

Abh. Naturw. Verein Bremen	43/2	289-212	Festschrift Cordes	Bremen 1996
----------------------------	------	---------	--------------------	-------------

Experimentelle Sukzessionsforschung zum Schutz seltener Zwergbinsengesellschaften in Norddeutschland

Experimental studies on dynamics and conservation of rare dwarf rush
communities (Radiolion) in North-Germany

JOSEF MÜLLER

Zusammenfassung: Entwicklung und Dynamik von Zwergbinsen-Pionierfluren (Radiolion) wurden auf Dauerflächen von Feuchtsandstandorten untersucht. Die Ergebnisse aus verschiedenen Pflege- und Standortvarianten belegen, daß Wieder-Etablierungsversuche von Kennarten der Feuchtsand-Pioniergesellschaften langfristig nur erfolgreich sind, wenn durch Pflegemaßnahmen zugleich die Entwicklung hoch- und niedrigwüchsiger Konkurrenten retardiert wird. Störungen, abgestimmt auf Lebenszyklus und ökologisches Verhalten der beteiligten Arten, sind unerläßliche Voraussetzung für Reproduktion und dauerhafte Erhaltung konkurrenzschwacher Arten. Populationsökologische Untersuchungen an *Cicendia filiformis* offenbaren einen erstaunlichen Polymorphismus, der es seltenen Arten ermöglicht, kurzzeitig günstige Überlebensbedingungen optimal zu nutzen. Aus den vergleichend-experimentellen Befunden im Laufe der Vegetationsentwicklung werden Mechanismen deutlich, die über einzelne Dauerflächen hinaus dem praktischen Naturschutz wesentliche Erkenntnisse für die Regeneration und Erhaltung seltener und gefährdeter Pflanzengemeinschaften liefern.

Summary: The dynamics of very rare pioneer plant communities were studied with permanent plots and experimental manipulations on sand-pits and other wet sandy soils in NW-Germany. Removal of surface litter layer from the extremely poor sandy soil enhanced germination of pioneer species but also of trees (birch and alder). Colonization of bare soils depends on the persisting soil seed bank (often impoverished) and on hydrological conditions. Establishment of Radiolion-species is possible only in pioneer stages of succession, seed dispersal ranges are restricted to the surroundings of existing communities. Rapid dynamics both of tree-saplings, tall grasses and of proliferating carpets of hygrophytic mosses prevent reestablishment of the tiny therophytes. Ephemerous species react to small changes of environmental conditions by escaping on „safe“ sites and by variation in growth rates and other vital attributes (polymorphism). Nevertheless, periodical disturbance creating completely open patches is a prerequisite to preserve the last isolated sites of Radiolion with its precious species of the Yellow Centaury community e.g. (*Cicendietum filiformis*). The study of vegetation and population dynamics is important in respect to protection effort as well as for an understanding of changes in natural and managed environments. Field studies on species assemblages with rapid dynamics, small scale spatial in-

teractions, and experimental simulation of environmental constraints may help to improve our knowledge about key-properties and life history traits of often rare and endangered species, which determine the pattern of initial succession.

Bedeutung der Sukzessionsforschung für den Naturschutz

Die Forderung, den zukünftigen Vegetationswandel auf genau vermessene Dauerflächen exakter zu dokumentieren als den bisherigen, die experimentelle Vertiefung zu intensivieren, um das Verbliebene zu retten (ELLENBERG 1986), ist angesichts des gravierenden Rückgangs vieler Pflanzenarten und Lebensgemeinschaften (KORNECK & SUKOPP 1988, DIERSSEN 1988, GARVE 1994, PREISING et al. 1995), mehr denn je aktuell. Anlaß für verstärkte Hinwendung zum Sukzessionsversuch, in dem durch Experimente gezielt Vegetationsentwicklungen ausgelöst und gesteuert werden sollten (SCHMIDT 1983), waren somit neben theoretischen vor allem praktische Belange im Naturschutz und in der Landschaftspflege, im Rahmen von Revitalisierung gestörter Landschaften und der Notwendigkeit zur Regeneration und Erhaltung seltener und gefährdeter Pflanzengemeinschaften. Die Bedeutung eines grundlegendes Verständnis der entscheidenden Entwicklungsprozesse und der ihnen zugrundeliegenden Mechanismen ist daher nicht nur theoretisch konzeptionell zu sehen, sondern gleichermaßen als unschätzbares Potential für die Nutzung und den Schutz biologischer Ressourcen. (FINEGAN 1984)

Manche Umweltzerstörungen sind ebenso wie latente Eingriffe und Umweltbelastungen (ELLENBERG jun. 1989) nicht mehr oder nur unter großem Aufwand reversibel. Seit mehreren Jahrzehnten werden von verschiedenen Arbeitsgruppen daher Untersuchungen zur Wiederherstellung bzw. Erhaltung extensiv genutzter Kulturlandschaften und ihrer charakteristischen Vegetation durchgeführt. Im Gegensatz zum rapiden Vegetationswandel, der in den letzten Jahren mehrfach analysiert wurde (z.B. MEISEL & v. HÜBSCHMANN 1976, KORNECK & SUKOPP 1988, ROSENTHAL & MÜLLER 1988, FRESE & MÜLLER, in diesem Band), sind Wiederherstellung und langfristige Erhaltung von Lebensgemeinschaften ungleich schwieriger zu bewerkstelligen. Ergebnisse aus umfangreichen Untersuchungen belegen eindrucksvoll die Aussagefähigkeit experimenteller Sukzessionsforschung, machen aber auch die Schwierigkeiten einer gesicherten Vorhersage und begrenzte Wiederherstellbarkeit einmal ge- und zerstörter Ökosysteme deutlich (SCHMIDT 1983, SCHREIBER 1985, 1995, BAKKER 1989, ROSENTHAL 1992, HELLBERG 1995). Aus verschiedenen Langzeitstudien zieht SCHREIBER (1985) Bilanz: „Sukzessionsstudien bieten nicht nur die Möglichkeit, neue grundsätzliche wissenschaftliche Erkenntnisse zu sammeln und u.U. bisherige Vorstellungen über Richtungen und Geschwindigkeit von Entwicklungsabläufen zu korrigieren. Sie eröffnen zugleich die Chancen, Beobachtungen über den Erfolg von Managementmaßnahmen zu sammeln und sie für den Einsatz in Naturschutz und Landschaftspflege zu optimieren. Sie führen eindrucklich vor Augen, daß man nicht vor überraschenden Wendungen im Sukzessionsverlauf sicher ist“ oder sich erst nach mehreren Jahren wichtige Entwicklungen andeuten, die einen „langen Atem“ für die notwendige Weiterführung erforderlich machen. Angesichts dieser wenig ermutigenden Aussichten mit „merkwürdigen und unerwarteten Überraschungen“ (SCHMIDT 1983) mag es vermessen erscheinen, sich episodisch auf einem „so unsicheren Arbeitsgebiet“ zu engagieren. Entwicklungsabläufe, die nicht zur erhofften Wiederherstellung der erwünschten Pflanzengemeinschaften führen, statt dessen in persistierenden Dauerstadien oder in dominanten, „unerwünschten“ Populationen münden, bestärken scheinbar die Zweifel an den Möglichkeiten experimenteller Sukzessionslenkung, machen sie andererseits aber erst reizvoll. Da Leitarten als Indikatoren für Biogeozönosen immer als Teil der gesamten Lebensgemeinschaft gesehen werden müssen, sind Pflege- und Erhaltungsmaßnahmen nicht auf einzelne Arten auszurichten

(NETTMANN 1992). Vor diesem Hintergrund erfordert die Notwendigkeit, den verbliebenen Artenreichtum zu sichern, verstärkt auch biotische Prozesse und Interaktionen innerhalb der Lebensgemeinschaften zu berücksichtigen (HARPER 1983).

Sukzession in Zwergbinsengesellschaften

Kurzlebige Pflanzengesellschaften, Zwergbinsenfluren zum Beispiel, bieten in mehrfacher Hinsicht Voraussetzungen zum Studium vegetationsökologischer und populationsdynamischer Prozesse. 1. Hohe Populationsdynamik, 2. niedrige Organisationshöhe, überschaubare Vegetationsstruktur und -bei genauem Hinsehen- gute Erfassbarkeit 3. Rasche Reaktionen auf Standorteinflüsse (klimatische, hydrologische und biotische Variabilität), die auf Abundanz- und Dominanzniveau zu deutlich wahrnehmbaren Veränderungen führt. Extreme Seltenheit und Gefährdung dieser konkurrenzwachen zwergwüchsigen und unbeständigen Pioniergesellschaften (POTT 1995) erfordern neben den Kenntnissen der Sukzessionsmechanismen auch die Sicherung und regelmäßige Schaffung offener Standorte (MÜLLER & CORDES 1985), sollen praktische Handlungsanleitungen zum Schutz der letzten verbliebenen Vorkommen in Mitteleuropa nicht zu spät kommen. Dauerflächenuntersuchungen in Pioniergesellschaften bieten darüber hinaus Vorteil, die Sukzessionsteuerung durch lenkende Pflegemaßnahmen kurzfristig experimentell auf die Vegetationsdynamik abzustimmen und in periodischer (z.T. jährlicher) Sukzessionswiederholung den Einfluß veränderter Eingriffe auf Besiedlung, Etablierung und Entwicklung und Populationsaufbau der wichtigsten Arten untersuchen zu können. Die einfache Manipulierbarkeit kurzlebiger Pflanzengemeinschaften auf kleinem Minimumareal (DIERSCHKE 1994) ermöglicht auch den umgehenden Test versuchsresultierender Hypothesen. Fragen zur Bedeutung der Samenbank können so durch zusätzliche Einpflanzung z.B. seltener *Cyperetalia*-Arten studiert werden. Mit der Untersuchung der Populationsdynamik der Zielarten unter verschiedenen Standort- und Pflegevarianten wird die prospektive Erfolgskontrolle möglich. Diese hilft, limitierende Faktoren frühzeitig durch veränderte Pflegemaßnahmen zu modifizieren. Durch wiederholte Experimente können Distanzeffekte im Hinblick auf Ausbreitungs- und Nachwanderungsmöglichkeiten und damit kausale Fragen zur Etablierung seltener Pflanzengemeinschaften beantwortet werden. Aus diesen Beispielen wird bereits ersichtlich, daß auf kleinem Raum grundlegende Probleme zur Dynamik empfindlicher, artenreicher Lebensgemeinschaften im Einklang mit praktischen Naturschutzzielen aufgegriffen werden können. Vor diesem Hintergrund erscheinen die oft bemühten Differenzierungsversuche in Grundlagen- und angewandte Forschung antiquiert.

