©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 25: 407–424. Göttingen 2005.

Charakterisierung der Sukzessionsstadien im *Spergulo-Corynephoretum* (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten

– Thilo Hasse –

Zusammenfassung

Sechs Untereinheiten des *Spergulo-Corynephoretum* in den Niederlanden und vier in Norddeutschland werden untersucht. Neben Frequenz und Deckung der Arten in den Vegetationsaufnahmen werden ausgewählte abiotische Faktoren gemessen. Die Vegetationsdaten werden mittels einer synoptischen Tabelle, Ordination und Artmerkmals-Spektren bezüglich des bekannten Sukzessionschemas analysiert. Die meisten der Einheiten sind durch progressive Sukzession verbunden, die von Humusakkumulation begleitet wird. Einige zeichnen sich durch abweichendes Makroklima oder Substrat bzw. die außergewöhnliche Invasion des neophytischen Mooses *Campylopus introflexus* aus. Die Sukzession ist von einem kumulativen Auftreten neuer Arten geprägt. Die meisten Pionierarten überdauern in späten Stadien in Lücken, die durch kleinräumige Störungen oder in Form von absterbenden Grashorsten entstehen. So ist der Artenreichtum im letzten Stadium am größten. Viele Pionierflechtenarten bilden Sporen und Soredien aus, während Thallusfragmentation der wichtigste Ausbreitungsmodus in den späteren Sukzessionsstadien der Erdflechtenvegetation ist.

Abstract: Characterisation of the successional stages in the *Spergulo-Corynephoretum* (*Corynephorus* grasslands) with particular emphasis on lichens

Six vegetation units of the *Spergulo-Corynephoretum* in the central Netherlands and four in Northern Germany are investigated. Frequency and cover of species as well as selected abiotic factors are recorded in vegetation relevés. The vegetation is analysed by means of a synoptic table, ordination and spectra of species attributes with respect to the known successional scheme. Most units are linked by progressive succession accompanied by accumulation of organic matter. Several units deviate however from this scheme in macroclimate, soil conditions, or owing to the extreme invasion of the exotic moss *Campylopus introflexus*. Succession is characterised by the cumulative arrival of new species. Frequent small-scale disturbances and dieback of grass tufts allow most pioneer species to survive in gaps throughout the later successional stages. As a result, species diversity is highest in the final successional stage. Many pioneer lichen species produce spores and soredia whereas thallus fragmentation is the most prominent mode of dispersal in the later successional stages of terricolous lichen vegetation.

Keywords: Chronosequence, dry grasslands, dune vegetation, lichens, succession, terricolous lichen communities.

1. Einleitung

Das *Spergulo-Corynephoretum* ist eine azidophytische Pioniergesellschaft nährstoffarmer trockener Dünensande. Ihre größte Verbreitung erreichte sie im mitteleuropäischen Flachland im 18. Jahrhundert, als die Allmendenutzung eine Überbeweidung der wenig produktiven Sandflächen zur Folge hatte. Nutzungsaufgabe, Aufforstungen, Umwandlung in produktiveres Acker- oder Grünland mittels Kunstdünger sowie die atmogene Eutrophierung haben seither zu einem Rückgang dieser Gesellschaft geführt. Verschiedene Studien beschäftigten sich in jüngster Zeit mit der Ökologie und Pflege solcher Sandtrockenrasen in Deutschland (z.B. TISCHEW & MAHN 1998, JENTSCH et al. 2002, STROH et al. 2002, WIEGLEB et al. 2003, SCHWABE & KRATOCHWIL 2004). Der Schwerpunkt liegt allerdings selten auf der Flechtenvegetation (s. jedoch z. B. SCHRÖDER 1989, BIERMANN 1999, FISCHER 2003), obwohl gerade diese in den ärmsten Silbergrasfluren den größten

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Anteil an gefährdeten Arten stellen. Diese Studie versucht, die Sukzession in flechtenreichen Silbergrasfluren zu beleuchten und stellt zudem eine Grundlage für experimentelle Untersuchungen zur Reaktion der Vegetation auf Standortveränderung dar, die an anderer Stelle behandelt werden (HASSE & DANIËLS, in Vorbereitung).

Die Silbergrasfluren der nährstoffärmsten kalkfreien Sande sind durch ihre Armut an Gefäßpflanzen und eine reiche Erdflechtenflora gekennzeichnet. Eine Berücksichtigung der Kryptogamen ist demnach unverzichtbar für eine umfassende Beschreibung dieser Gesellschaft. Das *Spergulo-Corynephoretum* Libbert 1933 sensu auct. wird hier als Bestandteil eines weitgefassten *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* Steffen 1931 aufgefasst (vgl. KRATZERT & DENGLER 1999). Einige Autoren unterscheiden darin das flechtenreiche Terminalstadium als *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* und das sehr artenarme Pionierstadium als *S.-C. typicum* (z. B. KORNECK 1993, MASSELINK 1994) bzw. als *S.-C. inops* (SCHAMINÉE et al. 1996). Eine differenzierte Betrachtung lässt in beiden Syntaxa verschiedene Ausprägungen erkennen, die sich in erster Linie in einer unterschiedlichen Zusammensetzung der Flechtenflora zeigt. Diese Ausprägungen spiegeln zum Teil unterschiedliche Sukzessionsstadien, zum Teil aber auch unterschiedliche Substrate wider.

Habituell lassen sich die folgenden Stadien innerhalb der Silbergrasfluren beschreiben: Spärliche Vegetationsbedeckung mit Silbergras, Pioniermoos-Vegetation, Stäbchenflechten-Vegetation und Rentierflechten-Vegetation. Diese Stadien werden oft als Beginn der progressiven Sukzession auf sauren nährstoffarmen Binnendünen angesehen und können viele Jahrzehnte überdauern oder rasch in Gras-Dominanzbestände, Heide oder Kiefernwald übergehen (vgl. MAGNUSSON 1982, MASSELINK 1994, FANTA 1995, JENTSCH & BEYSCHLAG 2003).

Die Vegetationseinheiten dieser Stadien werden im Folgenden mit drei Methoden bezüglich der Sukzessionsabfolge charakterisiert. Dazu werden die Stetigkeitstabelle, eine Korrespondenz-Analyse (CA) und die Spektren verschiedener Artmerkmale in den verschiedenen Vegetationseinheiten diskutiert. Abschließend werden die untersuchten Sukzessionsstadien unter Verwendung dieser Ergebnisse sowie weiteren Beobachtungen im Gelände beschrieben.

2. Untersuchungsgebiete

Die Vegetationsaufnahmen stammen aus drei sich in Größe, Klima, Substrat und Störungsintensität unterscheidenden Gebieten im zentraleuropäischen Tiefland.

162 Aufnahmen stammen aus einem großflächigen Binnendünengebiet, dem **Deelense Zand** im **Nationalpark De Hoge Veluwe** (im Folgenden „Veluwe") in den zentralen Niederlanden (52° 04´ n. Br., 05° 52´ ö. L.). Das Gebiet liegt auf etwa 37–45 m ü. NN am westlichen Rand einer bis zu 106 m hohen Stauchmoräne aus der Saale-Eiszeit und ist von Decksanden geprägt, die sekundär bis ins 20. Jahrhundert hinein verweht wurden. Flache Dünen und ausgeblasene Ebenen mit kiesreichen glazifluvialen Ablagerungen dominieren (KOSTER 1978). Auf den nährstoffärmsten Sanden kommen Silbergrasfluren, *Festuca filiformis*-dominierte Bereiche, *Calluna*-Heiden und Kiefern-Bestände (*Pinus sylvestris*) vor. Letztere sind zum Teil angepflanzt, zum Teil spontan aus Anpflanzungen hervorgegangen. Das Klima ist ozeanisch mit einem mittleren Jahresniederschlag von etwa 900 mm und einer mittleren Temperatur von 9,1 °C (Wetterstation Deelen, 50 m ü. NN) Eine ständige Störung geht von Damwild, Rehwild, Wildschweinen und Mufflons aus, deren Rückzugsgebiet nur wenige hundert Meter von den Untersuchungsflächen entfernt liegt. Anthropogene Störungen sind hingegen gering.

24 Aufnahmen stammen aus dem **NSG Swatzge- und Skabyberge** (im Folgenden „Skaby") in Brandenburg (52° 20´ n. Br., 13° 49´ ö. L., ca. 37 m ü. NN), einem Flugsandgebiet im Berliner Urstromtal (BEUTLER 2000). Die Vegetation ist durch die bis 1994 andauernde Nutzung als russisches Truppenübungsgelände geprägt. Es kommen verschiedene Sukzessionsstadien vor. Jüngere Kiefern und Birken sind zerstreut in den Offenbereichen anzutreffen, die von Sandebenen und flachen Dünen dominiert werden. Flächen mit Gebäu-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

deresten aus Beton sind von einer Gefäßpflanzen-reichen, weniger azidophytischen Vegetation bestanden. Das Klima ist subozeanisch bis subkontinental (mittlerer Jahresniederschlag 561 mm, mittlere Jahrestemperatur 8,6 °C, Wetterstation Lindenberg, 98 m ü. NN). Die Nutzung als Truppenübungsplatz führte in der Vergangenheit regelmäßig zu Bränden. Die heutigen anthropogenen Störungen sind jedoch gering und meist in Form von Kraftfahrzeugspuren vorzufinden. Wild sorgt für eine kontinuierliche Störung der Flächen, die im Vergleich mit dem vorigen Untersuchungsgebiet jedoch gering ist.

