Untersuchungen zur Mortalität von *Empetrum nigrum* (L.) und *Calluna vulgaris* (L.) Hull in Küstenheiden auf der Insel Sylt

Ramona Isabel Ressel, Rainer Borcherding, Werner Härdtle & Andreas Fichtner

Kurzfassung

Die Häufigkeit und Intensität von Trockenphasen nimmt durch den Klimawandel zu und hat direkte Auswirkungen auf die Vegetation terrestrischer Ökosysteme. In sich auf Küstendünen befindenden Heidegebieten der deutschen Nordseeinseln wurden in Jahren mit langanhaltenden Trockenphasen vermehrt Schäden der dominierenden Zwergsträucher *Empetrum nigrum* und *Calluna vulgaris* beobachtet. In dieser Arbeit wurde deshalb der Einfluss abiotischer und biotischer Faktoren auf die Mortalität von *Empetrum nigrum* und *Calluna vulgaris* in Küstenheiden auf Sylt untersucht. Außerdem wurde mittels Vegetationsaufnahmen überprüft, ob die Mortalität der Zwergstrauch-Arten einen Einfluss auf das Artengefüge der Braundünen hat und Arten jüngerer Sukzessionsstadien der Weiß- und Graudünen fördert. Auch die Deckung der Kryptogamen unter besonderer Beachtung des invasiven Mooses *Campylopus introflexus* wurde erfasst. Es wurde eine signifikant höhere Mortalitätsrate von *Empetrum nigrum* (durchschnittlich +94 %) und *Calluna vulgaris* (durchschnittlich +38 %) auf südexponierten Dünenhängen gefunden. Bei *Empetrum nigrum* steht die Mortalitätsrate auf Südhängen zudem in positivem Zusammenhang mit der Inklination der Fläche, während die Mortalitätsrate von *Calluna vulgaris* unabhängig von der Exposition auch aufgrund von Seneszenz erhöht ist. Südhänge werden von durchschnittlich doppelt so vielen Weiß- und Graudünenarten besiedelt, wobei die Artenvielfalt auf südexponierten Hängen in einem negativen Zusammenhang mit der lebend-Deckung der Ericaceen steht. Es wurde kein signifikanter Zusammenhang der Mortalitätsraten von *Empetrum nigrum* und *Calluna vulgaris* mit der Weiß- und Graudünenartenzahl gefunden. Während *Campylopus introflexus* auf nordexponierten Dünen im Mittel lediglich sehr geringe Deckungswerte erreichte (0,9 %), lag die durchschnittliche Deckung der Art auf Südhängen bei 17 %. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass sich die Vegetation der Küstenheiden in Folge des Klimawandels durch Trockenschäden der dominierenden Ericaceen deutlich verändern könnte. Aufschluss darüber, ob die Mortalität langfristig Pionierarten der Weiß- und Graudünen fördert oder invasiven Neophyten Ausbreitungspotential bietet, kann erst ein kontinuierliches Monitoring geben.

Summary: Studies on the mortality of Empetrum nigrum (L.) and Calluna vulgaris (L.) Hull in coastal heathlands of the island Sylt

The frequency and intensity of dry periods is increasing due to climate change and has a direct impact on the vegetation of terrestrial ecosystems. In coastal dune heathland areas of the German North Sea islands, increased damage to the dominant dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Calluna vulgaris* has been observed in years with long periods of drought. This study therefore investigated the effect of abiotic and biotic factors on the mortality of

Empetrum nigrum and *Calluna vulgaris* in coastal heaths on the island of Sylt. In addition, vegetation records were used to explore the effects of mortality of dwarf shrubs on the species composition of brown dunes and if a higher mortality promotes species of younger succession stages of the yellow and grey dunes. The cover of cryptogams was also recorded, with particular attention paid to the invasive moss species *Campylopus introflexus*. A significantly higher mortality rate of *Empetrum nigrum* (mean +94 %) and *Calluna vulgaris* (mean +38 %) was found on south-facing dune slopes. For *Empetrum nigrum*, the mortality rate on south-facing slopes was also positively related to the inclination of the plot, while the mortality rate of *Calluna vulgaris* additionally increased due to senescence, regardless of exposure. The number of species of yellow and grey dune plants was two-fold higher on average on south-facing compared to north-facing slopes. Moreover, species richness was negatively related to the cover of living Ericaceae on these slopes. No significant correlation was found between the mortality rates of *Empetrum nigrum* and *Calluna vulgaris* and the number of yellow and grey dune species. *Campylopus introflexus* was found in significantly higher cover on south-facing slopes (on average 19-times higher). The results indicate that the vegetation of coastal heathlands could change substantially as a result of climate change due to drought damage of the dominant Ericaceae. A continuous monitoring is needed to provide information on whether mortality will promote pioneer species of yellow and grey dunes in the long term or whether it will offer invasive neophytes the potential to spread.

Keywords: *Calluna vulgaris***,** Dünenvegetation, *Empetrum nigrum***,** Klimawandel, Neophyten, Sylt

Nomenklatur: Rothmaler (2021), 22. Aufl.

1. Einleitung

Küstenheiden (Empetrion nigri) bilden einen wichtigen Verband der Heiden in Europa. Die Standorte der Küstenheiden sind eng mit ozeanischen Klimabedingungen verknüpft, die milde Winter, lange Frühlings- und Herbstphasen und jährliche Niederschläge zwischen 600 und 1100 mm ohne längere Trockenphasen aufweisen (Zerbe 2019). Sie kommen vorwiegend auf kalkarmen Sanden im Zuge der natürlichen Sukzession in Dünenlandschaften vor (Härdtle et al. 2009). Die dominierenden Arten sind die Zwergsträucher *Empetrum nigrum* (L.) und *Calluna vulgaris* (L.) Hull, die nachfolgend in dieser Arbeit als *E. nigrum* und *C. vulgaris* bezeichnet werden.

Nach Anhang I der FFH-Richtlinie (92/43/EWG) sind die Lebensräume der Küstenheiden (LRT 2140 & 2150) mit ihren typischen Pflanzengesellschaften des Hieracio-Empetretum und Genisto-Callunetum wie auch die Graudünen (LRT 2130) im Rahmen des Schutzgebietsnetzes „NATURA 2000“ auf EU-Ebene als prioritär schutzwürdig eingestuft. Mit ihren teils hochspezialisierten und seltenen Arten erhöhen sie die Biodiversität von Flora und Fauna in Europa (Härdtle et al. 2009; Romahn et al. 2011). An Ökosystemdienstleistungen bieten Küstenheiden nicht nur Raum für Er-

holung und Tourismus sondern sorgen auch für die Bildung qualitativ hochwertigen Grundwassers und stabilisieren die Sedimente (Härdtle et al. 2009; Hein et al. 2021; Voortman et al. 2015).In der Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands werden Küstenheiden als stark gefährdet eingestuft (Finck et al. 2017), wofür vor allem anthropogene Faktoren verantwortlich sind. Auch der Klimawandel als einer der größten Treiber des globalen Biodiversitätsverlusts und -wandels beeinflusst den Lebensraum zunehmend negativ (Sala et al. 2000). Für Deutschland ist ein Anstieg der Jahresmitteltemperatur bis 2100 je nach Emissionsszenario von 1,5-3,7° C sowie eine Abnahme der Sommerniederschläge um bis zu 30 % zu erwarten (UBA 2006). Damit einher geht auch ein Anstieg in der Häufigkeit und Intensität von Extremwetterereignissen wie Hitze- oder Trockenperioden (IPCC 2022). Da sandige Böden ein geringes Wasserspeichervermögen haben (Li et al., 2021), ist die Vegetation auf Dünen besonders von solchen Trockenperioden betroffen. Die ökosystemischen Auswirkungen der klimatischen Veränderungen auf Küstenheiden sind stark davon abhängig, wie die dominierenden Zwergsträucher auf Trockenstress reagieren. *E. nigrum* gilt als eher anfällig für Trockenstress, was u. a. auf den Ostfriesischen Inseln nahe seiner südlichen Verbreitungsgrenze festgestellt werden konnte und mit seiner Anpassung an ein atlantisch geprägtes Klima der nemoralen und borealen Zone zusammenhängt (Hein et al. 2021; Tybirk et al. 2009). Für *C. vulgaris* wurden bereits mehrere Studien durchgeführt, die belegen, dass die Resistenz gegenüber Trockenstress davon abhängt, in welchem Altersstadium sich die Pflanzen befinden (Meyer-Grünefeldt et al. 2015; Schellenberg 2022). Zudem gibt es einen signifikanten Interaktionseffekt mit erhöhten Stickstoffeinträgen, die die Mortalität und Gewebeschäden von *C. vulgaris* in Trockenperioden verstärken (Härdtle et al. 2013; Meyer-Grünefeldt et al. 2015).

In den vergangenen Jahren häuften sich die Dürreereignisse und es kam seit 2018 mehrere Jahre in Folge vor allem im Sommer zu extremer Trockenheit und Temperaturrekorden (Bathiany et al. 2021; Marx 2023). In diesen Jahren wurden vermehrt Trockenschäden bei *E. nigrum* und *C. vulgaris* beobachtet, die teilweise in der Mortalität der Pflanzen resultierten (Hein et al. 2021; Schellenberg 2022). Auch in den Küstenheidegebieten der Insel Sylt, die den wichtigsten Verbreitungsschwerpunkt dieses Lebensraums in Schleswig-Holstein bilden, wirkte sich die Trockenheit sichtbar sowohl auf *E. nigrum* als auch auf *C. vulgaris* aus, was besonders ausgeprägt auf süd- und ostexponierten Dünenhängen wahrgenommen wurde (Abb. 1; Koch 2018).

Im Rahmen dieser Arbeit soll deshalb untersucht werden, von welchen abiotischen und biotischen Faktoren die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* in Küstenheiden auf Sylt abhängt, und diskutiert werden, ob diese mit den Dürreereignissen in Zusammenhang stehen könnten. Zudem soll ermittelt werden, welche Auswirkungen

Abb. 1: Braun verfärbte *E. nigrum* und *C. vulgaris* auf einem südexponierten Hang auf Sylt im Dürresommer 2018. (Foto: Karsten Reise)

die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* auf die Phytodiversität der Weiß- und Graudünenpflanzen und das Artengefüge hat. Das Absterben der für Braundünen typischen Zwergsträucher könnte eine verjüngende Wirkung auf die Dünensukzession haben, jedoch ebenfalls invasiven Neobiota wie *Campylopus introflexus* oder *Rosa rugosa* neuen Raum zur Ausbreitung bieten, was besonders die heimische Graudünenvegetation gefährden würde. Somit werden folgende Hypothesen in dieser Arbeit untersucht:

1. Die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* in Küstenheiden ist auf südexponierten Dünenhängen größer als auf nordexponierten Dünenhängen.
2. Die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* hat einen positiven Einfluss auf die Anzahl der Weiß- und Graudünenarten und führt zu einer Veränderung des Artengefüges.