Verbreitung von Arten der Zwergbinsengesellschaften in Norddeutschland

Die eingehende und heute gültige Gliederung der Zwergbinsenvegetation, der Klasse Isoeto-Nanojuncetea (Br.-Bl.&Tx.1943), verdanken wir PIETSCH (1973). Demnach gehören alle Gesellschaften unseres Gebietes zu den *Cyperetalia fusci*. In Norddeutschland vorkommende Ordnungskennarten sind *Peplis portula*, *Gnaphalium uliginosum*, *Isolepis setacea* und sehr selten *Cyperus fuscus*; letzteres gilt auch für die Klassenkennarten *Juncus capitatus* und *J. tenageia*, während *J. bufonius* häufig ist. POTT (1995) zählt neben anderen noch *Centunculus minimus* und *Hypericum humifusum* zu den Klassen- bzw. Ordnungskennarten, die PIETSCH mit *Radiola linoides* und *Illecebrum verticillatum* als Kennarten des Radiolion linoidis auffaßt. Dieser Verband umfaßt die Zwergbinsenvegetation offener Standorten, die nur kurze Zeit mit Stauwasser bedeckt sind. Charakteristisch sind Miniaturassoziationen geringer Wuchshöhe, die selbst unter günstigsten Wachstumsbedingungen selten höher als 5-10 cm werden. Markanteste Ge-

sellschaft in unserem Gebiet und zugleich akut vom Aussterben bedroht (PREISING et al. 1995) ist das Cicendietum filiformis (Fadenenziengesellschaft). Diese bis nach SW-Europa reichende Gesellschaft mit *Cicendia filiformis* als Assoziationskennart ist in Mitteleuropa auf den atlantisch-subatlantisch Bereich beschränkt. Hier, vermutet PIETSCH, sind die Mehrzahl der Radiolion-Gesellschaften als floristische Abwandlungen des Cicendietum filiformis anzusehen. In Anbetracht der aktuellen Gefährdung und Seltenheit sind frühere Verbreitungsangaben der Radiolion-Gesellschaften („zeichnen sich durch besondere Häufigkeit von *Juncus capitatus* und *J. tenageia* aus“ PIETSCH 1973) und Häufigkeit dieser „floristischen Kleinodien“ (ELLENBERG 1986) heute kaum nachvollziehbar. BUCHENAU (1894, 1906) erwähnte *Juncus capitatus* noch „zerstreut“, oder auf feuchten Sandböden der Geest und Vorgeest „nicht häufig“ (BUCHENAU 1936), auch *Cicendia* wurde „auf feuchtem Sand- und Heideboden nicht selten“ (BUCHENAU) oder „zerstreut“ (ALPERS 1875) notiert, die Flora Bremensis, 1855 anonym erschienen, verzeichnete detailliert viele Wuchsorte der Kennarten in Bremen(!), ALPERS beobachtete gar „schneeweiße Überzüge“ ganzer Äcker mit *Illecebrum*; *Radiola* und *Centunculus* waren auf feuchtem Sandboden für BUCHENAU (1906) noch häufig. Heute sind die meisten dieser Arten und mit ihnen die Gesellschaften durch anthropogene Eingriffe, z.B. Drainage, Eutrophierung, Aufgabe oder Intensivierung ehemals extensiver Landbewirtschaftung, in ihrer Entwicklung stark eingeschränkt (POTT 1995) und daher auch in ihrem atlantischen Verbreitungsareal äußerst selten geworden und in weiten Teilen bereits verschollen (DIERSSEN 1988, PREISING et al. 1995). Welches Ausmaß der Rückgang heute seltenster Feuchtsandbesiedler in wenigen Jahrzehnten erreicht hat, illustrieren anschaulich für Norddeutschland RAABE et al. (1987), NAGLER & CORDES (1993) und GARVE (1994). Übereinstimmend betonen alle Autoren die Problematik eines Schutzes der Zwergbinsengesellschaften, da sie als störungsabhängige „Lückenbüßer“ (POTT) regelmäßiger Eingriffe bedürfen. Flußufer, Teichböden oder Sandabgrabungen bieten natürliche oder anthropogene Wuchsorte. Natürliche Standorte, z.B. unverbauete und offene, periodische überschwemmte und trockenfallende Sand- und Schlammflächen an Fließgewässern sind heute selten. Dementsprechend sind neuere (Wieder-) Funde vor allem anthropogenen Aktivitäten zu verdanken. Das größte individuenreichste Vorkommen des Fadenziens und artenreichste Ausbildung des Cicendietum filiformis in Deutschland wird durch extensive Teichwirtschaft in den Holmer Teichen (GEBHARDT & SCHAFMEISTER 1986) ermöglicht. Waren früher Zwergbinsengesellschaften in der charakteristischen Artenzusammensetzung häufig, sind heute oftmals nur noch fragmentarische Ausbildungen zu finden. Besonders betroffen sind die Kennarten und „botanischen Kostbarkeiten“ (ELLENBERG 1986) der wechsellässigen Zwergpflanzenfluren, die MOOR schon 1936 eindrucksvoll beschrieben hat; viele Begleiter ohne systematischen Rang sind dagegen auch heute noch zahlreich auf den entsprechenden Standorten zu finden. Überrascht doch der rezente Rückgang im atlantischen Verbreitungszentrum, so verwundert es nicht, daß Vorposten der Fadenenziengesellschaft in Südostdeutschland (PIETSCH & MÜLLER-STOLL 1974) seit längerem erloschen sind (PIETSCH mdl.). Auch überregional ist nach (PIETSCH 1973) ein Rückgang von Pioniergesellschaften der Klasse Isoeto-Nanojuncetea zu verzeichnen. Innerhalb ihres mediterran-atlantischen Verbreitungsareals (MOOR 1936, PIETSCH 1973) sind die Gesellschaften geprägt durch hohe Licht- und Feuchtigkeitsansprüche. Kurzer Lebenszyklus und geringe Organisationshöhe der meisten Arten der „Zwergbinsenvegetation“ beschränken ihr Vorkommen auf nahezu konkurrenzfreie, von ausdauernden Arten noch nicht besiedelte, offene Standorte. Auf den nährstoffarmen feuchten Böden offener Sandgruben sind oft nur wenige Jahre lang Voraussetzungen für Reproduktion und Überdauern der annuellen Kennarten gegeben. Während hier durch gelegentliche Sandentnahme neue, offene Besiedlungsflächen geschaffen werden, sind ohne periodische Störungen (z.B. durch moderate Teichwirtschaft) oder geeigneten Pflegemaßnahmen die heute noch vorhandenen Pioniergesellschaften langfristig nicht zu bewahren.

NSG Sodenstich (Bremen-Borgfeld)

In den z.T. seit 1979 laufenden Projekten werden Möglichkeiten zum Schutz von kurzlebigen Pflanzengemeinschaften auf feuchten Pionierstandorten evaluiert. In Anbetracht der akuten Gefährdung der Fadenenziangesellschaft (*Cicendietum*) soll durch steuernde Eingriffe versucht werden, langfristig geeignete Voraussetzungen für das Überleben der in Mitteleuropa äußerst seltenen Pflanzenarten zu schaffen. Am Beispiel des NSG Sodenstich boten sich erste Untersuchungen wieder an, da hier die jüngere Vegetationsgeschichte durch langjährige Beobachtungen von KOLLMANN (1954, 1959) und CORDES (1958) bekannt ist. Erste noch zögerliche Versuche zur Wiederbesiedlung von „Zergbinsengesellschaften“, für die das in den Borgfelder Wümmewiesen gelegene 3 ha große Gebiet berühmt war und die 1939 zur Ausweisung als Naturschutzgebiet führten, unternahm CORDES 1970 und 1977 auf kleinsten Flächen. Ermutigt durch das spontane Auflaufen einiger Kennarten des Radiolion aus der historischen Samenbank wurde 1978 die alte Sandentnahmefläche freigelegt, mittlerweile von dichter Streuschicht bedeckt und von Erlen, Birken und Weiden bewachsen. Alte Herbarbelege und unveröffentlichte Aufzeichnungen dokumentieren neben den Arten der niedrigwüchsigen Feuchtsandpioniervegetation (*Radiola linoides*, *Illecebrum verticillatum*, *Cicendia filiformis*, *Juncus capitatus* u.a.) solche der artenreichen Magerrasen, Feucht- und Sandheiden, die unter der früheren Allmende-Nutzung im Sodenstich vorhanden waren (z.B. *Lycopodiella inundata*, *Drosera* spp., *Carex flava* ssp. *oederi*, *Gentiana pneumonanthe*, *Parnassia palustris*, *Genista anglica*). Kleinräumig zumindest waren daher Fragen der Etablierung von verschollenen und auch durch Öffnung der Waldlichtung spontan nicht aufkommenden Arten naheliegend. *Cicendia filiformis*, noch von KOLLMANN und CORDES gefunden, *Juncus capitatus*, die zuletzt 1927 aus der Sodenstich-Sandabgrabung belegt wurde, *Centunculus minimus* und *Isolepis setacea* (nach Herbarbelegen in der weiteren Umgebung vorgekommen) waren einige der Zielarten, deren Populationsdynamik durch (Wieder-) Einbringung auf Experimentalflächen untersucht wurde.

Erste Versuche waren darauf ausgerichtet, 20 Jahre nach Ende der Sandentnahme im NSG Sodenstich nahe Borgfeld die frühere Pioniervegetation erneut zu etablieren, was auf den offenen Feuchtsandflächen der ehemaligen Sandkuhle auch gelang. Nach der erfolgreichen Wiederansiedlung seltener Arten (MÜLLER & CORDES 1985) erfordert deren Erhaltung und damit die der letzten Vorkommen der gefährdeten Fadenenziangesellschaft in Norddeutschland eine gezielte Sukzessionslenkung durch geeignete Pflegemaßnahmen, sollen die erfreulichen Wiederfunde und episodischen Ausbildungen nicht der Dynamik ausdauernder Arten zum Opfer fallen. Diesem Bestreben sind an den wenigen Standorten des *Cicendietum filiformis* (ALLORGE 22) in Norddeutschland seit über 15 Jahren die Bemühungen zur langfristigen Erhaltung einer der seltensten Pflanzengesellschaft in Deutschland gewidmet. Der genannte Vorteil der leichten Manipulierbarkeit auf kleinen Flächen wurde in den letzten Jahren verstärkt genutzt, um Fragen, die sich aus ungeklärten Phänomenen innerhalb der Vegetationsentwicklung ergaben, gezielt nachzugehen. Zu diesem Zwecke wurde die Sandkuhle des NSG Sodenstich mehrfach erweitert. Einige der in den ersten Untersuchungsjahren ungestörten und geschlossenen Sukzessionsflächen wurden nach 4 Jahren erneut freigelegt (PF 8), andere neu geschaffen, auf denen die Nahverbreitung von Radiolion-Arten beobachtet werden konnte, da hier nach tiefgreifendem Bodenabtrag die Diasporen erst einwandern mußten. Auf dem Gelände des Biologischen Gartens der Universität wurde ein Versuchs-Sandbeet (100 m²) angelegt, das, mit einer Teichfolie abgedichtet, eine definierte Neigung zur tiefergelegenen Beetmitte aufweist. Durch regelbare Zu- und Entwässerung konnten die hydrologischen Bedingungen variiert und demnach die Populationsentwicklung gleichmäßig über die Fläche eingesäter Radiolion-Arten in Abhängigkeit unterschiedlicher Feuchtebedingungen untersucht werden.

