the species (Fig. 3, 4). We found that the extinction coefficient k was 0.48 in this vegetation, which is clearly within the normal range for such grasslands (MONSI & SAEKI 1953, FLIERVOET 1984, ANTEN 1997). The total aboveground biomass was $407 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ with the three taller species *Phragmites*, *Calamagrostis* and *Carex*, comprising 35, 43 and 17 %, respectively, and all other 8 species together just 5 % of the total standing mass. Total leaf area index was $3.4 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$ with most leaf area concentrated in the middle layers of the vegetation canopy. *Phragmites* had most leaves in the upper, *Calamagrostis* in the middle, and

Carex in the lower layers of the vegetation canopy. *Phragmites* had 19, *Calamagrostis* 45, and *Carex* 30 % of all leaf area, and the other 8 species together just 6 %. Of all light falling into the canopy, 77 % was captured by the green parts of the canopy, 8 % by attached dead leaves, and 15 % reached ground level, where mosses grew. Of the total incoming light the green parts of *Phragmites* absorbed 23, *Calamagrostis* 37, and *Carex* 14 %, and the other 8 subordinate species together 3 % (Fig. 4).

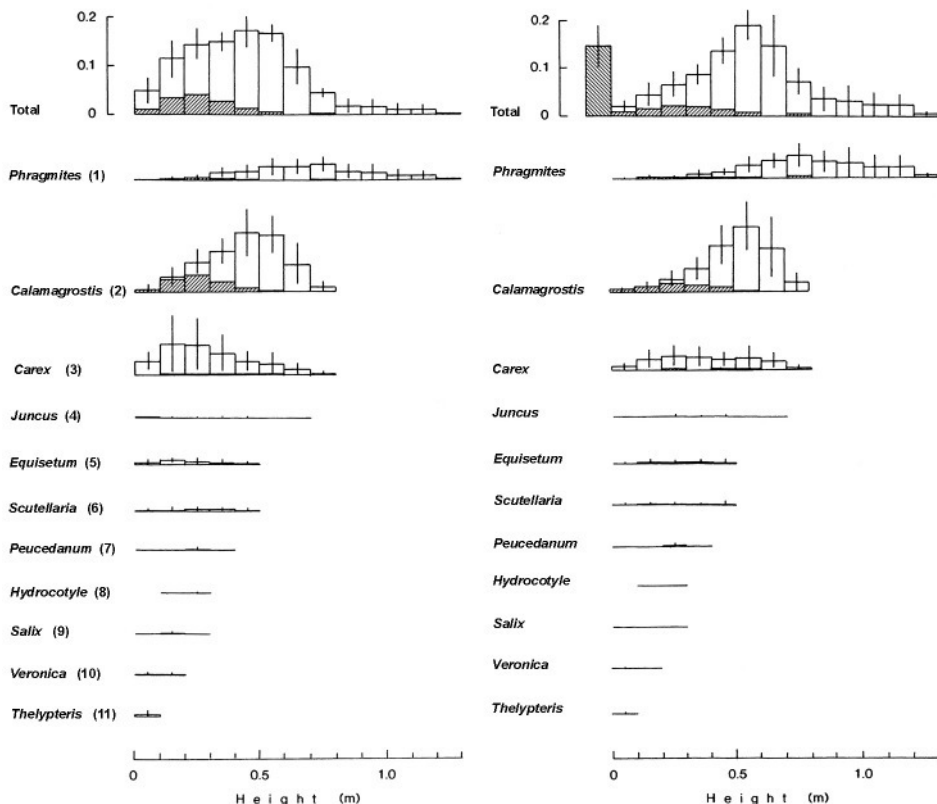


Fig. 3 (l): Vertical leaf area distribution of 11 species in the *Thelypterido-Phragmitetum* and of the total vegetation. Shaded areas are values for dead leaves. Horizontal axis represents height (m) above ground level. Vertical axis represents leaf area in relative values (total leaf area = 1)

Fig. 4 (r): Light intercepted by 11 species in the *Thelypterido-Phragmitetum* and by the total vegetation. Shaded areas are values for dead leaves. Horizontal axis represents height (m) above ground level. Vertical axis represents absorbed light (PPFD) in relative values (total absorption = 1).

Using the data and equations (4) through (7), we calculated the investments (costs), benefits and efficiencies of light capturing for all species (Fig. 5, 6). Light absorption increased more than proportionally with increasing leaf area of the species ($b > 1$) and

proportionally with increasing biomass (d was not different from 1.0). Thus, for these species, increasing their total leaf area gave more benefit in terms of amount of light captured than increasing their aboveground biomass. Among the species Φ_{area} increased significantly with increasing leaf area, but Φ_{mass} was not significantly correlated with total aboveground mass (Fig. 6). Thus, the efficiency of light capture measured per unit leaf area increased as species grew more leaf area, and these were in our stand the taller, dominant species with much of their leaf area reaching relatively high in the vegetation canopy. However, the efficiency per unit biomass did not increase as species grew more aboveground biomass, as Φ_{mass} was not necessarily large for those tall species.

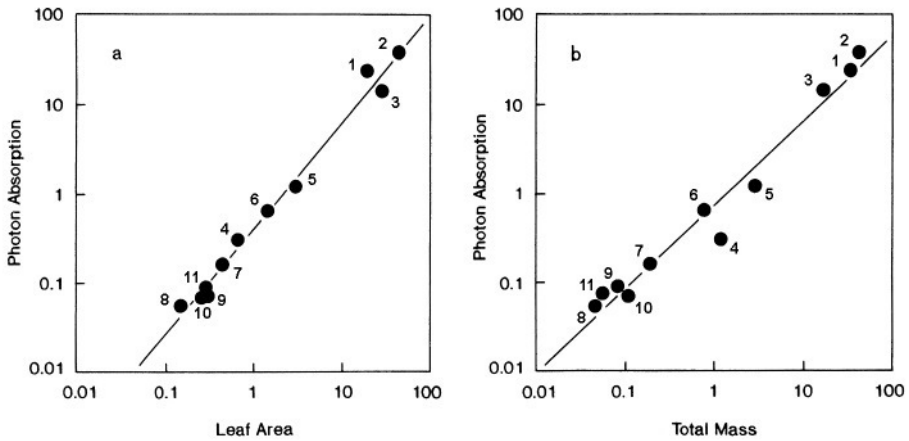


Fig. 5: Relationships between captured light (photon absorption) and leaf area (a) or aboveground biomass (b) of 11 species in the *Thelypterido-Phragmitetum* (indicated by dots; species numbers as in Fig. 3). Axes are in relative values: total captured light = 100; total leaf area = 100; total aboveground biomass = 100.