2. Methodik

2.1 Untersuchungsdesign

Auf der nordfriesischen Nordseeinsel Sylt bedecken die unter Naturschutz stehenden Dünenlandschaften mit ca. 25 km² etwa ein Viertel der Inselfläche. Verteilt über die Dünengebiete des nördlichen und südlichen Nehrungshakens der Insel wurden 15 Dünen untersucht (Abb. 2).

Düne-Nr.	Breitengrad	Längengrad
1	54° 94‘ 63‘‘ N	8° 32‘ 39‘‘ O
2	54° 98‘ 26‘‘ N	8° 34‘ 97‘‘ O
3	55° 01‘ 89‘‘ N	8° 37‘ 45‘‘ O
4	55° 01‘ 91‘‘ N	8° 39‘ 60‘‘ O
5	54° 87‘ 00‘‘ N	8° 29‘ 36‘‘ O
6	54° 82‘ 73‘‘ N	8° 28‘ 76‘‘ O
7	54° 80‘ 79‘‘ N	8° 28‘ 55‘‘ O
8	54° 74‘ 91‘‘ N	8° 29‘ 24‘‘ O
9	55° 04‘ 93‘‘ N	8° 41‘ 61‘‘ O
10	54° 94‘ 93‘‘ N	8° 32‘ 65‘‘ O
11	54° 96‘ 76‘‘ N	8° 34‘ 08‘‘ O
12	54° 80‘ 43‘‘ N	8° 29‘ 49‘‘ O
13	55° 02‘ 87‘‘ N	8° 39‘ 96‘‘ O
14	55° 00‘ 45‘‘ N	8° 36‘ 47‘‘ O
15	54° 79‘ 21‘‘ N	8° 28‘ 47‘‘ O

Abb. 2: Karte von Sylt mit den Standorten der 15 aufgenommenen Dünen. (Bildmaterial: Google Satellite (2024))

Auf den ausgewählten Dünen wurde jeweils der nord- und südexponierte Hang untersucht. Bei der Auswahl wurden nur Dünen mit Anteilen an *E. nigrum* oder *C. vulgaris* berücksichtigt, da die Mortalität dieser Arten Gegenstand der Untersuchung ist. Zwischen den Dünen sollte eine möglichst große Variabilität der Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* bestehen, um Aussagen über die Auswirkungen verschiedener Mortalitätsstadien auf die Vegetation treffen zu können. Bei einer randomisierten Auswahl der Dünen hätte die begrenzte Stichprobengröße die Wahrscheinlichkeit, ein hinreichendes Spektrum der Mortalität aufzunehmen, sehr reduziert. Das Untersuchungsdesign umfasste die Aufnahme von drei Flächen pro Nord- bzw. Südhang, die jeweils auf der Längsseite des Hangs mittig gelegen als Transekt von oben nach unten angeordnet waren. Es wurde ein Abstand zur Dünenkuppe von 5 Metern genommen und darunter die obere Aufnahmefläche mit einer Größe von 25 m² platziert. Die nächsten beiden Flächen befanden sich in derselben Größe und einem Abstand von jeweils 2 Metern zueinander unterhalb der ersten Fläche (Abb. 3). Insgesamt wurden somit 90 Aufnahmen untersucht mit jeweils 45 Flächen auf der Nord- bzw. Süd-Exposition. Die Aufnahmen wurden von Ende Juli bis September 2023 durchgeführt.

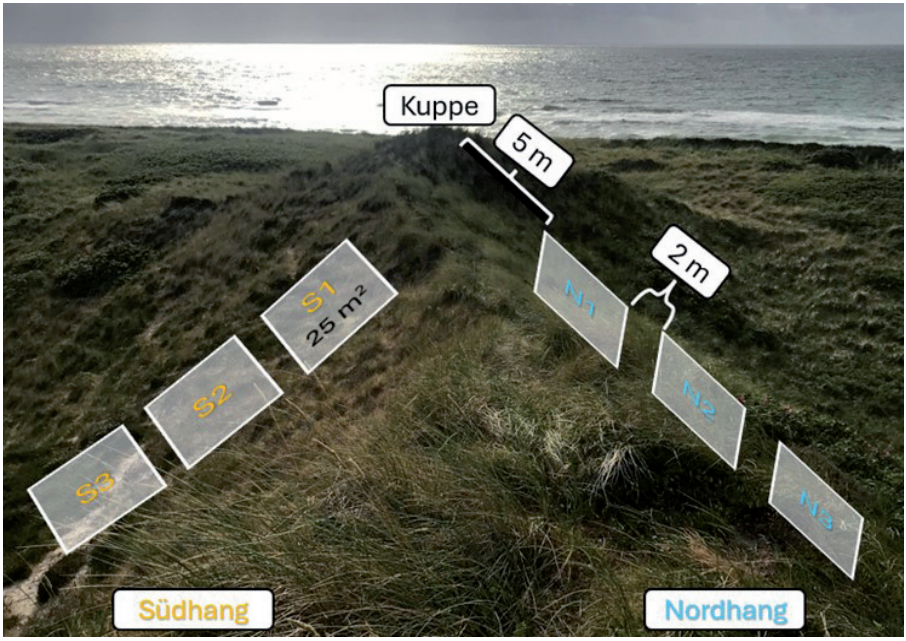

Abb. 3: Das Untersuchungsdesign schematisch dargestellt mit den Aufnahmeflächen der Südhänge (S1, S2, S3) und Nordhänge (N1, N2, N3).

In den Aufnahmeflächen wurden abiotische (Exposition, Inklination) und biotische (max. Höhe, Fraßschäden) Faktoren erhoben, um ihren Einfluss auf die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* zu ermitteln. Die durchschnittliche maximale Höhe wurde jeweils für *E. nigrum* und *C. vulgaris* erhoben, indem von jeder Art die Höhe der fünf höchsten Pflanzen in Zentimeter gemessen und daraus der Mittelwert berechnet wurde. Dieser Faktor soll stellvertretend für das relative Altersstadium des jeweiligen Bestands von *E. nigrum* und *C. vulgaris* stehen. Die abgestorbenen Pflanzen wurden außerdem auf mögliche Fraßschäden durch den Heideblattkäfer (*Lochmaea suturalis)* begutachtet.

2.2 Vegetationsaufnahmen

In jeder Aufnahmefläche wurden Vegetationsaufnahmen durchgeführt mit Schätzungen der Deckungsgrade der lebenden Vegetation, Gefäßpflanzen, Kryptogamen sowie offenen Bodenstellen. Auf Artniveau wurden alle Gefäßpflanzen und *Campylopus introflexus* als invasives Moos aufgenommen. Weitere Moose und Flechten wurden nicht bestimmt und als Sammelgruppe der Kryptogamen aufgenommen. Des Weiteren wurden für *E. nigrum* und *C. vulgaris* gesondert die prozentualen Deckungsgrade der lebenden und abgestorbenen Pflanzenanteile erhoben. Damit konnten jeweils für *E. nigrum* und *C. vulgaris* einzeln und gemeinsam Mortalitätsraten berechnet werden, indem der abgestorbene Anteil durch die Gesamtdeckung (lebend (%) + abgestorben (%)) dividiert wurde. Die Phytodiversität der Weiß- und Graudünenarten wurde mit dem vom Shannon-Wiener-Index abgeleiteten Diversitäts-Index H'_{dune} berechnet, der von Grunewald & Schubert (2007) eingeführt wurde und neben der Artenzahl vor allem die Höhe der Deckungsgrade der Weiß- und Graudünenpflanzen berücksichtigt. Der Index wurde speziell dafür entwickelt, Veränderungen von Pflanzengesellschaften in Küstendünen abzubilden und eignet sich besonders für Systeme, die gestört sind, eine geringe oder sich verändernde Vegetationsbedeckung haben (Grunewald & Schubert 2007).

Wie in Tab. 1 zu sehen ist, wurde auf den Nordhängen eine dichtere lebende Vegetation (Mittelwert: 93 %) mit signifikant höherer Deckung der Gefäßpflanzen und Kryptogamen im Vergleich zu den Südhängen (Mittelwert: 78 %) vorgefunden (t = -9,029; p < 0,001). Die eindeutig dominierende Art der Untersuchungsflächen ist *E. nigrum,* das auf Nordhängen in signifikant höherer Deckung auftritt (Mittelwert: 64 %; t = -5,32; p < 0,001). *E. nigrum* weist auf Nordhängen eine signifikant (t = -3,69; p < 0,001) und *C. vulgaris* eine marginal signifikant (t = -1,83; p = 0,073) höhere max. Höhe auf. Bezeichnende Arten der Nordhänge sind *Polypodium vulgare*, *Lonicera periclymenum* und *Salix repens* (Tab. 2). Auf den südexponierten Untersuchungsflächen ist die Vegetation lückiger mit signifikant (t = 7,42; p < 0,001), im Mittel mehr als 20x höherer Deckung offener Bodenstellen (Mittelwert: 13 %) als auf

Nordhängen (Mittelwert: 0,62 %). Der Wert der Phytodiversität (H'_{dune}) für die Weiß- und Graudünenarten ist auf Südhängen (Mittelwert: 0,46) durchschnittlich mehr als doppelt so hoch wie auf Nordhängen (Mittelwert: 0,22). Bezeichnende Arten der Südhänge sind vor allem typische Graudünenpflanzen wie *Aira praecox*, *Jasione montana* oder *Corynephorus canescens* (Tab. 2). Ausführlichere Informationen zur Methodik und detaillierte Vegetationsaufnahmen sind in Ressel (2024) zu finden.

Tab. 1: Charakterisierung der Vegetation mit Mittelwerten (*M*) und Standardabweichungen (*SD*) für alle Vegetationsaufnahmen sowie differenziert für Nord- und Südhänge.