Weitere 24 Aufnahmen wurden in einem fragmentarisch ausgebildeten flussgebundenen Dünenkomplex im **NSG Lippeaue Damm-Bricht** an der Lippe in Nordrhein-Westfalen (im Folgenden „Lippe") erhoben (51° 40´ n. Br., 06° 50´ ö. L., ca. 28 m über NN). Die Sandtrockenrasen bedecken nur noch einige Dutzend Quadratmeter und werden von Weide, Waldstreifen und Acker eingerahmt. Das Klima ist subozeanisch (mittlerer Jahresniederschlag 786 mm, mittlere Jahrestemperatur 9,4 °C, Wetterstation Bocholt, 21 m ü. NN). Anthropogene Störungen in Form von Tritt und Fahrspuren überwiegen gegenüber natürlichen.

3. Methoden

3.1. Flächenauswahl

Diese Studie beschränkt sich auf dominierende, im Gelände erkennbare Vegetationseinheiten, die im Untersuchungsgebiet Veluwe bereits von MASSELINK (1994) und HASSE et al. (2002) beschrieben wurden. Die Einheiten **Ga** (Grünalgen-Typ), **Po** (*Polytrichum*-Typ), **Cz** (*Cladonia zopfii*-Typ) und **Cm** (*Cladonia mitis*-Typ) entsprechen typischen Ausprägungen der vier habituell zu unterscheidenden Sukzessionsstadien des *Spergulo-Corynephoretum*. Einheit **Cs** (*Cladonia strepsilis*-Typ) ist auf kiesreiche ausgeblasene Ebenen beschränkt und Einheit **Ca** (*Campylopus*-Typ) durch massives Eindringen des neophytischen Kaktusmooses *Campylopus introflexus* charakterisiert. Die Einheiten **PoL** (*Polytrichum*-Typ, Lippe), **CmL** (*Cladonia mitis*-Typ, Lippe), **PoS** (*Polytrichum*-Typ, Skaby) und **CmS** (*Cladonia mitis*-Typ, Skaby) stellen jeweils ein frühes Moos-dominiertes und ein spätes von Rentierflechten dominiertes Stadium in den beiden Untersuchungsgebieten Lippe und Skaby dar.

In jeder der *a priori* festgelegten Einheiten wurden im Jahre 2002 gezielt mehrere Aufnahmen angefertigt, die gleichzeitig als Replikate für experimentelle Untersuchungen verwendet werden (HASSE & DANIËLS, in Vorbereitung). Die Anzahl der Aufnahmen je Vegetationseinheit ist Tab. 1 zu entnehmen.

Für jede Einheit wurde zunächst ein Bereich mit möglichst großflächiger typischer Ausbildung abgegrenzt. Die Auswahl der Aufnahmeflächen erfolgte anhand von Zufalls-Koordinaten und umfasst somit eine zufällige Stichprobe jeder Vegetationseinheit. Dabei wurden ausgewählte Flächen, die nicht der Vegetationseinheit zugeordnet werden konnten, verworfen, was aufgrund der mosaikartigen Anordnung der Einheiten mehrfach vorkam. Ein Mindestabstand von drei Metern zwischen den Aufnahmeflächen wurde eingehalten.

3.2. Vegetationsaufnahme

Die Aufnahmegröße beträgt 30 cm x 30 cm, was zur Erfassung von Erdflechten dominierter Bestände als angemessen betrachtet wird (PAUS 1997). Jedes Aufnahmequadrat wurde mit einem Gitterrahmen in 36 Zellen von je 25 cm² Größe unterteilt. In jeder Zelle wurde für jede Art die **Deckung** unter Benutzung einer groben Skala ermittelt: (1) <1 cm², (2) 1–10 cm², (3) 11–25 cm². Die **Frequenz** über die 36 Zellen und die mittlere Deckungsstufe stellen somit die Messwerte zur Beschreibung der Quantität der Arten in einer Aufnahme dar. MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) sehen in der Frequenz eine Synthese der Parameter Artendichte und Dispersion, während die Deckung eine Abschätzung der Biomasse bzw. der Fähigkeit, organisches Material zu akkumulieren, darstellt.

Gefäßpflanzen, Moose und Flechten wurden vollständig erfasst. Im Gelände auffällige Matten fadenförmiger Algen und unbesiedelte Substrate wurden ab der Deckungsstufe (2) erhoben. Die „braune Bodenkruste" setzt sich aus unterschiedlichen Mengen coccaler Algen und den fadenförmigen Grünalgen *Klebsormidium mucosum* und *Zygogonium ericetorum* zusammen. Adulte Gräser wurden nur in den Zellen notiert, in denen sie wurzeln. In den Fällen, wo Arten im Gelände nicht einwandfrei zugeordnet werden konnten, wurden die kritischen Sippen zur Ermittlung der Frequenz und der mittleren Deckungsstufe zu Gruppen zusammengefasst. Anhand von Stichproben wurde durch Nachbestimmung mittels Mikroskop, UV-Lampe und Dünnschichtchromatographie für jede Aufnahme ermittelt,

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

welche kritischen Sippen vorkommen, so dass Stetigkeitswerte in Tab. 1 auch für kritische Sippen angegeben werden.

Für einige Artenkombinationen erwies sich die Bestimmung im Feld nur gelegentlich als schwierig, so dass eine Trennung beibehalten wurde. Das betrifft Einzeltriebe von *Campylopus introflexus* und *C. flexuosus*, Junge Individuen von *Cladonia gracilis* und *C. crispata* sowie von *C. pyxidata* ssp. *pyxidata* und *C. cervicornis*.

Cephaloziella divaricata ist vermutlich unterrepräsentiert, da sie nur in Form einzelner, schwer zu entdeckender Triebe angetroffen wurde. Grundschuppen der Gattung *Cladonia* wurden bei Arten, die selten Podetien ausbilden oder auch ohne Podetien zu bestimmen sind (*C. strepsilis*, *C. foliacea*, *C. pyxidata* ssp. *pyxidata*, *C. cervicornis* Gruppe, *C. coccifera* Gruppe, *Pycnothelia papillaria*) sofern möglich auf Artebene angesprochen. Bei den meisten Arten mussten sie jedoch zu zwei Gruppen zusammengefasst werden: Primärthallus Typ 2 mit etwas dicklichen, eher abgerundeten und größeren Grundschuppen (v. a. *Cladonia cervicornis* Gruppe und *C. pyxidata* ssp. *pyxidata*) und Primärthallus Typ 1 mit fein zerschlitzten Grundschuppen (übrige Arten).

Die *Cladonia arbuscula* Gruppe umfasst drei Chemotypen: 1. mit Rangiform- und Usninsäure (= ssp. *mitis*), 2. mit Fumarprotocetrar- und Usninsäure (= ssp. *squarrosa*), 3. mit Fumarprotocetrar-, Rangiform- und Usninsäure. Während die Zuordnung der ersten beiden Chemotypen eindeutig ist, wird der dritte Chemotyp unterschiedlich eingeordnet. RUOSS (1987) stellt diese Zwischenformen aufgrund des Vorkommens von Rangiformsäure, deren Nachweis eine dünnschichtchromatographische Analyse voraussetzt, zu ssp. *mitis*. In der Aufnahme-Praxis findet jedoch eine Zuordnung zu den Chemotypen meist anhand der Farbreaktion nach Behandlung mit PD (para-Phenylendiamin-Lösung) statt, der lediglich zum Nachweis von Fumarprotocetrarsäure dient und zu einer Zuordnung dieser Formen zu ssp. *squarrosa* führt. Aus diesem Grund werden in Tab. 1 solche Zwischenformen, die auf die Veluwe beschränkt sind, ebenfalls zu ssp. *squarrosa* gestellt. Alle Nachweise von *Cladonia arbuscula* Gruppe in der Veluwe wären nach RUOSS (1987) jedoch ssp. *mitis* zuzuordnen.

Die **Nomenklatur** der Arten folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) für Gefäßpflanzen, KOPERSKI et al. (2000) für Moose, SCHOLZ (2000) für Flechten sowie ETTL & GÄRTNER (1995) und LOCKHORST (1996) für bodenbewohnende Algen. Die Benennung der Flechten-Syntaxa richten sich nach PAUS (1997).

3.3. Bodenuntersuchungen

Die Entnahme von Bodenproben erfolgte mittels Stechzylinder (Ø = 5 cm) aus den obersten 4 cm des Mineralbodens in direkter Nachbarschaft jeder Vegetationsaufnahme. Diese Proben wurden bezüglich pH-Wert, C- und N-Gehalt sowie Kiesgehalt (> 2 mm) als Einzelproben je Aufnahme getrennt analysiert (Veluwe) oder im Form von Mischproben der gleichen Vegetationseinheit (Lippe und Skaby). Körnung wurde in allen drei Gebieten exemplarisch für jede Vegetationseinheit anhand einer Mischprobe aus je sechs Aufnahmen ermittelt.

Die bodenkundlichen Laborarbeiten erfolgten nach Standardmethoden der VDLUFA (1991). Die pH-Werte wurden in einer $CaCl_2$-Lösung (0,01 mol/l) mittels pH-Meter ohne Temperaturkompensation gemessen. Die Messung der C- und N-Gehalte erfolgte im Elementaranalysator der Firma Carlo (1500) nach Mahlen der Proben in der Ultrazentrifugalmühle. Die Bestimmung der Sandfraktionen erfolgte über Nasssiebung mit Sieben verschiedener Maschenweite (2 mm, 0,63 mm, 0,2 mm, 0,125 mm, 0,063 mm). Ton- und Schlufffraktion wurden aufgrund des geringen Anteils nicht aufgetrennt.

3.4. Analyse der Daten

Die **synoptische Tabelle** liefert quantitative Informationen über die Taxa in jeder der untersuchten Vegetationseinheiten, die als Chronosequenz zur Beschreibung der Sukzession herangezogen werden. Für jede Art werden Stetigkeitsklasse (römische Zahl), die mittlere Frequenz über die 36 Rasterzellen in Prozent (Ganzzahl) und die mittlere Deckungsstufe (Kommazahl) für jede Vegetationseinheit angegeben.