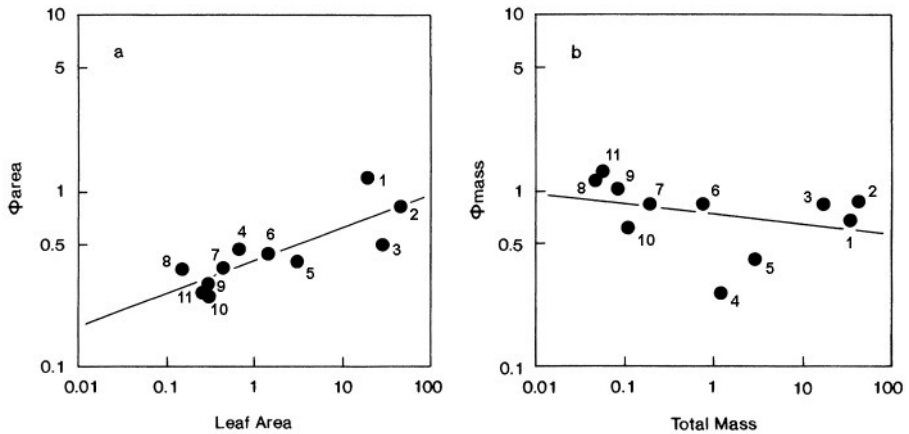


Fig. 6: Relationships between light absorbed per leaf area, Φ_{area} , and leaf area (a) and between light absorbed per aboveground mass, Φ_{mass} , and aboveground mass (b) of 11 species in the *Thelypterido-Phragmitetum* (indicated by dots; species numbers as in Fig. 3). Axes are in relative values.

Accordingly, the three taller species could dominate the canopy because they captured most of the incoming light, and they could do so, because they grew much of their leaves relatively high in the canopy. This gave them high light capture efficiencies per unit leaf area, but in order to achieve this they had to invest a large proportion of their biomass (in supporting tissues such as stems or sturdy, long leaves), and this reduced their light harvesting efficiency per unit biomass. The subordinate species, while capturing relatively little light in absolute terms and therefore having a rather low efficiency of light capture per unit leaf area, nevertheless captured their light with equal or sometimes higher efficiency per unit biomass as the taller species. They could do so, because they invested relatively large proportions of their aboveground biomass into the production of leaves and they tended to make thin leaves: the specific leaf areas (SLA, area of green leaf per unit of leaf mass) of the subordinate *Hydrocotyle* and *Thelypteris* were up to 4 fold larger than those of *Phragmites* and *Carex*. Although specific leaf area values in nearly all species vary phenotypically according to the growth conditions of the species, to a large extent the ranges in these values are species-specific (genotypically determined) (LAMBERS & POORTER 1992).

Our results show that the taller species dominating the vegetation stand have different biomass allocation strategies for light capture than the subordinate species in the lower parts of the vegetation canopy. This allows all these species to persist in the different light environments that are characteristic along the height of the vegetation canopy. While the subordinate species capture relatively little light and cannot reach the high layers of the canopy, they can persist in the shady lower part of the vegetation canopy because of their high Φ_{mass} and probably their low light compensation points. This explains their shade tolerance. The taller species, on the other hand, can maintain their dominance because of their high light capture, but they cannot also occupy the lower canopy layers by developing large leaf areas there, because of their low Φ_{mass} values and their higher light compensation points. This explains why species with so strongly different growth strategies can co-exist in the same stand.

5 Species replacement in a successional series of Japanese grasslands

Kinkazan is a small island close to the east coast of northern Honshu, Japan. Its climax vegetation is a broad-leaved deciduous forest of *Fagus crenata* and *Carpinus tschonoskii* and a mixed evergreen needle-leaved forest of *Abies firma* accompanied by *Carpinus tschonoskii*, *Zelkova serrata* and *Viburnum dilatatum* (MIYAWAKI 1987).

For centuries the island of Kinkazan falls within the precincts of the Koganeyama Shrine. In some large patches the forest has been destroyed and near the Shrine, forest regeneration has been prevented by the numerous grazing sika deer (*Cervus nippon*) which are protected on the island and have no predators locally. The sika deer have transformed those patches in closely cropped grazing lawns, dominated by the short grass *Zoysia japonica*, and they maintain them as grazing lawns for decades on end. Some large sections of these grazing lawns of up to 1 ha in size were fenced off for different lengths of time to exclude grazing. These exclosures, varying in age from 2.5 to 4.5 years, developed into a series of vegetation types of increasing plant height and

aboveground biomass, and showed a gradual shift in species composition (Fig. 7, 8, 9). It was clear that ultimately the vegetation would regenerate to forest. We analysed the species composition of the different exclosures and light capture characteristics of the species using the methods presented above. We also investigated the architecture of the two most important species, the short, rhizomatous grass *Zoysia japonica* and the tall grass *Miscanthus sinensis*. With these data we demonstrate the mechanisms of species co-existence and species replacement and thus explain the successional process that is taking place (WERGER et al. 2002).



Fig. 7: *Zoysia*-grazing lawn at Kinkazan, Japan.

Our series contained the following four early successional stages:

- The *Zoysia japonica* grazing lawn that was permanently and heavily grazed by the sika deer (Fig. 7). They kept the vegetation homogeneously low but with a dense ground cover, strongly dominated by *Zoysia japonica*, but about 20 other species occurred, all with small to tiny plants, including some seedlings of *Miscanthus sinensis*. The vegetation was up to about 4 cm tall, with a few emergent leaves and flowering stems up to 8 cm tall. Total standing crop was about $150 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, and leaf area index $1.55 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$.
- The *Hydrocotyle*-stands: a dense grassland that had developed from the *Zoysia* grazing lawn in 2.5 years. It was still strongly dominated by a dense *Zoysia* turf, also contained much *Hydrocotyle maritima* (some 10 % of the total aboveground biomass), and some 20 other species in smaller quantities, including a few small individuals of *Miscanthus*. The vegetation was about 30-40 cm tall. Total standing crop was about $445 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ and leaf area index was $3.91 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$.