	Gesamt		**Exp. Nord**		**Exp. Süd**	
	M	***SD***	***M***	***SD***	***M***	***SD***
Lebende Vegetation (%)	85,61	+/-10,97	93,22	+/-3,97	78,00	+/-10,46
Offene Bodenstellen (%)	6,79	+/-9,94	0,62	+/-1,08	12,96	+/-10,97
Gefäßpflanzen (%)	72,00	+/-12,28	79,89	+/-7,78	64,11	+/-10,82
Kryptogame* (%)	39,45	+/-24,90	55,89	+/-20,82	23,01	+/-16,36
***Campylopus introflexus* (%)**	9,18	+/-16,05	0,89	+/-2,21	17,48	+/-19,30
Artenzahl	8,42	+/-3,79	6,58	+/-2,99	10,20	+/-3,61
Weiß- & Graudünenartenzahl	4,29	+/-2,69	2,73	+/-1,74	5,84	+/-2,56
Phytodiversität (H'_{dune})	0,34	+/-0,26	0,22	+/-0,14	0,46	+/-0,29
Empetrum nigrum						
lebend (%)	52,54	+/-22,79	63,78	+/-15,06	41,30	+/-23,64
abgestorben (%)	10,03	+/-8,25	7,67	+/-6,16	12,40	+/-9,33
Mortalitätsrate	0,16	+/-0,14	0,11	+/-0,09	0,21	+/-0,15
max. Höhe (cm)	30,92	+/-6,34	33,24	+/-5,65	28,60	+/-6,15
Calluna vulgaris						
lebend (%)	18,93	+/-20,16	20,53	+/-19,99	17,33	+/-20,22
abgestorben (%)	5,98	+/-8,14	4,66	+/-5,38	7,40	+/-10,11
Mortalitätsrate	0,12	+/-0,12	0,10	+/-0,09	0,14	+/-0,14
max. Höhe (cm)	33,26	+/-9,75	35,43	+/-7,99	30,95	+/-10,86
abgestorben gesamt (%)	14,16	+/-8,75	10,98	+/-7,61	17,33	+/-8,66
Mortalitätsrate gesamt	0,18	+/-0,13	0,11	+/-0,08	0,24	+/-0,14

* Die Kryptogamen beinhalten die Deckung aller Moose und Flechten abgesehen von *Campylopus introflexus*.

Tab. 2: Stetigkeitstabelle der vorgefundenen Pflanzenarten in den Untersuchungsflächen (n = 90). Jede Art wurde im Hinblick auf ihre Lebensraumpräferenzen charakterisiert, basierend auf Zuordnungen von Borcherding & Stock (2017) sowie Oberdorfer (1990). Die Arten wurden ihren Stetigkeiten entsprechend in vier Gruppen eingeordnet: 1. von der Exposition indifferente häufige Arten (gesamt > 10 %); 2. bezeichnende Arten der Nordhänge; 3. bezeichnende Arten der Südhänge; 4. seltener aufgetretene Arten (gesamt < 10 %). Die jeweils für die Gruppenzugehörigkeit entscheidenden Stetigkeiten sind grau markiert.

Arten	Lebensraum	Stetigkeit (%)		
		Gesamt	Exp. Nord	Exp. Süd
Empetrum nigrum	Braundüne	**100**	100	100
Ammophila arenaria	Weißdüne	**93**	96	91
Carex arenaria	Graudüne	**83**	82	84
Calluna vulgaris	Braundüne	**69**	71	67
Deschampsia flexuosa	magerer Wald/ Grünland	**30**	31	29
Polypodium vulgare	Braundüne	31	**47**	16
Lonicera periclymenum	magerer Wald	21	**31**	11
Salix repens	Dünental	6	**11**	0
Campylopus introflexus	Graudüne (invasiv)	56	20	**91**
Aira praecox	Graudüne	51	18	**84**
Hypochaeris radicata	Graudüne	49	27	**71**
Teesdalia nudicaulis	Graudüne	39	7	**71**
Hieracium umbellatum	Braundüne	39	20	**58**
Jasione montana	Graudüne	26	4	**47**
Senecio sylvaticus	nährstoffreicher Wald	18	0	**36**
Luzula campestris	Graudüne	17	4	**29**
Festuca rubra agg.	Weißdüne	17	4	**29**
Rumex acetosella	Graudüne	16	9	**22**
Corynephorus canescens	Graudüne	13	4	**22**
Rosa rugosa	Braundüne (invasiv)	9	9	9
Anthoxanthum odoratum	mageres Grünland	8	7	9
Festuca ovina agg.	Graudüne	7	9	4
Stellaria graminea	mageres Grünland	6	4	7
Galium verum	Graudüne	4	0	9
Pilosella officinarum	Graudüne	4	2	7
Erica tetralix	Dünental	4	7	2

Rosa spinosissima	Braundüne	4	9	0
Thymus serpyllum	Graudüne	3	0	7
Vaccinium uliginosum	Dünental	3	7	0
Cerastium holosteoides	nährstoffreiches Grünland	3	2	4
Viola canina	Graudüne	2	0	4
Rubus fruticosus agg.	Gebüsche/ Hecken	2	4	0
Eryngium maritimum	Weißdüne	1	0	2
Erodium cicutarium	Graudüne	1	2	0
Geranium molle	Graudüne	1	2	0
Plantago lanceolata	nährstoffreiches Grünland	1	2	0
Bromus hordeaceus agg.	ruderal	1	0	2
Veronica officinalis	mageres Grünland	1	0	2
Lotus corniculatus	Graudüne	1	2	0
Sorbus aria x aucuparia	magerer Wald	1	2	0

2.3 Statistische Datenanalyse

Der Einfluss von abiotischen (Exposition, Inklination) und biotischen (max. Höhe) Faktoren sowie ihre Interaktionen auf die Mortalitätsraten von *E. nigrum* und *C. vulgaris* wurden mit linearen gemischten Modellen (LMMs) getestet (Hypothese 1). Die Modellauswahl wurde mit dem „Likelihood-Ratio-Test“ (LRT) durchgeführt. Die Nummer der Düne wurde als Zufallsfaktor in die Modelle genommen, um den Effekt von Ähnlichkeiten auf Flächen derselben Düne zu berücksichtigen. Zusätzlich wurde eine Varianzfunktion (varIdent) verwendet, die unterschiedliche Varianzen für nord- und südexponierte Dünenhänge berücksichtigt (Zuur et al. 2009). Die Implementierung der Varianzfunktion führte zu einer signifikanten Verbesserung der Modellstruktur (*E. nigrum*: ΔAIC: 7,36; $p = 0{,}002$; *C. vulgaris*: ΔAIC: 10,67; $p < 0{,}001$). Da in keiner Aufnahme Fraßschäden durch *Lochmaea suturalis* festgestellt wurden, ist dieser Prädiktor kein Bestandteil der Modelle.

Der Effekt der Exposition, der lebend-Deckung und Mortalitätsraten von *E. nigrum* und *C. vulgaris* auf die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen wurde mit generalisierten linearen gemischten Modellen (GLMMs) unter Verwendung einer Poisson-Verteilung und einer log-link Funktion untersucht (Hypothese 2). Um Kollinearität mehrerer von der Exposition abhängiger Faktoren zu vermeiden, die einen Einfluss auf die Weiß- und Graudünenartenzahl haben könnten, wurden die Effekte nur auf Südhängen untersucht. In den GLMMs wurde die Dünennummer als zufälliger Effekt verwendet.

Die Modellvoraussetzungen waren gemäß Zuur et al. (2009) erfüllt. Alle statistischen Analysen wurden in der R-Version 4.3.1 ausgeführt. Die gemischten Modelle wurden mit der lme- und glmer-Funktion parametrisiert.

3. Ergebnisse

3.1 Effekte abiotischer und biotischer Faktoren auf Zwergstrauch-Mortalitätsraten

Die Mortalitätsrate von *E. nigrum* wird signifikant von der Exposition (LRT = 15,22; $p < 0{,}001$) und marginal signifikant von der Interaktion der Exposition und Inklination (LRT = 3,33; $p = 0{,}068$) beeinflusst (Tab. 3). Wie in der Charakterisierung der Vegetation zu sehen ist, übersteigt die mittlere Mortalitätsrate von *E. nigrum* auf Südhängen (Mittelwert: 0,21) die mittlere Mortalitätsrate auf Nordhängen (Mittelwert: 0,11) um fast das Doppelte, hat aber auch eine größere Standardabweichung (Tab. 1). In mehreren südexponierten Untersuchungsflächen ist über die Hälfte des *E. nigrum*-Bestandes (in Bezug auf Deckungswerte) abgestorben, sodass diese Art eine Mortalitätsrate von bis zu 0,67 bzw. 67 % erreicht. Die Mortalitätsrate von *E. nigrum* erhöht sich auf Südhängen mit steigender Inklination, während auf Nordhängen kein Zusammenhang der Inklination mit der Mortalitätsrate festgestellt werden kann (Abb. 4).

Tab. 3: Modellauswahl des Likelihood-Ratio-Tests für die Mortalitätsraten von *E. nigrum* und *C. vulgaris*.

	Empetrum nigrum		*Calluna vulgaris*	
	LRT	*p*-Wert	LRT	*p*-Wert
Exposition (E)	**15,22**	**< 0,001**	**5,00**	**0,025**
Inklination (I)	0,01	0,932	1,45	0,228
max. Höhe (H)	0,31	0,576	**6,22**	**0,013**
E : I	**3,33**	**0,068**	1,34	0,248
E : H	0,68	0,411	1,14	0,286
I : H	0,29	0,592	1,01	0,315

Die Mortalitätsrate von *C. vulgaris* wird signifikant von der Exposition (LRT = 5,00; p = 0,025) und der max. Höhe (LRT = 6,22; p = 0,013) beeinflusst (Tab. 3). Auf Südhängen liegt die mittlere Mortalitätsrate (Mittelwert: 0,14) höher als auf Nordhängen (Mittelwert: 0,10), besitzt aber ebenfalls eine höhere Standardabweichung (Tab. 1). Unabhängig von der Exposition steigt die Mortalitätsrate von *C. vulgaris* mit steigender max. Höhe an (Abb. 4). Sie befindet sich dabei auf Südhängen jedoch auf einem höheren Niveau, auf denen sowohl jüngere als auch ältere Bestände von *C. vulgaris* eine höhere Mortalitätsrate aufweisen (Abb. 4). Die maximale Mortalitätsrate von *C. vulgaris* in den Untersuchungsflächen beträgt 0,50.