Die **Ordination** in Form einer Korrespondenz-Analyse (CA) in CANOCO für Windows (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998) dient zur Darstellung der floristischen Variation zwischen den Aufnahmen und den zugehörigen Vegetationseinheiten. Dazu wurden die Frequenzwerte aller vorkommenden Arten in den 162 Aufnahmen aus der Veluwe herangezogen. Die Ordination der abiotischen Daten wird in die bestehende auf floristischen Daten beruhende Ordination projiziert („supplementary environmental data") und gibt Aufschluss darüber, in welcher Beziehung die Faktoren zur floristischen Variation stehen. Die Bodendaten einer Mischprobe wurden dabei jeder zugehörigen Aufnahme zugeordnet.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Spektren verschiedener Artmerkmale zeigen, wie verbreitet die einzelnen Merkmalsausprägungen in jeder Vegetationseinheit sind und welche Bedeutung diesen somit zukommt. Insbesondere die Flechtenvorkommen werden mittels solcher Spektren analysiert. Für folgende fünf Merkmale werden die Verteilungen der Ausprägungen anhand der Frequenzsummen für jede Aufnahme dargestellt: 1) funktionell-taxonomische Gruppen (Algen, Flechten, Moose, Gefäßpflanzen), für Flechten weiterhin Ausbildung von 2) Apothecien, 3) Soredien sowie 4) Thallusfragmentation und 5) Wuchsform. Die Aufnahmen sind zu Vegetationseinheiten gruppiert. Frequenzsummen jeder Merkmalsausprägung werden errechnet, indem man alle Frequenzen der in der entsprechenden Aufnahme vorkommenden Arten bzw. Artengruppen mit entsprechender Merkmalsausprägung aufaddiert. Die Zuordnung der Merkmalsausprägungen zu den Arten bezieht sich auf die Gegebenheiten in den Untersuchungsgebieten und basiert auf BÜLTMANN (1999) sowie eigenen Feldbeobachtungen. Die Auswirkung der Thallusfragmentation wurde dabei bezüglich der Überlebenschance der beschädigten Individuen sowie der Fragmente eingeschätzt. Die Wuchsform-Einteilungen in Krusten-, Strauch und Blattflechten (letztere kommen nicht vor) und die Einteilung in „surface lichens" und „volume lichens" (MAGNUSSON 1981) wurden hier kombiniert. Letztere Einteilung grenzt die sich überwiegend über das Substrat ausbreitenden Strauchflechten von den überwiegend vertikal wachsenden ab.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1. Standort

Alle Böden sind als stark sauer bis sehr stark sauer einzustufen (Abb. 1) (s. AG BODEN 1994). Die Böden in Skaby sind geringfügig weniger sauer als die der beiden anderen Gebiete. Die zunehmende Azidität von der Einheit Ga hin zur Einheit Cm korreliert mit zunehmenden N- und C-Gehalten (Abb. 2) (r^2 = 0,717 und r^2 = 0,767), die durch eine Humusanreicherung bedingt sind (vgl. OLFF et al. 1993). Diese verläuft jedoch langsam. So konnten RHEENEN et al. (1995) in 2,5 Jahren keine signifikante Zunahme an organischer Substanz in Silbergrasfluren registrieren. In CmL sind C- und N-Gehalte am höchsten, was vermutlich auf den starken Laubeintrag von benachbarten Eichen und Birken zurückzuführen ist. Die Korngrößenfraktionen (Abb. 3) der Vegetationseinheiten unterscheiden sich ebenfalls nur geringfügig: Der Kiesgehalt ist in der Einheit Cs am höchsten, in Skaby ist der Anteil der feineren Fraktionen etwas höher und an der Lippe bilden stärker sortierte Sande das Substrat.

4.2. Artendiversität

Insgesamt wurden 56 Sippen (Arten bzw. Unterarten) in den 186 Aufnahmen erfasst. 36 davon sind Flechten, die meisten aus der Gattung *Cladonia*. Algen und unterschiedliche Flechten-Chemotypen inklusive der *Cladonia arbuscula*-Unterarten sind dabei nicht berücksichtigt. Die Gesamtsippenzahl pro Aufnahme variiert zwischen 3 und 26, die Sippenzahl der Flechten zwischen 0 und 19. Die größte Artendichte ist in den von Flechten dominierten Stadien vorzufinden. Die mittlere Sippenzahl je Vegetationseinheit reicht von 5,0 im Initialstadium Ga bis zu 18,8 im flechtenreichen Stadium Cs. Das von Flechten dominierte Stadium im Untersuchungsgebiet Lippe ist etwas artenärmer als in den beiden anderen Gebieten, was auf das Fehlen einiger für größere Flugsandgebiete typische Flechtenarten zurückzuführen ist.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

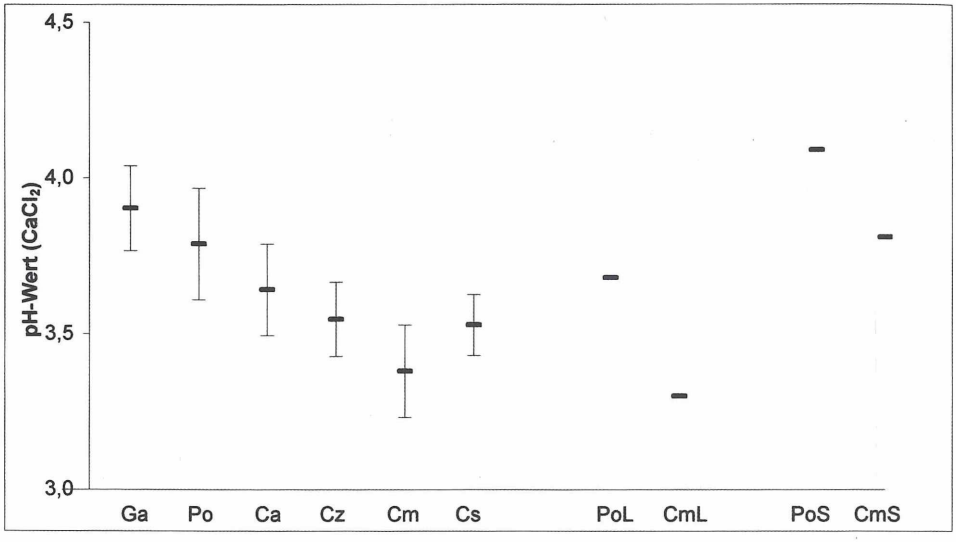


Abb. 1: pH-Werte der obersten 4 cm des Mineralbodens gemessen in $CaCl_2$-Lösung in den verschiedenen Vegetationseinheiten. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen für jeweils 6 Einzelproben (Einheiten links) bzw. Messwerte für Mischproben (Einheiten rechts). Zur Erläuterung der Kürzel vgl. Tab. 1.

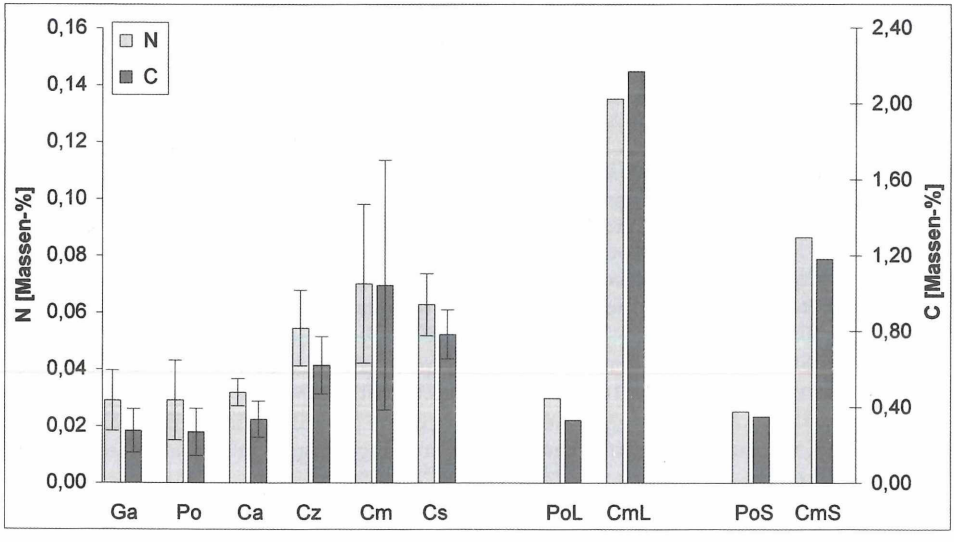


Abb. 2: C- und N-Gehalte der obersten 4 cm des Mineralbodens an Standorten verschiedener Vegetationseinheiten. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichung für jeweils 6 Einzelproben (Einheiten links) bzw. Messwerte für Mischproben (Einheiten rechts). Zur Erläuterung der Kürzel vgl. Tab. 1.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

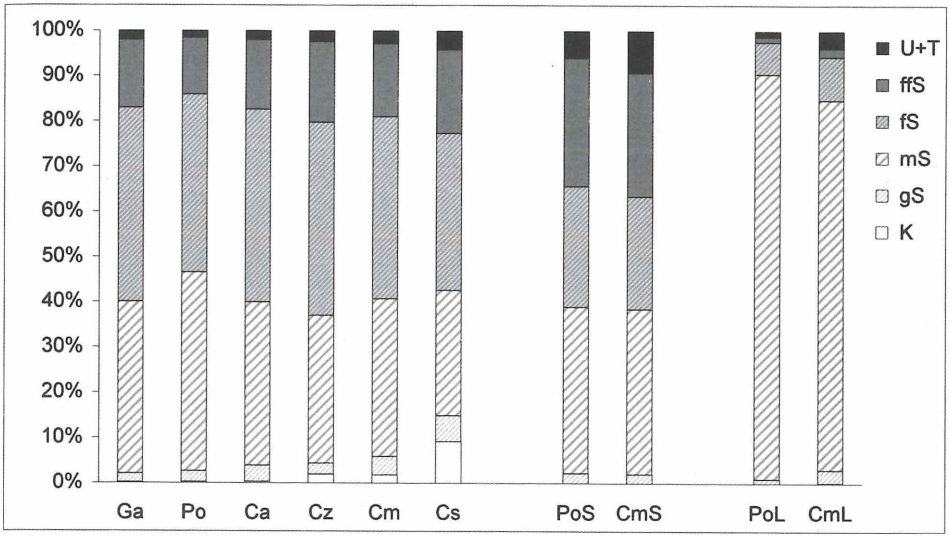


Abb. 3: Korngrößenzusammensetzung der obersten 4cm des Mineralbodens an Standorten verschiedener Vegetationseinheiten. Dargestellt sind Anteile [Massen-%] der Fraktionen U+T (≤ 0,063 mm), ffS (> 0,063–0,125 mm), fS (> 0,125 mm–0,2 mm), mS (> 0,2 mm–0,63 mm), gS (> 0,63 mm–2 mm), K (> 2 mm) gemessen an je einer Mischprobe. Zur Erläuterung der Kürzel vgl. Tab. 1.