Einige Beispiele aus der Entwicklung dieser konkurrenzschwachen und schutzbedürftigen Lebensgemeinschaften sind herausgegriffen. Weitergehende methodische, kausale und theoretisch-dynamische Erörterungen finden sich in MÜLLER (1996). Die Vegetationsaufnahmen wurden auf den 1 m² großen Dauerquadraten, populationsökologische Untersuchungen auf Teilflächen durchgeführt. Für die Artmächtigkeitsschätzung verwendet wurde die direkte Prozentschätzung, da diese auf den kleinen, gut überschaubaren Flächen genauere Aufnahmen ermöglicht (DIERSCHKE 1994). Dominanzwerte kleiner 1% wurden entweder zu 0,5% zusammengefaßt oder als Abundanzwerte notiert. Dabei bedeuten 0,1: Keimling; 0,2=1-3; 0,4: 4-20; 0,6: 21-100; 0,8: > 100 Individuen. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen ist angelehnt an ELLENBERG et al. (1991), ihnen sind auch die Zeigerwerte und z.T. die Lebensgemeinschaften entnommen. Die Nomenklatur der Moose folgt FRAHM & FREY 1992, eine Übersicht der Moosflora der Sandabgrabungen, das NSG Sodenstich inbegriffen, gibt KOPERSKI (i.d.Bd.).

Vegetationsentwicklung

Bereits in den ersten Jahren nach der Öffnung einer kleinen Lichtung in der ehemaligen Sandabgrabung konnten MÜLLER & CORDES (1985) viele der kennzeichnenden Arten (VC, OC, KC) der Zwergbinsenvegetation feststellen. Zwar wird der Sodenstich innerhalb der Borgfelder Wümmeniederung mit den winterlichen Überschwemmungen überflutet, daher ist ein Sameneintrag mit dem Wasser nicht auszuschließen. Gemessen am Vorkommen von Arten im Einzugsbereich der Wümme müßten dies aber Arten der artenreichen Feuchtwiesen und Ufervegetation (vgl. ROSENTHAL 1992) sein. *Radiola* und *Illecebrum* hingegen sind auch in der weiteren Umgebung nicht anzutreffen. Ebenfalls auszuschließen ist der rezente und gleichzeitige Eintrag unmittelbar nach Freilegung mit dem Wind oder durch Tiere. Obwohl Untersuchungen zum Diasporenvorrat vor Beginn der Sukzession 1979 nicht durchgeführt wurden, darf nach früheren Vorversuchen durch CORDES (mdl.) angenommen werden, daß die meisten Arten nach Freilegung des nährstoffarmen Talsandes aus dem lokalen, persistenten Diasporenvorrat keimten. Ähnliche Beobachtungen berichteten KAPLAN & LENSKI (1989) von freigelegten Pionierstandorten ehemaliger Feuchtheiden und Heideweiher.

Abhängig von den hydrologischen Bedingungen konnten auf unterschiedlichem Geländeniveau bestimmte Vegetationszonierungen festgestellt werden. Sie umfassen einen längeren Sukzessionszeitraum und schließen damit auch spätere Arten ein (Tab.1). Erwartungsgemäß korrespondiert der Schwerpunkt des Vorkommens der beteiligten Arten mit ihren Feuchtigkeitsansprüchen (Abb.1). Darüberhinaus veranschaulicht die Konzentration der „Zwergbinsenarten“ auf die unteren, grundwassernäheren Bereiche, daß für den Erfolg eines Untersuchungsdesign bereits kleine Standortunterschiede bedeutsam sein können. Entscheidend sind die geringen Abstufungen zwischen den einzelnen Probeflächen auch für die Zonierung der Moose, die entsprechend der artspezifischen Feuchtigkeitsansprüche auf den unterschiedlichen Geländeniveaus vorkommen (MÜLLER & CORDES 1985). *Atrichum undulatum* ist so auf die höchstgelegenen Dauerflächen beschränkt, *Jungermania gracillima*, AC der Fadenenziengesellschaft, hingegen auf die nasseren, tiefergelegenen Flächen. Ungestörte Sukzession, die auf einem Dauerquadrat jeder Höhenstufe zugelassen wurde, führt auf Standorten mit hohem Streueintrag aus der Umgebung zu einer beschleunigten Vegetationsentwicklung. Nur in den ersten beiden Jahren nach Freilegung können wenige Individuen der kurzlebigen Arten auflaufen, nicht aber unter dichten Streuauflagen erneut keimen. Dabei ist die Auflagehöhe unerheblich, bereits geringmächtige Laubstreudecken verhindern die Etablierung der annuellen Arten. Nach wenigen Jahren bereits sind Hochstauden- und Gebüschstadien dominant ausge-

Tab. 1: Verteilung ausgewählter Arten auf nährstoffarmem Sand unterschiedlicher Geländeexposition (Stetigkeit % der DQ-Aufnahmen 1979-1992. Nicht berücksichtigt sind eingepflanzte Arten, s.Tab 4-6. Ökologische Zeigerwerte nach Ellenberg et al. 1991. Ü: Überschwemmungs-, W: Wechsellnässe/feuchtezeiger; WH:Wuchshöhe 1: <10cm; 3: 30-60cm; 5: 1-3m. WT:Wurzeltiefe 1:<10cm, 5: >1m; vgl.Müller 1996).

Fläche	PF 3	PF 2	PF 1	
Geländeneiveau	tief	→	hoch	
rel.Lage über 0 in cm	0	10	50	
DQ-Aufnahmen n:	75	66	49	
Artenzahl	77	83	69	(Gesamtartenzahl: 110)

Arten der Radiolion-,Kleinseggen-u.Heideges.(i.w.S.)

				L	F	N	ÜZ	LEB	WUFO	WH	WT
Radiola linoides	36	56		8	7	2	Ü	T	brev	1	1
Juncus articulatus	35	30		8	9	2		H	rept rhiz	3	2
Drosera intermedia	1	6		9	9	2	Ü	H	ros	1	1
Drosera rotundifolia	9	3		8	9	1		H	ros	1	1
Isolepis setacea	1	5		6	9	3		T, H	caesp	2	1
Illecebrum verticillatum	72	65	2	8	7	2		T	brev	1	1
Juncus bufonius	72	32	14	7	7	4	W	T	brev	1	1
Juncus bulbosus	61	26	10	6	10	2		H, A	bulb	1	1
Gnaphalium uliginosu	36	47	6	7	7	4		T	brev	2	2
Carex oederi	20	23	10	8	9	2		H	caesp	2	1
Hypericum humifusum	1		6	7	7	3		C, T	herb rept	1	2
Sagina procumbens	56	61	35	7	5	6	W	C, H	herb rept	1	1
Viola palustris	91	85	47	6	9	3		H	caesp rhiz	2	2
Calluna vulgaris		21	51	8	x	1		Z	frut caesp	3	3
Erica tetralix		6	10	8	8	2		Z	caesp	3	2
Viola canina		24	20	7	4	2		H	caesp	2	2

z.T.dominante Arten

Carex gracilis	53			7	9	4	Ü	G, A	rept rhiz	4	5
Filipendula ulmaria	59	26		7	8	4		H	scap rhiz	5	4
Juncus filiformis	77	29		7	9	3	G, H	rept rhiz	3	3	
Potentilla anserina	84	45		7	6	7	W	H	rept stol	2	2
Calamagrostis canesce	80	67	6	6	9	5	Ü	H	rept rhiz	4	3
Lysimachia vulgaris	97	83	4	6	8	x	W	H	scap rhiz	5	4
Lycopus europaeus RÖ	92	85	24	7	9	7	Ü	H, A	sem rhiz	4	4
Molinia caerulea caerul	21	56	8	7	7	1		H	caesp	4	5
Rumex acetosella	4	5	76	8	4	2		G, H	rad	2	4
Holcus lanatus	17	24	76	7	6	4		H	caesp	3	4
Salix aurita	45	56		7	8	3	W	N	caesp	5	x
Alnus glutinosa	80	95	76	5	9	x	Ü	P	scap	8	5
Sorbus aucuparia	3	2	39	6	x	x		P, N	scap	7	5

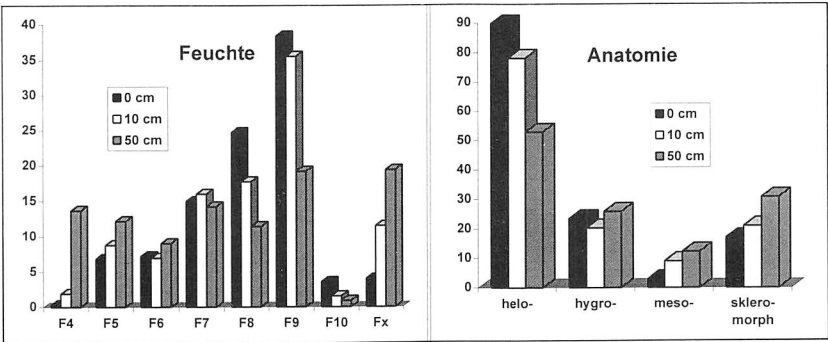


Abb. 1: Feuchte- und Anatomiespektrum aller im Laufe der Sukzession auf unterschiedlichem Geländeneiveau der Sandabgrabung vorkommenden Arten (gewichtet).

bildet, die wiederum zum Wald überleiten (Tab.2). Bemerkenswert kommen auch in der Artenzusammensetzung des fortgeschrittenen Sukzessionsstadiums Abstufungen der Oberbodennässe zum Ausdruck. Stark beeinträchtigt ist die Gehölzetaublierung auf der tiefsten Probeebläche, auf der bis in den Frühsommer hinein das Grundwasser bis an die Bodenoberfläche reicht. Hier gelingt es auch scheinbar nassetoleranten Arten nicht, sich dauerhaft zu etablieren, nach ELLENBERG (1966) deshalb, weil sie wie *Alnus glutinosa* nicht unter extremer Nässe, d.h. länger als etwa zwei Wochen andauernde Sauerstoffarmut im Wurzelraum, zu keimen und aufzuwachsen vermögen. Sind es auf dem tiefsten Geländeniveau Arten der Hochstaudenfluren und Röhrichte, die sowohl Streuauflagen durchwachsen wie auch anhaltende Nässe ertragen können, und daher rasch dominieren, ist die wechselfeuchtetolerante *Molinia* auf dem nur 10 cm höheren Plateau konkurrenzkräftiger. Nur die Streu zu entfernen, gibt den annuellen Arten nur wenig länger Gelegenheit, sich zu behaupten. Nachhaltig gefördert wurden sie erst nachdem die lichtlimitierenden Gehölze, Kräuter und Gräser entfernt wurden (Tab.3). Gleichzeitig mit den Zielarten keimten auch ausdauernde Hemikryptophyten und überraschend auch schon Gehölze. Die rapide Sukzession auf nährstoffärmsten Sandböden stellt Hypothesen in Frage, wonach die Sukzession vor allem nährstofflimitiert ist (TILMAN 1988) und das Stickstoffangebot darüber entscheidet, wann sich die Gehölze durchsetzen. Vergleichbare Entwick-

Tab. 2: Vegetation unbeeinflusster Dauerquadrate nach 9 Jahren Sukzession (gekürzt).