Fig. 8: *Miscanthus*-grassland after several years of protection from grazing.

- The *Brachypodium*-stands: up to 65 cm tall grassland that had developed out of a *Zoysia* grazing lawn under 4.5 years of exclusion, on a somewhat dry, gentle slope. This vegetation was less dense than the *Zoysia*- and *Hydrocotyle*-stands. *Miscanthus sinensis* and *Brachypodium sylvaticum* were dominants, *Zoysia* was scarce. Total species number was about 20. Total standing crop was about $240 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ and leaf area index was $1.82 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$.
- The *Miscanthus*-stands: about 180 cm tall, dense grassland that developed out of the *Zoysia* grazing lawn, also under 4.5 years of protection from grazing, but at a damp, gentle footslope. *Miscanthus sinensis* dominated. Tall herbs, grasses, sedges, shrublets, climbers and a number of small, subordinate species were present, but *Zoysia japonica* had disappeared. Total species number was about 27. Total standing crop was about $945 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ and leaf area index was $6.05 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 8).

Though the *Brachypodium*- and *Miscanthus*-stands do not differ in length of deer exclusion, but differ in edaphic conditions, in terms of development of species composition over time and canopy structure build-up, we consider the four stages a successional series (WERGER et al. 2002).

There was a clear shift in stand structure and species composition along the early successional series. Species composition between the stages clearly overlapped, but with longer protection from grazing the vegetation grew taller and several inherently shorter species disappeared, while several taller-growing species got established. In the tallest stage, the *Miscanthus*-stands, several tall-growing herbs, climbers, and even shrubs had established between the tall growing grasses and sedges, as well as a few inherently short species that commonly occur in shady undergrowth, though the biomass of these shade-tolerant species remained relatively small. In all four successional stages tiny seedlings of the forest trees had established and some seemed to survive and grow for more than one season.

Most conspicuous was the shift in dominance as the vegetation grew taller. While *Zoysia* overwhelmingly dominated the *Zoysia*- and *Hydrocotyle*-stands, it had strongly declined in the taller *Brachypodium*-stands and had disappeared from the very tall and dense *Miscanthus*-stands. *Brachypodium* was scarce and tiny in the *Zoysia*-stands, increased to sub-dominance in the *Brachypodium*-stands, but had virtually disappeared from the very tall *Miscanthus*-stands. *Hydrocotyle* showed a similar pattern, with its highest biomass in the *Hydrocotyle*-stands. Some *Miscanthus* seedlings were found in the grazing lawn but this species does not tolerate heavy grazing; under protection from grazing, however, it soon reached full dominance.

A number of narrow-leaved ground rosette-plants, such as *Liriope minor*, *Carex humilis* and *Calamagrostis epigeios*, profited from the cessation of grazing as they managed to stretch their leaves to surprising lengths in dense and tall growing vegetation (Tab. 1). Other species were limited in the maximum leaf height they could reach when the vegetation grew taller, e. g. *Agrostis clavata*, *Zoysia japonica*, *Hydrocotyle maritima*, *Luzula capitata*, and particularly so *Viola obtusa* and *Gnaphalium japonicum* (which reached 5 cm only).

Using the equations given above we calculated the light capture characteristics of all species in all stands. The light extinction coefficients (k) in the stages were around 0.50 and thus normal for grassland vegetation types. In all stands light capture increased with the aboveground biomass of the species and in each stand there was a clear hierarchy of dominant, usually taller, species with a relatively large biomass and large leaf area, capturing most of the incoming light, and subordinate species with much smaller biomass and leaf area values and capturing a much smaller proportion of the incoming light. Thus, this pattern was not very different from that of the Dutch swampy grassland.

In the *Zoysia*-stands, where the canopy was very shallow and most leaves appeared to be well illuminated, variation in Φ_{area} between species was obviously small (Fig. 9), but Φ_{mass} differed considerably between species (Tab. 1, Fig. 10). This indicated that some species use considerably more biomass than others to harvest the same amount of light. In the other, taller-growing stands, which developed a steadily deeper shade lower in the

canopy, light availability did play an important role in organizing the canopy: variation in Φ_{area} between species was larger (Fig. 9) and Φ_{area} and total leaf area were positively related, as also found in other studies (HIROSE & WERGER 1995, ANTEN & HIROSE 1999). Particularly the increase of Φ_{area} with plant height was steep, showing that in tall and dense stands small differences in plant stature may have strong effects on plant performance (Fig. 9). In fact, it was shown in monospecific stands that initial size hierarchies are difficult to reverse (SCHMITT et al. 1986, WEINER & THOMAS 1986, WILSON 1988, NAGASHIMA et al. 1995, ANTEN & WERGER 1996, ANTEN & HIROSE 1998, HIKOSAKA et al. 1999).

Tab. 1: Values of plant height (cm) and light absorbed per aboveground mass, Φ_{mass} ($\times 10\,000$); for species that occur in more than one stand type. The canopy height of the stand types is also indicated.

