

Über Kryptogamen-Synusien in Vegetationskomplexen binnenländischer Heidelandschaften

– Fred J.A. Daniels, Rüdiger Biermann und Christiane Breder, Münster –

Abstract

Terricolous lichen- and moss-synusia were studied in dry heathlands in the western European Lowlands. Four types are dealt with. The pioneer *Placynthiella uliginosa* synusium occurs on open, humic soil. It is succeeded by the *Placynthiella-Cladonia glauca* synusium. In older, dry heath the *Cladina portentosa* synusium occurs. In moist and old heath the *Hypnum-Pleurozium schreberi* synusium is found. The species-rich *Cladina portentosa* synusium is common in the Lüneburger Heide. The occurrence of the synusia could be related to the age of the heathland. The dominance of *Campylopus introflexus* is discussed, just as synusial succession. Finally changes in the lichen- and mossflora of dry heathlands during this century are briefly discussed.

1. Einführung

Die anthropo-zoogene Heidelandschaft des pleistozänen Westeuropäischen Tieflandes stellt einen Komplex von charakteristischen oligotraphenten Pflanzengesellschaften dar, die räumlich und zeitlich miteinander verzahnt sind. Auf trockenen Böden finden wir *Spergulo-Corynephorum*, *Violion caninae*, *Genisto-Callunetum*, *Dicrano-Juniperetum* und Fragmente des *Quercion robori et petraeae* (z.B. GRAEBNER 1901, TÜXEN 1968, GIMINGHAM 1972, ELLENBERG 1986, DANIELS 1990, POTT & HÜPPE 1991).

Durch die offene Vegetationsstruktur, bedingt durch kontrollierte „Disturbance“ (Mahd, Plaggenhieb, Brand, Beweidung) und „Stress“ (nährstoffarme Böden) (GRIME 1979) finden die konkurrenzwachen Moose und Flechten hier günstige Lebensbedingungen (u.a. SANDSTEDE 1912, TOBLER & MATTICK 1938, LANGERFELDT 1939, HILLMANN & GRUMANN 1957, DANIELS 1990).

Viele Moose und Flechten werden zur Charakterisierung der Phytozönosen der Heidelandschaften als Charakter- oder Trennarten, oder konstante Begleiter herangezogen, wie z.B. *Hypnum jutlandicum* (Ch: *Nardo-Callunetea*), *Dicranum scoparium* (D: *Dicrano-Juniperetum*), *Cladonia zopfii*, *C. cervicornis ssp. verticillata*, *Stereocaulon condensatum* (Ch: *Spergulo-Corynephorum*) und viele Cladonien (D: Subassoziationen *cladonietosum* des *Genisto-Callunetum* und *Spergulo-Corynephorum*). Viele sind Begleiter: *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum*-Arten, *Ptilidium ciliare*, viele Cladonien (PREISING 1949, SOMMER 1970, DE SMIDT 1977, BARKMAN 1985, SCHRÖDER 1989).

In einer offenen Landschaft wie der Heidelandschaft modifizieren die Sträucher, z.B. *Juniperus communis*, Zwergsträucher, z.B. *Calluna vulgaris*, und Gräser die Klima- und Bodenverhältnisse in ihrer Nähe erheblich (z.B. GIMINGHAM 1972, BARKMAN 1990, STOUTJESDIJK & BARKMAN 1992). Deswegen ist die Verbreitung der epigäischen Moose und Flechten innerhalb der Phytozönosen eher geclustert als zufallsverteilt zu betrachten. In einer trockenen *Calluna*-Heide wird die Verteilung der Moose und Flechten vor allem durch die altersbedingte Struktur von *Calluna vulgaris* bestimmt (z.B. COPPINS & SHIMWELL 1971, HOBBS & al. 1984, siehe auch Tabelle 1).

Unter annähernd gleichen Standortverhältnissen finden wir immer wieder die gleichen Artenkombinationen. Sie bilden Synusien oder Vereine im Sinne von BARKMAN (1973) und

Tabelle 1: Dauerfläche *Genisto-Callunetum*, Nordhang, 15°, Kootwijkerzand, Gelderland, NL. r = 1 Individ., + = 2–10, 1a = 11–50, 1b = 51–100, 2 m = über 100, Deckung < 5%; 2a= Deckung 5–12,5%, 2b = 12,5–25%, 3a = 25–37,5%, 3b = 37,5–50%, 4a = 50–62,5, 4b = 62,5–75%, 5a = 75–87,5% und 5b = 87,5–100%.

Jahr	1982	83	84	85	86	87	89	91	92
Gesamtdeckung %	65	98	98	98	100	100	100	<100	<100
Deckung % <i>Calluna vulgaris</i>	25	40	60	60	60	80	85	85	85
Höhe cm <i>Calluna vulgaris</i>	20	20	25	30	30	35	45	50	60
<i>Calluna vulgaris</i>	3a	3b	4a	4a	4a	5a	5a	5a	5b
<i>Placynthiella uliginosa</i> s.l.	+
<i>Pinus sylvestris</i>	r	+	2a	.	r	r	.	.	.
<i>Cladonia coccifera</i>	+	r	+	r	+	+	+	.	.
<i>Cladonia floerkeana</i>	.	+	r	r	r
<i>Campylopus introflexus</i>	3b	5b	5b	5b	5b	4b	2a	2a	2a
<i>Pohlia nutans</i>	+	1a	1a	2m	1a	1b	2a	2a	2b
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	+	+	+	1a	2a	2a	2a
<i>Festuca tenuifolia</i>	.	.	r	.	r	r	.	+	+
<i>Hypnum jutlandicum</i>	.	.	r	1a	+
<i>Gymnocolea inflata</i>	.	.	.	r	r	.	+	1a	1a
<i>Cephaloziella spec.</i>	.	.	.	r	1a	.	+	.	1a
<i>Cladonia gracilis</i>	r
<i>Agrostis vinealis</i>	+	+
<i>Cladonia spec.</i>	+

WILMANN (1993): ökologisch und morphologisch einander nahestehende und unter annähernd gleichen kleinstandörtlichen Bedingungen innerhalb von Phytozönosen lebende Artengruppen.

Über die epigäischen Moos- und Flechten- Synusien der Heiden im Westeuropäischen Tiefland ist wenig publiziert worden (z.B. TOUW 1969, DANIELS & al. 1987, PAUS 1992, PAUS & al. 1993). Hier sollen nun häufige Synusien der trockenen Heiden im Westeuropäischen Tiefland unter Berücksichtigung ihrer Standortverhältnisse und Dynamik und dem Einfluß von *Campylopus introflexus* vorgestellt werden.

2. Untersuchungsgebiete

Deutschland: – Westfälisches Tiefland (WT): NSG Gildehauser Venn (GV), NSG Heiliges Meer (HM), NSG Itterbecker Heide (IH), NSG Vinter Moor (VM); – Westfälische Bucht (WB): NSG Bockholter Berge (BB), NSG Westruper Heide (WH), NSG Zwillbrocker Venn (ZV); – Südergebirge (SGB): NSG Auf der Sommerseite, Oberkirchen (Ok), LSG Hilmesberg, Hesborn (Hb), Postwiese bei Neuastenberg (NA); – Lüneburger Heide (LüH) : Dethlinger Heide Munster (DHM).

Niederlande (NL): – Provinz Gelderland: Caitwicker Zand (CZ), Hoge Veluwe (HV); – Provinz Overijssel: Buurse Zand (BZ), Haarlerberg (HB), Lemelerberg (LB).

3. Methoden

Die Erfassung der Synusien und Phytozönosen wurde im Jahr 1991 nach der BRAUN-BLANQUET-Methode (BRAUN-BLANQUET 1964) durchgeführt.

3.1. Analyse der Synusien

Aufnahmegröße 30 x 30 cm²; Artmächtigkeit in Anlehnung an WIRTH (1972): r: 1–2 Individuen, Deckung < 1%; +: bis 5 Individuen, Deckung < 1%; 1: bis 20 Individuen,

Deckung < 5%; 2 m: > 20 Individuen, Deckung < 5%; 2a: Deckung 5–12,5%; 2b: 12,5–25%; 3a: 25–37,5%; 3b: 37,5–50%; 4a: 50–62,5%; 4b: 62,5–75%; 5a: 75–87,5%; 5b: 87,5–100%.

Darüberhinaus wurde notiert:

- 1) Deckung der Canopy der Zwergsträucher (%)
- 2) Das Entwicklungsstadium der Heide nach GIMINGHAM (1972), bestimmt anhand der Struktur der *Calluna*-Sträucher: 1= Pionierphase, 2= Aufbauphase, 3= Reifephase, 4= Degenerationsphase. Die Bestände des *Vaccinio-Callunetum* wurden ebenfalls bestimmten Altersstadien zugeordnet. Da die *Vaccinium*-Sträucher nicht einem solchen Strukturwandel unterliegen wie die *Calluna*-Sträucher, wurde das Alter dieser Bestände mittels ihrer Höhe, Dichte und ihrer Vitalität geschätzt als j=jung (1), m=mittelalt (2–3), a=alt (3–4).
- 3) Pflege/Bewirtschaftung der Heideflächen in den letzten 10 Jahren: B=Brand, Bwd=Beweidung, F= Fräsen, K=Entkusselung, M=Mahd, P=Plaggen.
- 4) Der Phytozönose-Typ, Nomenklatur nach DIERSSEN (1988): *Genisto-Callunetum typicum* (Ct), *Genisto-Callunetum typicum*, Variante von *Molinia* (Ctm), *Genisto-Callunetum cladonietosum* (Cc), *Genisto-Callunetum cladonietosum*, Variante von *Molinia* (Ccm), *Vaccinio-Callunetum* (VC).