Geländeniveau rel. in cm	0	10	50								
Jahr	87	87	87								
Deckungsgrad	95	100	100								
Wuchshöhe max. (cm)	100	150	320								
Artenzahl	11	13	17								
				F	N	LEB	WUFORM	WH	WT	Anat.	
<i>Alnus glutinosa</i>	0.5	3	40	9	x	P	scap	8	5	m,he	
<i>Betula pubescens</i>		10	40	8	3	P	scap	8	3	m,he	
<i>Sorbus aucuparia</i>			15	x	x	P, N	scap	7	5	m	
<i>Salix aurita</i>		70		8	3	N	caesp	5	x	m,he	
<i>Salix caprea</i>		3		6	7	N, P	scap	6	x	m	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	35			8	x	H	scap rhiz	5	4	he	
<i>Calamagrostis canescens</i>	25			9	5	H	rept rhiz	4	3	m,he	
<i>Carex gracilis</i>	5			9	4	G, A	rept rhiz	4	5	he,sk	
<i>Filipendula ulmaria</i>	5	0.5		8	4	H	scap rhiz	5	4	m,he	
<i>Lythrum salicaria</i>	1			8	x	H	caesp	4	4	he	
<i>Potentilla anserina</i>	2			6	7	H	rept stol	2	2	g,he	
<i>Viola palustris</i>	10	2	0.5	9	3	H	caesp rhiz	2	2	e,hg	
<i>Lycopus europaeus</i>	2	0.5	0.5	9	7	H, A	sem rhiz	4	4	e,hg	
<i>Molinia caerulea</i>		35	0.2	7	1	H	caesp	4	5	he,sk	
<i>Stellaria media</i>			10	x	8	T	brev	2	1	hg	
<i>Deschampsia cespitosa</i>			1	7	3	H	caesp	3	4	sk,he	
<i>Rumex acetosella</i>			2	4	2	G, H	rad	2	4	m,sk	
<i>Stachys palustris</i>			2	7	6	G	rept rhiz	4	3	e,hg	
mFeuchte (ungew.)	8.5	7.3	6.9								

Tab. 3: Sukzession vor und nach Entfernung konkurrenzkräftiger Arten auf PF 2.1 (mittleres Geländeniveau).

	Nur Streu entfernt						Dominante Gräser, Kräuter u. Gehölzaufwuchs entfernt !			
Jahr	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88
Deckungsgrad %	60	80	80	70	75	90	30	60	90	95
Moose	30	30	20	7	5	5	1	25	60	50
Artenzahl	13	24	17	18	15	17	23	23	30	24
Juncus bufonius	0.5						0.4	0.4	0.4	0.2
Gnaphalium uliginosum	0.5	3	10	30	3	1	2	7	0.2	
Illecebrum verticillatum			0.5	2	0.5	0.5	5	7	10	30
Radiola linoides						0.2	0.4	1	2	0.4
Viola palustris			0.5	10	10	20	0.5	2	5	5
Viola canina				0.5			2	5	2	15
Lysimachia vulgaris	1	3	5	15	10	10	1	1	0.5	2
Molinia caerulea			0.5	5	3	2			0.5	
Calamagrostis canescens				3	10	7		0.5	3	
Alnus glutinosa	1	5	15	20	20	50	1	1	5	2
Betula pubescens	3	10	15	20	10	10	1	1	3	1
Populus tremula		1	1	2	3	5	0	1	1	
Salix aurita		1	3	5	2	5			1	
Salix caprea		1	0.5	1	5	5				

Tab. 4: Populations- und Vegetationsentwicklung ausgewählter Arten auf freigelegtem, Feuchtsand (PF 8) unter Pflege und Störung: Streu- u. pt.Gräserentfernung (* Neu-Einpflanzung, ** Wiedereinbürgerung).

Jahr		84	89	92										
Deckungsgrad		75	90	97										
Höhere Pflanzen		35	70	60										
Holzgewächse		0,5	5	12										
Moose		50	70	90										
Artenzahl		17	33	28										
					L	F	R	N	LEB	WUFO	WH			
<i>Illecebrum verticillatum</i>	VC	1	30	2	8	7	3	2	T	brev	1			
<i>Radiola linoides</i>	VC	0,6	5	1	8	7	3	2	T	brev	1			
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	OC	5	0,4	0,4	7	7	4	4	T	brev	2			
<i>Juncus bufonius</i>	KC	1	0,4		7	7	3	4	T	brev	1			
<i>Juncus bulbosus</i>	Lit	0,5	2	2	6	10	5	2	H, A	bulb	1			
<i>Carex flava oederi</i>	Car		0,5	0,5	8	9	x	2	H	caesp	2			
<i>Drosera rotundifolia</i>	Car		0,2	0,4	8	9	1	1	H	ros	1			
<i>Lycopodiella inundata</i>	Car		0,1		8	9	3	1	C	rept stol	1			
<i>Cicendia filiformis**</i>	AC	0,8	0,6		9	8	3	2	T	brev	1			
<i>Centunculus minimus*</i>	VC		0,2		8	7	4	3	T	brev	1			
<i>Isolepis setacea*</i>	OC		0,5		6	9	5	3	T, H	caesp	2			
<i>Juncus capitatus**</i>	KC		0,2		8	7	4	3	T	brev	1			
<i>Centaureum pulchellum*</i>	KC		0,4		9	x	9	4	T	brev	1			

kuhle erneut freigeräumt, nachdem sich hier ohne Pflege seit der ersten Freilegung 1978 eine geschlossene Vegetations- und Streudecke ausgebildet hatte. Sie ist zugleich Beleg für die erwähnte experimentelle Abwandlungsmöglichkeit auf kleinem Raum und dokumentiert die Reproduzierbarkeit der Vegetationsentwicklung auf offenen Zwergbinsenstandorten aus dem lokalen Diasporenvorrat. Diese Tatsache konnte nach 1989 auf benachbarten Flächen bestätigt werden, als die Sandkuhle vergrößert, der Waldboden abgetragen und das Sohlenniveau der Kuhle angeglichen wurde. Wiederum konnten die meisten der in Tabelle 4 genannten Arten die offenen Flächen kolonisieren. Andererseits dürfen Ausbreitungsprozesse nicht überschätzt werden. Experimentelle Studien zeigten nämlich, daß bei manchen Arten (*Juncus capitatus*, *Isolepis setacea*) die Bedeutung der Samenverbreitung als Kurzzeitereignis eher gering ist. Zum Aufbau großer Bestände sind demnach ausreichende „safe sites“ (HARPER 1977), günstige Etablierungsbedingungen über längere Zeiträume hinweg, notwendig, da die Nachwanderung langsam und vor allem auf die Umgebung der Mutterpflanze konzentriert ist (MÜLLER 1996). Verschiedentlich freigelegte Grabenufer und flache Kühlen im benachbarten NSG Borgelder Wümmewiesen wurden von der Samendrift mit dem Wasser nicht erreicht, die seltenen Kennarten blieben auf den nur 100-200 m entfernt liegenden Pionierflächen aus.

Nur durch intensive Pflegemaßnahmen, d.h. jährliche Entfernung des Streueintrags, Konkurrenzausschluß von aufkommendem Gehölzjungwuchs, dominanzfähigen Kräuter und Gräsern, gelang es, in der Sandabgrabung des Sodenstichs lichtbedürftigen Miniaturgemeinschaften jene Bedingungen zu schaffen, unter denen die Keimung im feuchten Sandboden nach dem Wasserrückgang im Frühsommer auch zur Etablierung und anschließender Reproduktion

führte. Darauf beruhte auch die hohe Artenzahl noch 6 Jahre nach Freilegung der Fläche (Tab. 4). Allerdings genügten diese Maßnahmen nicht, um die seitliche Ausbreitung niedrigwüchsiger Moose (z.B. *Calliergonella cuspidata*, *Polytrichum commune* var. *perigoniale*) zu verhindern. Sie sind für die etablierte Zwergbinsenvegetation zwar nicht lichtlimitierend, unterbinden jedoch erfolgreich die Keimung und Etablierung des Fadenenzians und weiterer Arten.

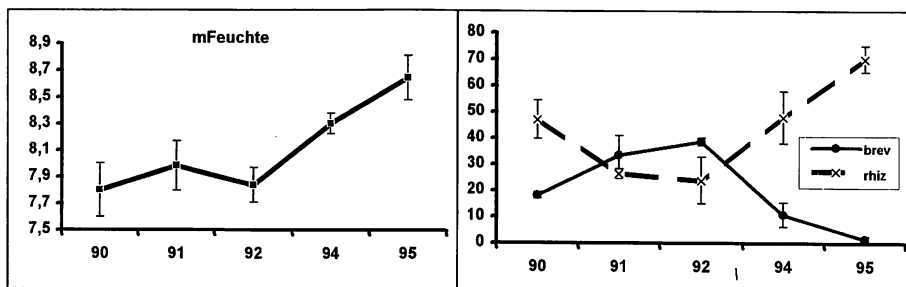
Ökologisches Verhalten der Kennarten unter wechselnden Umweltbedingungen

Ähnliche Wirkungen, Bestandeseinbrüche oder ausbleibende Etablierung, resultieren nach außergewöhnlichen Ereignissen, die in Sandkuhlen in nassen oder trockenen Jahren auftreten können. Extreme Vernässung führt nicht nur zur erwünschten Reduzierung des Gehölzwuchses, von der Erlen und Birken vollkommen, Ohrweiden weniger betroffen sind, sondern auch zur empfindlichen Beeinträchtigung der Radiolion-Arten. Diese können auf überschwemmten Standorten nicht keimen. Anhaltende Sommerüberschwemmung trifft die Arten dadurch, daß sie, nach dem ersten Absinken des Wasserspiegels im feuchten Oberboden gerade gekeimt, unter Wasser sich nicht zur Fruchtreife zu entwickeln vermögen. Im Überschwemmungs-Extremjahr 1993/1994 reichten die wenigen Wochen, während denen reduzierte Wasserstände die Populationsentwicklung zuließen, zur vollständigen Individualentwicklung von *Cicendia* nicht aus (Tab. 5). Auch weitere Arten waren in eingeschränkterem Maße betroffen. Jepe der Kleinseggenrasen hingegen nicht, sie konnten ihre Anteile wohl auch deswegen erhöhen, weil sie im Gegensatz zu den therophytischen „Zwergbinsen“ nicht zu keimen brauchten. Unbeeinträchtigt blieben bereits etablierte Rhizompflanzen (Abb.2), die durch Aerenchyme in der Lage sind, längere Sauerstoffarmut zu ertragen und aus unterirdischen Speichersprossen sich rasch zu erneuern. Überraschend stark war an allen Untersuchungsstandorten *Erica tetralix* von der Nässe betroffen, nur an höheren Stellen im Kontakt zum Genisto-Callunetum im Sodenstich zeigte sie keine Vitalitätsminderung.