4.3. Synoptische Tabelle

Die 186 Aufnahmen in den *a priori* festgelegten Vegetationseinheiten der drei Untersuchungsgebiete sind in der synoptischen Tabelle (Tab. 1) zusammengestellt.

Die Chronosequenz Ga → Po → Cz → Cm weist eine stetige Artenzunahme auf. Dagegen verschwinden nur wenige Arten im Verlauf wieder (*Stereocaulon condensatum* und fadenförmige Grünalgen). So ermöglicht die regelmäßige Entstehung offener Bereiche bei Störung von Wild oder Ameisen den Arten früherer Sukzessionsstadien, auch in den späteren Stadien zu überdauern. Ein regelmäßiges Absterben von Grashorsten sichert zudem das Überleben der konkurrenzschwachen humicolen Arten.

Die meisten Arten nehmen zunächst in Stetigkeit und Frequenz, später dann in ihrer Deckung zu. Frühe Besiedler wie *Cladonia diversa* and *C. macilenta* ssp. *floerkeana* sind in geringer Zahl bereits in den Initialstadien Ga und Po anzutreffen, während andere wie *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis granulosa*, *Cladonia ramulosa*, *C. glauca* und *Campylopus flexuosus* erst später hinzukommen.

Die Aufnahmen der drei Gebiete unterscheiden sich aufgrund regionaler Differenzialarten stärker als nahestehende Sukzessionsstadien eines Gebietes. Dies findet bei der gängigen Unterteilung des *Spergulo-Corynephoretum* in Subassoziationen entsprechend den Sukzessionsstadien keine Berücksichtigung.

Tabelle 1: Semiquantitative Informationen der Artvorkommen: Stetigkeitsklasse (I–V); mittlere Frequenz in einer Aufnahme [%] (1–100); Mittlere Deckungsstufe (1,0–3,0); CT = Chemotyp; * ohne Berücksichtigung der Algen und Flechten-Chemotypen; ** mit Thamnol- und Barbatsäure; *** in der Veluwe mit Fumarprotocetrar- und Rangiformsäure; **** = *Cladonia monomorpha* sensu APTROOT et al. (2001).

Untersuchungsgebiet	Nationalpark De Hoge Veluwe, zentrale Niederlande						Dünen an der Lippe, NRW		ehemal. TÜP Skaby, BB	
Vegetationseinheit	Grünalgen-Typ	Polytrichum-Typ	Campylopus-Typ	Cladonia zopfii-Typ	Cladonia mitis-Typ	Cladonia strepsilis-Typ	Polytrichum-Typ, Lippe	Cladonia mitis-Typ, Lippe	Polytrichum-Typ, Skaby	Cladonia mitis-Typ, Skaby
Vegetationseinheit – Kürzel	Ga	Po	Ca	Cz	Cm	Cs	PoL	CmL	PoS	CmS
Anzahl der Aufnahmen	30	30	12	30	30	30	6	6	6	6
Gesamtsippenanzahl in der Einheit * (Flechten / alle)	7 / 11	12 / 18	15 / 19	22 / 33	18 / 29	23 / 33	11 / 19	13 / 26	17 / 23	19 / 27
Mittlere Sippenanzahl pro Aufnahme * (Flechten / alle)	1,1 / 5,0	2,4 / 6,2	4,7 / 8,5	11,5 / 16,7	11,2 / 17,0	13,6 / 18,8	8,5 / 14,3	7,8 / 16,3	7,5 / 11,8	12,8 / 17,5
Diagnostische Arten: Spergulo-Corynephoretum										
Corynephorus canescens	V 49 2,0	V 17 2,0	V 22 1,8	V 49 1,8	V 48 1,8	V 67 1,7	V 15 2,0	V 11 2,3	V 28 1,6	V 50 1,8
Spergula morisonii	V 17 1,2	IV 24 1,2	V 12 1,0	V 50 1,3	V 23 1,2	V 52 1,1	I 3 1,0	V 17 1,1	V 26 1,1	V 72 1,3
Differentialarten: Spergulo-Corynephoretum cladonietosum										
Cladonia coccifera s. l. (Gruppe)	III 6 1,0	V 25 1,0	V 40 1,1	V 98 1,7	V 92 1,7	V 97 1,4	V 24 1,1	II 7 1,0	V 86 1,1	V 42 1,1
Cladonia diversa	III	V	V	V	V	V	V	II	V	V
Cladonia borealis	.	.	I	II	II	IV	.	.	.	.
Primärthallus Typ 1	I 4 1,0	III 8 1,1	V 7 1,0	V 82 1,2	V 58 1,1	V 67 1,1	V 32 1,0	V 31 1,1	V 36 1,0	V 37 1,0
Cladonia macilenta (Gruppe)	I 4 1,0	III 7 1,2	V 7 1,2	V 64 1,3	V 53 1,2	V 61 1,1	V 25 1,1	V 11 1,0	III 11 1,1	IV 17 1,1
C. macilenta ssp. floerkeana	I	III	V	V	V	V	V	V	III	IV
C. macilenta ssp. macilenta CT bacillaris	.	.	.	II	II	III	I	I	.	I
C. macilenta ssp. macilenta CT macilenta **	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.
Cladonia crispata var. cetrariiformis	I 3 1,0	I 3 1,0	II 4 1,3	V 35 1,4	V 57 1,5	V 45 1,3	.	.	.	.
Cladonia ramulosa	.	I 6 1,3	IV 18 1,1	V 76 1,6	V 74 1,5	V 65 1,3	.	.	I 3 1,0	IV 7 1,0
Placynthiella icmalea	.	I 6 1,0	.	III 16 1,1	V 17 1,1	III 6 1,0	.	.	II 13 1,0	V 11 1,0
Trapeliopsis granulosa	.	I 8 1,0	.	II 11 1,1	III 7 1,0	.	.	.	V 30 1,1	V 16 1,1
Cladonia pyxidata ssp. grayi (Gruppe)	.	I 3 1,0	.	II 4 1,0	II 11 1,1	III 6 1,0	IV 5 1,0	II 15 1,1	II 3 1,0	II 3 1,0
C. pyxidata ssp. grayi CT merochlorophaea	.	.	.	I	I	II	III	II	II	II
C. pyxidata ssp. grayi CT novochlorophaea	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.
C. pyxidata ssp. grayi CT cryptochlorophaea	.	I	.	I	I	II	II	II	.	.
Campylopus flexuosus	.	.	.	III 40 1,2	V 42 1,2	I 17 1,1	.	III 12 1,1	.	.
Differentialarten der Sukzessionsstadien										
Klebsormidium mucosum (Alge)	V 51 2,0	I 6 2,0	.	II 6 2,0	II 3 2,0	I 7 2,1	.	.	.	I 3 2,0
„Braune Bodenkruste" (Alge)	V 23 2,0	I 8 2,0	.	.	.	.	.	.	.	.
Stereocaulon condensatum	III 14 1,2	I 15 1,3	I 3 1,0	I 13 1,1	.	.	.	.	I 3 1,0	.
Polytrichum piliferum	V 31 1,6	V 100 2,8	V 59 1,1	V 76 1,7	IV 20 1,2	V 70 1,4	V 100 2,8	IV 35 1,3	V 100 2,8	V 44 1,4
Campylopus introflexus	V 71 1,5	V 87 1,9	V 100 3,0	V 58 1,4	IV 27 1,1	IV 21 1,1	III 8 1,5	V 26 1,3	.	.
Cladonia zopfii	I 22 1,1	II 11 1,1	I 4 1,0	V 22 1,3	III 16 1,3	III 8 1,0	.	.	I 31 1,3	V 47 1,6
Cetraria aculeata et muricata	.	.	I 6 1,0	V 32 1,4	IV 14 1,2	V 16 1,2	V 38 1,2	III 6 1,1	IV 62 1,3	V 54 1,4
Cladonia cervicornis (Gruppe)	.	.	I 3 1,0	IV 37 1,5	I 8 1,1	IV 21 1,4	.	.	V 13 1,1	V 19 1,3
C. cervicornis ssp. cervicornis et ssp. verticillata	.	.	I	IV	I	IV	.	.	V	V
C. cervicornis ssp. pulvinata	.	.	I	I	.	II	.	.	II	.
Cladonia portentosa	I 3 1,0	I 3 1,0	I 3 1,0	III 8 1,2	V 78 1,8	III 7 1,0	.	V 79 2,2	.	.
Cladonia arbuscula (Gruppe)	.	.	II 3 1,3	III 10 1,3	IV 34 1,5	I 5 1,0	.	IV 60 1,9	.	V 88 2,3
Cladonia arbuscula ssp. squarrosa (CT) ***	.	.	I	II	III	I	.	I	.	.
Cladonia arbuscula ssp. mitis (CT)	.	.	II	II	II	I	.	III	.	V
Cladonia gracilis	.	I 6 1,1	II 4 1,0	V 17 1,2	V 47 1,5	IV 18 1,3	V 19 1,3	V 58 1,4	.	V 88 1,7
Cladonia uncialis var. biuncialis	.	.	I 3 1,0	IV 18 1,1	IV 53 1,4	.	V 21 1,2	V 36 1,4	II 4 1,0	V 69 1,8
Cladonia strepsilis	.	.	.	.	.	V 68 1,6	.	.	.	.
Cladonia pyxidata ssp. pyxidata ****	.	.	.	I 29 1,7	I 6 1,0	IV 25 1,3	.	.	I 3 1,0	.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuxenia.de; download unter www.zobodat.at