3.2. Messung der Zwergstrauch-Dichte

Mithilfe eines Dichtemeßgerätes (vgl. Abbildung 1) wurde die Dichte der Phanerogamen-Biomasse („Zwergstrauchdichte“) oberhalb der Synusien bestimmt. An 41 Koordinaten eines Rasters (40 x 40 cm), das die Synusienfläche randlich um je 5 cm überragt, wurde in Zweierschritten – b/2....b/10, c/3....c/9, d/2....d/10, e/3....e/9 usw. bis j/10 – ein dünner Metallstab (Durchmesser 2mm) durch die Vegetation auf den Boden heruntergelassen. In drei Schichten (I, 0–20, II, 20–40, III, 40–60 cm) wurde die Anzahl der Berührungen der Biomasse mit dem Stab registriert. Die Summe der Berührungen ergibt ein Maß für die Zwergstrauchdichte (X).

$$X = \frac{\text{Summe der Berührungen in den Schichten I, II, III}}{41}$$

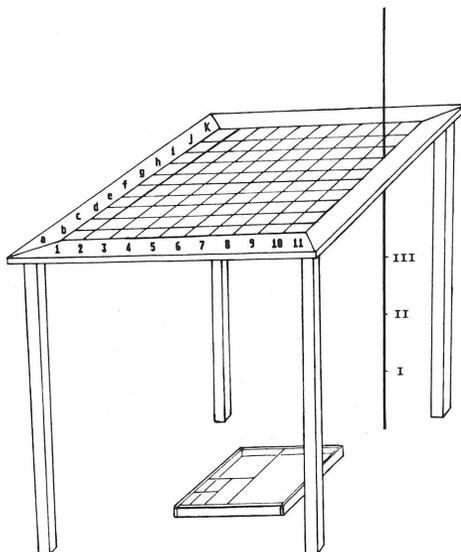


Abbildung 1: Meßgerät zur Bestimmung der Zwergstrauchdichte: Holzrahmen 50 x 50 cm (a–k, 1–11) auf vier 65 cm hohen Holzpflocken, Durchmesser des Metallstabs 2 mm.

3.3. Bodenanalysen

- a) Humusgehalt: Aus den Synusienflächen wurden zentral je 125 cm³ aus der obersten Bodenschicht (–5 cm, incl. Streuschicht) entnommen. Der Humusgehalt in Prozent wurde nach STEUBING (1965) berechnet.
- b) pH-Wert und Leitfähigkeit: Die Bestimmung des pH-Wertes erfolgte in destilliertem Wasser mit Hilfe einer Glaselektrode, pH-Meter WTW pH 192. Die Messung der Konduktivität erfolgte im gleichen Ansatz mit Hilfe eines Konduktometers WTW LF 191 (Stabelektrode).

3.4. Ökogramme

Die Ökogramme (Abbildungen 6 und 10) basieren auf dem Verhalten der Arten in 140 Kleinaufnahmen, wohingegen aber etwa 80 Aufnahmen in die typologischen Tabellen 2-6 eingehen.

3.5. Transekte

Der Einfluß von *Campylopus introflexus* auf den *Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein wurde mithilfe von 5 Transekten in einem *Spergulo-Corynephorretum* untersucht. Der Transekt führt linear in Richtung des *Campylopus introflexus* Dominanzbestandes. Die Aufnahme-fläche betrug 30 x 30 cm² und wurde wiederholt um 30 cm verlegt.

Artmächtigkeit in Anlehnung an WILMANN (1993): r = ein Individuum, Deckung < 0,1%; + = Deckung 0,1–1%; 1 = 1,1–5%; 2a = 6–15%; 2b = 16–25%; 3 = 26–50%; 4 = 51–75%; 5 = 76–100%. Berechnung der Evenness nach HAEUPLER (1982).

3.6. Nomenklatur

Die Nomenklatur der Phanerogamen richtet sich nach EHRENDORFER (1973), die der Moose nach FRAHM & FREY (1992), die der Flechten nach BRAND & al. (1988), mit Ausnahme von *Cladonia merochlorophaea* var. *novochlorophaea* Sipman, die in Anlehnung an LEUK-KERT & al. (1971) als *C. novochlorophaea* bezeichnet wird.

Die Nomenklatur der im Text erwähnten Syntaxa der Heidelandschaft ist nach DIERSSEN (1988).

Beim gegenwärtigen Stand der Forschung wurde darauf verzichtet, die Synusien als Unionen in einem Synusialsystem zu klassifizieren. Sie werden neutral als Vereine bezeichnet.

4. Die Vereine

4.1. *Placynthiella uliginosa* Verein

(Tabelle 2, Nr. 1–7; 7, Nr. 1, Abb. 2)

(Syn.: *Lecideetum uliginosae* LANGERFELDT 1939 ex KLEMENT 1955)

Charakterart ist die Krustenflechte *Placynthiella uliginosa* s.l.

Der *Placynthiella uliginosa* Verein ist eine artenarme, häufige Pionier-Gesellschaft auf offenen, humosen Böden. Man findet ihn in junger Heide, nach Plaggen, Mahd und Brand (*Calluna*-Phase 1 (2)). Sie ist überall in der Heidelandschaft verbreitet, vor allem im *Genisto-Callunetum* (u.a. LANGERFELDT 1939, KLEMENT 1955, WIRTH 1980). Im Laufe der Zeit etablieren sich *Cladonia*-Arten immer stärker und der Verein wird von dem *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein (Tabelle 3, 4) abgelöst. Die Bestände mit Fazies von *Campylopus introflexus* (Tabelle 2, Nr. 1–4) sind extrem artenarm (siehe auch Kapitel 5). Solche wurden nur in Westfalen und in den Niederlanden gefunden.

Tabelle 2: *Placynthiella uliginosa*-Verein

Nr.	WB	WB	WB	NL	WB	WT	NL
Feldaufnahme -Nr.	1	2	3	4	5	6	7
Lokalität	581	572	571	544	143	82	153
Deckung Synusium %	ZV	ZV	ZV	HB	WH	GV	HV
Exposition	96	95	70	50	80	80	40
Inklination °	-	-	-	NNW	-	-	-
pH	-	-	-	5	-	-	-
Humusgehalt %	4.1	4.1	3.6	4.0	4.9	4.3	4.2
Leitfähigkeit μ S	30	25	49	26	4	14	20
Deckung Canopy %	103	50	113	44	9	19	33
Zwergstrauchdichte	8	15	20	65	20	50	20
Alter	0.8	0.6	0.8	1.5	0.7	2.3	1.1
Pflege	1	1	1	j	1	2	2
Phytozönose	P	P	P	P	P	M	M
	Ctm	Cc	Cc	VC	Cc	Cc	Ccm
Ch. <i>Placynthiella uliginosa</i> Verein: <i>Placynthiella uliginosa</i> s.l.	5b	2b	1	2a	4a	3b	2b
Sonstige:							
<i>Campylopus introflexus</i>	2a	5a	4b	2b	.	.	.
<i>Cladonia floerkeana</i>	.	.	1	r	1	.	1
<i>Cladonia coccifera</i>	.	.	.	r	2a	2b	.
<i>Cladonia bacillaris</i>	2m	1	1
<i>Campylopus pyriformis</i>	1	.	1
<i>Cladonia merochlorophaea</i>	+	2m
<i>Baeomyces rufus</i>	.	.	r
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	.	2a	.	.	.
<i>Cladonia novochlorophaea</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Cephaloziella divaricata</i>	+	.	.
<i>Campylopus flexuosus</i>	1	.
<i>Cladina portentosa</i>	+
<i>Cladonia cryptochlorophaea</i>	2m



Abbildung 2: *Placynthiella uliginosa*-Verein (BB, April 93).

4.2. *Placynthiella uliginosa*-*Cladonia glauca* Verein

(Tabelle 3, Nr. 1–13; 4, Nr. 1–15; 7, Nr. 2a, 2b, Abb. 3, 4, 5)

(Syn.: *Cladonia bacillaris*-*Cladonia glauca* Gesellschaft TOBLER & MATTICK 1938, *Lecidea granulosa-uliginosa*-Ass. LANGERFELDT 1939, *Cladonietum glaucae* DANIELS 1983, *Lecidea-Cladonia floerkeana* Mikrogesellschaft DANIELS et al. 1987, *Cladonia bacillaris* Gesellschaft PAUS 1992).