Stand type	<i>Zoysia</i>		<i>Hydrocotyle</i>		<i>Brachypodium</i>		<i>Miscanthus</i>	
	plant leaf height (cm)	Φ_{mass}	plant leaf height (cm)	Φ_{mass}	plant leaf height (cm)	Φ_{mass}	plant leaf height (cm)	Φ_{mass}
Stand height (cm)	7.5		40		65		180	
<i>Galium pogananthum</i>	2.5	39.10	25	25.38				
<i>Gnaphalium japonicum</i>	2.5	72.61	5	0.40				
<i>Luzula capitata</i>	2.5	41.18	20	9.99				
<i>Viola obtusa</i>	2.5	58.20	10	5.31				
<i>Carex japonica</i>	5	42.59					100	2.59
<i>Festuca rubra</i>	7.5	23.20	40	16.21	55	11.89		
<i>Hydrocotyle maritima</i>	2.5	49.29	25	24.68	20	9.77		
<i>Liriope minor</i>	5	19.86	25	14.17	30	10.11		
<i>Zoysia japonica</i>	7.5	34.14	30	17.29	30	12.66		
<i>Agrostis clavata</i>	7.5	19.44			30	14.95		
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	2.5	49.87	40	24.11	35	26.55		
<i>Carex humulis</i>			40	23.85	55	14.43	60	1.14
<i>Calamagrostis epigeios</i>					30	8.18	140	3.42
<i>Miscanthus sinensis</i>					65	21.20	180	10.48

As in the Dutch grassland, species differed in their mass use efficiencies (Φ_{mass} values). In three of the stages there was no relation between Φ_{mass} and total aboveground mass of the species; however, in the *Miscanthus*-stands there was a significant positive relation between Φ_{mass} and total aboveground mass of the species. Interestingly, however, when comparing at the same plant mass, shoots in the *Miscanthus*-stands had significantly lower Φ_{mass} values than shoots in the other stands (Fig. 10). In the *Miscanthus*-stands, the tallest species had about the highest light harvesting efficiency, reached the top of the canopy and contributed most to the biomass of the stand (Tab. 1). In the other, earlier-successional stages, however, the tallest-growing species were not necessarily the most efficient in terms of biomass use efficiency for light harvesting.

Highest efficiencies were found in some ground rosette species in the shortest vegetation type (e. g. *Viola obtusa*, *Gnaphalium japonicum*, Tab. 1), similar as in the Dutch swampy grassland.

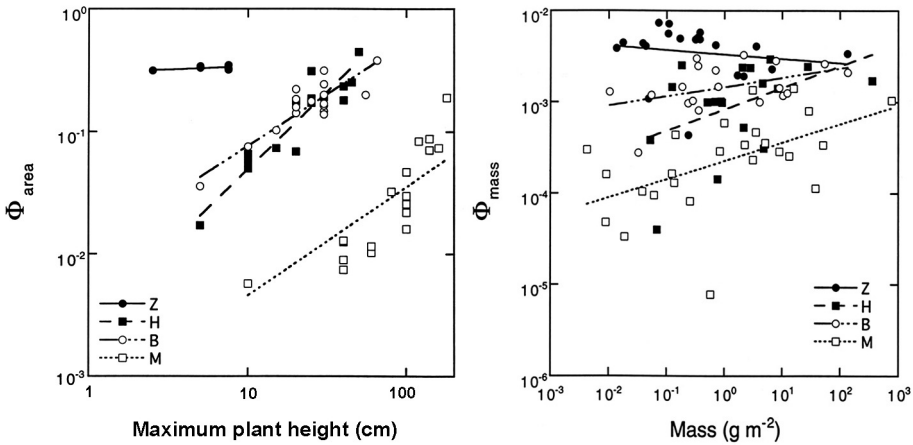


Fig. 9 (l): Relationship between light absorbed per area, Φ_{area} , and maximum plant height for 4 successional stages at Kinkazan, Japan. Z = *Zoysia*-stands, H = *Hydrocotyle*-stands, B = *Brachypodium* stands, M = *Miscanthus*-stands.

Fig. 10 (r): Relationship between light absorbed per aboveground mass, Φ_{mass} , and aboveground biomass for 4 successional stages at Kinkazan, Japan. Stages as in Fig. 9. Only the correlation for the *Miscanthus*-stands is significant ($p < 0.01$).

In the taller vegetation, the trailing *Galium pogonanthum*, the creeping *Hydrocotyle maritima* which can extend its slender petioles to lift its leaf blades higher in the canopy (cf. LEEFLANG et al. 1998), and the long-leaved ground rosette plants *Brachypodium sylvaticum* and *Carex humilis* also reached relatively high efficiencies (Tab. 1). This shows that these species possess architectural characteristics that allowed them to position some of their leaf area higher in the better-lit parts of the vegetation canopy, with relatively moderate expenditure of biomass investment.

In the very tall *Miscanthus*-stands the high efficiencies were realized by an herbaceous climber, some tall herbs, and *Miscanthus* (WERGER et al. 2002; besides *Miscanthus* not in Tab. 1). These species managed to position their leaves high in the top of the vegetation canopy, where they captured a lot of light and therefore could assimilate sufficient biomass to maintain their top position. The tall herbs and *Miscanthus* did so by investing in robust stems and/or long, sturdy leaves. The climber used the neighbouring plants for support and therefore did not heavily invest in support tissue (stems). In fact herbaceous climbers realize a considerable larger stem height per unit of stem biomass (DEN DUBBELDEN 1994, DEN DUBBELDEN & OOSTERBEEK 1995).

A shade-tolerant, short species of the undergrowth in the tall *Miscanthus*-vegetation, also realized a relatively high efficiency. This efficiency and the physiological traits of its shade-tolerance enabled it to persist low in the dark canopy.

In general, species that occurred in more than one stand type used more biomass to harvest the same amount of light as succession progressed, since they grew taller in the taller vegetation canopies and thus declined in their light harvesting efficiencies. This decline in Φ_{mass} values partly resulted from a shift in biomass investment pattern towards more support tissue, but it was more strongly caused by height growth limitations: the taller-growing species overtopped the stature-limited species and confined them to deeper parts of the canopy where there is less light available. This pattern was clearly shown by *Zoysia japonica*, *Hydrocotyle maritima*, *Carex humilis*, *Liriope minor*, *Festuca rubra*, *Viola obtusa*, etc. (Tab. 1).

In the *Miscanthus*-stands we classified the species in 'early successional' species (which also occurred in the earlier successional stands) and 'later successional' species (which first appeared in the *Miscanthus*-stands). Comparing the plants at the same height, we found that the 'early successional' species tended to have lower Φ_{mass} values than the 'later successional' species and the 'later successional' species tended to reach greater heights. The exception to this were a few 'later successional', low, shade-tolerant undergrowth species which also had relatively low efficiencies. The 'early successional' species also had significantly thicker leaves than the 'later successional' species, which contributes to explain their lower Φ_{mass} values. The biomass expenditure for light harvesting of the 'later successional' species was therefore more efficient and their relative growth rates may be potentially higher (cf. KÜPPERS 1985).