Ausweichen können die Arten der kurzlebigen Zwerggrasen hydrologischen Extremereignissen, sofern höher gelegene nährstoffarme Standorte vorhanden sind. In Lücken des Genisto-Callunetum oberhalb der Sandkuhle ist dies der Fall, weshalb in nassen Jahren Durchdringungen (PIETSCH & MÜLLER-STOLL 1974) von Radiolion, *Ericion tetralicis* und Genisto-Callunetum, zu beobachten sind. Umgekehrt sind solche zwischen Radiolion und nasseren Littorellion- und Kleinseggen-Ausbildungen an offeneren Stellen möglich, wohin *Cicendia* in trockenen Sommern kurzzeitig auszuweichen vermag. Neben *Radiola* und *Illecebrum* etablierten sich auch *Hypericum humifusum* und *Juncus capitatus* kurzzeitig, vom Hochwasser hochgespült und die Frühsommernässe nutzend, auf dem höheren Geländeniveau, während dies in der überschwemmten Grubensohle nicht möglich war. Diese „Ziehharmonika-Sukzession“ wurde erst möglich, nachdem oberhalb der Sandgrube der humose Bodenhorizont abgetragen wurde. Aus dem alten Diasporenvorrat entwickelte sich hier die bereits von KOLLMANN und CORDES festgestellte Heidevegetation, in der *Genista anglica*, *Juncus squarrosus* und Arten der Magerasen neben *Erica* und *Calluna* aufkommen konnten.

Übereinstimmend mit den benachbarten Untersuchungen von KLEINSCHMIDT & ROSENTHAL (1995) zeugten überschwemmungsverdriftete Arten (*Ranunculus repens* u.a.), die aus den angrenzenden Borgfelder Wümmewiesen eintragen wurden, vom genannten Extremereignis. Sie konnten kurzzeitig auf dem offen Sand Fuß fassen, kamen indes über die juvenile Etablierung nicht hinaus, da sie im Frühsommer 1995 unter der eingewehten Laubstreu offensichtlich erstickten. Etablieren konnten sich Arten, die nach der späten Streuentfernung ab Ende Juni keimten. Trockenend war die verzögerte Streuentfernung für alle Arten, die unter der nachfolgenden Trockenzeit über mehrere Wochen auf den schnell abtrocknenden Flächen

Überschnebung späte Streuräumung										
Jahr	90	91	92	94	95					
Deckung %	40 <td>90<td>80</td><td>95</td><td>95</td><th data-cs="5" data-kind="parent"></th><th data-kind="ghost"></th><th data-kind="ghost"></th><th data-kind="ghost"></th><th data-kind="ghost"></th></td>	90 <td>80</td> <td>95</td> <td>95</td> <th data-cs="5" data-kind="parent"></th> <th data-kind="ghost"></th> <th data-kind="ghost"></th> <th data-kind="ghost"></th> <th data-kind="ghost"></th>	80	95	95					
Höhere Pflanzen	7	15	30	35	40					
Moose	35	90	80	90	90					
Mittlere Artenzahl/m²	21,5	23,5	25	29	22,5					
						L	F	ÜZ	LF	WUFO
						9	8	1	T	Anat. Soziol. Verh.
<i>Cicendia filliformis</i>	0,6	0,8	0,6							brev he 3. 1 1
<i>Illocebrum verticillatum</i>	0,4	0,5	1	0,6		8	7		T	brev m,he 3. 1 1
<i>Radlola linodes</i>	1	7	7	0,6	0,2	8	7	1	T	brev he,m 3. 1 1
<i>Isoplepis setacea</i>	0,4	1	0,4	1	6	9			T, H	caesp he 3. 1 1
<i>Juncus bufonius</i>	0,2	1	0,2	0,4	7	7			T	brev he 3. 1 x
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	0,4	0,2	0,6	0,6	7	7			T	brev m,he 3. 1 1
<i>Lycopodiella inundata</i>		0,2	0,4	0,1	8	9	1	C		rept stol he 1. 7 1
<i>Erica tetralix</i>		0,2	1	0,1	8	8		Z		frut caesp sk 1. 8 2
<i>Agrostis canina</i>	0,2	0,5	0,5	0,5	0,5	9	9		H	rept stol he,sk 1. 7 x
<i>Drosera intermedia</i>		0,4	0,6	3	0,2	9	9	1	H	ros su,he 1. 7 1
<i>Carex oederi</i>	0,2	1	1	3	1	8	9		H	caesp he,m x x x
<i>Viola palustris</i>	0,5	0,4	0,4	2	0,4	6	9		H	caesp rhiz he,hg 1. 7 3
<i>Lyssimachia vulgaris</i>	0,5	1	1	3	3	6	8		H	scap rhiz he x x x
<i>Juncus articulatus</i>	0,2	0,5	0,4	2	10	8	9		H	rept rhiz he 1. 7 x
<i>Molinia caerulea</i>	0,5	0,2	1	5	10	7	7		H	caesp he,sk x x x
<i>Lycopus europaeus</i>	2	2	2	1	20	7	9	1	H, A	sem rhiz he,hg 1. 5 x
<i>Viola canina</i>	0,5	0,5	1			7	4		H	caesp m 5. 1 1
<i>Agrostis tenuis</i>	0,5	1	0,5			7	x		H	rept rhiz m 5. x x
<i>Ranunculus repens</i>				0,5		6	7		H	rept stol he,hg x x x
<i>Cardamine pratensis</i>				0,2		4	6		H	sem hg,he x x x
<i>Filipendula ulmaria</i>				0,1		7	8		H	scap rhiz m,he 5. 4 1
<i>Oenanthe fistulosa</i>				0,1		7	9	1	H, A	rept stol he,hd 1. 5 1
<i>Rumex hydrolapathum</i>				0,1		7	10		A, H	scap he 1. 5 1
<i>Juncus filliformis</i>				0,4	0,6	7	9		G, H	rept rhiz he,sk 5. 4 1
<i>Agrostis stolonifera</i>					0,5	8	x	1	H	rept stol m,he 3. 8 1
<i>Calamagrostis canescens</i>					0,4	6	9	1	H	rept rhiz m,he 8. 2 1
<i>Carex gracilis</i>					0,2	7	9	1	G, A	rept rhiz he,sk 1. 5 1
<i>Iris pseudacorus</i>					0,2	7	9	1	A, G	rept rhiz he,m 1. 5 1



300

zwar keimen aber sich nicht fortentwickeln konnten. Gelang es 1992 unter ähnlichen Verhältnissen den rasch keimenden „Krumenfeuchtezeigern“ (ELLENBERG 1986) und Kennarten der Zwergbinsenrasen noch, auf den früh geräumten Flächen die Frühjahrsfeuchte zu nutzen und aus dem Keimlingsstadium beschleunigt und zwergwüchsig zu blühen, so machte sich 1995 die um 8 Wochen verspätete Pflege (Ende Juni) augenfällig bemerkbar. Späte Streuentfernung und nachfolgende Trockenheit bedeuten den Keimlingstod von *Illecebrum verticillatum* und anderen Arten; spätere Wiedervernässung reicht zur saisonalen Regeneration nicht mehr aus. Das vollständige Artenspektrum des Radiolion kann sich zwar auch spät im Herbst noch aufbauen, wenn den ephemeren Arten noch ausreichend Feuchtigkeit, Licht und Wärme bleibt. *Cicendia* und *Radiola*, die längere Entwicklungszeit auch bei günstigen Bedingungen benötigen, gelingt dies sehr häufig nicht mehr. Ephemere Pionierpflanzen sind offensichtlich nicht in der Lage, aufeinanderfolgende Restriktionen überlebensnotwendiger Prozesse, Lichtlimitierung während und Trockenstress nach der Keimung, zu tolerieren.

Dabei können die ohnehin zwergwüchsigen Arten mit erstaunlicher phänotypischer Plastizität auf wechselnde Standortbedingungen reagieren. Verdeutlicht wird dies am Beispiel des Fadenenzians, dessen Vorkommen, Zonierung und wuchstypische Ausbildung auf den wenigen, zerstreuten Standorten auf den ersten Blick uneinheitlich und ohne erkennbare Gesetzmäßigkeiten ist. Hochwüchsige vielblütige Individuen in lückigen Schilf- und Reitgrasbeständen sind ebenso zu beobachten wie kleinwüchsige (<5mm), einblütige oder üppige mehrblütige Pflanzen auf konkurrenzfreien Standorten. PIETSCH (1973) erwähnt imposante Wuchshöhen bei Arten der Teichboden-Zwergbinsengesellschaften (Elatini-Eleocharition ovatae) und wies deren Abhängigkeit von der Nährstoff- und Wasserversorgung nach. Im Freiland-Sandbeetexperiment des Biologischen Gartens konnte die Abhängigkeit der Wuchshöhe und weiterer Populationsparameter vom Wasserhaushalt geprüft werden (Abb. 3). Die im trockenen Sommer 1995 durchgeführte Untersuchung zeigt die Bedeutung der Bodenfeuchte für *Cicendia*, aber auch die Möglichkeit des Fadenenzians, auf Trockenstress ebenso wie auf Nässe mit Entwicklungsbeschleunigung bzw. Verzögerung zu reagieren. Im oberen, schnell ab- und austrocknenden Transektbereich ist die Wuchshöhe signifikant reduziert im Vergleich zu den mittleren Abschnitten. Hier aber erreicht *Cicendia* bei längerer Feuchtigkeit nicht nur höhere Wuchshöhen, auch die Zahl der Samenkapseln pro Pflanze ist erhöht. Unter limitierenden Feuchtebedingungen investiert *Cicendia* in hohe Keimung und effiziente Reproduktion bei minimaler Biomasseproduktion. Andauernde höhere Nässe verzögert die Entwicklung ebenfalls; gegenüber den trockensten Bereichen ist hier jedoch auch die Abundanz stark reduziert. Zunehmende Austrocknung und Wärme führt auf den untersten, zuvor nasselimitierten Abschnitten zu Wuchshöhenzunahme und erhöhter Fruchtbildung (Abb. 3b).