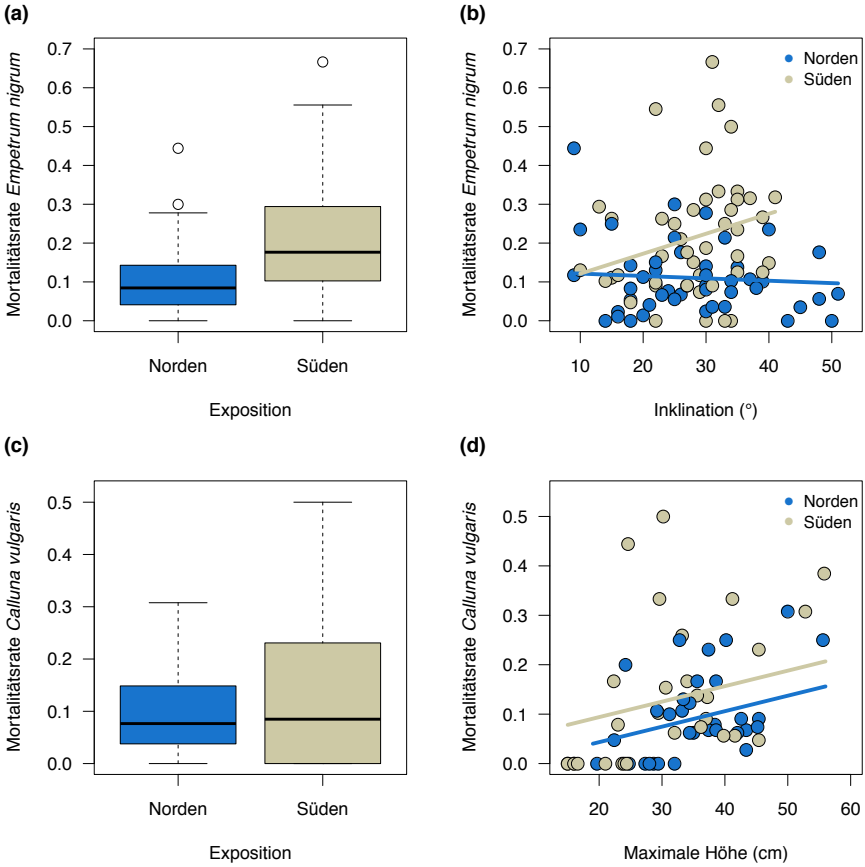

Abb. 4: Einfluss der Prädiktoren a) Exposition und b) Interaktion der Exposition und Inklination (°) auf die Mortalitätsrate von *E. nigrum* sowie c) Exposition und d) max. Höhe (cm) von *Calluna vulgaris* auf die Mortalitätsrate von *Calluna vulgaris*.

3.2 Effekte der Exposition und Zwergstrauchdeckung auf das Pflanzenartengefüge

Die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen auf Südhängen (Mittelwert: 5,84) unterscheidet sich signifikant ($z = 6{,}97$; $p < 0{,}001$) von den Nordhängen (Mittelwert: 2,73) und ist auf diesen im Mittel mehr als doppelt so hoch (Tab. 1; Abb. 5). Mit steigender lebend-Deckung von *E. nigrum* und *C. vulgaris* auf Südhängen nimmt die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen signifikant ($z = -4{,}094$; $p < 0{,}001$) ab (Abb. 5). Bei einer Steigerung der Ericaceen-Deckung von 40 % auf 80 % beträgt die Abnahme beispielsweise 39 %. Die Mortalitätsraten von *E. nigrum* und *C. vulgaris* haben auf Südhängen keinen statistisch signifikanten Einfluss auf die Weiß- und Graudünenartenzahl. Bei der Mortalitätsrate von *E. nigrum* deutet sich jedoch ein positiver Trend an (Abb. 5). Während der Vegetationsaufnahmen wurde beobachtet, dass bisher kaum Pflanzenarten der Weiß- und Graudünen im Bereich der abgestorbenen Biomasse von *E. nigrum* oder *C. vulgaris* wachsen, diese Arten jedoch besonders häufig in lückigen Vegetationsbeständen mit einem hohen Anteil an Offenboden auftraten.

Auch das invasive Moos *Campylopus introflexus* ist auf südexponierten Dünenhängen signifikant häufiger (Mittelwert: 17,5 %; $t = 10{,}15$; $p < 0{,}001$) und weist dort – im Vergleich zu Nordhängen – im Durchschnitt einen 19x höheren Deckungswert auf (Mittelwert: 0,89 %) (Tab. 1). Auf den Untersuchungsflächen der Südhänge erreicht *Campylopus introflexus* eine Stetigkeit von 91 % mit Deckungen von bis zu 80 %, während das Moos auf Nordhängen nur auf 20 % der Flächen vorkam und dort eine maximale Deckung von 10 % erreichte (Tab. 2). Entgegengesetzt sind die Befunde für die Gesamtdeckung der anderen, vermutlich überwiegend lebensraumtypischen Kryptogamen, die auf Nordhängen (Mittelwert: 56 %) im Schnitt mehr als doppelt so hoch ist und sich signifikant ($t = -9{,}51$; $p < 0{,}001$) von den Südhängen (Mittelwert: 23 %) unterscheidet (Tab. 1).

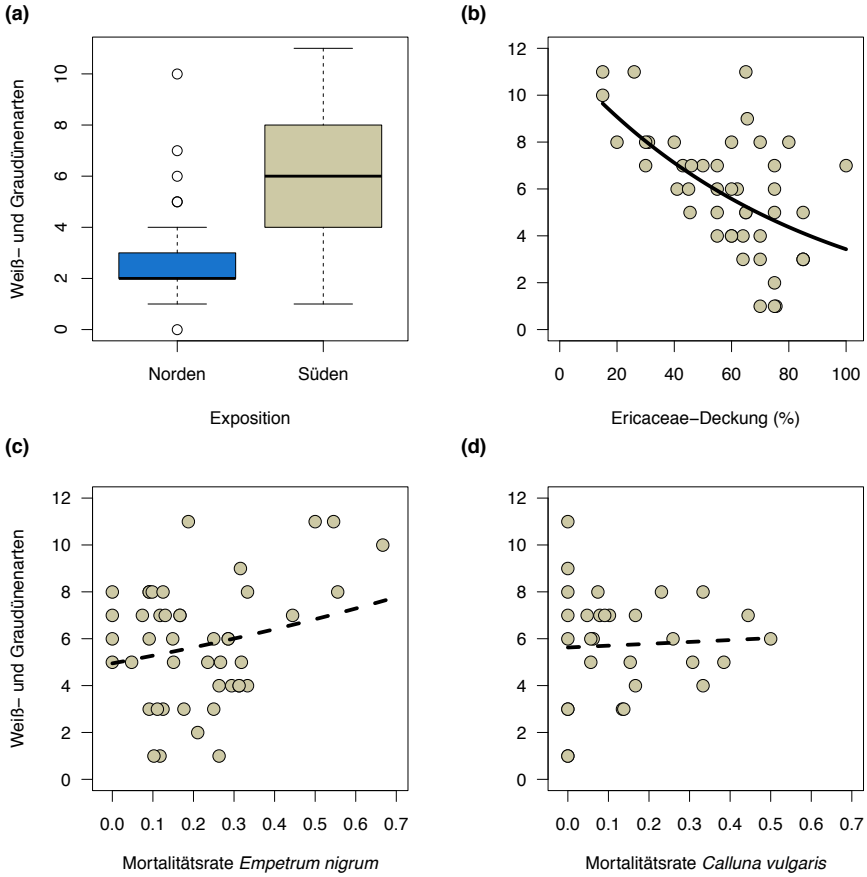

Abb. 5: Veränderung der Artenzahl von Weiß- und Graudünenpflanzen auf 25 qm großen Flächen in Abhängigkeit von a) der Exposition, b) der Deckung lebender *Empetrum nigrum* und *Calluna vulgaris* Zwergsträucher, c) der Mortalitätsrate von *Empetrum nigrum* und d) *Calluna vulgaris* auf Südhängen. Die durchgezogene Regressionsgerade in b) kennzeichnet einen signifikanten Effekt, während die gestrichelten Linien in c) und d) nicht-signifikante Zusammenhänge kennzeichnen.

4. Diskussion

4.1 Einfluss abiotischer und biotischer Faktoren auf die Zwergstrauch-Mortalität in Küstenheiden

Der signifikante Einfluss der Exposition auf die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* kann auf die höhere Sonneneinstrahlung auf südexponierten Hängen zurückgeführt werden, die bereits in vielen Studien festgestellt wurde (Bennie et al. 2008; Cantlon 1953; Fan et al. 2020; Geroy et al. 2011; Regmi et al. 2019). Die größten Expositionsunterschiede von bis zu 50 % in der Strahlungsintensität werden im Bereich mittlerer Breitengrade zwischen 30° und 55° gemessen, in dem sich auch das Untersuchungsgebiet befindet (Singh 2018). Die Intensität der Sonneneinstrahlung beeinflusst die mikroklimatischen Bedingungen und damit indirekt auch die Vegetation. So kann auf Südhängen tagsüber eine erhöhte Oberflächen- und Bodentemperatur festgestellt werden, die eine erhöhte Evapotranspiration und dadurch verringerte Bodenfeuchtigkeit zur Folge hat (Gerlach et al. 1994; Geroy et al. 2011). Zudem unterliegen Südhänge größeren Schwankungen und Extremen in der Temperatur mit gemessenen Höchstwerten auf Dünen von 60° C (Ellenberg & Leuschner 2010; Stoutjesdijk & Barkman 2014). Auf Nordhängen ist das Mikroklima hingegen kühler, feuchter und ausgeglichener (Fan et al. 2020). Die Exposition beeinflusst über komplexe Wechselwirkungen abiotischer und biotischer Faktoren auch die Bodenentwicklung, sodass auf Nordhängen meist nährstoffreichere Böden und tiefere A-Horizonte zu finden sind, die eine höhere Wasserspeicherkapazität haben, während auf Südhängen die Bodenbildung weniger ausgeprägt ist und eine stärkere Erosion stattfindet (Geroy et al. 2011; Singh 2018). Durch diese mikroklimatischen und edaphischen Unterschiede und die damit verbundene Wasserverfügbarkeit beeinflusst die Exposition das Wachstum, die räumliche Verteilung und Artzusammensetzung der Vegetation (Singh 2018).