6 Grazing pressure and plant architecture

So far we showed that several plant traits affected a plant's performance and determined its position and success in the vegetation canopy, or its exclusion from the vegetation in this early successional series. In our explanation we emphasized three traits: the plant's pattern of biomass partitioning and its plasticity therein, the plant's architecture, and the plant's ability to survive as a shade-tolerant subordinate in the light-limited undergrowth. The plant's pattern of biomass partitioning and the plant's architecture relate directly to the height a plant can reach in a vegetation canopy relative to its neighbouring plants. And this relative height position in the vegetation canopy strongly contributed to explain the success of the species in this early successional series. But two conspicuous features in this early successional series remain to be explained. They concern the performance of the two dominant species in the series, *Zoysia japonica*, which totally dominated the earliest two stages, and *Miscanthus sinensis*, which completely dominated the later two stages. Why could *Zoysia* not also dominate the later two stages? And why failed *Miscanthus* to dominate also the two earliest stages?

The answers lie in the constraints of their architectures in combination with the absence or presence of the grazing pressure by the sika deer. It is not the grazing preference of the deer: both *Zoysia* and *Miscanthus* are eaten (TAKATSUKI 1980). *Miscanthus* also was not necessarily more efficient in light harvesting than *Zoysia*. *Miscanthus* took over because it can grow taller, while *Zoysia* could not. *Zoysia* is an inherently small plant that can only grow a very limited number of internodes from which leaves emerge before producing a terminal inflorescence. In the grazing lawn the internodes were extremely short, usually just 0.1 mm long, and in the taller stands these internodes could increase

more than ten fold in length but nevertheless stayed short to relative to most other species. The result was that *Zoysia* could not reach more than 30 cm in height. In the grazing lawn *Zoysia* did so well because it could make itself very small with its extremely short internodes, its nearly horizontal leaves, and its robust buds and stems that apparently were well resistant to the deer's tread. In the *Hydrocotyle*-stands *Zoysia* grew up to its maximum of 30 cm. This was sufficient to still position its leaves high up in the canopy of those stands, and thus *Zoysia* maintained a high light capture. But it was its maximum height, and *Zoysia* could not match the stature of still taller species in the *Brachypodium*-stands, e. g. *Festuca rubra* and *Miscanthus sinensis* (Tab. 1). As the vegetation grew taller, *Zoysia* could not grow to the top and thus got stuck low in the vegetation. Consequently, its light capture became strongly reduced and, since it is not a shade-tolerant species, was not able to survive as a subordinate species in the light-limited undergrowth and got extinct: It had yellow, dead leaves along its basal stem parts in the *Hydrocotyle*- and *Brachypodium*-stands, and it had completely disappeared from the tall *Miscanthus*-stands.

And why did *Miscanthus* not dominate, and in fact was even scarce, in the grazing lawn? Also a result of a constraint of its architecture: it cannot grow short, and as a consequence it does not survive heavy grazing. *Miscanthus* could only grow long internodes of 8 to 14 cm before producing the terminal inflorescence. With 15 or more internodes it could reach a leaf height of more than 2.5 m in full growth and reach the highest position in the canopy. But *Miscanthus* could not grow short internodes, nor horizontal leaves. Thus, *Miscanthus* perpetually loses meristems under heavy grazing and cannot replace its lost leaves sufficiently fast. Once grazing was excluded, however, *Miscanthus* plants could rapidly outgrow other species and overtop these. They captured much light, grew fast, and gained dominance.

This is not a steady state situation, however. Among the species that invaded and maintained themselves in these early successional stages there were some woody climbers and shrubs. It may be expected that within a few years precisely such woody climbers (*Akebia quinata*) and shrubs (*Rosa multiflora*, *Stephanandra incisa*) will manage to become dominant: they have the advantage of starting their leaf growth year after year at a higher level in the canopy because of their perennial woody stems. That will enable them to overtop the herbaceous species and pre-empt the available light for their own benefit. *Miscanthus* is not shade-tolerant, and when overshadowed it will diminish in vigour and ultimately disappear from the vegetation. The vegetation by then has become a dense scrub with climbers and some shade-tolerant undergrowth species. It is virtually certain that succession still will proceed and that the scrub will develop in forest vegetation. In nearly all our samples we found small seedlings of tree species (*Abies firma*, *Carpinus tschonoskii*, *Cornus brachypoda*, *Zelkova serrata*). They run a high risk of dying off in the shady conditions deep inside the taller vegetation canopies. But some may be expected to persist and grow and gradually get more advantage of their ever increasing leaf height on their progressively taller stems. With time they will dominate the canopy and build the forest.

Acknowledgements. This paper is dedicated to Fred J. A. Daniëls at the occasion of his 65th birthday. For so many years we have very much enjoyed sharing with Fred a curiosity in the workings of nature and we look forward to jointly continue on this road.