| | | |

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4.4. Ordination

Die *a priori* festgelegten Vegetationseinheiten können in der Korrespondenzanalyse deutlich abgegrenzt werden (Abb. 4). Nur die Cluster der Aufnahmen der Einheiten Po und Ca, die durch die Dominanz von *Polytrichum piliferum* bzw. *Campylopus introflexus* gekennzeichnet sind, überlappen sich. Die Streuung der Aufnahmen zeigt jedoch auch, dass Übergänge zwischen allen Einheiten existieren. Bei Berücksichtigung des für die Korrespondenzanalyse charakteristischen „Arch-Effekts" bilden die Vegetationseinheiten entlang der ersten Achse (Eigenvalue = 0,462) die Serie von Ga → Po / Ca → Cz → Cm, was auf eine weitgehend linear gerichtete Sukzession deutet. So sind auch die zunehmenden Gehalte von C und N und die Versauerung zur linken Seite des Scattergramms beides typische Erscheinungen einer progressiven Sukzession und resultieren aus einer Anreicherung organischen Materials (s. LACHE 1976). Die Aufnahmen der Einheit Cs liegen abseits dieser Serie in Richtung des unteren Endes der zweiten Achse (Eigenvalue = 0,266). Sie sind durch die höchsten Kiesgehalte geprägt.

Die Bestände mit *Polytrichum*- und *Campylopus*-Dominanz (Po und Ca) scheinen eine ähnliche Stellung im Sukzessionsverlauf einzunehmen. Direkte Beobachtungen über die Genese der Bestände der Einheit Ca liegen nicht vor. Für eine gleichzeitige Ausbildung der beiden verschiedenen von Moosen dominierten Typen spricht, dass *Campylopus introflexus* auch im Pionierstadium Ga etwa gleichzeitig mit *Polytrichum piliferum* vegetativ offene Sandflächen zu besiedeln scheint, obwohl in den meisten benachbarten Moos-Beständen *Polytrichum* gegenüber *Campylopus* dominiert. Das gemeinsame Vorkommen einiger Arten

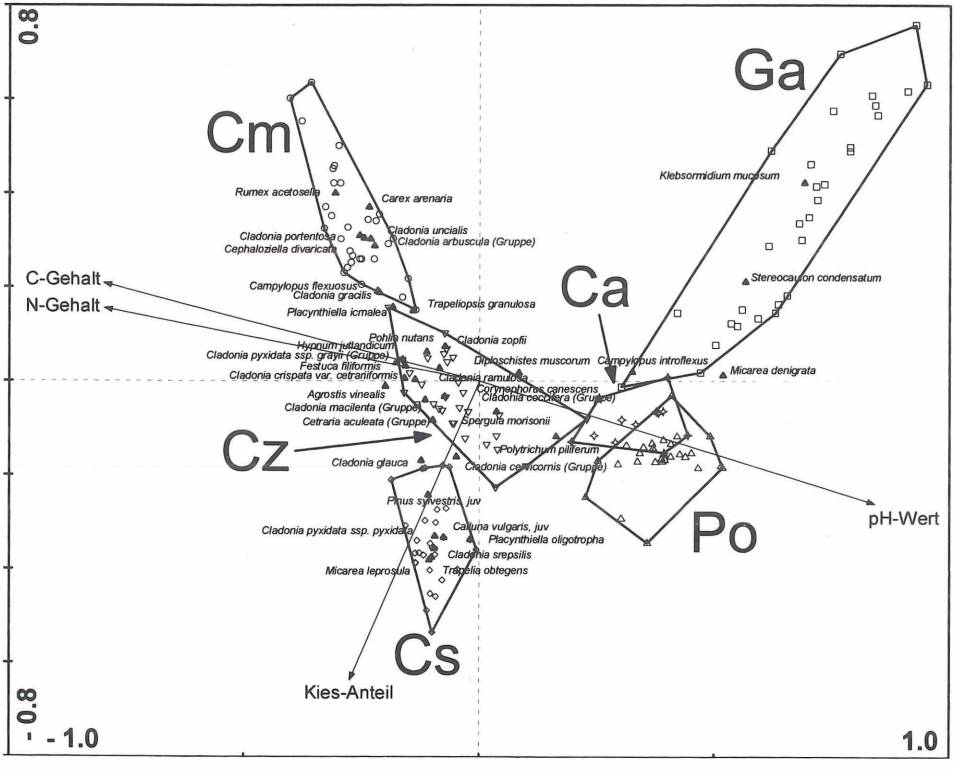


Abb. 4: Korrespondenzanalyse (CA) basierend auf floristischen Daten unter Verwendung von nachträglich projizierten abiotischen Daten („supplementary data") in CANOCO (TER BRAAK & ŠMILAUER 1998); Standardeinstellungen verwendet; Eigenvalues / erklärte Varianz der floristischen Daten: 0,462 / 24,0 % (erste Achse), 0,266 / 13,8 % (zweite Achse). Leere Symbole sind Aufnahmen, gefüllte Symbole sind Arten. Zur Erläuterung der Kürzel vgl. Tab. 1.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

in den Einheiten Ca und Cz, welche in Po weitgehend fehlen (*Cladonia ramulosa*, *C. arbuscula* Gruppe) deutet jedoch darauf hin, dass Ca auch durch massives Eindringen von *Campylopus introflexus* aus Cz hervorgegangen sein könnte. So beobachteten BIERMANN & DANIËLS (1997), dass *Campylopus introflexus* nach Störungen in der Lage war, von Flechten dominierte Vegetation zu verdrängen. Die Bodendaten geben ebenfalls keine klaren Hinweise. So liegt der pH-Wert von Ca zwischen denen der Einheiten Po und Cz während die C- und N-Gehalte im Bereich von Po liegen. Die Stellung der Einheit Ca im Sukzessionsverlauf bleibt also unklar.

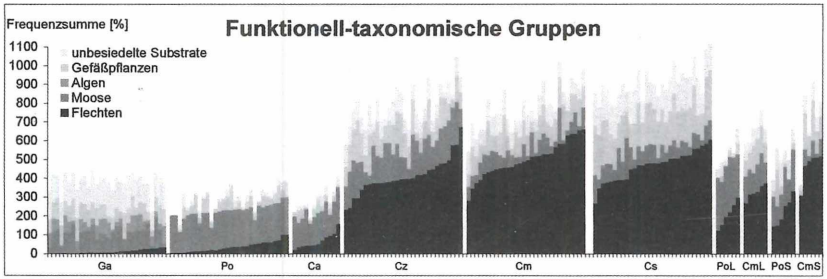
4.5. Spektren von Art-Attributen

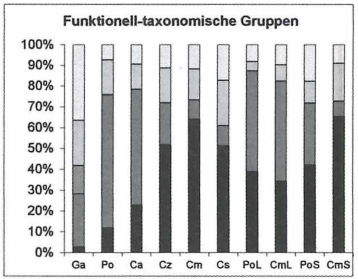
Die verschiedenen Spektren spiegeln die Unterschiede der vier habituell zu unterscheidenden Stadien wider (Abb. 5). Die Spektren der funktionell-taxonomischen Gruppen zeigen, dass die Flechten sukzessive (Ga → Po → Cz → Cm sowie PoL → CmL und PoS → CmS) an Bedeutung gewinnen, während die Moose zunächst zunehmen (Ga → Po) und später von den Flechten verdrängt werden. Algen, als die konkurrenzschwächsten Organismen, sind weitgehend auf das erste Stadium Ga beschränkt. Gefäßpflanzen sind relativ konstant, in den von Moosen dominierten Stadien kommt ihnen jedoch eine geringere Bedeutung zu, was auf die Keimung und Entwicklung hemmenden dichten Moosteppiche zurückzuführen ist.

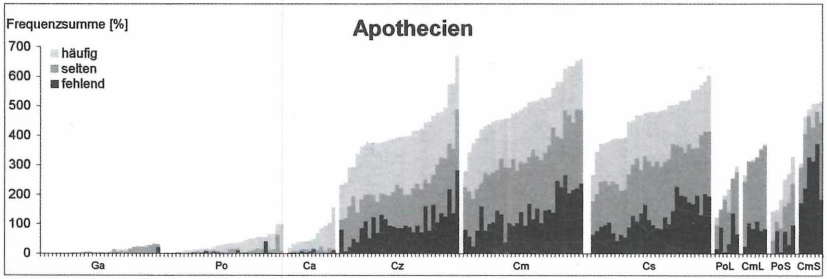
Bei den Flechten ist die Ausbildung von Apothecien und Soredien in den von Moosen dominierten Pionierstadien am häufigsten zu beobachten. Wegen der weitestgehend fehlenden Flechtenbestände im direkten Kontakt zu den Pionierstadien erfolgt die Ansiedlung hier weniger durch Thallusbruchstücke sondern überwiegend durch Sporen oder Soredien, welche leichter größere Distanzen überwinden können. Welche der beiden Diasporentypen bei der Ansiedlung die größere Bedeutung hat, ist aus den Spektren jedoch nicht erkennbar, jedoch stellte BÜLTMANN (2005) für humose Böden fest, dass Flechten mit Apothecien die frühesten Pioniere sind. Eine Ausnahme ist das Stadium Ga, in welchem *Stereocaulon condensatum* die häufigste Flechte ist, der sowohl Apothecien als auch Soredien im Gebiet fehlen. Sie verbreitet sich offenbar vorwiegend über kleine Thallusbruchstücke. In den späteren Stadien erhöht sich die Bedeutung der Arten mit fehlender Kapazität zur Fruchtkörperbildung. Deren Bedeutung variiert auch zwischen den Untersuchungsgebieten. Thallusfragmentation durch mechanische Störung fördert die Nahausbreitung vieler Flechten und ist somit in geringem Maße förderlich für Flechtenvegetation. Die Flechtenarten reagieren jedoch unterschiedlich auf Fragmentation, was mit den Ausprägungen „fördernd", „neutral" und „hemmend" eingeschätzt wurde (vgl. BÜLTMANN 1999). In flechtenreicher Vegetation sind Diasporen in Form von größeren Thallusbruchstücken ein Vorteil bei der Besiedlung gegenüber kleinen Soredien im Konkurrenzkampf um Raum und Licht (vgl. OKSANEN 1984).