Charakterarten sind: *Cladonia merochlorophaea*, *C. cryptochlorophaea*, *C. floerkeana*, *C. bacillaris*, *C. subulata* und *C. glauca*. Sorediöse-isidiöse, becher- und stiftförmige Cladonien bestimmen den Aspekt dieses Vereins (vgl. PAUS 1992). Sie gehören, wie die Krustenflechten, zu den „Substrate Lichens“ (vgl. MAGNUSSON 1982). Vor allem im Westen (NL, WT und WB) ist *Campylopus introflexus* in diesem Verein vertreten (Tabelle 3, 1–13) (siehe auch DANIELS & al. 1987 und Kapitel 5). Die Bestände sind noch ziemlich offen und zeigen klaren Pioniercharakter. Wir fanden diese Ausbildungsform nur im *Genisto-Callunetum cladonietosum* in der typischen Variante. Die Ausbildungsform ohne *Campylopus introflexus* (Tabelle 4) kommt in etwas älteren Heiden vor (*Calluna*-Phase 2, 3) mit dementsprechend dichterem Canopy. Man findet sie auch in feuchteren Heiden. Die Pflegemaßnahmen dieser Heiden sind sehr unterschiedlich (Mahd, Brand, Plaggen usw.). Dieser Verein wird als Folgegesellschaft des *Placynthiella uliginosa* Vereins betrachtet (Kapitel 6).

Das Ökogramm (Abbildung 6) belegt die annähernd gleichen Ansprüche der Charakterarten *Placynthiella uliginosa* (*Placynthiella uliginosa* Verein) und der Cladonien *C. bacillaris* und *C. floerkeana* (*Placynthiella-Cladonia glauca* Verein) bezüglich der Zwergstrauchdichte und des Humusgehaltes. Das gilt auch für *Campylopus introflexus*. Beide Vereine unterscheiden sich also ökologisch kaum.



Abbildung 3: *Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein mit *Cladonia coccifera* und *C. floerkeana* (BB, April 93).

Tabelle 3: *Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein mit *Campylopus introflexus*

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Feldaufnahme-Nr.	102	83	91	93	142	183	182	181	92	51	61	62	52
Lokalität	GV	GV	VM	VM	WH	WH	WH	WH	VM	BB	CZ	CZ	BB
Deckung Synusium %	99	70	90	90	90	75	65	60	85	80	60	95	60
Exposition	-	-	-	-	-	-	-	-	-	SSO	-	-	SSO
Inklination in °	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	9
pH	4.7	4.3	3.8	3.7	5.0	3.5	4.5	4.8	3.7	4.2	4.4	3.6	4.2
Humusgehalt %	9	26	92	91	3	3	11	2	96	17	13	32	21
Leitfähigkeit in µS	13	28	88	84	7	7	18	7	102	27	22	62	26
Deckung Canopy %	7	30	5	12	3	10	15	15	0	50	12	2	30
Zwergstrauchdichte	1.1	1.8	0.7	2.4	0.4	0.7	1.0	0.8	0.7	2.0	1.4	1.2	1.5
Alter	2	2	3	3	1	1	1	1	3	2	3-4	3-4	2
Pflege	M	M	K	K	P	P	P	P	K	F	-	-	F
Phytozönose	Cc												
Ch. <i>Placynthiella-Cladonia glauca</i> Verein:													
<i>Cladonia floerkeana</i>	2m	2a	2a	2m	2a	2a	3a	1	2m	2a	2b	.	.
<i>Cladonia bacillaris</i>	2m	2b	2m	2m	.	2a	2m	2a	1	r	2m	1	.
<i>Cladonia merochlorophaea</i>	.	1	3a	2a	.	2a	2m	+	.	.	+	2m	.
<i>Cladonia cryptochlorophaea</i>	2b	.	.	2b	1	.	.	+	+	.	+	.	.
<i>Cladonia subulata</i>	1	1	.	.	+	.	.	.	+
<i>Cladonia macilenta</i>	2m	.	2m	.	.	.	2a	.	+
<i>Cladonia glauca</i>	.	2a	2m	.	.
<i>Cladonia novochlorophaea</i>	.	1
Sonstige:													
<i>Campylopus introflexus</i>	1	1	2m	2m	2m	2a	2a	2b	3a	4a	3a	5a	3b
<i>Cladonia coccifera</i>	2b	1	.	2a	3a	1	2a	1	2b	.	r	.	r
<i>Placynthiella uliginosa</i> s.l.	2b	+	3a	3b	3b	2b	1	2a	2b
<i>Cephaloziella spec.</i>	.	.	+	.	.	1	2m	+
<i>Polytrichum piliferum</i>	2m	+	1
<i>Pohlia nutans</i>	2m	.	2m	.
<i>Cladonia ramulosa</i>	1	.	.	1
<i>Campylopus flexuosus</i>	.	2a
<i>Dicranum scoparium</i>	1	.
<i>Cephaloziella cf. divaricata</i>	+

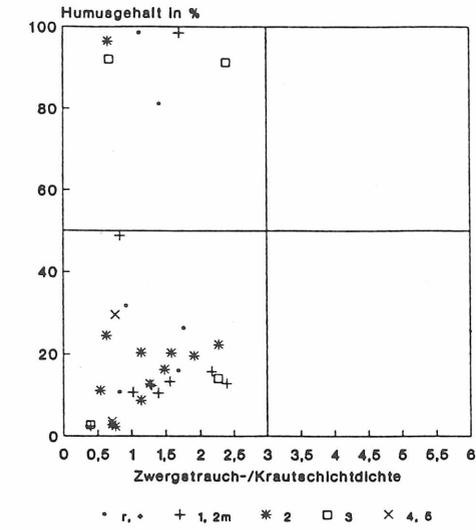
Abbildung 4: *Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein, Detail mit *Cladonia floerkeana* (BB, April 93).



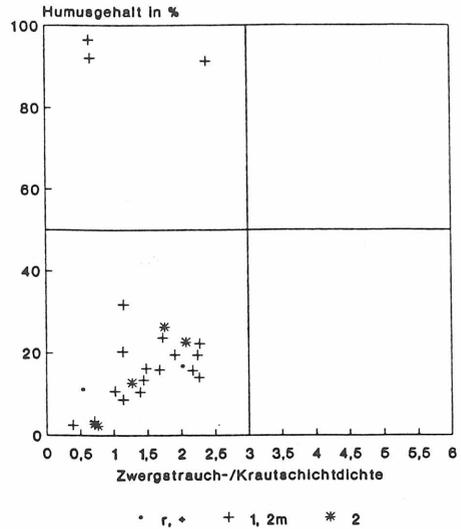
Abbildung 5: *Campylopus introflexus*, die lose aufliegenden Sproßspitzen tragen in erheblichem Maße zur Verbreitung bei (HV, Sommer 92).

Tabelle 4: *Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein

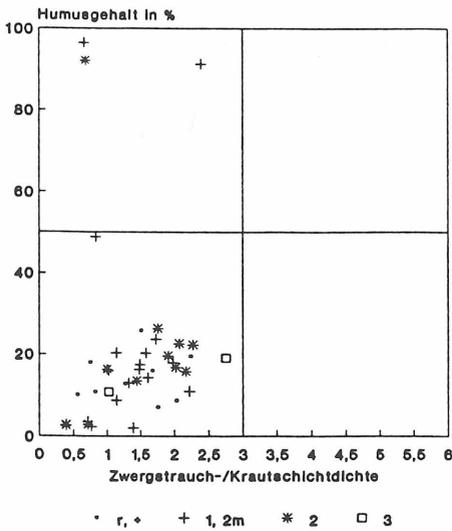
Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Feldaufnahme-Nr.	173	393	163	162	151	141	152	172	391	161	103	171	81	112	101	
Lokalität	HV	NA	HV	HV	HV	WH	HV	HV	NA	HV	GV	HV	GV	HM	GV	
Deckung Synusium %	60	90	60	65	40	90	60	70	95	50	99	60	80	80	99	
Exposition	-	SS0	-	-	-	-	-	-	SS0	-	-	-	-	-	-	
Inklination °	-	19	-	-	-	-	-	-	19	-	-	-	-	-	-	
pH	4.4	4.5	4.3	4.2	4.2	5.0	4.1	4.4	4.6	4.2	4.4	4.2	4.2	4.2	4.3	
Humusgehalt %	16	13	20	22	20	2	16	11	12	24	16	23	20	16	19	
Leitfähigkeit µS	27	22	32	32	40	6	38	22	17	39	22	48	30	28	28	
Deckung Canopy %	30	5	40	45	30	10	30	30	35	40	25	25	50	30	50	
Zwergstrauchdichte	1.5	1.3	1.9	2.3	1.6	0.4	2.2	1.4	1.3	1.7	1.0	2.1	2.2	1.0	2.8	
Alter	2	3	2	2	2	1	2	2	3	2	2	2	2	3	2	
Pflege	M	-	B	B	M	P	M	M	-	B	M	M	M	Bwd	M	
Phytozönose	Ccm	Cc	Ccm	Ccm	Ccm	Cc	Ccm	Ccm	Cc	Ccm	Cc	Ccm	Cc	Cc	Cc	
Ch. Placynthiella-Cladonia glauca Verein:																
<i>Cladonia floerkeana</i>	1	+	2a	2a	1	2b	2a	.	.	1	2a	2a	+	1	3a	
<i>Cladonia bacillaris</i>	2m	2b	2m	2m	.	1	2m	2m	.	1	.	2b	2m	.	.	
<i>Cladonia cryptochlorophaea</i>	2a	.	2a	2b	2a	2m	2b	.	2a	.	.	2a	.	2a	3a	
<i>Cladonia merochlorophaea</i>	2a	.	.	.	2a	.	2a	2a	.	2a	.	2a	.	2a	3a	
<i>Cladonia novochlorophaea</i>	.	.	2a	2b	+	2a	3b	2a	3b	2a	.	
<i>Cladonia macilenta</i>	.	3b	3a	.	.	.	2a	
<i>Cladonia subulata</i>	5a	.	.	.	+	r	.	
<i>Cladonia glauca</i>	+	+	+	
Sonstige:																
<i>Placynthiella uliginosa</i> s.l.	2b	2a	2a	2a	2a	2m	1	1	1	+	
<i>Cladina portENTOSA</i>	.	.	1	+	+	.	.	+	.	1	.	.	.	r	.	
<i>Campylopus flexuosus</i>	1	.	2m	2m	2b	3a	.	
<i>Campylopus pyriformis</i>	1	.	+	2b	.	+	
<i>Polytrichum commune</i>	.	2m	2m	.	1	
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	.	2a	+	.	.	.	2a	.	
<i>Cladonia coccifera</i>	4a	.	.	.	+	.	.	1	.	.	
<i>Cladonia gracilis</i>	1	2m	
<i>Pohlia nutans</i>	r	+	.	
<i>Cladonia chlorophaea</i>	.	2a	
<i>Cephaloziella divaricata</i>	.	.	r	
<i>Cladonia uncialis</i>	.	.	+	
<i>Cladina arbuscula</i>	1	
<i>Baeomyces roseus</i>	+	
<i>Cephaloziella</i> cf. <i>rubella</i>	+	.	.	