7 References

- ANTEN, N. P. R. (1997): Modelling canopy photosynthesis using parameters determined from simple non-destructive measurements. – *Ecol. Res.* **12**: 77-88.
- ANTEN, N. P. R. & T. HIROSE (1998): Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. – *Ann. Bot. (Lond.)* **82**: 665-673.
- ANTEN, N. P. R. & T. HIROSE (1999): Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. – *J. Ecol.* **87**: 583-597.
- ANTEN, N. P. R. & M. J. A. WERGER (1996): Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinate plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* L. with a size hierarchy of individuals. – *Oecologia* **105**: 504-513.
- DEN DUBBELDEN, K. C. (1994): Growth and allocation patterns in herbaceous climbing plants. – Ph.D.-thesis Utrecht University. 95 pp.
- DEN DUBBELDEN, K. C. & B. OOSTERBEEK (1995): The availability of external support affects allocation patterns and morphology of herbaceous climbing plants. – *Funct. Ecol.* **9**: 628-634.
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FLIERVOET, L. M. (1984): Canopy Structure of Dutch Grasslands. – PhD thesis, Utrecht University.
- HIKOSAKA, K., S. SUDOH. & T. HIROSE (1999): Light acquisition and use by individuals competing in a dense stand of an annual herb, *Xanthium canadense*. – *Oecologia* **118**: 388-396.
- HIROSE, T. & I. TERASHIMA (2004): Structure and function of plant canopies. – *Ann. Bot. (Lond.)* **95**: 3-4.
- HIROSE, T. & M. J. A. WERGER (1987): Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. – *Oecologia* **72**: 520-526.
- HIROSE, T. & M. J. A. WERGER (1995): Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. – *Ecology* **76**: 466-474.
- HIROSE, T., M. J. A. WERGER, T. L. PONS & J. W. A. VAN RHEENEN (1988): Canopy structure and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by stand density. – *Oecologia* **77**: 145-150.
- KÜPPERS, M. (1984): Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. I. Photosynthetic characteristics. – *Oecologia* **64**: 332-343.
- KÜPPERS, M. (1985): Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning. – *Oecologia* **66**: 343-352.
- LAMBERS, H. & H. POORTER (1992): Inherent variation in growth rate between higher plants: a study for physiological causes and ecological consequences. – *Adv. Ecol. Res.* **23**: 187-261.
- LEEFLANG, L., H. J. DURING & M. J. A. WERGER (1998) The role of petioles in light acquisition by *Hydrocotyle vulgaris* L. in a vertical light gradient. – *Oecologia* **117**: 235-238.
- MITCHLEY, J. & J. H. WILLEMS (1995): Vertical canopy structure of Dutch chalk grasslands in relation to their management. – *Vegetatio* **117**: 17-27.
- MIYAWAKI, A. (1987): The Vegetation of Japan. Vol. 8. Tohoku. – Shibundo Publishers, Tokyo.
- MONSI, M. & T. SAEKI (1953): Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. – *Japanese Journal of Botany* **14**: 22-52.
- NAGASHIMA, H., I. TERASHIMA & S. KATOH (1995): Effects of plant density on frequency distributions of plant height in *Chenopodium album* stands: analysis based on continuous monitoring of height growth of individual plants. – *Ann. Bot. (Lond.)* **75**: 173-180.
- PRONK, T. E. (2004): The role of plant traits in the regulation of diversity - a modelling study. – Ph.D.-thesis Utrecht University. 175 pp.
- PRONK, T. E., F. SCHIEVING, N. P. R. ANTEN & M. J. A. WERGER (2006): Plants that differ in height investment can co-exist if they are distributing non-uniformly within an area. – *Biological Complexity* **4**: 182-191.

- SCHMITT, J., D. W. EHRHARDT & M. CHEO (1986): Light-dependent dominance and suppression in experimental raddish populations.– *Ecology* **67**: 1502-1507.
- TAKATSUKI, S. (1980): Food habits of sika deer on Kinkazan Island. – Science Report of Tohoku University, Series IV (Biology) **38**: 7-31.
- WEINER, J. & S. C. THOMAS (1986): Size variability and competition in plant monocultures. – *Oikos* **47**: 211-222.
- WERGER, M. J. A. & T. HIROSE (1991): Leaf nitrogen distribution and whole canopy photosynthetic carbon gain in herbaceous stands. – *Vegetatio* **97**: 11-20.
- WERGER, M. J. A., T. HIROSE, H. J. DURING, G. W. HEIL, K. HIKOSAKA, T. ITO, U. G. NACHINSHONHOR, D. NAGAMATSU, K. SHIBASAKI, S. TAKATSUKI, J. W. VAN RHEENEN & N. P. R. ANTEN (2002): Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands. – *J. Veg. Sci.* **13**: 615-626.
- WHITFORD, P. B. (1983): Man and the equilibrium between deciduous forest and grassland. – In: HOLZNER, W., M. J. A. WERGER & I. IKUSIMA (eds), *Man's impact on vegetation*. – Junk Publ., The Hague: 163-172.
- WILSON, J. B. (1988): The effect of initial advantage on the course of plant competition. – *Oikos* **51**: 19-24.

Addresses of the authors:

Prof. Dr. Marinus J. A. Werger
 Utrecht University, Department of Plant Ecology & Biodiversity
 Institute of Environmental Biology
 P.O. Box 80084, NL-3508 TB Utrecht
 The Netherlands
 e-mail: m.j.a.werger@uu.nl

Prof. Dr. Tadaki Hirose
 Tokyo University of Agriculture
 Department of International Agriculture Development
 Sakuragaoka 1-1-1, Setagaya-ku, Tokyo 156-8502
 Japan
 e-mail: t3hirose@nodai.ac.jp