Somit kann die expositionsabhängige Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* mit großer Wahrscheinlichkeit auf Trockenschäden zurückgeführt werden, ausgelöst durch lang anhaltende sommerliche Trockenphasen, wie sie zuletzt in mehreren Jahren seit 2018 auftraten (Marx 2023). Dabei scheint *E. nigrum* stärker betroffen zu sein als *C. vulgaris*, wie die höhere mittlere Mortalitätsrate auf Südhängen zeigt (Mittelwert *E. nigrum*: 0,21; Mittelwert *C. vulgaris*: 0,14). Dies ist in Übereinstimmung mit bisherigen Studien, die eine geringere Trockenheitsresistenz von *E. nigrum* gegenüber *C. vulgaris* auf Sylt und den Ostfriesischen Inseln feststellten (Beinker 1998; Mühl 1993). Die Unterschiede zwischen den Arten ergeben sich aus ihren ökologischen Ansprüchen. So kommt *E. nigrum* vorwiegend in Regionen mit kühlerem, atlantisch geprägtem Klima vor, in denen ganzjährig hohe Niederschläge

fallen (Bell & Tallis 1973), und seine südliche Verbreitungsgrenze im europäischen Tiefland verläuft durch Norddeutschland (Hein et al. 2021). Lokal betrachtet kann die Bevorzugung des feuchteren, kühleren Klimas auch auf den Küstendünen der Nordsee beobachtet werden, denn auf den Ostfriesischen Inseln nahe der südlichen Verbreitungsgrenze kommt *E. nigrum* fast nur auf Nordhängen vor, während es auf den kühleren Nordfriesischen Inseln auch auf Südhängen häufig vertreten ist, aber weniger dominant als auf Nordhängen (Ellenberg & Leuschner 2010). *E. nigrum* ist zudem schattentoleranter als *C. vulgaris*, was im Zusammenhang mit der horizontalen Blattstellung bei *E. nigrum* stehen kann, womit Sonnenstrahlen effizienter aufgefangen werden als mit den sphärisch angeordneten Blättern von *C. vulgaris* (Barkman 1990). *C. vulgaris* ist hingegen häufig auf trockenen, sonnigen Standorten vertreten und hat grundsätzlich eine hohe Trockenheitsresistenz (Beinker 1998; Schellenberg 2022). Diese Standortpräferenzen konnten auch in dieser Untersuchung bestätigt werden, denn *E. nigrum* kommt lebend in den Aufnahmeflächen in signifikant (t = -5,32; p < 0,001) höherer Deckung auf Nordhängen vor, wohingegen lebende *C. vulgaris* indifferent von der Exposition ist. Die dichtere und höher wachsende Zwergstrauchvegetation auf Nordhängen kann den mikroklimatischen Expositionseffekt sogar noch verstärken, da unter der geschlossenen Vegetationsdecke insbesondere unter *E. nigrum* ein milderes und feuchteres Mikroklima herrscht als in der lückigen Vegetation der Südhänge (Hein et al. 2021; Stoutjesdijk & Barkman 2014). Trotz der ökologischen Unterschiede kommt es nach langanhaltenden sommerlichen Trockenphasen aber bei beiden Arten zu einer erhöhten Mortalität, die schon in mehreren Studien bestätigt wurde und auch zeitlich verzögert eintreten kann (Ellenberg & Leuschner 2010; Hein et al. 2021).

Die Intensität der Sonneneinstrahlung wird nicht nur von der Exposition allein, sondern auch von ihrem Zusammenwirken mit der Inklination einer Fläche bestimmt. So beeinflusst der Neigungswinkel der Fläche den Einfallswinkel der Sonnenstrahlung in Abhängigkeit von der geografischen Breite, der Jahreszeit und der Exposition (Stoutjesdijk & Barkman 2014). Vor allem im Sommer bei einem hohen Einstrahlungswinkel ist die Inklination für die Intensität der Strahlung entscheidend (Ellenberg & Leuschner 2010). Die größte Sonneneinstrahlung wird in mittleren Breiten der nördlichen Hemisphäre im Sommer auf südexponierten Flächen mit einer leichten Hanglage von etwa 15-35° erreicht, während die Strahlungsintensität auf Nordhängen mit zunehmender Inklination abnimmt (Stoutjesdijk & Barkman 2014). Auf Sylt erreicht die Sonne am 21.06. ihren jährlichen Höchststand in einem Winkel von ca. 58° (SunEarthTools 2024), woraus sich eine maximale Strahlungsintensität auf südexponierten Hängen bei einer Neigung von 32° ergibt. Im weiteren Verlauf des Sommers wird das tägliche Strahlungsmaximum bei einem niedrigeren Sonnenstand auf etwas größeren Hangneigungen erreicht. Dies ist auch im Tagesverlauf der Fall, sodass die im Süden stehende Nachmittags-

sonne auf Südhängen mit einer höheren Inklination als 32° ihre maximale Strahlungsintensität erreicht. Wie schon in Bezug auf die Exposition beschrieben, hat die Sonneneinstrahlung einen direkten Einfluss auf die mikroklimatischen Bedingungen, die Evapotranspiration und damit auch auf die Vegetation bewachsener Flächen (Bennie et al. 2008). Somit kann der positive Einfluss der Inklination bei südexponierten Hängen auf die Mortalitätsrate von *E. nigrum* durch die Folgen der höheren Sonneneinstrahlung erklärt werden. Die Südhänge sind bei einer steigenden Inklination, die auf den untersuchten Flächen maximal 40° beträgt, vor allem in den Sommermonaten dem Neigungswinkel mit der maximalen Strahlungsintensität sehr nah. Dass dieser Einfluss bei *C. vulgaris* nicht signifikant ist, könnte an der geringeren Dürreempfindlichkeit von *C. vulgaris* liegen.

Der signifikant positive Einfluss der max. Höhe von *C. vulgaris* auf die Mortalitätsrate kann in Zusammenhang mit dem Phasenmodell der verschiedenen Altersstadien von *C. vulgaris* gebracht werden, wie es u. a. in Gimingham (1988) beschrieben wird. Nach diesem Modell lassen sich bei *C. vulgaris* vier Altersphasen mit unterschiedlicher Höhe, Struktur und Wachstum abgrenzen, die nach 30-40 Jahren zur durch Seneszenz hervorgerufenen Mortalität von *C. vulgaris* führen. In der Pionierphase findet die Keimung der Samen und die Entwicklung eines noch niedrigen und lückigen Aufwuchses statt, worauf die Aufbauphase folgt, in der die maximale Zuwachsrate und Deckung erreicht wird (Zerbe 2019). In der Reifephase hat *C. vulgaris* die größte oberirdische Biomasse ausgebildet, aber die Deckung beginnt abzunehmen, was in der Degenerationsphase noch stärker fortschreitet und durch einen Zerfall des Kronendachs initiiert wird (Härdtle et al. 2009). Bei einer hohen max. Höhe von *C. vulgaris* kann also davon ausgegangen werden, dass eine fortgeschrittene Altersstruktur vorliegt, die sich möglicherweise schon im Umbruch von der Reife- zur Degenerationsphase befindet. Der signifikante Einfluss der max. Höhe auf die Mortalitätsrate von *C. vulgaris* kann deshalb auf eine durch Seneszenz hervorgerufene Mortalität zurückgeführt werden. Da dieser Effekt unabhängig von der Exposition auftritt, scheint er von den im Untersuchungsgebiet jeweils vorherrschenden mikroklimatischen Bedingungen unbeeinflusst zu sein. Zudem ist eine höhere Mortalität auf Südhängen sowohl bei jüngeren als auch älteren Beständen von *C. vulgaris* beobachtbar. Dies kontrastiert bisherige Befunde, in denen eine erhöhte Anfälligkeit für Trockenschäden in der Pionierphase durch eine für die Wasserverfügbarkeit ungünstigere Allokation der Biomasse von Sprossen und Wurzeln jüngerer *C. vulgaris*-Individuen festgestellt wurde (Meyer-Grünefeldt et al. 2015). Da die Variable der max. Höhe jedoch den Durchschnitt der fünf höchsten Individuen einer Aufnahme abbildet, der in keiner Fläche 15 cm unterschritten hat und damit nicht der Pionierphase zugeordnet wird (Zerbe 2019), kann diese Untersuchung keine Aussage über die Dürreanfälligkeit von *C. vulgaris* in der Pionierphase treffen.

Dass bei *E. nigrum* kein Seneszenz-Effekt durch die max. Höhe festgestellt werden kann, liegt an artspezifischen Unterschieden in der Morphologie und Altersentwicklung. So wächst *E. nigrum* vorwiegend horizontal, weniger strukturreich und erreicht geringere Wuchshöhen als *C. vulgaris*, wie es auch in dieser Untersuchung zu beobachten ist (Wilmanns 1993; Tab. 1). *E. nigrum* bleibt auch im Alter niederwüchsig und hat zudem eine deutlich höhere Lebensdauer von bis zu 140 Jahren (Hölzel & Tischew 2019; Wilmanns 1993). Somit ist die Bestimmung der max. Höhe für *E. nigrum* kein adäquates Maß, um die Altersstruktur zu bestimmen. In anderen Studien wurden stattdessen beispielsweise die Jahresringe gezählt (Wilmanns 1993). Aufgrund der großen Lebensdauer und der beschriebenen Stabilität des Sukzessionsstadiums der *Empetrum*-Küstenheiden, ist jedoch auch keine große Mortalität aufgrund von Seneszenz bei *E. nigrum* zu erwarten (Ellenberg & Leuschner 2010).

Die Trockenschäden von *C. vulgaris* könnten zusätzlich in Interaktion mit der Stickstoffdeposition stehen. So reagierte *C. vulgaris* in Küstenheiden schon bei geringen Stickstoffeinträgen von 5 kg pro Hektar im Jahr mit einem erhöhten Sprosszuwachs (Bähring et al. 2017). Es wurde ein signifikant positiver Effekt der Interaktion von Stickstoffeinträgen und Trockenheit auf die Trockenschäden von *C. vulgaris* gefunden (Meyer-Grünefeldt et al. 2015, 2016; Schellenberg 2022). Diese resultieren aus einem durch den Nährstoffeintrag erhöhten Spross-Wurzel-Verhältnis, das die Transpiration erhöht und damit die Wasserverfügbarkeit reduziert (Meyer-Grünefeldt et al. 2015). Durch die erhöhte Stressanfälligkeit bei größeren Stickstoffdepositionen greift *C. vulgaris* häufiger auf ihre Energiereserven in den Speicherorganen zurück, wodurch in Folge auch eine verfrühte Seneszenz festgestellt werden konnte (Steubing 1993). Bei *E. nigrum* wurde bei einem erhöhten Stickstoffeintrag hingegen ein linearer Anstieg der Deckung und kein Interaktionseffekt von Dürrephasen und Stickstoff auf die Trockenschäden festgestellt (Johnsen et al. 2014; Tybirk et al. 2009). In dieser Untersuchung wurde der Faktor der Stickstoffdeposition nicht erhoben. Aufgrund der bisherigen Studienergebnisse kann jedoch vermutet werden, dass die erhöhte Anfälligkeit für Trockenstress durch Stickstoffeinträge eine Mitverantwortung für die vorgefundene Mortalität von *C. vulgaris* tragen könnte.