Anschaulich gehen aus den Transektuntersuchungen Reaktionsmöglichkeiten der Arten hervor, die durch rasches Ausnutzen kurzzeitig optimaler Bedingungen einen erstaunlichen „Polymorphismus“ (HARPER 1983) offenbaren. Konkurrenzschwache Arten mit hoher phänotypischer Plastizität haben demnach die Möglichkeit, auf wechselnde Standortbedingungen schnell zu reagieren. Für *Cicendia* und weitere Arten der Zwergflachsgesellschaften bedeutet dies vor allem, auch kurzzeitig günstige Feuchtigkeitsbedingungen binnen weniger Wochen nutzen zu können. Vorkommen in höher wüchsigen Beständen zwischen Arten der Kleinseggenrasen und inmitten lückiger *Calamagrostis canescens*-Bestände weisen auf die Feuchtepräferenz von *Cicendia* und *Radiola*, da hier zwar der Lichtgenuß reduziert, offensichtlich aber der Feuchtigkeitsanspruch auch unter trocken-warmen Witterungsbedingungen noch gewährleistet ist. Da diese Arten anders als die der von PIETSCH untersuchten Teichbodengesellschaften (*Eleocharis ovata*, *Cyperus fuscus*, *Carex bohémica*) höhere Nährstoffvorräte nur geringfügig in Biomasse umzusetzen vermögen, sind stickstoffreichere Standorte nur dann von üppigeren Zwergfluren des Radiolion besiedelt, wenn ihnen zugleich ausreichend Feuchtigkeit zur Verfügung steht und konkurrenzkräftigere Arten noch nicht dominieren. *Cicendia* scheint unseren

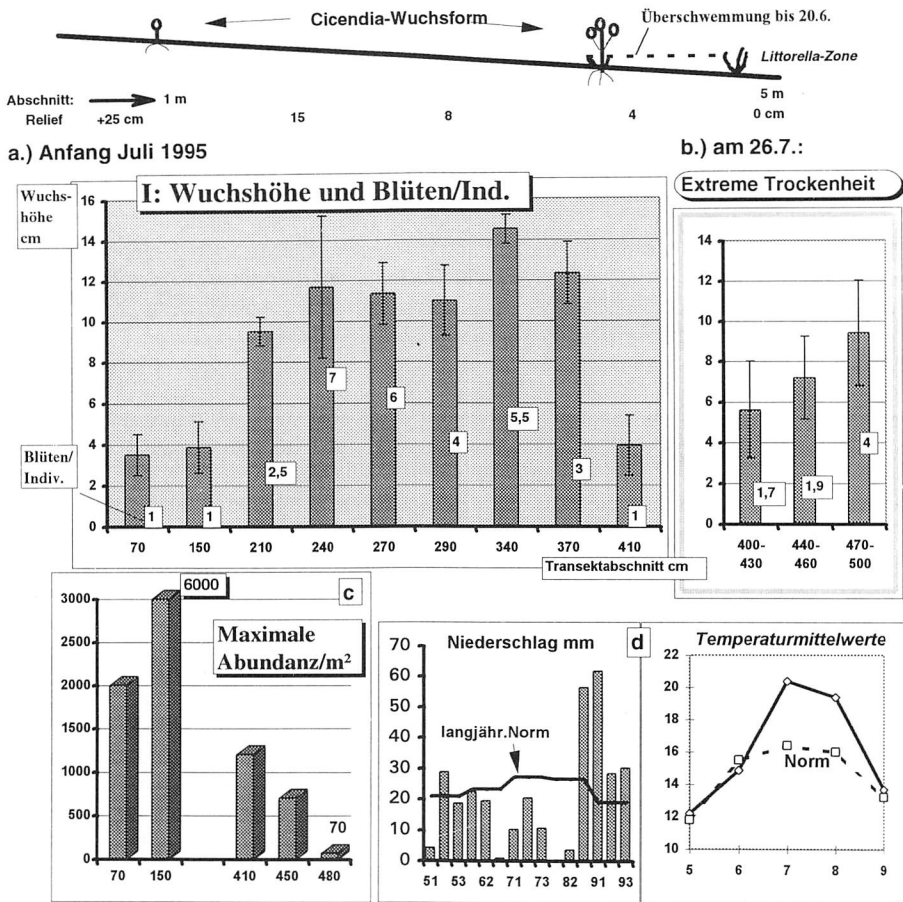


Abb. 3: Populationsentwicklung von *Cicendia filiformis* entlang des Feuchtgradienten im Sandbeet (a-c; d. Niederschlag-Deckadensummen [51 = 1. Dekade Mai 1995] und monatl. Temperaturmittel Mai-September mit langjähr. Norm).

Beobachtungen zufolge höhere Nährstoffnachlieferung zur Ausbildung einer hohen Anzahl von Fruchtkapseln/Ind. zu nutzen. Die üppigsten Individuen von *Cicendia filiformis* (WH 10-17 cm und 22-46 ! Blüten) wuchsen so auf feuchten humosen Schlammauflagen in Mulden von Teichböden und Sandabgrabungen (MÜLLER 1996). Hierfür reichen schon geringmächtige Sedimentauflagen (1,5cm), da geringe Wurzeltiefe (< 2 cm) und spärliche Wurzel ausdehnung die Stoffaufnahme der meisten Radiolion-Arten ohnehin begrenzen.

Trotz der phänotypischer Plastizität fehlt die neben *Juncus capitatus* im Gebiet seltenste Art der Zwergbinsenfluren, *Cicendia filiformis*, vielen Ausbildungen des Radiolion. Es bleibt zumindest in ihrem atlantischen Verbreitungsareal im Einzelfall zu untersuchen, welche Faktoren die optimale Ausbildung des Cicendietum *filiformis* jeweils limitieren. Im NSG Sodenstich konnte nachgewiesen werden, daß sowohl fehlende Diasporen aber auch saisonale Ereignisse

und unscheinbare sukzessionale Prozesse (Mooschicht!) die regelmäßige Erneuerung verhindern können. Angesichts erfolgreicher Re-Etablierung, wie sie auf den Feuchtsandflächen im Sodenstich gelang, erhellen erst standort- und populationsökologische Betrachtungen die entscheidenden Ursachen unvollständiger und kennartenarmer Zwerbinsen-Ausbildungen.

Die Fadenenzian-Gesellschaft im NSG Sodenstich

Als Resultat der intensiven Pflege, die Wiedereinbürgerung durch Einpflanzung einschließt, sind in Tab. 6 Ausbildungen des Cicendietum filiformis im NSG Sodenstich wiedergegeben. Verglichen mit spontanen Vorkommen unter extensiver Bewirtschaftung der Holmer Teiche, wird die mögliche Artenzusammensetzung nach Pflegemaßnahmen deutlich und zugleich die Notwendigkeit, „Verarmungen“ nicht nur floristisch zu definieren. Die Kennarten des Cicendietum filiformis sind nach ihrem letzten Nachweis in den 50er Jahren wieder in der Sandkuhle des Sodenstich vorhanden. Arten der Feuchtheide und verwandter Einheiten (*Lycopodiella*-Gruppe) weisen auf weniger ausgeprägte Nässephasen hin. Verzahnungen von Arten der Feuchtheide- und Kleinseggenbestände sind auch für das Cicendietum Westeuropas und Südostdeutschlands charakteristisch (PIETSCH & MÜLLER-STOLL 1974). Auf den von Mitte Oktober bis Anfang Juni überstauten Teichböden dauern Staunässeperioden länger und schließen somit nässeempfindliche, ausdauernde Arten aus. Das bestätigen umgekehrt Arten, wie *Hydrocotyle vulgaris* und folgende, die in der Sandkuhle sporadisch nur auf den tiefsten Flächen vorkommen. Sind floristische Abwandlungen des Cicendietum in Anbetracht des drastischen Lebensraumschwundes häufig diasporenverarmte, potentielle Fadenenziangesellschaften (vgl. Tab 3), so handelt es sich bei den Aufnahmen 8-10 um standortökologische Abwandlungen, die wiederum aus den Lebensgemeinschaften wesentlicher Leitarten hervorgehen. Im kleinseggenreichen Sumpf-Reitgrasbestand, fortgeschrittenes Sukzessionsstadium auf nährstoffreicherem humosen Sand, fehlt das bodenkriechende *Illecebrum verticillatum*, überwachsen von *Hydrocotyle* u.a. In den moosreichsten feuchten und geschlossenen Kleinseggen-Ausbildungen hingegen kann *Cicendia* nicht mehr keimen, *Radiola* gelingt dies noch aus der geschlossenen Mooschicht. Aufnahme 10 leitet über zum Spergulario-Illecebretrum der offensten trockeneren Pionierstandorte, dem feuchten Pendant der Silbergrasflur (HÜPPE 1992). In der rasch abtrocknenden Sandoberfläche kann allenfalls noch die Keimung der feuchtebedürftigeren *Cicendia* beobachtet werden, Trockenstress führt zum Absterben im Keimlingsstadium. Das rasch keimende Knorpelkraut blüht bereits an den ausgedehnten Kriechrosetten, während die feuchtebedürftigeren *Cicendia* und *Radiola* tiefere Sandbänke zur vollständigen Entwicklung bedürfen. Verbreitungsbiologische Schranken spielen auf kleinem Raum keine Rolle. Eindrucksvoll manifestieren sich hingegen kleinräumige Reliefunterschiede und unscheinbare Standortveränderungen in der veränderten Artenzusammensetzung. Im Gegensatz zu limitierter Nachwanderungsmöglichkeit (biotische Restriktion) sind die Abwandlungen des Cicendietum auf kleinem Raum Folge von Ressourcenlimitierungen, in diesem Falle von Licht und Feuchtigkeit. Sie verdeutlichen damit, daß oft nur geringfügige mikroklimatische Änderungen oder Störungen ausreichen, um auf den Standorten der Aufnahmen 8-10 das Cicendietum filiformis hervorgehen zu lassen. Es bleibt daher im Einzelfall zu prüfen, ob im atlantischen Verbreitungsareal des Cicendietum „selbstständige“ Abwandlungen existieren (OBERDORFER 1977), oder ob diese nur diasporenverarmte Ausbildungen der Fadenenziangesellschaft sind.

Tab. 6: Übersicht über das Cicendietum filiformis nach Pflegemaßnahmen im NSG Sodenstich im Vergleich zu Ausbildungen auf Teichböden (Hofgut Holm); * Im Sodenstich nach Aufzeichnungen von Kollmann(1954,1959), Cordes (1958 u. unveröff.),** Nach Einpflanzung 1983/1984 wieder eingebürgert; (+): neben weiteren in Nachbarschaft der Sandabgrabung.