Anschriftenverzeichnis: Autoren, Herausgeber und Schriftleitung

- Prof. Dr. Teuvo **Ahti**, Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, P.O. Box 7, FI-00014 Helsinki University, Finland, e-mail: teuvo.ahiti@helsinki.fi
- Dr. Sandra **Balzer**, Bundesamt für Naturschutz, Konstantinstr. 110, 53179 Bonn, Germany
- Prof. a.D. Dr. Siegm-Walter **Breckle**, Bielefeld University, Department of Ecology, Wasserfuhr 24-26, 33619 Bielefeld, Germany, e-mail: sbreckle@gmx.de
- Dr. Stefan **Böger**, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Department Biologie, Lehrstuhl für Molekulare Pflanzenphysiologie, Arbeitsgruppe Geobotanik, Staudtstr. 5, 91058 Erlangen, Germany
- Dipl.-Biol. Judith **Boes**, Technische Universität Darmstadt, Dep. Biology, Vegetation Ecology, Schnittspahnstr. 4, 64287 Darmstadt, Germany
- Dipl.-Geol. Benjamin **Bomfleur**, Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Hindenburgplatz 57, 48143 Münster, Germany
- Dr. Michael **Breuer**, Ökologie-Zentrum der Christian-Albrechts-Universität, Olshausenstraße 40, 24098 Kiel, Germany, e-mail: mbreuer@ecology.uni-kiel.de
- Dr. Helga **Bültmann**, Institut für Ökologie der Pflanzen, Westfälische Wilhelms-Universität, Hindenburgplatz 55, 48143 Münster, Germany, e-mail: bultman@uni-muenster.de
- Prof. Dr. Hartmut **Dierschke**, Abteilung für Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Untere Karaspüle 2, 37073 Göttingen, Germany
- Prof. Dr. Klaus **Dierssen**, Ökologie-Zentrum der Christian-Albrechts-Universität, Olshausenstraße 40, 24098 Kiel, Germany, e-mail: kdierssen@ecology.uni-kiel.de
- Dr. Hein Johannes **During**, Department of Plant Ecology and Biodiversity, Utrecht University, Sorbonnelaan 16, 3584 CA Utrecht, The Netherlands, e-mail: h.j.during@uu.nl
- Dr. Carsten **Eichberg**, Technische Universität Darmstadt, Dep. Biology, Vegetation Ecology, Schnittspahnstr. 4, 64287 Darmstadt, Germany, e-mail: eichberg@bio.tu-darmstadt.de
- Götz **Ellwanger**, Bundesamt für Naturschutz, Konstantinstr. 110, 53179 Bonn, Germany
- Dr. Tassilo **Feuerer**, Universität Hamburg, Biozentrum Klein-Flottbek und Botanischer Garten, Ohnhorststr. 18, 22609 Hamburg, Germany e-mail: feuerer@botanik.uni-hamburg.de
- Dr. Hans Jürgen **Geyer**, Möllerstr. 24, 59555 Lippstadt, e-mail: hj.geyer@web.de
- Dr. William A. **Gould**, U.S. Department of Agriculture Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, Río Piedras, Puerto Rico, 00926-1119, e-mail: wgould@fs.fed.us
- Prof. Dr. S. Robbert **Gradstein**, Department of Systematic Botany, Institute of Plant Sciences, University of Göttingen, Untere Karaspüle 2, 37073 Göttingen, Germany, e-mail: sgradst@uni-goettingen.de
- Bettina **Gräf**, Naturschutzzentrum – Biologische Station Hochsauerlandkreis, St. Vitus-Schützenstr. 1, 57392 Schmallenberg-Bödefeld, Germany

- Prof. Dr. Werner **Härdtle**, Universität Lüneburg, Institut für Ökologie und Umweltchemie, Scharnhorststr. 1, 21335 Lüneburg, Germany
- Margaretha **Herppich**, Obstzüchterstr. 43, 14542 Werder (Havel), Germany
- Dr. Werner B. **Herppich**, Leibniz-Institut für Agrartechnik Potsdam-Bornim e. V., Abteilung Technik im Gartenbau, Max-Eyth-Allee 100, 14469 Potsdam, Germany, e-mail: wherppich@atb-potsdam.de
- Prof. Dr. Tadaki **Hirose**, Tokyo University of Agriculture, Department of International Agriculture Development, Sakuragaoka 1-1-1, Setagaya-ku, Tokyo 156-8502, Japan, e-mail: t3hirose@nodai.ac.jp
- Prof. Dr. Norbert **Hölzel**, Institut für Landschaftsökologie, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Robert-Koch-Straße 26-28, 48149 Münster, Germany, e-mail: nhoelzel@uni-muenster.de
- Dr. Thomas **Hövelmann**, Lambertistr. 40, 48155 Münster, Germany, e-mail: hoevelmann_thomas@yahoo.de
- Dr. Elisabeth Cornelia van der **Hoeven**, Department of Plant Ecology and Biodiversity, Utrecht University, Sorbonnelaan 16, 3584 CA Utrecht, The Netherlands, e-Mail: lvdhoeven@tiscali.nl
- Dr. Aiko **Huckauf**, Ökologie-Zentrum der Christian-Albrechts-Universität, Olshausenstraße 40, 24098 Kiel, Germany, e-mail: ahuckauf@ecology.uni-kiel.de
- Prof. Dr. Joachim **Hüppe**, Institut für Geobotanik, Leibniz Universität Hannover, Nienburger Str. 17, 30167 Hannover, Germany, e-mail: hueppe@geobotanik.uni-hannover.de
- Prof. Dr. Peter **Janiesch**, Carl v. Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Biologie und Umweltwissenschaften, 26111 Oldenburg, Germany, e-mail: peter.janiesch@uni-oldenburg.de
- Prof. Dr. Anke **Jentsch**, Helmholtz Zentrum für Umweltforschung UFZ, Permoserstr. 15, 04318 Leipzig, und Universität Bayreuth, D-95440 Bayreuth, Germany
- Prof. Dr. Hans **Kerp**, Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Hindenburgplatz 57, 48143 Münster, Germany
- Dr. Rita **Ketner-Oostra**, Algemeer 42, 6721 GD Bennekom, The Netherlands, e-mail: rita.ketner.oostra@gmail.com
- Dr. Till **Kleinebecker**, Institut für Landschaftsökologie, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Robert-Koch-Straße 26-28, 48149 Münster, Germany, e-mail: tillhan@uni-muenster.de
- Prof. Dr. Anselm **Kratochwil**, Universität Osnabrück, FB 5, Ökologie, Barbarastr. 13, 49069 Osnabrück, Germany, e-mail: kratochwil@biologie.uni-osnabrueck.de
- Prof. Dr. Michael **Krings**, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie und GeoBio-Center^{LMU}, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München, Germany
- Dr. Ilya B. **Kucherov**, Dept. Vegetation of Forest Zone, Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popov Str. 2, 197376 St.Petersburg, Russia, e-mail: dryas@peterstar.ru
- Dr. Christoph H. **Lünterbusch**, Brookstegge 24, 48683 Ahaus-Ottenstein, Germany e-mail: C.Luenterbusch@gmx.de
- Dr. Nadya V. **Matveyeva**, Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Science, Prof. Popov Str. 2, 197376 Saint Petersburg, Russia, e-mail: nadyam@NM10185.spb.edu