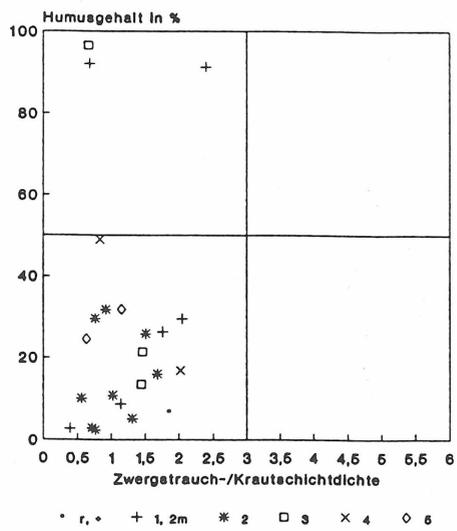
Placynthiella uliginosa s.l.



Cladonia bacillaris



Cladonia floerkeana



Campylopus introflexus

Abbildung 6: Ökogramme *Placynthiella uliginosa s.l.*, *Cladonia bacillaris*, *C. floerkeana* und *Campylopus introflexus*. X-Achse Zwergstrauchdichte, Y-Achse Humusgehalt %.

4.3. *Cladina portentosa* Verein

(Tabelle 5, Nr. 1–22; 7, 3a, 3b, Abb. 7)

(Syn.: *Cladonietum mitis* KRIEGER 1937 p.p., ? *Cladonietum mitis atlanticum* KLEMENT 1955, *Cladonietum portentosae* prov. SLOOF et al. 1986)

Charakterarten: *Cladina portentosa*, *C. arbuscula*, *C. mitis*, *Cladonia gracilis*, *C. uncialis*, *C. phyllophora*, *Cetraria ericetorum* (zur Verbreitung von *Cetraria ericetorum* siehe PAUS 1993). Auch *Dicranum scoparium* gehört zu der charakteristischen Artenkombination, Rentierflechten sind meistens dominant. Die Flechtenarten der charakteristischen Artenkombination gehören zu den „Volume Lichens“ (vgl. MAGNUSSON 1982).

Dieser artenreiche Verein wurde hauptsächlich in der Lüneburger Heide vorgefunden, selten im Westfälischen Tiefland und in der Westfälischen Bucht. Sie kommt in älteren Heiden (*Calluna*-Phase 3 (4)) vor (vgl. HOBBS & al. 1984), überwiegend in der typischen Variante des *Genisto-Callunetum cladonietosum*. Deutliche Unterschiede im Humusgehalt der Böden und in der Zwergstrauchdichte zu den oben genannten Vereinen gibt es nicht. Alle Gebiete wurden vor 10 Jahren noch beweidet oder werden jetzt noch beweidet.

Tabelle 5: *Cladina portentosa*-Verein

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Feldaufnahme-Nr	261	363	263	352	351	561	241	243	111	242	361	262	301	303	251	252	563	253	371	362	442	221
Lokalität	DHM	HM	DHM	DHM	DHM	Hb	Hb	DHM	DHM	DHM	DHM	DHM	DHM	HZ	HM							
Deckung Synusium %	75	80	99	90	95	70	95	99	99	95	99	90	90	99	90	80	85	95	99	65	60	95
Exposition	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	W	W	-	-	-	-	-	-	-	-
Inklination °	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-
pH	4.4	4.0	4.3	4.4	4.2	4.6	4.5	4.3	4.5	4.3	4.2	4.3	3.9	3.8	4.5	4.5	4.2	4.4	4.2	4.2	4.8	3.5
Humusgehalt %	13	11	15	9	18	11	11	14	10	18	13	18	59	68	12	12	16	16	35	16	7	87
Leitfähigkeit µS	26	20	33	23	38	12	20	34	18	33	25	33	56	87	21	20	36	27	46	31	10	201
Deckung Canopy %	25	7	20	40	25	50	4	25	5	10	10	25	40	50	3	8	65	12	25	70	25	20
Zwergstrauchdichte	1.3	0.8	1.5	2.0	2.0	2.2	0.8	1.6	0.6	1.2	1.0	1.5	0.8	0.7	0.7	0.9	2.0	1.5	0.8	2.3	1.9	1.1
Alter	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	m	m	3	3	3	3	4	3	3-4	m
Pflege	Bwd	K	K	Bwd																		
Phytozönose	Cc	Ccm	Ccm	Cc	Cc	Cc	VC	VC	Cc													
Ch. <i>Cladina portentosa</i> Verein:																						
<i>Cladina portentosa</i>	2a	3b	2b	+	2b	3b	2b	2a	2b	4b	2b	2m	3b	3b	4a	4a	4b	5a	3a	4a	4a	
<i>Cladonia gracilis</i>	2a	+	2a	3a	2a	r	2a	1	.	.	.											
<i>Dicranum scoparium</i>	2a	.	3b	2m	2a	.	4a	3a	3b	.	3b	2m	+	.	2a	1	2m	2m	.	r	.	
<i>Cladonia uncialis</i>	2a	r	2a	3b	.	2a	2m	2a	.	1	2a	2m	1	.	2m	
<i>Cladina arbuscula</i>	.	+	2a	.	2b	.	1	.	1	.	2m	2m	3a	.	2m	r	2a	.	+	.	.	
<i>Coelocaulon aculeatum</i>	r	+	.	.	1	r	+	2a	1	
<i>Cetraria ericetorum</i>	.	r	.	+	r	2a	.	2b	
<i>Cladonia phyllophora</i>	.	.	.	1	+	.	+	
<i>Cladina mitis</i>	1	2m	
<i>Cladonia squamosa</i>	1	2m	.	.	+	2m	2m	.	+	2m	2m	
<i>Cladonia crispata</i>	1	1	+	.	2a	2m	1	
<i>Cladonia ramulosa</i>	r	.	r	1	r	.	1	.	+	
<i>Dicranum spurium</i>	+	1	.	r	
D:																						
<i>Cladonia floerkeana</i>	2m	+	.	+	2m	2m	+	2m	r	.	.	1	
<i>Cladonia merochlorophaea</i>	2a	1	+	2a	.	.	+	+	r	
<i>Cladonia cryptochlorophaea</i>	.	.	+	.	2b	1	1	.	.	r	
<i>Campylopus flexuosus</i>	+	2a	2a	2a	.	r	+	+	
<i>Cladonia coccifera</i>	2m	2m	.	.	.	2m	.	.	.	2m	+	
<i>Pohlia nutans</i>	.	.	+	2a	+	r	+	
<i>Polytrichum piliferum</i>	.	.	.	2m	.	1	
D:																						
<i>Ptilidium ciliare</i>	1	2b	.	2m	3a	.	
<i>Pleurozium schreberi</i>	2a	2b	+	
<i>Hypnum jutlandicum</i>	2a	.	3b
Sonstige:																						
<i>Cladonia novochlorophaea</i>	2a	+	.	r	.	1	.	.	2a	2m	
<i>Campylopus pyriformis</i>	.	2m	+
<i>Campylopus introflexus</i>	2b	r
<i>Dicranum rugosum</i>	2m	1
<i>Coelocaulon muricatum</i>	.	r
<i>Placynthiella uliginosa</i> s.l.	.	r
<i>Cephaloziella spec.</i>	.	r
<i>Cladonia macilenta</i>	2a
<i>Cladonia cervicornis</i> pulv.	1
<i>Cladonia cervicornis</i> vert.	1
<i>Cladina ciliata</i>	2a
<i>Polytrichum commune</i>	2m
<i>Cetraria islandica</i>	3a

Es gibt zwei Untereinheiten: eine artenreiche mit u.a. *Cladonia squamosa* (Tabelle 5, Nr. 1–12; 7, 3a) und eine artenarme mit Dominanz von *Cladina portentosa* (Tabelle 5, Nr. 13–22; 7, 3b). Vermutlich entwickelt sich der *Cladina portentosa* Verein aus dem *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein (vgl. DANIELS & al. 1987, siehe auch Kapitel 6).