Lauf. Nummer	1 *	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Standort	SOD	SOD	SOD	SOD	HO4	HO4	HO5	HO3	HO3	HO5			
Jahr	19..	55	88	92	92	89	93	91	87	89	87		
Aufnahme Nr./DQ			8	201	202	41	45	51	11	12	9		
Deckung %		75	80	80	90	60	50	90	100	100	40		
Höhere Pflanzen			60	20	30	60	40	60	95	60	40		
Moose		40	70	80	70	5	10	80	70	100	0,5		
Artenzahl			30	26	27	22	30	26	23	17	21		
Soziol.Verh.												F	LEB
3. 1 1 <i>Cicendia filiformis</i> **	1	0,4	0,6	0,2	0,8	1	25	0,8				8	T
3. 1 1 <i>Radiola linoides</i>	1	0,5	7	7	0,4	3	1	7	5			7	T
3. 1 1 <i>Illecebrum verticillatum</i>	+	2	1	2	20	1	0,4			35		7	T
3. 1 <i>Juncus capitatus</i> **		0,4										7	T
3. 1 1 <i>Isolepis setacea</i> **		1	0,4	0,6	Diasporen ??							9	T, H
3. 1 1 <i>Gnaphalium uliginosum</i>	+	0,5	0,2	0,6	0,4	0,2				0,2		7	T
3. 1 <i>Peplis portula</i>	+	0,5			0,4	0,2						7	T
3. 1 <i>Juncus bufonius</i>	+		0,2	0,6	1	0,2	0,4			1		7	T
3. 8 1 <i>Plantago intermedia</i>	+				20	5	0,4	0,4		2		7	H, T
(3. 1) <i>Carex oederi</i>	1		0,2	1	1	3	7	3	1			9	H
1. 7 1 <i>Drosera intermedia</i>	+		0,6	0,6				0,2	1			9	H
1. 7 1 <i>Lycopodiella inundata</i>	+		0,4	0,2								9	C
1. 8 <i>Drosera rotundifolia</i>	+		0,2	0,2								9	H
1. 8 2 <i>Erica tetralix</i>	+		1	0,2								8	Z
1. 7 3 <i>Viola palustris</i>	+	40	0,4	1								9	H
1. 5 <i>Lycopus europaeus</i>	(+)	1	2	5		0,2						9	H, A
5. 1 <i>Potentilla erecta</i>	+	1	3	3								x	H
5. 1 1 <i>Viola canina</i>		0,2	1	0,4								4	H
5. x <i>Agrostis tenuis</i>	+	0,5	0,5	1	3							x	H
1. 4 1 <i>Juncus bulbosus</i>	+	1	1	1	15	0,5	2	10	1	1	10	H, A	
x x <i>Mentha arvensis</i>	(+)	0,5		0,2	2	5	15	3	2	1	8	G, H	
1. 7 <i>Juncus articulatus</i>	+		0,4	1	1	0,2	3	0,5	5	3	9	H	
1. 7 <i>Agrostis canina</i>	+		0,5	1	0,5	5	1		5		9	H	
1. 7 3 <i>Ranunculus flammula</i>					1	15	5	1	0,5	1	9	H	
1. 7 1 <i>Hydrocotyle vulgaris</i>					1	0,5	5	30	15		9	H	
1. 7 3 <i>Carex nigra</i>								3	10		8	G	
1. 5 1 <i>Lysimachia thyrsiflora</i>								3	3		9	H, A	
8. 2 1 <i>Calamagrostis canescens</i>		2				0,4		60			9	H	
x x <i>Lysimachia vulgaris</i>	(+)	0,5	1		0,2	0,2		5			8	H	
5. 4 1 <i>Juncus filiformis</i>	+	0,5			0,4		1	5		0,2	9	G, H	
x x <i>Molinia caerulea</i>	(+)	1	1	1				1	10		7	H	
8. 2 1 <i>Salix repens</i>	+					0,2			5		7	N, Z	
5. 4 1 <i>Juncus acutiflorus</i>									3		8	G, H	

Diskussion und Schlußfolgerungen

Verbunden mit der schnellen Wiederbesiedlung seltener Arten der Zwergbinsenvegetation aus dem lokalen, historischen Diasporenvorrat am Standort ist eine frühe Selektion infolge von Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen. Vitalitäts- und Abundanzveränderungen der ephemeren und konkurrenzschwachen Arten sind dabei sehr ausgeprägt. Sie zeigen einmal mehr, wie „erstaunlich fein“ (ELLENBERG 1956) Pflanzengemeinschaften auf geringe Veränderungen

der an ihrem Wuchsort gegebenen Umweltbedingungen bereits am Anfang der Sukzession zu reagieren vermögen. Die vorliegenden Ergebnisse ermutigen zu weiteren Versuchen des Naturschutzes, gefährdete Pioniergesellschaften zu erhalten. Sind diese auch bei vergleichsweise geringem Aufwand reproduzierbar (BERNHARDT 1993a), so können Schwierigkeiten im Bemühen, sie langfristig zu erhalten, nicht übersehen werden. In Anbetracht isolierter Vorkommen und Seltenheit der meisten Kennarten (GARVE 1994) beschränken sich Wiederherstellungs- und Erhaltungsbemühungen nur auf kleine Gebiete. Auf ein und demselben Ort ist die Persistenz als „anthropogene Dauer-Pioniergesellschaft“ nur bei Konkurrenzausschluß wüchsigerer Arten möglich, wozu neben Gehölzen, Hochgräsern und -stauden auch niedrigwüchsige Moose zählen. Da überdies die Ausbreitung der selteneren Arten nicht explosiv, sondern eher retardiert ist, hohe Reproduktion und Aufbau eines persistenten Samenspeichers im Boden unter wechselnden Bedingungen (Wasserstand, Trockenheit, Streuüberdeckung) auch mit Verlusten verbunden sind, benötigen Pioniergemeinschaften nicht nur episodische sondern wiederkehrende Reproduktionsbedingungen zum Aufbau und Erhalt hoher Samenspeicher (BERNHARDT 1993b). Die Bedeutung großflächiger Überschwemmungen für die Samennachlieferung, die für die Regeneration von Feuchtwiesen diskutiert wird (KLEINSCHMIDT & ROSENTHAL 1995, HELLBERG i.d. Bd., MÜLLER & ROSENTHAL i. Vorb.) spielt für die Fernverbreitung von Arten der Fadenenzianflur keine Rolle. Zu isoliert sind die letzten Wuchsorte und damit vorhandene Samenreservoirs, zu selten auch offene, nährstoffarme Feucht-Pionierstandorte, die längerfristig konkurrenzfreie Ansiedlungsmöglichkeiten bieten.

Pflegemaßnahmen müssen daher darauf abzielen, auf streulimitierten Feuchtsandstandorten Keimungslücken bereitzustellen und auf offenen Standorten, auf denen Streueintrag keine Rolle spielt, durch periodische Störungen einwandernde Rhizompflanzen und wechselfeuchtetolerante Horsthemikryptophyten zu entfernen. Beispielfhaft geschieht dies in extensiv bewirtschafteten Winterteichen (GEBHARDT & SCHAFMEISTER 1986), in denen mit den konkurrenzkräftigeren Arten auch oberflächliche Humusaufgaben abgeplaggt werden. Die Fähigkeit, mit hoher phänotypischer Plastizität auf wechselnde Standortbedingungen zu reagieren, ermöglicht es rasch auflaufenden Arten, auch kurzzeitig günstige Wuchsbedingungen optimal zu nutzen. Da Pflanzengemeinschaften zudem nicht als organismische Einheiten, sondern als Ergebnis der Interaktion ähnlicher und dennoch verschiedener ökologischer Eigenschaften ihrer Arten reagieren, können Biotoppflegemaßnahmen nicht auf einen bestimmten ökologischen Zustand ausgerichtet sein. Dynamische, saisonal variierende Veränderungen der Standortbedingungen (z.B. periodische Nässe und unterschiedliche Abtrocknung von Mikrohabitaten) können durch variable Bewirtschaftungsverfahren, Störungsfrequenz und vielgestaltige Kleinreliefs erst wirksam werden. Sie tragen den Möglichkeiten der seltenen Zielarten dadurch Rechnung, wenn sie die Vielfalt des Lebensraumes ermöglichen. Hierin können alle Arten nach ihren physiologischen Ansprüchen, Reaktionsverhalten und Lebenszyklus passende Muster, verschiedene Facetten des Cicendietum filiformis, bilden. Ausweichmöglichkeiten durch kleinräumige Samendrift in kleinstrukturiertem Gelände und damit wechselnde Standortangebote statt einheitlichem Sohlenplateau bieten *Cicendia* auch bei stellenweise ungünstigen Bedingungen geeignete Wachstumsvoraussetzungen. Selbst unter günstigsten Standortbedingungen ist der Regenerationserfolg nicht gewährleistet, solange Nachwanderung und Samenbank-Anreicherung limitiert sind. Statt des erwarteten Cicendietum sind so vielfach verschiedene *Juncus*-reiche-Rumpfgesellschaften entwickelt. So ist *Juncus bufonius* in der Lage, in kurzer Zeit eine hohe Samenbank aufzubauen (BERNHARDT 1993b). Für den erwünschten Wiederherstellungserfolg kann es daher unumgänglich sein, das biotische Potential durch Wiedereinbürgerung oder Einpflanzung einiger Zielarten anzureichern, wie es im NSG Sodenstich geschehen ist. Erfolgreich können solche Maßnahmen nur sein, wenn sie auf Untersuchungen zur Biologie, zum ökologischem Verhalten der Arten und dem Verständnis von Sukzessionsprozessen basieren. Nach ELLENBERG (1956), betonten u.a. HARPER (1983), FINNEGAN

(1984), ROSENTHAL (1992) und HUSTON (1994) die Notwendigkeit, dynamische Prozesse verstärkt unter dem Blickwinkel der Interaktion zwischen den einzelnen Organismen bzw. Arten und deren Lebenseigenschaften zu studieren.

In Anbetracht der geringen Organisationshöhe und Produktivität oligotropher Populationen, begrenzter Naturschutzkapazität oder gar Nützlichkeitsabwägungen liegt der Gedanke nahe, das jüngst von GITAY et al. (1996) diskutierte Konzept der „species redundancy“ (wonach, da man nicht alle Arten schützen könne, Prioritäten in Naturschutzbemühungen zu setzen, d.h. manche Arten zu vernachlässigen seien) auf Zwergbinsengemeinschaften zu übertragen. Die noch größtenteils unbekannten Wechselbeziehungen zwischen den Arten, die Ungewißheit, welche funktionale Bedeutung sie haben, schließen es nach GITAY et al. als Handlungsanleitung für den Naturschutz aus. Gerade konkurrenzschwache Arten oder „instabile Lückenbüßer“ (DIERSSEN 1988) dürften der genannten Reaktionsmöglichkeiten wegen für die Besiedlung offener Lebensräume wesentlich sein, da nur sie kleinräumige und kurzzeitig günstige Standortbedingungen optimal und, wie gezeigt werden konnte, sehr variabel zu nutzen verstehen. TILMAN et al. (1996) konnten in einem detaillierten Diversitätsexperiment am Beispiel der Ressourcenverwertung eindrucksvoll die ökologische Bedeutung von Artenvielfalt zeigen. Zu berücksichtigen bleibt ein bislang kaum beachteter Aspekt, der vor leichtfertigem Umgang mit „Redundanz“ bewahren kann: In Zwergbinsenfluren dominieren windblütige Arten aus den Familien der Juncaceae, Cyperaceae und Poaceae. Faunistischer Zuwendung bedarf die Frage, ob die kleinen aber attraktiven Blüten der Gentianaceae (*Cicendia*, *Centaurium*) oder Illecebraceae u.a. die Zwerggräser im bioökologischen Zusammenhang nicht unverzichtbar machen.