- Sandra **Müller**, Max-Planck-Institut für Biogeochemie, Hans-Knöll-Str. 10, 07745 Jena, Germany, e-mail: smueller@bgc-jena.mpg.de
- Prof. Dr. Werner **Nezadal**, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Department Biologie, Lehrstuhl für Molekulare Pflanzenphysiologie, Arbeitsgruppe Geobotanik, Staudtstr. 5, 91058 Erlangen, Germany
- PD Dr. Goddert v. **Oheimb**, Universität Lüneburg, Institut für Ökologie und Umweltchemie, Scharnhorststr. 1, 21335 Lüneburg, Germany
- Dr. Jens **Pallas**, Kanalstr. 81, 48147 Münster, e-mail: jens.pallas@gmx.de
- Prof. Dr. Richard **Pott**, Institut für Geobotanik, Leibniz Universität Hannover, Nienburger Str. 17, 30167 Hannover, Germany, e-mail: pott@geobotanik.uni-hannover.de
- Dr. Jutta **Rach**, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Zentrum für Didaktik, FB Biologie, Hindenburgplatz 55, 48143 Münster, Germany, e-mail: jutta.rach@uni-muenster.de
- Martha K. **Raynolds**, University of Alaska Fairbanks, Institute of Arctic Biology and Department of Biology and Wildlife, Alaska, USA, 99775, e-mail: fnmkr@uaf.edu
- Dr. Dominique **Remy**, Universität Osnabrück, FB 5, Ökologie, Barbarastr. 13, 49069 Osnabrück, Germany, e-mail: remy@biologie.uni-osnabrueck.de
- Dr. Irina **Safronova**, Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, Prof. Popov Str. 2, St. Petersburg 197376, Russia, e-mail: irinasaf@IS1189.spb.edu
- Prof. Dr. Udo **Schickhoff**, Institute of Geography, University of Hamburg, Bundesstr. 55, 20146 Hamburg, Germany, e-mail: schickhoff@geowiss.uni-hamburg.de
- Dr. Carsten **Schmidt**, Coesfeldweg 8, 48161 Münster, Germany, e-mail: bryo_schmidt@gmx.net
- Dr. Eckhard **Schröder**, Bundesamt für Naturschutz, Konstantinstr. 110, 53179 Bonn, Germany
- Werner **Schubert**, Naturschutzzentrum – Biologische Station Hochsauerlandkreis, St. Vitus-Schützenstr. 1, 57392 Schmallenberg-Bödefeld, Germany, e-mail: W.Schubert@biostation-hsk.de
- Prof. Dr. Angelika **Schwabe**, Technische Universität Darmstadt, Dep. Biology, Vegetation Ecology, Schnittspahnstr. 4, 64287 Darmstadt, Germany, e-mail: schwabe@bio.tu-darmstadt.de
- Dr. Harrie **Sipman**, Freie Universität Berlin, Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 6-8, 14195 Berlin, Germany, e-mail: h.sipman@bgbm.org
- Dr. Soili **Stenroos**, Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, P.O. Box 7, FI-00014 Helsinki University, Finland, e-mail: soili.stenroos@helsinki.fi
- Prof. Dr. Karlè V. **Sýkora**, Wageningen University, Department of Environmental Sciences, Nature Conservation and Plant Ecology Group, Droevendaalsesteeg 3a, 6708 PB Wageningen, The Netherlands
- Dr. Sandra L. **Talbot**, Alaska Science Center, U.S. Geological Survey, 4210 University Drive, Anchorage, Alaska 99508 USA, e-mail: sandy_talbot@usgs.gov
- Dr. Stephen S. **Talbot**, Division of Realty & Natural Resources, U.S. Fish and Wildlife Service, 1011 East Tudor Road, Anchorage, Alaska 99503 USA, e-mail: stephen_talbot@fws.gov
- Robert **Trappmann**, Naturschutzzentrum – Biologische Station Hochsauerlandkreis, St. Vitus-Schützenstr. 1, 57392 Schmallenberg-Bödefeld, Germany

- Dr. Maik **Veste**, Brandenburgische Technische Universität Cottbus, Forschungszentrum für Landschaftsentwicklung und Bergbaulandschaften, Konrad-Wachsmann-Allee 6, 03046 Cottbus, Germany, e-mail: maik.veste@t-online.de
- Dr. Andreas **Vogel**, Institut für Landschaftsökologie, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Robert-Koch-Straße 26-28, 48149 Münster, Germany, e-mail: voghild@uni-muenster.de
- Prof. Dr. Donald A. **Walker**, University of Alaska Fairbanks, Institute of Arctic Biology and Department of Biology and Wildlife, Alaska, USA, 99775, e-mail: ffdaw@uaf.edu
- Prof. Drs. Dr. h. c. Heinrich E. **Weber**, Am Bühner Bach 12, 49565 Bramsche, Germany, e-mail: heweber@uos.de
- Dr. Erik **Welk**, Institut für Biologie, Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Neuwerk 21, 06108 Halle, Germany
- Dr. Walter **Welß**, Botanischer Garten der Universität Erlangen-Nürnberg, Loschgestr. 3, 91054 Erlangen, Germany
- Prof. Dr. Marinus J. A. **Werger**, Utrecht University, Department of Plant Ecology & Biodiversity, Institute of Environmental Biology, P.O. Box 80084, NL-3508 TB Utrecht, The Netherlands, e-mail: m.j.a.werger@uu.nl
- Prof. a. D. Dr. Dieter J. von **Willert**, Kalkgat Phyto-Consulting, P.O. Box 235, Vanrhynsdorp 8170, South Africa, e-mail: willert@uni-muenster.de

Herausgeber:

- Dr. Helga **Bültmann**, Dr. Jens **Pallas**, Dr. Carsten **Schmidt** & Dr. Birgit **Sieg**, Institut für Ökologie der Pflanzen, Westfälische Wilhelms-Universität, Hindenburgplatz 55, 48143 Münster, Germany
e-mail: bultman@uni-muenster.de; e-mail: jens.pallas@gmx.de
e-mail: bryo_schmidt@gmx.net, e-mail: siegb@uni-muenster.de

Schriftleitung:

- Dr. Bernd **Tenbergen**, LWL-Museum für Naturkunde, Sentruper Str. 285, 48169 Münster, Germany, e-mail: bernd.tenbergen@lwl.org