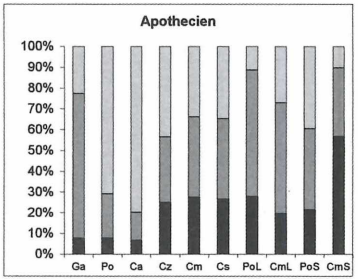
Die unter den Erdflechten weit verbreiteten Pyknidien könnten als asexuelle Verbreitungsorgane des Pilzpartners ebenfalls eine Rolle bei der Ausbreitung spielen. Felduntersuchungen dazu liegen jedoch nicht vor. Außerdem sind Fälle bekannt, in denen Pyknidien als Spermatien bei der sexuellen Vermehrung beteiligt sind (vgl. AHMADJIAN 1973).

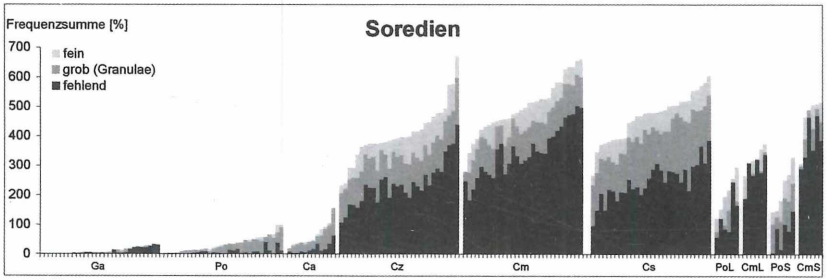
Während auf nährstoffarmen humosen Böden die Pionierarten oft Krustenflechten sind (BÜLTMANN & DANIËLS 2001), dominieren in Silbergrasfluren als Pioniere Strauchflechten. Krustenflechten siedeln sich hier vorzugsweise in Lücken innerhalb der von Flechten dominierten Vegetation an. Dabei handelt es sich überwiegend um humicole Arten, die auf Streu siedeln und nur ausnahmsweise auf Sand übergehen (*Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis granulosa*). Die Bedeutung der Krustenflechten in Silbergrasfluren ist aber insgesamt gering. „Volume lichens", die konkurrenzkräftiger als „surface lichens" sind, nehmen im Sukzessionsverlauf zu. Sie sind aufgrund ihres schnelleren Wachstums in der Lage, „surface lichens" zu überwachsen.

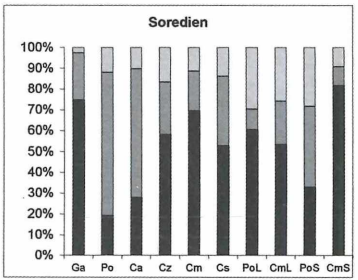












©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

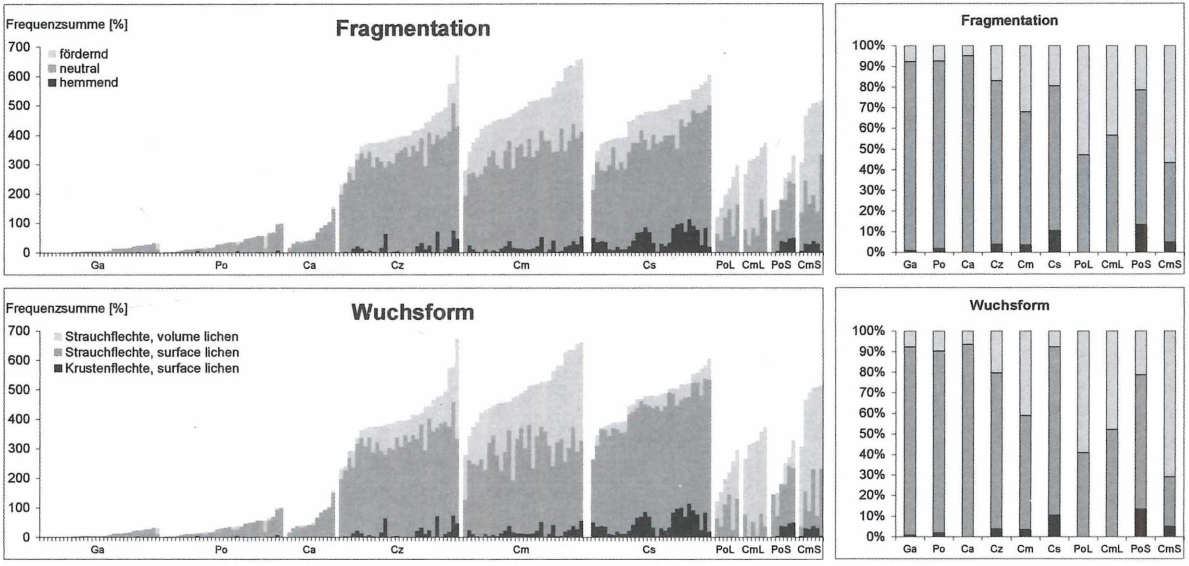


Abb. 5: Links: Spektren der unterschiedlichen Ausprägungen von fünf Merkmalen in den verschiedenen Aufnahmen gruppiert zu Vegetationseinheiten und in jeder Einheit aufsteigend angeordnet nach ihrer Frequenzsumme der Flechtenvorkommen. Die Bedeutung der einzelnen Merkmalsausprägungen wird gemessen als Frequenzsumme der zugehörigen Art-Vorkommen. Rechts: Gemittelte Merkmalsausprägungen für jede Vegetationseinheit in Prozent. Zur Erläuterung der Kürzel vgl. Tab. 1.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4.6. Zusammenfassende Beschreibung der Sukzessionsstadien des *Spergulo-Corynephoretum*

Vor dem Hintergrund einer linear gerichteten Sukzession innerhalb der Silbergrasfluren mit wechselnder Dominanz von offenem Sand, Pioniermoosen, Stäbchenflechten hin zu Rentierflechten werden die untersuchten Vegetationseinheiten abschließend beschrieben. Die Dominanzbestände von *Campylopus introflexus* deuten jedoch darauf hin, dass auch vernetzte Sukzessionswege existieren können (vgl. z. B. LONDO 1974, MAAREL & WERGER 1978, FELINKS & WIEGLEB 1998).

4.6.1. Silbergrasflur mit offenem Sand (Einheit Ga)

Der Grünalgen-Typ ist durch *Corynephorus canescens*, offenen Sand und nur spärliche Vorkommen von Moosen (*Polytrichum piliferum* und *Campylopus introflexus*) und Flechten gekennzeichnet. Fadenförmige Algen (*Klebsormidium mucosum* und *Zygogonium ericetorum*) können abhängig von der Witterung gelegentlich größere Matten ausbilden und damit zur Festigung des Sandes beitragen (PLUIS 1994). Für die Ansiedlung scheinen sie von kleinen Streupartikeln und freigewehten Feinwurzeln des Silbergrases als „Anker" Gebrauch zu machen und können von dort aus auch den benachbarten bloßen Sand überziehen. Während *Zygogonium* gelegentlich ausgedehnte stabile Matten ausbildet, ist die Haftung bei *Klebsormidium* schwach, so dass die Thalli nach stärkeren Regen-Ereignissen in kleinen Senken zusammengespült werden. Erstere Art kam nur außerhalb der Aufnahmen in Matten vor und ist deshalb in Abb. 5 nur unter dem Eintrag „braune Bodenkurste" zu finden. Lange, trockene Wetterperioden führen zum Rückgang der Bestände. *Zygogonium ericetorum* vermag auch öfters Moosteppiche zu überziehen. Beide fadenförmigen Grünalgen kommen außerdem zusammen mit verschiedenen coccalen Algen in geringen Mengen auf vielen Streuresten vor und sind dann unter „braune Bodenkruste" erfasst.

Die Pioniermoose *Polytrichum piliferum* and *Campylopus introflexus* beginnen in diesem Stadium, den Sand vegetativ zu besiedeln. *Polytrichum* breitet sich dazu durch unterirdische rhizomartige Ausläufer aus, *Campylopus* durch oberirdische Bruchstücke von Trieben. Flechten kommen sporadisch auf abgestorbenen Grashorsten (z. B. *Cladonia diversa*, *C. macilenta* ssp. *floerkeana*, *Micarea denigrata*) oder offenem Sand (*Stereocaulon condensatum*, *Cladonia zopfii*) vor. Erstere Arten siedeln sich über Soredien, Granulae oder Sporen an, letztere in Form von Thallusbruchstücken. Die Besiedlung erster Flechten und Moose erfolgt etwa zeitlich parallel (vgl. MAGNUSSON 1982).