Abbildung 7: *Cladina portentosa* im *Cladina portentosa*-Verein (BB, April 93).

4.4. *Hypnum-Pleurozium schreberi* Verein

(Tabelle 6, Nr. 1–22; 7, 4, Abb. 8, 9)

(Syn.:? *Pleurozietum schreberi* WISNIEWSKI 1930)

Charakterarten und dominante Arten sind *Hypnum jutlandicum* und/oder *Pleurozium schreberi*. Der Verein ist sehr artenarm und kommt vor allem in älteren Heiden (*Calluna*-Phase 2–4) des feuchten *Genisto-Callunetum* (*Molinia* Variante) und im *Vaccinio-Callunetum* vor (vgl. HOBBS & al. 1984). Die Heiden sind deutlich dichter und der Humusgehalt des Bodens ist hoch. Der pH-Wert ist sehr niedrig: 3.9 gegenüber 4.2 und 4.3 bei den anderen Vereinen. Der *Hypnum-Pleurozium schreberi* Verein wurde in allen Gebieten vorgefunden.

Das Ökogramm (Abbildung 10) belegt die breiten Amplituden für die Zwergstrauchdichte und den Humusgehalt des Bodens bei *Hypnum jutlandicum* und *Pleurozium schreberi*. *Cladina portentosa* und *Dicranum scoparium* kommen bei etwas geringeren Zwergstrauchdichten vor.

5. Die *Campylopus introflexus*-Dominanz

Der Einfluß von *Campylopus introflexus* auf die Artenzusammensetzung einiger Vereine wird hier exemplarisch am *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein im *Spergulo-Corynephorum* diskutiert.

Aus dem Jahr 1941 stammt der erste Nachweis des aus der südlichen Hemisphäre stammenden *Campylopus introflexus* für Europa (RICHARDS 1963a, RICHARDS 1963b). In den folgenden Jahren setzt sich die Ausbreitung in Europa fort (u.a. STÖRMER 1958, BARKMAN & MABELIS 1968, JACQUES & LAMBINON 1968, NEU 1968, FRAHM 1970, BENKERT 1971,

Tabelle 6: *Hypnum-Pleurozium schreberi*-Verein

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Feldaufnahme-Nr.	402	432	532	543	332	123	191	343	341	542	113	223	531	353	331	342	291	321	322	302	383	292
Lokalität	GV	BZ	LB	HB	HM	HM	HH	HM	HM	HB	HM	HM	LB	DHM	HM	HM	Hb	Ok	Ok	Hb	Hb	Hb
Deckung Synusium %	99	95	99	95	95	99	90	99	99	95	99	95	99	99	99	95	99	85	65	90	99	99
Exposition	-	-	W	NW	S	-	-	W	W	NW	-	-	W	-	S	W	NW	NNW	NNW	W	N	NW
Inklination °	-	-	9	5	4	-	-	6	6	5	-	9	-	4	6	30	15	15	8	25	30	
pH	4.1	3.6	3.8	3.7	4.0	4.4	4.1	4.2	4.3	3.6	4.3	3.4	3.7	4.2	4.0	3.9	3.7	4.1	3.8	3.5	3.5	3.6
Humusgehalt %	27	70	94	70	37	24	21	15	15	73	22	81	92	16	20	40	92	45	96	85	97	94
Leitfähigkeit µS	50	104	56	87	65	26	44	47	21	104	44	202	67	35	62	61	213	97	199	128	222	209
Deckung Canopy %	80	85	60	70	65	60	20	80	50	75	55	25	80	20	35	30	15	65	85	48	55	20
Zwergstrauchdichte	2.8	3.5	2.4	2.0	1.7	2.1	2.0	3.7	2.1	1.6	1.5	1.4	2.7	1.5	2.0	2.2	1.7	2.7	4.1	0.9	1.5	1.1
Alter	3-4	a	a	j	2-3	3	3	3	3	j	3	m	a	3	2-3	3	m	m	m	m	m	m
Pflege	-	-	-	P	Bwd	Bwd	K	-	-	P	Bwd	Bwd	-	Bwd	Bwd	-	K	K	K	K	K	K
Phytozönose	Cc	Ccm	VC	VC	Ctm	Ctm	Ctm	Ctm	Ctm	VC	Ccm	Ccm	VC	Cc	Ctm	Ctm	VC	VC	VC	VC	VC	VC
Ch. Hypnum-Pleurozium schreberi Verein:																						
Hypnum jutlandicum	5b	5b	5a	5b	5b	5b	4b	5a	3a	2b	2a	2b	2a	+	+	.	.	.
Pleurozium schreberi	1	2m	2a	2b	3a	1	5b	5a	5a	5b	5b	5b	3a	4b	3a	5a	5b	1
Cetraria islandica	2b	.	+	.	5b
Lophocolea bidentata	2a	3b	.	.	.
Sonstige:																						
Dicranum scoparium	1	.	.	.	+	.	1	.	3b	4b	.	.	1	.	1	.	4a
Cladina portENTOSA	+	.	.
Ptilidium ciliare	r	1
Cladonia cryptochlorophaea	r
Dicranum rugosum	2m



Abbildung 8: *Hypnum-Pleurozium schreberi*-Verein mit *Pleurozium schreberi* (BB, April 93).

DURING 1971, FRAHM 1971, KOPPE 1971, JOHANSSON 1977, PHILIPPI 1977). Der Schwerpunkt der Verbreitung liegt im subatlantischen Klimabereich.

Campylopus introflexus wandert bevorzugt in offene Vegetation trockener, nährstoffarmer Böden wie Sandtrockenrasen, Vegetation abgetrockneter Torfabstiche sowie Zwergstrauchheiden ein und bildet dort häufig Massenvorkommen (VON HÜBSCHMANN 1975, BERG 1985, DANIELS & al. 1987, VAN DER MEULEN & al. 1987, SCHRÖDER 1989, DANIELS 1990, POTT & HÜPPE 1991). Eine geschlossene *Campylopus*-Schicht, die eine Biomasse von 1735 g TS/m² (WOLF 1985) erreichen kann, beeinflusst den Wasserhaushalt des Bodens negativ und verhindert zum Teil die Etablierung von Keimlingen (REGH 1990).



Abbildung 9: *Dicranum rugosum* im *Hypnum-Pleurozium schreberi*-Verein, typisch für alte *Calluna*-Heide (BB, April 93).

Campylopus introflexus ist eine Art, die in Pionierevereine wie den *Placynthiella uliginosa* Verein und *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein eindringt. Das Moos findet sich nicht im *Cladina portentosa* Verein und *Hypnum-Pleurozium schreberi* Verein.

Tabelle 8 zeigt fünf Kleintransekte im *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein, die jeweils aus einem Bestand, in dem *Campylopus introflexus* fehlt oder nur eine geringe Deckung aufweist, in einen Bestand, in denen *Campylopus introflexus* nahezu die gesamte Fläche bedeckt, führen. Mit zunehmender Deckung von *Campylopus introflexus* nimmt die Artenzahl um durchschnittlich ca. 40% ab. Die Deckung der übrigen Arten nimmt kontinuierlich ab. Die Evenness als Maß für die Dominanzstruktur des aufgenommenen Vereins geht mit der völligen Dominanz von *Campylopus introflexus* stark zurück. Die Regressionsgraden in Abbildung 11 geben vereinfacht die Beziehung zwischen Evenness und Artenzahl wider, wodurch die abnehmende Diversität der Flächen deutlich wird (mehrere Aufnahmen eines Transektes mit gleicher Deckung von *Campylopus introflexus* wurden zusammengefaßt).

Die Invasion von *Campylopus introflexus*, dessen massenhaftes Auftreten und damit verbunden die Bildung einer großflächig dicht geschlossenen Decke, führt zu einem Rückgang der α -Diversität und zu einer Ausdünnung des charakteristischen Arteninventars eines Vereins oder einer Phytozönose (siehe auch BIERMANN & DANIELS 1993).

Es wird untersucht, wie sich solche Dominanz-Bestände weiterentwickeln.