4.2 Einfluss der Zwergstrauch-Mortalität auf die Anzahl der Weiß- und Graudünenarten und das Pflanzenartengefüge

Wie in den Ergebnissen beschrieben, ist sowohl die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* als auch die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen auf den südexponierten Untersuchungsflächen signifikant höher (Abb. 4, 5). Da die expositionsabhängigen mikroklimatischen Verhältnisse nicht nur die Mortalität beeinflussen, sondern über direkte und indirekte Wirkungsweisen auch die Weiß- und Graudünenarten, kann daraus keine Kausalität abgelesen werden. Denn das wärmere,

trockenere Mikroklima auf Südhängen fördert die Ausbildung anderer Pflanzengesellschaften als auf Nordhängen, was auch in der Literatur spezifisch für die Dünenvegetation beschrieben wird. Auf Südhängen kalkarmer Dünen kommt typischerweise die Pflanzengesellschaft des Violo-Corynephoretum mit *Corynephorus canescens* als Charakterart vor, die reich an Kryptogamen ist und charakteristische Arten der Graudünenvegetation umfasst (Beinker 1998; Ellenberg & Leuschner 2010). Diese Arten sind an Temperaturextreme und Trockenheit gut angepasst und profitieren zudem von der Licht- und Habitatverfügbarkeit durch die natürlicherweise weniger dichte Vegetation der Südhänge (Kutiel & Lavee 1999; Remke et al. 2009). Auf Nordhängen kalkarmer Dünen ist hingegen die Braundünen-Gesellschaft des Hieracio-Empetretum verbreitet mit den Charakterarten *E. nigrum*, *Polypodium vulgare* und *Salix repens* (Ellenberg & Leuschner 2010). Findet keine Übersandung mehr statt, kann darauf das von *C. vulgaris* dominierte Genisto-Callunetum folgen (Ellenberg & Leuschner 2010). Diese Ausprägungen finden sich auch in der Vegetationstabelle dieser Untersuchung wieder (Tab. 2). Somit kann davon ausgegangen werden, dass auch ohne die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen mikroklimatisch bedingt auf Südhängen höher wäre, weshalb die Einflussfaktoren auf das Artengefüge im Folgenden ausschließlich auf Südhängen betrachtet werden.

Der signifikant negative Effekt der lebend-Deckung von *E. nigrum* und *C. vulgaris* auf die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen auf Südhängen zeigt deutlich, dass in Braundünen die Konkurrenz um Licht und Habitat das Artengefüge wesentlich bestimmt und Pionierarten von einer lückigeren Zwergstrauchvegetation profitieren (Abb. 5; Grunewald & Schubert 2007). Weiß- und Graudünenpflanzen sind an die abiotischen und biotischen Bedingungen ihres Sukzessionsstadiums angepasst und können Standorte mit geringer Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit besiedeln. Bei zu geringer Licht und Raumverfügbarkeit sind sie jedoch nicht mehr konkurrenzfähig (Grunewald & Schubert 2007). Vor allem Graudünenarten sind meist kleinwüchsige, oft ein- oder zweijährige Pflanzen, die an regelmäßige Störungen angepasst sind, da diese zu einer Öffnung von Raum und Licht führen (Connell & Slatyer 1977; Brunbjerg et al. 2015). In den stabilisierten Braundünen sind die dominierenden Ericaceen starke Konkurrenten für die Weiß- und Graudünenarten, weshalb dieses Sukzessionsstadium natürlicherweise eine geringe Artenvielfalt der Gefäßpflanzen aufweist (Peyrat & Fichtner 2011). Vor allem *E. nigrum* wird durch klonales Wachstum schnell dominant und unterdrückt neben der Konkurrenz um Ressourcen auch durch Allelopathie das Vorkommen von anderen Gefäßpflanzen (Barkman 1990; Gerlach et al. 1994; Tybirk et al. 2009). Ein weiterer Faktor, der den Aufwuchs von Weiß- und Graudünenarten auf Braundünen erschwert, ist der besonders geringe pH-Wert des Bodens, der durch die höhere Verwitterung älterer Dünen sowie die stark saure und schwer abbaubare Ericaceenstreu entsteht (Gerlach et al. 1994; Wilmanns 1993).

Während Graudünen oberflächlich bereits stark entkalkt sind und von acidophytischen Arten besiedelt werden (Weber 1999), könnten vor allem Arten der Weißdünen an ihrer Ansiedlung gehindert werden, da sie für gewöhnlich auf relativ kalkreichem Sand mit pH-Werten von 7,5-8,5 vorkommen (Ellenberg & Leuschner 2010).

Auch wenn bisher kein statistisch nachweisbarer Einfluss der Mortalität auf die Artenzahl der Weiß- und Graudünenpflanzen auf Südhängen festgestellt werden kann (Abb. 5), wäre es denkbar, dass diese in Zukunft die abiotischen und biotischen Bedingungen auf Braundünen zugunsten der Arten der jüngeren Sukzessionsstadien verändert. Denn wenn es zur Mortalität der dominierenden Arten *E. nigrum* und *C. vulgaris* durch Trockenschäden oder Seneszenz kommt, sorgt dies für eine erhöhte Verfügbarkeit von Licht und extremere mikroklimatische Bedingungen als unter lebenden Zwergsträuchern (Wilmanns 1993), was den Aufwuchs von Weiß- und Graudünenarten begünstigt. Außerdem wird neuer Raum frei, in dem eine durch die Störung initiierte sekundäre Sukzession stattfinden kann (Grime 2006). Auch die Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser könnte durch die Mortalität reduziert werden. Dass von Vegetationslücken durch Trockenschäden produktionsschwache und trockenresistente Graudünenarten wie *Corynephorus canescens*, *Cerastium semidecandrum* oder *Rumex acetosella* profitieren, konnte bereits beobachtet werden (Beinker 1998; Ellenberg & Leuschner 2010). Aktuell sind an den Stellen, an denen die Ericaceen abgestorben sind, große Mengen an holzigen Pflanzenresten vorhanden, sodass die Licht- und Habitatverfügbarkeit noch reduziert ist (Abb. 6). Dies könnte sich mit der Zeit und fortlaufender Degeneration der Biomasse jedoch ändern.

Unterschiede in der Morphologie von *E. nigrum* und *C. vulgaris* könnten zu artspezifisch verschieden starken Auswirkungen der Mortalität auf die Weiß- und Graudünenarten führen. So ist *E. nigrum* dichter beblättert mit einer horizontalen Blattstellung und bildet eine niedrigwüchsige, gleichmäßige Oberfläche aus, wodurch ein großer Teil der Sonneneinstrahlung abgefangen wird (Barkman 1990; Beinker 1998; Wilmanns 1993). Die Größe von *C. vulgaris* unterscheidet sich hingegen je nach Altersstadium, was zu einer unregelmäßigeren und damit strahlungsdurchlässigeren Oberfläche führt und die Blätter sind sphärisch in unterschiedlichen Winkeln angeordnet, wodurch sie weniger Schatten werfen (Barkman 1990; Beinker 1998; Wilmanns 1993). Unter *E. nigrum* kann sich dadurch ein gemäßigteres Mikroklima bilden, das mit höherer Luftfeuchtigkeit und Temperaturen, die im Sommer bis zu 3° C niedriger als unter *C. vulgaris* sein können, eher einem Waldklima gleicht (Barkman 1990; Ellenberg & Leuschner 2010). Für den Einfluss der Mortalität bedeutet das, dass bei *E. nigrum* eine stärkere Verbesserung der Lichtverhältnisse und mikroklimatischen Bedingungen zugunsten der Ansprüche von Weiß- und Graudünenarten entsteht, während sich diese Bedingungen von lebender zu abgestorbener *C. vulgaris* weniger stark ändern. Dies könnte ein Grund für den leicht positiven

Trend zwischen der Mortalitätsrate von *E. nigrum* und der Weiß- und Graudünenartenzahl sein (Abb. 5).

Abb. 6: Flächenanteile abgestorbener *E. nigrum*-Individuen am Südhang von Düne Nr. 5 zwischen Westerland und Rantum. (Foto: Ramona Ressel)

Neben den heimischen Weiß- und Graudünenarten könnte von den mortalitätsbedingten Veränderungen der abiotischen und biotischen Faktoren auch das invasive Moos *Campylopus introflexus* profitieren. Denn der Neophyt, der um 1940 erstmals in Europa nachgewiesen wurde und ursprünglich aus der temperaten Zone der Südhalbkugel stammt, ist äußerst lichtbedürftig und trockenheitstolerierend (Ellenberg & Leuschner 2010). *Campylopus introflexus* ist sowohl generativ als auch vegetativ sehr ausbreitungsstark und bildet vorwiegend in offener, konkurrenzarmer Vegetation auf nährstoffarmen, sauren Böden geschlossene Moosteppiche mit einer Dicke von 5-7 cm aus (Beinker 1998; Ellenberg & Leuschner 2010; Zamora 1991). In längeren Trockenphasen bilden sich in diesen Teppichen polygonartige Risse, an denen das Moos in einzelne Blöcke aufbricht, die lange Zeit trotz Dehydrierung keimfähig bleiben und teilweise vom Boden abgelöst weiterverbreitet werden können (Zamora 1991). Außerdem wird die Invasion des Neophyten durch Störungen begünstigt, da der Konkurrenzdruck anderer Arten reduziert wird und das ausbreitungsstarke

Moos diesen Raum schnell einnehmen kann (Carter 2014; Gradstein & Sipman 1978; Zamora 1991). Auch auf der ostfriesischen Insel Spiekeroog wurde die Ausbreitung von *Campylopus introflexus* vor allem auf Südhängen als Sekundärvegetation in Folge einer Störung durch Hangerosion festgestellt (Isermann 2011). Die ökologischen Ansprüche von *Campylopus introflexus* könnten somit seine signifikant höhere Deckung auf den mikroklimatisch warm-trockeneren und weniger dicht bewachsenen Südhängen erklären und sprechen dafür, dass das Moos von der Mortalität der Ericaceen profitieren kann. In dieser Untersuchung steht die Mortalitätsrate von *C. vulgaris* auf Südhängen in signifikant (*rho* = 0,42; *p* = 0,021) positivem Zusammenhang mit der Deckung von *Campylopus introflexus*, während es keinen signifikanten Effekt bei der Mortalitätsrate von *E. nigrum* gibt.