Die Möglichkeit, im Rahmen experimenteller Sukzessionsforschung das ökologische Verhalten sowohl sukzessionsbestimmender Inhibitoren als auch Reaktionsmöglichkeiten der Feuchtpionier-Leit- und Zielarten unter veränderten Konkurrenz- und Standortbedingungen herauszuarbeiten, machen Dauerflächen- und populationsdynamische Untersuchungen nicht nur sukzessionstheoretisch wertvoll (MÜLLER 1996). Sie bieten für die Erhaltung gefährdeter Lebensgemeinschaften wesentliche Einsichten und ermöglichen wie ähnlich ausgerichtete geobotanische Sukzessionsstudien in Feuchtwiesen (ROSENTHAL 1992, HELLBERG 1995) und in Heiden (MÜLLER et al. 1993, KESEL et al. unveröff.) praktische Pflegeempfehlungen zur Wiederherstellung und langfristiger Erhaltung seltener und lebensraumtypischer Vegetation.

Dank: Prof. W. Pietsch (TU Cottbus) danke ich für viele wertvolle Anregungen. Für Fundorthinweise zu Zwergbinsengesellschaften bin ich Herrn Klaußner (Okel), H. Lenski (Bad Bentheim), R. Müller (Winsen/L.) und Prof. H. E. Weber (Bramsche) verbunden, für technische Assistenz Frau Marlies Rückmann. Den Herren J. Kohrs (Gut Holm) und T. Sander (Fischmeister) danke ich für die Erlaubnis, in den Teichen neben einigen Fischen vor allem die Vegetation zu erfassen. Der Senator für Umweltschutz und Stadtentwicklung Bremen besorgte Anlage und Erweiterung, in den letzten Jahren auch die Pflegemaßnahmen im NSG Sodenstich. H. Kuhbier (Überseemuseum Bremen) verdanke ich Hinweise zu alten Herbarbelegen. Dem Initiator der Zwergbinsensukzessionsstudien, Prof. Hermann Cordes, danke ich für die langjährige Zusammenarbeit und stetige Förderung der Sodenstich-Arbeiten.

Literatur:

- ALPERS, F. (1875): Verzeichnis der Gefäßpflanzen der Landdrostei Stade. Stade.
BAKKER, J.P. (1989): Nature management by grazing and cutting. *Geobotany* 14: 400 S.
BERNHARDT, K.-G. (1993a): Populationsökologische Untersuchungen an *Juncus bufonius* an sekundären Abgrabungsstandorten. *Z. Ökologie u. Naturschutz* 2: 157-162.

- BERNHARDT, K.-G. (1993b): Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierstandorten. Diss. Bot. 202: 223 S. Berlin (J.Cramer).
- BUCHENAU, F. (1894): Flora der nordwestdeutschen Tiefebene. Leipzig.
- BUCHENAU, F. (1906): Flora von Bremen und Oldenburg. 6.Aufl. (10.Aufl.: 1936). Leipzig.
- CORDES, H. (1958): Die Borgfelder Sodenstiche. Mitt. Bremer Naturschutz-Gesellsch. 1958: 3-9.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Stuttgart (Ulmer).
- DIERSSEN, K. (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins (2. Aufl.). Schr.reihe Landesamt f. Naturschutz u. Landsch.pflege Schlesw.-Holstein 6: 1-157.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationsgliederung. Stuttgart (Ulmer).
- ELLENBERG, H. (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. Naturw. Rdsch. 4: 133-139.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen (4.Aufl.). Stuttgart (Ulmer).
- ELLENBERG, H. jun. (1989): Eutrophierung - das gravierendste Problem im Naturschutz. NNA-Berichte 2: 4-13.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobot. 18: 248 S.
- FINEGAN, B. (1984): Forest succession. Nature 312: 109-114.
- FRAHM, J.-P. & W. FREY (1992): Moosflora (3. Aufl.). Stuttgart (Ulmer).
- GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Gefäßpflanzen in Niedersachsen und Bremen. Naturschutz und Landschaftspfl.Niedersachs.(Hannover) 30/1-2: 1-895.
- GEBHARDT, R., SCHAFMEISTER, M. (1986): Vegetation periodisch trockenfallender Teichböden. Unveröff. Diplomarbeit, Universität Hannover.
- GITAY, H., WILSON, J.B., LEE, W.G. (1996): Species redundancy: a redundant concept? J.Ecol. 84: 121-124.
- HARPER, J.L. (1977): Population biology of plants. London (Academic Press).
- HARPER, J.L. (1983): A Darwinian plant ecology. In: BENDALL, D.S.(ed.): Evolution from molecules to men. 323-345. Cambridge (CUP).
- HELLBERG, F. (1995): Entwicklung der Grünlandvegetation bei Wiedervernässung und periodischer Überflutung. Diss. Bot. 243: 271 S. Berlin (J. Cramer).
- HUSTON, M. (1994): Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge (CUP).
- HÜPPE, J. (1992): Zum Vorkommen der Knorpelmiere (*Illecebrum verticillatum* L.) und ihrer Vergesellschaftung zwischen Ems und Hase. Natur und Heimat 52: 41-48.
- KAPLAN, K., LENSKI, H. (1989): Zur Pflanzenbesiedlung feuchter nährstoffarmer Pionierstandorte in der Westfälischen Bucht. Natur und Heimat 49: 49-56.
- KLEINSCHMIDT, K., ROSENTHAL, G. (1995): Samenpotential und Diasporenverdriftung in überschwemmten Feuchtwiesen. Kieler Notizen 23: 40-44.
- KOLLMANN, G. (1954): Der Sodenstich bei Borgfeld. Bremens erstes Naturschutzgebiet. Mitt. Bremer Naturschutzgesellschaft. 1954: 38-41.
- KOLLMANN, G. (1959): Beobachtungen über Stetigkeit oder Wechsel des Standorts bemerkenswerter Pflanzen in der Umgebung Bremens. Mitt. Bremer Naturschutzgesellschaft. 1959: 14-21.
- KORNECK, D., SUKOPP, H. (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. Schr.Reihe Vegetationskde. 19: Bonn-Bad Godesberg.
- MEISEL, K., HÜBSCHMANN v.A. (1976): Veränderungen der Acker- und Grünlandvegetation im nordwestdeutschen Flachland in jüngerer Zeit. Schr.Reihe Vegetationskde. 10: 109-124.

- MOOR, M. (1936): Zur Soziologie der Isoetalia. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 20: 1-148.
- MÜLLER, J. (1996): Vegetationsdynamik - Prozesse, Mechanismen und Prinzipien. Sukzessionsuntersuchungen in verschiedenen Pflanzengemeinschaften (in Vorber.).
- MÜLLER, J., CORDES, H. (1985): Wiederbesiedlung, Gefährdung und Erhaltung seltener Feuchtsand-Pioniergesellschaften. Verh. Ges. Ökol. 13: 243-250.
- MÜLLER, J., VAGTS, I., KINDER, M., BRONNENHUBER, R. (1993): Vegetation dynamics and plant strategies in lichen dominated heathlands. Scripta Geobot. 21: 39-51.
- NAGLER, A., CORDES, H. (1993): Atlas der gefährdeten und seltenen Farn- und Blütenpflanzen im Land Bremen mit Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. Abh. Naturw.Verein Bremen 42: 161-580.
- NETTMANN, H.K. (1992): Artensättigung, Flächengröße, Wiederherstellbarkeit, Leitarten. In: EICKHORST, R. (Hrsg.): Beiträge zur Biotop- und Landschaftsbewertung. 7-21. Duisburg (Verl.Ökol.u.Faunistik).
- OBERDORFER, E. (1977): Süddeutsche Pflanzengesellschaften (2.Aufl.) Teil 1; Stuttgart (G.Fischer).
- PIETSCH, W. (1973): Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (Isoeto-Nanojuncetea Br.-Bl. & Tx. 1943). Vegetatio 28: 401-438.
- PIETSCH, W., MÜLLER-STOLL, W.R. (1974): Übersicht über die im brandenburgischen Gebiet vorkommenden Zwergbinsen-Gesellschaften (Isoeto-Nanojuncetea). Verh. Bot. Ver. Provinz Brandenburg 109: 56-95.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands (2.Aufl.). Stuttgart (Ulmer).
- PREISING, E., VAHLE, H.C., BRANDES, D., HOFMEISTER, H., TÜXEN, J., WEBER, H.E. (1995): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens. Einjährige Pionier-,Tritt-und Ackerwildkraut-Gesellschaften. Naturschutz und Landschaftspfl.Niedersachs.(Hannover) 20/6: 1-92.
- RAABE, E.W., DIERSSEN, K., MIERWALD, U. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. Neumünster (Wachholtz).
- ROSENTHAL, G. (1992): Erhaltung und Regeneration von Feuchtwiesen. Vegetationsökologische Untersuchungen auf Dauerflächen. Diss.Bot. 182: 283 S. Berlin (J.Cramer).
- ROSENTHAL, G., MÜLLER, J. (1988): Wandel der Grünlandvegetation im mittleren Ostetal - Ein Vergleich 1952-1987. Tuexenia 8: 79-99.
- SCHMIDT, W. (1983): Experimentelle Syndynamik - Neuere Wege zu einer exakten Sukzessionsforschung, dargestellt am Beispiel der Gehölzentwicklung auf Ackerbrachen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 96: 511-533.
- SCHREIBER, K.-F. (Hrsg.) (1985): Sukzession auf Grünlandbrachen. Münstersche Geogr. Arbeiten 20: 230 S. Paderborn (Schöningh).
- SCHREIBER, K.-F. (1995): Renaturierung von Grünland - Erfahrungen aus langjährigen Untersuchungen und Managementmaßnahmen. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 7: 111-139.
- TILMAN, D. (1988): Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton (Princ.Univ.Press).
- TILMAN, D., WEDIN, D., KNOPS, J. (1996): Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379: 718-720.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Müller
 Institut f.Ökologie u.Evolutionsbiologie, Abt.Geobotanik&Naturschutz
 FB 2 / NW 2, Universität Bremen
 D - 28334 Bremen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Josef

Artikel/Article: [Experimentelle Sukzessionsforschung zum Schutz seltener Zwergbinsengesellschaften in Norddeutschland 289-308](#)