6. Dynamik und Zonierung

Eine Sukzession in der Heide vom *Placynthiella uliginosa* Verein via *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein zum *Cladina portentosa* Verein ist bis jetzt noch nicht mittels Dauerflächenbeobachtungen eindeutig festgestellt worden, doch ist diese „Humoserie“ sehr wahrscheinlich (siehe auch KRIEGER 1937).

COPPINS & SHIMWELL (1971) beschreiben aus Yorkshire, England, ein *Lecideo-Callunetum*, ein *Poblio-Callunetum* und ein *Cladonio-Callunetum*, typisch für die Pionier-, Aufbau-

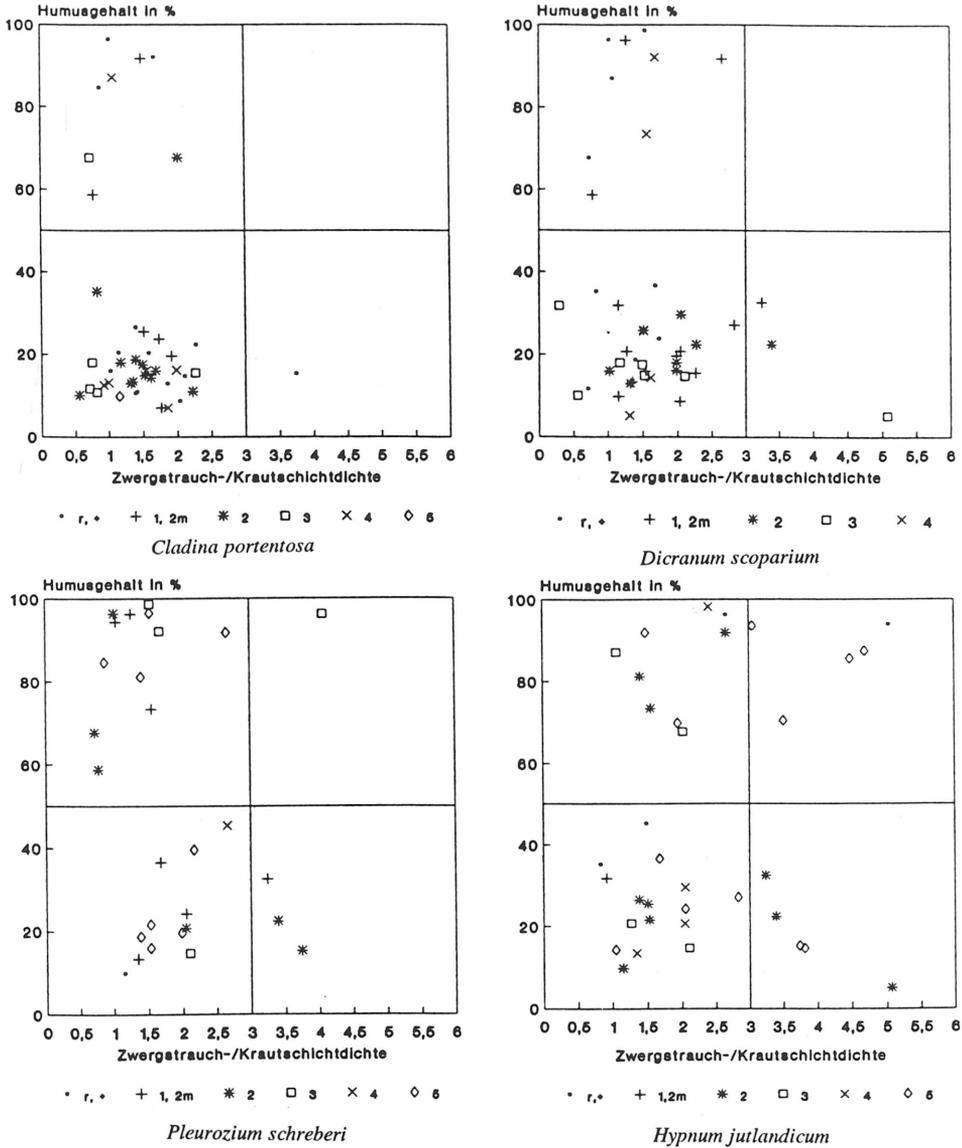


Abbildung 10: Ökogramme *Cladina portentosa*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi* und *Hypnum jutlandicum*. X-Achse Zwergstrauchdichte, Y-Achse Humusgehalt %.

Tabelle 7 (rechte Seite): Synoptische Tabelle der Vereine. Arten in einer Spalte mit Stetigkeit r oder + weggelassen. Stetigkeit (WILMANN 1993) in arabischen Ziffern, mit Angabe der Spanne der Artmächtigkeit. Deckung Canopy, Zwergstrauchdichte, Humusgehalt, Leitfähigkeit und pH sind Mittelwerte. Für jeder Verein % Vorkommen bezüglich Phytozönose-Typ, Alter und Lokalität angedeutet.

Verein	1	2a	2b	3a	3b	4
Zahl der Aufnahmen	7	13	15	12	10	22
Deckung Canopy %	28	15	32	21	32	54
Zwergstrauchdichte	1.1	1.2	1.6	1.4	1.3	2.1
Humusgehalt %	24	32	17	13	33	58
Leitfähigkeit μ S	53	38	29	26	53	101
pH	4.2	4.2	4.3	4.3	4.2	3.9
Phytozönose Cc	57	100	47	83	70	9
Ccm	14	-	53	17	10	14
Ctm	14	-	-	-	-	32
VC	14	-	-	-	20	45
Alter						
1	71	31	7	-	-	9
2	29	31	73	-	-	-
2-3	-	-	-	-	30	41
3	-	23	20	100	50	32
3-4	-	15	-	-	10	18
4	-	-	-	-	10	-
Lokalität						
NL	29	15	53	-	10	23
WT	14	38	27	8	10	41
WB	57	46	7	-	-	5
SGB	-	-	13	-	20	27
LÜH	-	-	-	92	60	5

Ch. Placynthiella uliginosa Verein:						
Placynthiella uliginosa s.l.	5 15b	4 +3b	4 +2b	+ r	.	.
Ch. Placynthiella-Cladonia glauca Verein:						
Cladonia merochlorophaea	2 +2m	3 +3a	3 2a3a	3 +2a	+ r	.
Cladonia cryptochlorophaea	1 2m	3 +2b	4 2m3a	2 r2b	.	r r
Cladonia floerkeana	3 r1	5 13a	5 +3a	5 r2m	.	.
Cladonia bacillaris	3 12m	4 r2a	4 12b	.	.	.
Cladonia subulata	.	2 +1	1 r5a	.	.	.
Cladonia glauca	.	1 2m2a	1 +	.	.	.
Ch. Cladina portentosa Verein:						
Dicranum scoparium	1 2a	+ 1	1 +2a	4 2m4a	4 r2a	2 +4a
Cladina portentosa	1 +	.	2 r1	5 +4b	5 2m5a	1 +
Cladonia gracilis	.	.	1 12m	5 2a2b	4 r3a	.
Cladonia uncialis	.	.	+	4 r3b	3 r3b	.
Cladina arbuscula	.	.	+ 1	3 +2b	3 r3a	.
Coelocaulon aculeatum	.	.	.	2 r1	1 12a	.
Cetraria ericetorum	.	.	.	2 r2a	+ 2b	.
Cladonia phyllophora	.	.	.	+ 1	1 +	.
Cladina mitis	.	.	.	+ 1	+ 2m	.
Cladonia squamosa	.	.	.	4 +2m	.	.
Cladonia ramulosa	.	1 1	.	3 r1	.	.
Cladonia crispata	.	.	.	3 +2a	.	.
Dicranum spurium	.	.	.	2 r1	.	.
Ch. Hypnum-Pleurozium schreberi Verein:						
Pleurozium schreberi	2 +2b	5 15b
Hypnum jutlandicum	1 2a3b	4 +5b
Cetraria islandica	r 3a	1 +5b
Lophocolea bidentata	1 2a3b
Leucobryum glaucum	1 2a5a
Sonstige:						
Cephaloziella divaricata	+ +	+ +	+ r	.	.	.
Cladonia coccifera	3 r2b	4 r3a	1 +4a	2 +2m	+ +	.
Campylopus flexuosus	1 1	+ 2a	2 13a	2 r2a	1 +	.
Campylopus pyriformis	2 1	.	2 +2b	+ 2m	+ +	.
Campylopus introflexus	3 2a5b	5 15a	.	+ 2b	+ r	.
Cladonia novochlorophaea	1 +	+ 1	3 +3b	2 r2a	1 2m2a	.
Pohlia nutans	.	1 2m	1 r+	2 r2a	+ +	.
Cladonia macilenta	.	2 +2a	1 2a3b	+ 2a	.	.
Cephaloziella spec.	.	2 +2m	.	+ r	.	.
Polytrichum piliferum	.	2 +2m	.	1 12m	.	.
Polytrichum commune	.	.	1 12m	r 2m	.	.
Ptilidium ciliare	.	.	.	+ 1	2 2m3a	+ r1
Dicranum rugosum	.	.	.	+ 2m	+ 1	r 2m

Tabelle 8: Transekte aus einem Bestand (*Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein) ohne bzw. mit sehr wenig *Campylopus introflexus* in einen Bestand, in dem *Campylopus introflexus* die Fläche nahezu vollständig bedeckt.