5. Folgerungen für den Naturschutz

Prognosen des IPCC (2022) zufolge werden – bedingt durch den Klimawandel – Dürreereignisse in Zukunft an Häufigkeit und Intensität zunehmen. Somit ist anzunehmen, dass auch die durch Trockenschäden ausgelöste Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* in Zukunft ansteigen wird. Bereits in dieser Untersuchung waren in mehreren Flächen über 50 % der Ericaceenanteile abgestorben. Vor allem das für Trockenschäden anfälligere *E. nigrum* könnte aufgrund von Dürreereignissen an seiner durch Norddeutschland verlaufenden südlichen Verbreitungsgrenze stark abnehmen und laut Modellprognosen bei einem Temperaturanstieg von 2,5° C bereits 2050 im Bereich des deutschen Wattenmeers ausgestorben sein (Metzing 2011). Dies würde die Gestalt und Funktionalität der Küstenheiden stark verändern, da *E. nigrum* dort aktuell die dominierende Art ist und u. a. mit der Stabilisierung von Sand eine bedeutende Ökosystemfunktion innehat (Hein et al. 2021). Diese Stabilisierung der Dünen wurde in der Vergangenheit jedoch auch durch beabsichtigte Anpflanzungen und die Ausbreitung invasiver Arten stark erhöht, sodass es vor allem den Pionierarten jüngerer Sukzessionsstadien wie den Weiß- und Graudünenpflanzen aktuell eher an ausreichender Dynamik fehlt (Osswald et al. 2019). Die vorgefundene Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* hat bisher vermutlich aufgrund der bestehenden starken Raumeinnahme durch abgestorbene Biomasse keinen positiven Einfluss auf die Weiß- und Graudünenarten. Mit der Zeit könnte sich durch die fortschreitende Degeneration die Verfügbarkeit von Licht und Raum sowie die Erosion durch Wind und Wasser und damit auch die Dynamik aber erhöhen, wodurch sich die Bedingungen für eine Verjüngung der Vegetation verbessern würden. Um die tatsächlichen Auswirkungen der Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* auf das Artengefüge zu überprüfen, sollte ein kontinuierliches Monitoring von Flächen mit abgestorbener Biomasse durchgeführt werden. Besonderes Augenmerk sollte dabei auch auf die Ausbreitung invasiver Arten gelegt werden, für deren Auftreten Dünen

durch das natürlicherweise häufige Aufreißen der Vegetation durch Wind und Wasser prädestiniert sind (Ellenberg & Leuschner 2010). Vor allem *Campylopus introflexus* könnte durch die Störung profitieren und hat ähnliche ökologische Ansprüche wie die Pioniervegetation der heimischen Weiß- und Graudünenpflanzen. Auf Sylt, wo der Neophyt sich vermutlich seit den 1980ern etabliert hat (Osswald et al. 2019), konnte mithilfe von Fernerkundungsdaten bereits auf etwa einem Viertel (6 km^2) der Dünenflächen das Auftreten von *Campylopus introflexus* festgestellt werden, wobei es in Graudünen am dominantesten war, aber auch in Vegetationslücken von Braundünen auftrat (Skowronek et al. 2017). Insbesondere die Pionierpflanzen und seltenen Flechtengesellschaften des Violo-Corynephoretum sind von seiner Dominanz gefährdet, weshalb *Campylopus introflexus* auch als „Leichentuch der Graudüne“ bezeichnet wird (Ellenberg & Leuschner, 2010; Hasse, 2007; Ketner-Oostra, 2006). Die Moosteppiche tragen zur Reduktion offener Bodenstellen und einer zunehmenden Dünenstabilisierung bei, was die Habitatheterogenität zuungunsten von Pionierarten senkt (Osswald et al. 2019). Zudem geht die invasive Ausbreitung von *Campylopus introflexus* mit einer hohen Produktion an Biomasse einher, die die Bodenbildung und Geschwindigkeit der Dünensukzession erhöht (Ketner-Oostra 2006; Riksen et al. 2006). Wie in dieser Arbeit zu sehen ist, führen die ähnlichen ökologischen Ansprüche von *Campylopus introflexus* und den Weiß- und Graudünenpflanzen zu einem gemeinsamen und ausgeprägteren Vorkommen beider auf Südhängen. Dies zeigt einerseits die besondere Gefährdung der Pioniervegetation bei fortschreitender Invasion, aber andererseits auch, dass das Moos bisher keine vollkommende Dominanz und Unterdrückung der heimischen Pionierpflanzen erlangen konnte. Auch auf die Regeneration von *E. nigrum* und *C. vulgaris* nach der Mortalität könnte *Campylopus introflexus* einen negativen Einfluss haben. So glichen sich in einem Experiment die positiven und negativen Effekte des Moosteppichs auf die Keimung von *C. vulgaris* zwar aus, aber wurden unter Feldbedingungen und insbesondere in Kombination mit Dürreereignissen als hemmend für die Keimungsrate eingeschätzt (Equihua & Usher 1993). Die physikalischen Bedingungen im Moosteppich und das Fehlen von Licht, wenn Samen tiefer einsinken, sind für den negativen Einfluss verantwortlich (Equihua & Usher 1993). Ob sich *Campylopus introflexus* weiter stark in seiner Deckung ausbreitet, sollte aus diesen Gründen in Langzeituntersuchungen beobachtet werden. Als geeignetes Management zur Förderung von Pionierarten und Reduzierung von *Campylopus introflexus* wird eine Reaktivierung der Dünendynamik mit regelmäßigen Übersandungen empfohlen, da das invasive Moos darauf empfindlich reagiert und sich Pionierpflanzen auf weniger vitalen Moosteppichen als sekundäre Vegetation ansiedeln können (Riksen et al. 2006; Skowronek et al. 2017). Zu dieser Entwicklung könnte die Mortalität von *E. nigrum* und *C. vulgaris* einen Beitrag leisten.

Danksagung

Prof. Dr. Karsten Reise sei herzlich für die Bereitstellung von eindrucksvollem Fotomaterial aus den Dürrejahren und den inspirierenden Austausch über Dünen gedankt.

Literaturverzeichnis

Bähring, A., Fichtner, A., Ibe, K., Schütze, G., Temperton, V. M., von Oheimb, G. & Härdtle, W. (2017): Ecosystem functions as indicators for heathland responses to nitrogen fertilisation. Ecological Indicators. 72: 185–193. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.013

Barkman, J. J. (1990): Ecological differences between *Calluna*- and *Empetrum* -dominated dry heath communities in Drenthe, The Netherlands. Acta Botanica Neerlandica. 39(1): 75–92. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1990.tb01448.x

Bathiany, S., Ney, P., Belleflamme, A., Zohbi, J. E., Goergen, K. & Rechid, D. (2021): 6.8 Entwicklung von Dürren in Deutschland, Europa und weltweit. In: J. L. Lozán, S.-W. Breckle, H. Graßl & D. Kasang (Hrsg.): Warnsignal Klima: Boden & Landnutzung. Wissenschaftliche Auswertungen in Kooperation mit GEO: 310-318.

Beinker, O. (1998): Zur Vegetationskunde der Dünen im Listland der Insel Sylt. Kiel. Notiz. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein u. Hamb. 25/26: 128–166.

Bell, J. N. B. & Tallis, J. H. (1973): Empetrum Nigrum L. Journal of Ecology. 61(1): 289–305. https://doi.org/10.2307/2258934

Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M. O. & Baxter, R. (2008): Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. Ecological Modelling. 216(1): 47–59. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.010

Borcherding, R. & Stock, M. (2017): Küstenpflanzen an Nord- und Ostsee. Wachholtz Verlag - Murmann Publishers, Neumünster: 160 S.

Cantlon, J. E. (1953): Vegetation and Microclimates on North and South Slopes of Cushetunk Mountain, New Jersey. Ecological Monographs. 23(3): 241–270. https://doi.org/10.2307/1943593

Carter, B. E. (2014): Ecology and Distribution of the Introduced Moss *Campylopus Introflexus* (dicranaceae) in Western North America. Madroño. 61(1): 82–86.

Connell, J. H. & Slatyer, R. O. (1977): Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. The American Naturalist. 111(982): 1119–1144.

Ellenberg, H. & Leuschner, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 6. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1334 S.

Equihua, M. & Usher, M. B. (1993): Impact of Carpets of the Invasive Moss *Campylopus Introflexus* on *Calluna Vulgaris* Regeneration. Journal of Ecology. 81(2): 359–365. https://doi.org/10.2307/2261506

Fan, B., Tao, W., Qin, G., Hopkins, I., Zhang, Y., Wang, Q., Lin, H. & Guo, L. (2020): Soil microclimate variation in relation to slope aspect, position, and curvature in a forested catchment. Agricultural and Forest Meteorology. 290: 107999. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107999

Finck, P., Heinze, S., Raths, U., Riecken, U. & Ssymank, A. (2017): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands. Dritte fortgeschriebene Fassung 2017. Natursch. Biol. Vielf. 156: 637 S.

García, E. L., Rosenstiel, T. N., Graves, C., Shortlidge, E. E. & Eppley, S. M. (2016): Distribution drivers and physiological responses in geothermal bryophyte communities. American Journal of Botany. 103(4): 625–634. https://doi.org/10.3732/ajb.1500422

Gerlach, A., Albers, E. A. & Broedlin, W. (1994): Development of the nitrogen cycle in the soils of a coastal dune succession. Acta Botanica Neerlandica. 43(2): 189–203. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1994.tb00744.x

Geroy, I. J., Gribb, M. M., Marshall, H. P., Chandler, D. G., Benner, S. G. & McNamara, J. P. (2011): Aspect influences on soil water retention and storage. Hydrological Processes. 25(25): 3836–3842. https://doi.org/10.1002/hyp.8281

Gimingham, C. H. (1988): A reappraisal of cyclical processes in Calluna heath. Vegetatio. 77: 61–64.

Gradstein, S. R. & Sipman, H. J. M. (1978): Taxonomy and World Distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*): A New Synthesis. The Bryologist. 81(1): 114. https://doi.org/10.2307/3242275

Grime, J. P. (2006): Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2. Aufl., John Wiley & Sons, Chichester: 464 S.

Grunewald, R. & Łabuz, T. A. (2004): Plant diversity dynamics on dunes of Swina Gate Barrier: A largely undisturbed accumulative coast. In: G. Schernewski & N. Löser (Hrsg.): Managing the Baltic Sea. Coastline Reports. 2: 139–147.

Härdtle, W., Assmann, T., van Diggelen, R. & von Oheimb, G. (2009): Renaturierung und Management von Heiden. In: S. Zerbe & G. Wiegleb (Hrsg.): Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa. Spektrum Akademischer Verlag: 317-347. https://doi.org/10.1007/978-3-8274-2161-6_12

Härdtle, W., Meyer-Grünefeldt, M. & von Oheimb, G. (2013): Atmogene Stickstoffeinträge als Ursache für Artenwandel und Artenschwund – Mechanismen und Interaktionen mit Klimawandel am Beispiel von Heideökosystemen. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 25: 37–47.