Die regelmäßigen Vorkommen der trittempfindlichen Grünalgendecken und der Flechte *Stereocaulon condensatum*, die sich zudem ausschließlich über Thallusfragmente und somit nur langsam ausbreiten kann, zeigen an, dass solche Bestände in jüngerer Vergangenheit keinen intensiven Störungsereignissen mehr ausgesetzt waren. Der dennoch nur sehr spärliche Bewuchs deutet somit auf eine langsame Besiedlung und Festigung offener Flugsande mit dem Grünalgen-Typ in der Veluwe hin.

Das artenarme Stadium Ga findet sich bei MASSELINK (1994) als ein Initialstadium des *Spergulo-Corynephoretum typicum* auf Flächen mit relativ plötzlich aussetzender Sandverwehung. Regelmäßig offenliegendes Feinwurzelwerk von *Corynephorus* deutet jedoch auf eine noch anhaltende leichte Sandauswehung in diesen Flächen hin. *Stereocaulon condensatum* ist in der Lage, umliegende Sandkörner mit Hyphen zu verkleben (vgl. FISCHER 2003). Dadurch haftet diese Art auf offenen Sanden auch bei leichter Sandauswehung und starken Niederschläge fest an und bildet schließlich Thalli auf kleinen Sandhügeln aus.

4.6.2. Silbergrasflur mit Pioniermoos-Teppichen (Einheiten Po, PoL, PoS, Ca)

Eine vollständige Besiedlung des offenen Sandes durch die Moose *Polytrichum piliferum* und in geringeren Mengen *Campylopus introflexus* kennzeichnet das Stadium Po. Fadenförmige Algen werden von Moosen überwachsen und tauchen deshalb in allen folgenden Stadien nur sporadisch auf. Flechten (insb. *Cladonia diversa*), die im Stadium Ga weitgehend auf Basen abgestorbener Grashorste beschränkt sind, besiedeln in diesem Stadium überwiegend

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

abgestorbene aber gelegentlich auch lebende Triebe von *Polytrichum piliferum*. Das nur wenige Jahre alt werdende Silbergras ist spärlicher vorhanden, da sich Keimlinge in den dichten Moosteppichen nur schwer entwickeln können (vgl. BECHTEL et al. 1998, BÖGER 2002). Meist sind für die erfolgreiche Ansiedlung von Silbergrashorsten Lücken notwendig, die durch mechanische Störungen wie Tritt oder Ameisen-Wühlaktivität entstehen (vgl. JENTSCH et al. 2002). Möglicherweise halten diese Teppiche einen Großteil der geringeren Niederschläge ab und führen somit zu trockeneren Bodenverhältnissen. Flechten erreichen etwas höhere Frequenzen und Artenzahlen als im vorangehenden Stadium, stellen jedoch weiterhin nur eine geringe Biomasse.

In den Gebieten Lippe und Skaby treten in den von Moosen dominierten Stadien (PoL und PoS) Flechten mit höherer Stetigkeit, Frequenz und Deckung auf und einige weitere Flechtenarten treten hinzu. Auch die Moose *Ceratodon purpureus* und *Pohlia nutans*, welches in der Veluwe erst in den von Flechten dominierten Stadien auftritt, sind regelmäßig vertreten.

DREHWALD & PREISING (1991) stellen Bestände mit starker Dominanz von *Polytrichum piliferum* zur Moos-Gesellschaft *Racomitrio-Polytrichetum piliferi*, jedoch fehlen *Racomitrium* spp. in allen Untersuchungsgebieten.

Im Stadium Ca in der Veluwe bildet das schwerpunktsmäßig atlantisch verbreitete Moos *Campylopus introflexus* dicke Teppiche und lässt anderen Moosen und Gefäßpflanzen wenig Raum zur Ansiedlung. Einige Flechten, insbesondere *Cladonia diversa*, sind jedoch in der Lage, sich stellenweise auch an lebenden Moostrieben anzusiedeln. *Corynephorus canescens* ist sehr spärlich vorhanden, da die Keimung von dem dichten Moosteppich weitgehend verhindert wird. Einige Flechtenarten weisen spärliche Vorkommen auf, wobei unklar ist, ob sie sich vor oder nach Eintreten der Dominanz von *Campylopus* angesiedelt haben. Aufgrund der Robustheit des Mooses entstehen Lücken durch Tritt seltener als in den anderen Einheiten. Gelegentlich werden die Moosteppiche jedoch von Vögeln bei der Nahrungssuche regelrecht umgepflügt. Die dann unorientiert liegenden Moosteppichfragmente sterben danach oft nicht ab, sondern füllen durch Bildung neuer Triebe die entstandenen Lücken wieder aus. POTT (1995) nennt derartige Bestände *Campylopus introflexus*-Gesellschaft, neben der Dominanz von *Campylopus* lassen sich jedoch keine floristischen Unterschiede gegenüber den übrigen Sukzessionsstadien ausmachen (s. Tab. 1).

4.6.3. Silbergrasflur mit Dominanz von Stäbchenflechten (Einheiten Cz, Cs)

Im *Cladonia zopfii*-Typ (Cz) haben sich Flechtenarten der vorhergehenden Stadien ausgebreitet und die Pioniermoose großenteils verdrängt. Weitere humicole Flechten (*Cladonia glauca*, *C. pyxidata* ssp. *grayi*, *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis granulosa*) und Moose (*Campylopus flexuosus*, *Pohlia nutans*) treten hinzu. Auch Rentierflechten sind in geringen Mengen bereits vorhanden. Sie siedeln sich in Form von Thallusfragmenten aus den benachbarten an Rentierflechten reichen Beständen an. Durch Tritt entstehen regelmäßig Lücken, in denen sich kurzzeitig auch wieder fadenförmige Grünalgen sowie *Campylopus introflexus* ansiedeln können. Gleichermaßen profitieren auch Graskeimlinge (insb. *Corynephorus canescens*) und annuelle Arten wie *Spergula morisonii* davon. Die Einheit Cz enthält das *Cladonietum zopfii* und die *Cladonia bacillaris*-Mikrogesellschaft, welche abgestorbene Grashorste besiedelt.

Das Stadium Cs der kiesreichen ausgeblasenen Ebenen in der Veluwe ist durch die Arten *Cladonia strepsilis*, *C. pyxidata* ssp. *pyxidata*, *Micarea leprosula* und die mit geringen Stetigkeiten auf Kieseln wachsenden Krustenflechten *Trapelia obtegens* und *Micarea erratica* gekennzeichnet. *Cladonia borealis*, *C. macilenta* ssp. *macilenta* und *C. glauca* besitzen ihren Verbreitungsschwerpunkt in dieser Einheit. Cladonien mit spärlichem Sekundärthallus dominieren. *Carex arenaria* und *Cladonia uncialis* fehlen ganz, *C. arbuscula* Gruppe weitgehend. Letztere Flechten, die sich ausschließlich über Thallusbruchstücke verbreiten, besitzen keine nahegelegenen Diasporenquellen.

Die floristischen Unterschiede und das abweichende Substrat zeigen, dass diese Einheit nicht Teil der oben beschriebenen Sukzessionsfolge ist. Die häufig schlecht ausgebildeten

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Flechtenthalli und der hohe Anteil an unbesiedelter Streu deuten auf widrige Standortbedingungen auch für Flechten hin. Die Einheit ist trotz des Fehlens von *Pycnothelia papillaria*, welche in den Niederlanden sehr selten ist (APTROOT et al. 1999), dem *Pycnothelio-Cladonietum cervicornis* zuzuordnen, welches PAUS (1997) von leicht bodenfeuchten Standorten beschreibt. Mit Blick auf die Gefäßpflanzenvegetation wird die Einheit von MASSELINK (1994) als *Cladonia strepsilis*-Variante des *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* angesprochen.

4.6.4. Silbergrasflur mit Dominanz von Rentierflechten (Einheiten Cm, CmL, CmS)

Im Endstadium der Sukzession von Silbergrasfluren (Cm) nehmen die zuvor nur spärlich vorhanden Gräser *Festuca filiformis* and *Agrostis vinealis* zu. Unter den Flechten erreichen hochwüchsige Arten wie *Cladonia arbuscula*, *C. portentosa*, *C. gracilis* und *C. uncialis* ihre größte Ausdehnung. Bei geringer Trittstörung bilden Rentierflechten große Polster aus (Lippe, Skaby). In der Veluwe jedoch sind sie kleiner und, wie wiederholte Aufnahmen zeigten, einer recht großen Bewegung ausgesetzt. Dies ist auch auf die fehlende Haftung zum Substrat zurückzuführen. Einerseits werden so freie Lücken rasch wieder eingenommen, andererseits entstehen leicht neue Lücken. Selten finden sich auch Primärthalli von der gelegentlich fruchtenden *Cladonia portentosa*. Gräser durchwachsen die „volume lichens" nach erfolgreicher Keimung und verdecken Bereiche der Flechtenrasen nach ihrem Absterben. Während die Basis abgestorbener Grashorste in der Regel von humicolen Flechten neu besiedelt wird, werden die äußeren Bereiche meist von noch darunter überdauernden hochwüchsigen Flechten durchwachsen (v. a. *Cladonia crispata*, *C. gracilis*, *C. portentosa*). Die Streuproduktion der nur spärlich vorkommenden, rasig wachsenden Grasartigen (*Agrostis vinealis*, *Carex arenaria*) ist zu gering, um die Kryptogamen wesentlich zu beeinflussen. Zahlreiche Flächen zeichneten sich jedoch durch eine erhöhte Streuzufuhr durch benachbarte Birken oder Eichen aus.

In den Einheiten CmL und CmS der Gebiete Lippe und Skaby sind die Rentierflechten aufgrund der geringeren Störung noch aspektbeherrschender. Beide Gebiete haben eine etwas andere Zusammensetzung der Flechtenflora als die Veluwe, was einerseits auf unterschiedliche Verbreitungsareale der Arten, andererseits auf unterschiedliche historische Nutzungen und Störungsregime zurückzuführen ist. Sowohl das *Cladonietum mitis* als auch in kleineren Mengen die *Cladonia bacillaris*-Mikrogesellschaft sind in dieser Einheit enthalten.