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Transekt	I							II				III			IV			V			
Gebiet	IH	HV	HV	HV	HV	CZ	CZ	CZ	HV	HV	HV	CZ	CZ	CZ	CZ						
Deckung (%)	100	100	98	80	100	100	95	98	90	75	70	90	90	90	98	98	98	95	98	98	85
Artenzahl	2	2	5	4	4	4	5	6	7	7	10	6	11	11	6	10	13	11	12	13	12
Evenness	18,3	18,3	10,8	31,5	42,2	71,2	36,4	21,8	57,4	59,0	42,3	2,8	35,4	58,2	4,7	50,9	66,3	11,0	39,4	62,9	39,0
<i>Campylopus introflexus</i>	5	5	5	4	4	3	+	5	3	1	.	5	2a	.	5	3	+	5	4	2a	1
<i>Polytrichum piliferum</i>	1	1	1	2a	2b	2b	4	1	3	3	3	+	3	2a	+	1	2a	.	2a	2a	3
<i>Cladonia glauca</i>	.	.	+	+	+	+	+
<i>Cladonia coccifera</i>	.	.	+	+	+	2a	2b	1	2a	2a	2a	+	1	1	+	1	1	+	1	1	1
<i>Cladonia floerkeana</i>	+	+	1	1	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Placynthiella uliginosa</i> s.l.
<i>Cladonia crispata</i>	1	1	1	1	r	+	+	+	1	1	+	1	1	1
<i>Cladonia strepsilis</i>
<i>Cladonia ramulosa</i>
<i>Cladonia portentosa</i>
<i>Trapeliopsis granulosa</i>
<i>Cladonia cervicornis</i> s.l.
<i>Cladonia bacillaris</i>
<i>Pohlia nutans</i>	.	.	+
<i>Cladonia subulata</i>	r
<i>Coelocaulon aculeatum</i>
<i>Coelocaulon muricatum</i>
<i>Cladonia zopfii</i>
<i>Stereocaulon condensatum</i>

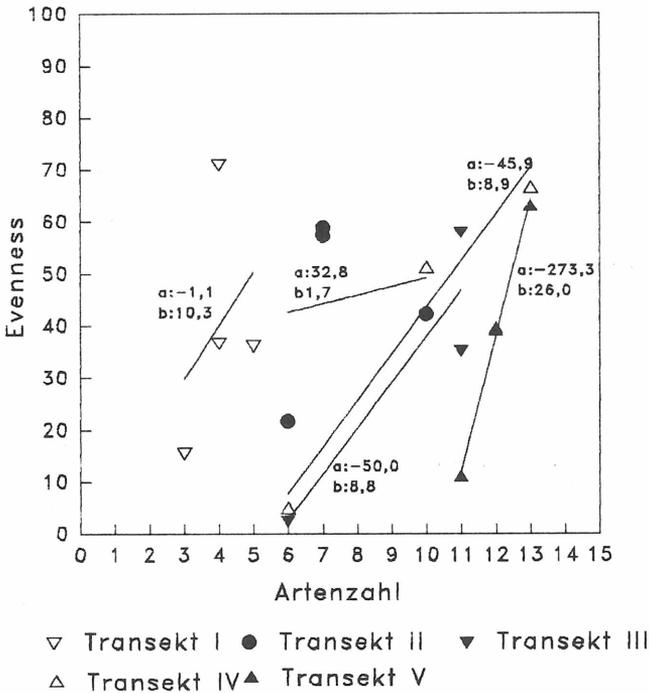


Abbildung 11: Beziehung zwischen Evenness und Artenzahl der Transekte (vgl. Tab. 8); die Geraden stellen lineare Regressionsgraden dar.

und Reife-/Abbau-Phase von *Calluna*, wobei Krustenflechten von Moose und Cladonien abgelöst werden (vgl. auch HOBBS & al. 1984).

DANIELS & al. (1987) konnten mittels Dauerflächenbeobachtungen in Sandtrockenrasen feststellen, daß sich innerhalb von drei Jahren die *Lecidea-Cladonia floerkeana* Mikrogesellschaft (= *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein) in Richtung auf eine *Cladonia gracilis-Cladonia*

arbuscula Mikrogesellschaft und diese sich zu einer *Cladina portentosa* Mikrogesellschaft (beide = *Cladina portentosa* Verein) entwickelt.

Die Entwicklung von einer Pioniergesellschaft mit Dominanz von *Placynthiella uliginosa* s.l. auf *Pinus sylvestris*-Baumstümpfen zu einem *Cladonietum glaucae* (Syn: *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein) im Laufe von mehr als zehn Jahren konnte von DANIELS (1983) indirekt durch Vergleich von Baumstümpfen unterschiedlichen Alters festgestellt werden. Dauerflächenbeobachtungen konnten diese Sukzession bestätigen (DANIELS 1993).

Also verläuft die Mikrosukzession auf humosem Boden in Heiden wahrscheinlich wie folgt: vom *Placynthiella uliginosa* Verein über den *Placynthiella-Cladonia glauca* Verein zum *Cladina portentosa* Verein. Diese Sukzession ist mehr oder weniger gleichgeschaltet mit dem *Calluna*-Zyklus: Pionier-Phase, Aufbau-Phase und Reife- und Abbau-Phase. Möglicherweise wird später der *Cladina portentosa* Verein abgelöst vom *Hypnum-Pleurozium schreberi* Verein.

Ähnliche Sukzessionsvorgänge, bei denen Krustenflechten von sorediösen/isidiösen Cladonien und diese wieder von Rentierflechten abgelöst werden, unter Beteiligung von (auch) anderen Flechtenarten, werden auch aus anderen Klimagebieten beschrieben. MAGNUSSON (1982) beschreibt eine Zonierung von „Surface Lichens“ und „Volume Lichens“ in den Dünen von Südschweden. Basierend auf Zonierungsmustern in Beziehung zum Alter der Dünen nennt er eine *Cladonia glauca-Cladonia mitis* Gesellschaft, die Rohhumus auf Sand besiedelt und die sich zu einer *Cladina portentosa* Gesellschaft als Endstadium auf stabilem Sand entwickelt. FALTYNOWICZ (1986) beschreibt eine ähnliche Entwicklung der Erdflechten-Vegetation in einem *Cladonio-Pinetum* Habitat in Polen, wie AHTI (1977) sie für die borealen Nadelwälder nach Brand beschreibt. AHTI (1977) konnte 5 Sukzessionsstadien (über 80–120 Jahre) unterscheiden, wobei allmählich Krustenflechten von Becherflechten, und diese von Rentierflechten abgelöst werden.

Der *Cladina portentosa* Verein vermittelt häufig als eine Art Saum zwischen zwei aneinander grenzenden Vegetationsstrukturen (Abb. 12). Zum Beispiel im Grenzbereich zwischen



Abbildung 12: *Cladina portentosa*-Verein als Saum zwischen *Genisto-Callunetum* und *Agrostietum tenuis* (BB, April 93).

Heide und Rasen, Rasen und Pfad, *Pinus sylvestris* und *Spergulo-Corynephorum* bzw. zwischen *Spergulo-Corynephorum* und *Genisto-Callunetum*. Auch in anderen Klimagebieten findet man einen ähnlichen Saum von "Volume Lichens" im Grenzbereich von Gebüsch und Trockenrasen. Im südarktischen Südostgrönland zum Beispiel bildet das rentierflechtenreiche *Cladonio-Viscarietum* einen Saum zwischen dem *Festuco-Salicetum callicarpaeae* Gebüsch und dem *Caricetum bigelowii* Rasen (DANIELS 1982). Auch im Grenzbereich von Taiga und Tundra dominieren Volume Lichens-reiche Pflanzengesellschaften.

7. Veränderungen in diesem Jahrhundert

Die Unterschiede in der Flora der Heiden von früher und heute sind bekannt und werden intensiv diskutiert. Die Veränderungen sind korreliert mit der Reduzierung der Heideflächen, der veränderten Nutzung der Heide sowie mit der SO₂- und N-Belastung und Vergrasung durch Eutrophierung (z.B. BUCHWALD 1984, BOKDAM & LUB 1989, GREVEN 1992, STEUBING 1993).

Die Veränderungen in der Erdflechtenflora der Heiden der Veluwe in den Niederlanden im Zeitraum 1960/70–1980/90 werden von DE SMIDT & VAN REE (1989) dargestellt. Nur *Cladonia bacillaris*, *C. macilenta*, *C. floerkeana*, *C. chlorophaea* s.l., *C. coccifera* und *Cladina portentosa* halten sich noch in einer verschwindenden Moosschicht. Viele Cladonien sind verschwunden, ebenso viele Leber- und Laubmoose. Vom *Genisto-Callunetum* existieren die Subassoziationen *cladonietosum uncialis*, *cladonietosum bacillaris*, *lophozietosum* und *bazzanietosum* nicht mehr. Vom *Vaccinio-Callunetum* sind die Subassoziationen *cladonietosum* und *bazzanietosum* verschollen.