Hasse, T. (2007): *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. Herzogia. 20: 305–315.

Hein, N., Merkelbach, J., Zech, K. & Weijers, S. (2021): Drought sensitivity of *Empetrum nigrum* shrub growth at the species' southern lowland distribution range margin. Plant Ecology. 222(3): 305–321. https://doi.org/10.1007/s11258-020-01107-z

Hölzel, N. & Tischew, S. (2019): Zwergstrauchheiden und bodensaure Magerrasen. In: J. Kollmann, A. Kirmer, S. Tischew, N. Hölzel & K. Kiehl (Hrsg.): Renaturierungsökologie. Springer. 289-310. https://doi.org/10.1007/978-3-662-54913-1_17

IPCC, (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2022): Climate Change and Land: IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems. Cambridge University Press: 36 S. https://doi.org/10.1017/9781009157988

Isermann, M. (2011): Patterns in Species Diversity during Succession of Coastal Dunes. Journal of Coastal Research. 27(4): 661–671. https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-09-00040.1

Johnsen, I., Christensen, S. N. & Riis-Nielsen, T. (2014): Nitrogen limitation in the coastal heath at Anholt, Denmark. Journal of Coastal Conservation. 18(4): 369–382. https://doi.org/10.1007/s11852-014-0323-2

Ketner-Oostra, R. (2006): Lichen-rich coastal and inland sand dunes (Corynephorion) in the Netherlands: Vegetation dynamics and nature management [PhD Thesis]. Wageningen University and Research Centre. 202 S.

Koch, L. (2018): Trockenheit macht Dünenheide zu schaffen. Sylt NaturReporter. Online verfügbar unter https://www.natuerlich-sylt.com/trockenheit-macht-duenenheide-zu-schaffen/ [Letzter Zugriff: 2024-03-05].

Koperski, M. (2014): Moose im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. VNP–Schriften. 5: 205 S.

Kutiel, P. & Lavee, H. (1999): Effect of slope aspect on soil and vegetation properties along an aridity transect. Israel Journal of Plant Sciences. 47(3): 169-178. https://doi.org/10.1080/07929978.1999.10676770

Li, L., Zhang, Y.-J., Novak, A., Yang, Y. & Wang, J. (2021): Role of Biochar in Improving Sandy Soil Water Retention and Resilience to Drought. Water. 13(407). https://doi.org/10.3390/w13040407

Marx, A. (2023): Dürren 1952—2023 (jährlich)—Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ. Online verfügbar unter: https://www.ufz.de/index.php?de=47252 [Letzter Zugriff: 2024-03-08].

Metzing, D. (2011): Global warming changes the terrestrial flora of the Wadden Sea. Wadden Sea Ecosystem. 26: 211–215.

Meyer-Grünefeldt, M., Belz, K., Calvo, L., Marcos, E., von Oheimb, G. & Härdtle, W. (2016): Marginal Calluna populations are more resistant to climate change, but not under high-nitrogen loads. Plant Ecology. 217(1): 111–122. https://doi.org/10.1007/s11258-015-0563-8

Meyer-Grünefeldt, M., Calvo, L., Marcos, E., von Oheimb, G. & Härdtle, W. (2015): Impacts of drought and nitrogen addition on Calluna heathlands differ with plant life-history stage. Journal of Ecology. 103(5): 1141–1152. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12446

Mühl, M. (1993): Zur Synsystematik der Krähenbeerheiden auf den Ostfriesischen Inseln. Drosera. 93(1/2): 11–32.

Oberdorfer, E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1050 S.

Osswald, F., Dolch, T. & Reise, K. (2019): Remobilizing stabilized island dunes for keeping up with sea level rise? Journal of Coastal Conservation. 23(3): 675–687. https://doi.org/10.1007/s11852-019-00697-9

Peyrat, J. & Fichtner, A. (2011): Plant species diversity in dry coastal dunes of the southern Baltic coast. Community Ecology. 12(2): 220–226. https://doi.org/10.1556/ComEc.12.2011.2.10

Regmi, N. R., McDonald, E. V. & Rasmussen, C. (2019): Hillslope response under variable microclimate. Earth Surface Processes and Landforms. 44(13): 2615–2627. https://doi.org/10.1002/esp.4686

Remke, E., Brouwer, E., Kooijman, A., Blindow, I. & Roelofs, J. G. M. (2009): Low Atmospheric Nitrogen Loads Lead to Grass Encroachment in Coastal Dunes, but Only on Acid Soils. Ecosystems. 12(7): 1173–1188. https://doi.org/10.1007/s10021-009-9282-0

Ressel, R. I. (2024): Untersuchungen zur Vegetation und Mortalität von *E. nigrum* (L.) und *C. vulgaris* (L.) Hull in Küstenheiden auf Sylt. [Unveröffentlichte Bachelorarbeit]. Leuphana Universität Lüneburg.

Riksen, M., Ketner-Oostra, R., van Turnhout, C., Nijssen, M., Goossens, D., Jungerius, P. D. & Spaan, W. (2006): Will We Lose the Last Active Inland Drift Sands of Western Europe? The Origin and Development of the Inland Drift-sand Ecotype in the Netherlands. Landscape Ecology. 21(3): 431–447. https://doi.org/10.1007/s10980-005-2895-6

Romahn, K. Gettner, S., Rennekamp, G. & Kieckbusch, J. (2011): Die Küstenlandschaft von St. Peter-Ording - Ein Hotspot der Artenvielfalt. Kiel. Not. Pflanzenkd. Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamb. 67: 310 S.

Sala, O. E., Stuart Chapin, F., III, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. (2000): Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. Science. 287(5459): 1770–1774. https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770

Schellenberg, J. (2022): Vitality of heather (*Calluna vulgaris*) along gradients of climate, structure and diversity in dry lowland heathland habitats of Northern Germany [Doctor rerum naturalium, Georg-August-University Göttingen]: 146 S. https://doi.org/10.53846/goediss-9285

Singh, S. (2018): Understanding the role of slope aspect in shaping the vegetation attributes and soil properties in Montane ecosystems. Tropical Ecology. 59(3): 417–430.

Skowronek, S., Ewald, M., Isermann, M., Van De Kerchove, R., Lenoir, J., Aerts, R., Warrie, J., Hattab, T., Honnay, O., Schmidtlein, S., Rocchini, D., Somers, B. & Feilhauer, H. (2017): Mapping an invasive bryophyte species using hyperspectral remote sensing data. Biological Invasions. 19(1): 239–254. https://doi.org/10.1007/s10530-016-1276-1

Sparrius, L. B. & Kooijman, A. M. (2011): Invasiveness of *Campylopus introflexus* in drift sands depends on nitrogen deposition and soil organic matter. Applied Vegetation Science.14(2): 221–229. https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01120.x

Steubing, L. (1993): Der Eintrag von Schad- und Nährstoffen und deren Wirkung auf die Vergrasung der Heide. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 5: 113–133.

Stoutjesdijk, P. & Barkman, J. J. (2014): Microclimate, Vegetation and Fauna. KNNV Publishing, Wageningen: 233 S.

SunEarthTools (2024). Tools für die Verbraucher und Designer des Sonnensystems. Online verfügbar unter https://www.sunearthtools.com/dp/tools/pos_sun.php?lang=de [Letzter Zugriff: 2024-02-27].

Tybirk, K., Nilsson, M.-C., Michelsen, A., Kristensen, H., Shevtsova, A., Strandberg, M., Johansson, M., Nielsen, K., Riis-Nielsen, T., Strandberg, B. & Johnsen, I. (2009): Nordic *Empetrum* Dominated Ecosystems: Function and Susceptibility to Environmental Changes. AMBIO: A Journal of the Human Environment. 29: 90–97. https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.2.90

UBA. (2006): Anpassung an Klimaänderungen in Deutschland Regionale Szenarien und nationale Aufgaben. Hintergrundpapier „Anpassung an Klimaänderungen in Deutschland“. Umweltbundesamt (Hrsg.): 20 S.

Voortman, B. R., Bartholomeus, R. P., van der Zee, S. E. a. T. M., Bierkens, M. F. P. & Witte, J. P. M. (2015): Quantifying energy and water fluxes in dry dune ecosystems of the Netherlands. Hydrology and Earth System Sciences. 19(9): 3787–3805. https://doi.org/10.5194/hess-19-3787-2015

Weber, H. E. (1999): Salicetea arenariae (H28) Dünenweiden-Gebüsche. Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. 6. Für Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft und Reinhold-Tüxen-Gesellschaft Hartmut Dierschke (Hrsg.): 38 S. https://www.tuexenia.de/wp-content/uploads/Salicetea-arenariae-Heft-6.pdf

Weeda, E. J. (2010): The role of archaeophytes and neophytes in the Dutch coastal dunes. Journal of Coastal Conservation. 14(2): 75–79. https://doi.org/10.1007/s11852-009-0079-2

Wilmanns, O. (1993): Ericaceen-Zwergsträucher als Schlüsselarten. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 5: 91–112.

Zamora, M. E. E. (1991): The ecology of the invasive moss *Campylopus introflexus* in the North York Moors National Park [PhD Thesis]. University of York: 165 S.

Zerbe, S. (2019): Heiden im Tief- und Bergland. In: S. Zerbe (Hrsg.): Renaturierung von Ökosystemen im Spannungsfeld von Mensch und Umwelt: Ein interdisziplinäres Fachbuch. Springer: 315-340. https://doi.org/10.1007/978-3-662-58650-1_14

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. (2009): Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York: 574 S. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6

Anschriften der Verfasser

Ramona Isabel Ressel
Salzbrücker Str. 70
21335 Lüneburg
ressel.ramona@web.de

Rainer Borcherding
Hafenstr. 3
25813 Husum
r.borcherding@schutzstation-wattenmeer.de

Werner Härdtle
Universitätsallee 1
21335 Lüneburg
werner.haerdtle@leuphana.de

Andreas Fichtner
Universitätsallee 1
21335 Lüneburg
andreas.fichtner@leuphana.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Kieler Notizen zur Pflanzenkunde

Jahr/Year: 2025-2025

Band/Volume: 48

Autor(en)/Author(s): Ressel Ramona Isabel, Borcherding Rainer, Härdtle Werner, Fichtner Andreas

Artikel/Article: Untersuchungen zur Mortalität von Empetrum nigrum (L.) und Calluna vulgaris (L.) Hull in Küstenheiden auf der Insel Sylt 39-66