Literatur

AG BODEN (1994): Bodenkundliche Kartieranleitung. 4. Auflage. – Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe & Geologische Landesämter in der BRD, Hannover: 392 S.

AHMADJIAN, H. (1973): The lichens. – Academic Press, London: 697 S.

APTROOT, A., SIPMAN, H. J. M. & HERK, C. M. VAN (2001): *Cladonia monomorpha*, a neglected cup lichen from Europe. – Lichenologist 33: 271–283. Cardiff.

APTROOT, A., HERK, C. M. VAN, SPARRIUS, L. B. & BOOM, P. P. G. VAN DEN (1999): Checklist van de Nederlandse Korstmossen en Lichenicole Fungi. – Buxbaumiella 50: 4–64. Nijmegen [u. a.].

BECHTEL, A., RÖTTGERMANN, M., STEINLEIN, T. & BEYSCHLAG, W. (1998): Effects of *Polytrichum piliferum* Hedw. on germination and establishment of phanerogamic species on inland dunes. – Landschaftsentwicklung und Umweltforschung 107: 155-158. Berlin.

BEUTLER, H. (2000): Neue Naturschutzgebiete in Brandenburg: Naturschutzgebiet (NSG) Swatzke- und Skabyberge. – Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg 9: 147–149. Potsdam.

BIERMANN, R. (1999): Vegetationsökologische Untersuchungen der Corynephorus-canescens-Vegetation der südlichen und östlichen Nordseeküste sowie der Kattegatinsel Læsø unter besonderer Berücksichtigung von Campylopus introflexus. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg 59: 1–148. Kiel.

– & DANIËLS, F. J. A. (1997): Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and Campylopus introflexus. – Phytocoenologia 27: 257–273. Berlin, Stuttgart.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

BÖGER, S. (2002): Keimlingsetablierung und Ausbreitung des Silbergrases *Corynephorus canescens* (L.) P.Beauv. – Diplomarbeit Universität Erlangen-Nürnberg: 107 S.

BÜLTMANN, H. (1999): Vergleichende Untersuchungen zu Textur und Struktur azidophytischer Erdflechtengesellschaften unter Berücksichtigung von Standort und Syntaxonomie. – Dissertation Universität Münster: 198S.

– (2005): Strategien und Artenreichtum von Erdflechten in Sandtrockenrasen. – Tuexenia 25: 425–443. Göttingen.

– & DANIËLS, F. J. A. (2001): Lichen richness-biomass relationship in terricolous lichen vegetation on non-calcareous substrates. – Phytocoenologia 32: 537–570. Berlin, Stuttgart.

DREHWALD, U. & PREISING, E. (1991): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens. Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme – Moosgesellschaften. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 20(9): 1–202. Hannover.

ETTL, H. & GÄRTNER, G. (1995): Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. – Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York: 721 S.

FANTA, J. (1995): Walddynamik in Flugsandgebieten des niederländischen Teiles des nordwesteuropäischen Diluviums. – Forstarchiv 66: 128–132. Hannover.

FELINKS, B. & WIEGLEB, G. (1998): Welche Dynamik schützt der Prozessschutz? – Aspekte unterschiedlicher Maßstabsebenen, dargestellt am Beispiel der Niederlausitzer Bergbaufolgegesellschaft. – Naturschutz und Landschaftsplanung 30: 298–303. Stuttgart.

FISCHER, P. (2003): Trockenrasen des Biosphärenreservates „Flußlandschaft Elbe" Vegetation, Ökologie und Naturschutz. – Archiv Naturwissenschaftlicher Dissertationen 15: 1–286. Nümbrecht.

HASSE, T., DANIËLS, F. J. A. & VOGEL, A. (2002) Komplexkartierung der Vegetation zur Bewertung einer mosaikartig strukturierten Binnendünenlandschaft. – Natur und Landschaft 77: 340–348. Stuttgart.

JENTSCH, A. & BEYSCHLAG, W. (2003): Vegetation ecology of dry acidic grasslands in the lowland area of central Europe. – Flora 198: 3–25. Jena.

–, FRIEDRICH, S., BEYSCHLAG, W. & NEZADAL, W. (2002): Significance of ant and rabbit disturbance for seedling establishment in dry acidic grasslands dominated by Corynephorus canescens. – Phytocoenologia 32: 553–580. Berlin, Stuttgart.

KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenreihe für Vegetationskunde 34: 1–519. Bonn-Bad Godesberg.

KORNECK, D. (1993): Klasse: Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 55 em. Th. Müller 61. – In: OBERDORFER, E. (Hrsg.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften – Teil II., 3. Aufl.: 13-85. Jena, Stuttgart, New York.

KOSTER, E. A. (1978): De stuifzanden van de Veluwe: een fysisch-geografische studie. – Dissertation Universität Amsterdam: 195 S.

KRATZERT, G. & DENGLER, J. (1999): Die Trockenrasen der „Gabower Hänge" am Oderbruch. – Verhandlungen des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg 132: 285–329. Berlin.

LACHE, D.-W. (1976): Umweltbedingungen von Binnendünen und Heidegesellschaften im Nordwesten Mitteleuropas. – Scripta Geobotanica 11: 1–96. Göttingen.

LOCKHORST, G. M. (1996): Comparative Taxonomic Studies on the Genus *Klebsormidium* (Charophyceae) in Europe. – Cryptogamic Studies 5: 1-132. Stuttgart, Jena, New York.

LONDO, G. (1974): Successive mapping of dune slack vegetation. – Vegetatio 33: 61–64. Dordrecht [u. a.].

MAAREL, E. VAN DER & WERGER, M. J. A. (1978): On the treatment of succession data. – Phytocoenosis 7: 257–278. Warszawa [u. a.].

MAGNUSSON, M. (1981): Composition and successions of bryophytes and lichens in an coastal dune area in southern Sweden – Diss. Univ. Lund.

– (1982): Composition and succession of lichen communities in an inner coastal dune area in Southern Sweden. – Lichenologist 14: 153–163. Cardiff.

MASSELINK, A. K. (1994): Pionier- en licheenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie. – Stratiotes 8: 32–62. Driebergen.

MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. – Wiley and Sons, New York, London, Sydney, Toronto: 547 S.

OKSANEN, J. (1984): Interspecific contact and association in sand dune vegetation dominated by bryophytes and lichens. – Annales Botanici Fennici 21: 189–199. Helsinki.

OLFF, H., HUISMAN, J. & TOOREN, B. F. VAN (1993): Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes. – Journal of Ecology 81: 693–706. Oxford [u. a.].

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

PAUS, S. M. (1997): Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands und einiger Randgebiete. Vegetationsökologische Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung des Chemismus ausgewählter Arten. – Bibliotheca Lichenologica 66: 1–259. Berlin, Stuttgart.

PLUIS, J. L. A. (1994): Algal crust formation in the inland dune. – Vegetatio 113: 41–51. Dordrecht [u. a.].

POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Auflage. – Ulmer, Stuttgart: 622 S.

RHEENEN, J. W. VAN, WERGER, M. J. A., BOBBINK, R., DANIËLS, F. J. A. & MULDERS, W. H. M. (1995): Short-term accumulation of organic matter and nutrient contents in two dry sand ecosystems. – Vegetatio 120: 161–171. Dordrecht [u. a.].

RUOSS, E. (1987): Chemotaxonomische und morphologische Untersuchungen an den Rentierflechten *Cladonia arbuscula* und *C. mitis*. – Botanica Helvetica 97: 239–263. Basel.

SCHAMINÉE, J. H. J., STORTELDER, A. H. F. & WEEDA, E. J. (1996): De Vegetatie van Nederland. Deel 3: Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden. – Uppsala, Leiden: 356 S.

SCHOLZ, P. (2000): Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. – Schriftenr. für Vegetationskd. 31: 1–298. Bonn-Bad Godesberg.

SCHRÖDER, E. (1989): Der Vegetationskomplex der Sandtrockenrasen in der Westfälischen Bucht. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 51(2): 1–95. Münster.

SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (2004) (Edit.): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? – NNA-Berichte 17(1): 1–237. Schneverdingen.

STROH, M., STORM, C., ZEHM, A. & SCHWABE, A. (2002): Restoration grazing as a tool for directed succession with diaspore inoculation: the model of sand ecosystems. – Phytocoenologia 32: 595–625. Berlin, Stuttgart.

TER BRAAK, J. F. & ŠMILAUER, P. (1998): CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide. – Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). – Biometris, Wageningen, České Budějovice: 499 S.

TISCHEW, S. & MAHN, E.-G. (1998): Ursachen räumlicher und zeitlicher Differenzierungsprozesse von Silbergrasfluren und Sandtrockenrasen auf Flächen des mitteldeutschen Braunkohlentagebaus. Grundlagen für Renaturierungskonzepte. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 28: 307–317. Göttingen.

VDLUFA (VERBAND DEUTSCHER LANDWIRTSCHAFTLICHER UNTERSUCHUNGS- UND FORSCHUNGSANSTALTEN) (1991): Methodenbuch Band I: Die Untersuchung von Böden. 4. Aufl. – VDLUFA-Verlag, Darmstadt.

WIEGLEB, G., MRZLJAK, J. & BRUNK, I. (2003): Naturschutz in Sandlandschaften – Flächen- und Managementverfahren-bezogene Bewertung von Offenlandschaften. – Culterra, Schriftenr. Inst. für Landespflege 31: 131–150. Freiburg.

WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.

Thilo Hasse
Institut für Ökologie der Pflanzen
Westfälische Wilhelms-Universität
Hindenburgplatz 55
D-48143 Münster
hasse@uni-muenster.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: NS_25

Autor(en)/Author(s): Hasse Thilo

Artikel/Article: Charakterisierung der Sukzessionsstadien im Spergulo-Corynephoretum (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten 407-424