Auch die Heiden in den westlichen Teilen Deutschlands sind heute arm an Flechten (siehe auch SCHRÖDER 1989). Den artenreichen *Cladina portentosa* Verein fanden wir fast nur noch in der Lüneburger Heide, wo die Immissionswerte für N erheblich niedriger sind als im Westen (ENGEL 1988, STEUBING 1993). *Dicranum spurium* ist im Westen extrem selten geworden (SCHMIDT 1991), in der Lüneburger Heide ist es noch häufig (zur möglichen Ursache siehe GREVEN 1992).

Die *Campylopus introflexus*-Fazies findet man im Westen überall in den *Placynthiella uliginosa* und *Placynthiella-Cladonia glauca* Vereinen, sowohl in Heiden als auch in Sandtrockenrasen.

Dagegen zeigt die Flechtenflora der Sandtrockenrasen nur geringe floristische Unterschiede zu früher. Auch in Gebieten mit hoher N-Belastung, wie in den Niederlanden, im Westfälischen Tiefland und in der Westfälischen Bucht, findet man noch nahezu alle Arten, die damals erwähnt wurden von z.B. LANGERFELDT (1939), MATTICK & TOBLER (1938), SANDSTEDE (1912) und KRIEGER (1937) für die Sandgebiete Norddeutschlands.

Zusammenfassung

Vier epigäische Flechten und Moosvereine in den trockenen Heiden des Westeuropäischen Tieflandes werden dargestellt.

Der *Placynthiella uliginosa*-Verein ist ein Pionierverein auf offenen, humosen Böden, der vom *Placynthiella-Cladonia glauca*-Verein abgelöst wird. In älteren, trockenen Heiden findet man den *Cladina portentosa*-Verein; der *Hypnum-Pleurozium schreberi*-Verein bevorzugt feuchtere, alte Heiden. Der *Cladina portentosa*-Verein ist in der Lüneburger Heide häufig.

Das Vorkommen der Vereine kann mit dem Alter der Heiden in Zusammenhang gebracht werden. Diskutiert werden die Dominanz von *Campylopus introflexus* und die Sukzession der Vereine. Abschließend werden die Veränderungen in der Moos- und Flechtenflora von trockenen Heiden und Sandtrockenrasen in diesem Jahrhundert kurz dargestellt.

Literatur

- AHTI, T.(1977): Lichens of the Boreal Coniferous Zone. In: Lichen Ecology (Hrsg. SEAWARD, M.R.D.): 147–181. London, New York, San Francisco.
- BARKMAN, J.J. (1973): Synusial approaches to Classification. In: Handbook of Vegetation Science V. Ordination and Classification of Vegetation (Hrsg. WHITTAKER, R.H.): 437–491, The Hague.
- BARKMAN, J.J. (1985): Geographical variation in associations of juniper scrub in the central European plain. *Vegetatio* 59: 67–71.
- BARKMAN, J.J. (1990): Ecological differences between *Calluna*- and *Empetrum* – dominated dry heath communities in Drenthe, The Netherlands. *Acta Bot.Neerl.* 39 (1): 75–92.
- BARKMAN, J.J. & MABELIS, A.A. (1968): Notes of the taxonomy, geography and ecology of the piliferous *Campylopus* species in the Netherlands and N.W.Germany. *Collectanea botanica* 7: 69–90.
- BENKERT, D. (1971): *Campylopus introflexus* (HEDW.)BRID. auch in Mitteleuropa. *Feddes Repertorium* 81 (8-9): 651–654.
- BERG, C. (1985): Zur Ökologie der neophytischen Laubmoosart *Campylopus introflexus* (HEDW.) BRID. in Mecklenburg. *Archiv der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg* XXV: 117–126.
- BIERMANN, R. & DANIELS, F.J.A. (1993): On the dominance of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. in *Corynephorum* vegetation in the Northwest European Lowlands. In Vorbereitung.
- BOKDAM, J. & LUB, J. (1989): Heidebeheer en Zure Regen. Verslag achtste studiedag Heidebeheer te Ede, 6 september 1989. Stichting Studiedag heidebeheer Ede.
- BRAND, A.M., APTROOT, A., BAKKER, A.J., DE & DOBBEN, H.F., VAN (1988): Standaardlijst van de nederlandse korstmossen. *Wet. Med. KNNV* 188.
- BRAUN-BLANQUET, J.J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien, New York.
- BUCHWALD, K. (1984): Zum Schutze des Gesellschaftsinventars vorindustriell geprägter Kulturlandschaften in Industriestaaten. Fallstudie Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *Phytocoenologia* 12: 395–432.
- COPPINS, B.J. & SHIMWELL, D.W. (1971): Cryptogam complement and biomass in dry *Calluna* heath of different ages. *Oikos* 22: 204–209.
- DANIELS, F.J.A. (1982): Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland, IV. Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens. *Medd. Grönl. Bioscience* 10.
- DANIELS, F.J.A. (1983): Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands. *Phytocoenologia* 11: 431–444.
- DANIELS, F.J.A. (1990). Changes in dry grassland after cutting of Scots pine in inland dunes near Kootwijk, the Netherlands. In: Spatial processes in plant communities (Hrsg. KRAHULEC, F., AGNEW, A.D.Q., AGNEW, S. & WILLEMS, J.H.): 215–235. Praha.
- DANIELS, F.J.A. (1993): Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps. *Phytocoenologia*. Im Druck.
- DANIELS, F.J.A., SLOOF, J.E. & WETERING, H.T.J., VAN DER (1987): Veränderungen in der Vegetation der Binnendünen in den Niederlanden. In: Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen (Hrsg. SCHUBERT, R. & HILBIG, W.). Martin Luther Univ. Halle Wittenberg. *Wiss. Beiträge, Halle/Saale* 1987/46 (P31): 24–44.
- DIERßEN, K. (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. 2. Aufl., Schriftenreihe des Landesamtes für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein 6.
- DURING, H. (1971): De mosflora van Appelbergen. *Lindbergia* 1 (1–2): 111–112.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart.
- EHRENDORFER, F. (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl., Stuttgart.
- ENGEL, S. K. (1988): Untersuchungen über Schwefel- und Stickstoff-haltige Immissionswirkungen in Heidelandschaften des Naturschutzgebietes Lüneburger Heide (Verdrängung von *Calluna vulgaris* durch *Deschampsia flexuosa*). Inaugural Dissertation, Justus-Liebig-Universität Gießen. Gießen.
- FALTYNOWICZ, W. (1986). The dynamics and role of lichens in a managed *Cladonia*-Scotch Pine forest (*Cladonio-Pinetum*). *Mon. Bot.* 68. Warszawa.
- FRAHM, J.-P. (1970): *Campylopus introflexus*, eine für Schleswig-Holstein neue Laubmoosart. *Kieler Notizen zur Pflanzenkunde* 7: 9–11.
- FRAHM, J.-P. (1971): *Campylopus introflexus* (HEDW.)BRID. neu für Dänemark. *Lindbergia* 1: 117–118.
- FRAHM, J.-P. & FREY, W. (1992): Moosflora, 3. Auflage. Stuttgart.
- GIMINGHAM, C.H. (1972): Ecology of Heathlands. London.
- GRAEBNER, P. (1901): Die Heide Deutschlands. Leipzig.
- GREVEN, H.C.(1992): Changes in the Dutch Bryophyte Flora and Air Pollution. *Diss. Bot.* 194.

- GRIME, J.P. (1979): Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester a.o..
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. Diss. Bot. 65.
- HILLMANN, J. & GRUMMANN, V. (1957): Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete. Bd VIII. Flechten. Berlin.
- HOBBS, R.J., MALLIK, A.U. & GIMINGHAM, C.H. (1984): Studies on fire in Scottish Heathland Communities. III. Vital attributes of the species. J. Ecol. 74:963–976.
- HÜBSCHMANN, A., VON (1975): Ein Massenvorkommen von *Campylopus introflexus*. Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N.F. 18: 23–24.
- JACQUES, E. & LAMBINON, J. (1968): *Campylopus polytrichoides* De Not. et *C. introflexus* (Hedw.) Briden Belgique. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 38: 147–153.
- JOHANSSON, T. (1977): *Campylopus introflexus* (HEDW.) BRID. new to the Swedish flora. Lindbergia 4: 165.
- KLEMENT, O. (1955): Prodromus der Mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes rep. Beiheft 135: 5–194.
- KOPPE, F. (1971): Bryofloristische Beobachtungen auf der Insel Langeoog. Natur und Heimat 31 (4): 113–134.
- KRIEGER, H. (1937): Die Flechtenreichen Pflanzengesellschaften der Mark Brandenburg. Beih. Bot. Centralbl. 1937, Bd. 57, Abt. B: 1–76.
- LANGERFELDT, J. (1939): Die Flechten-Gesellschaften der Kieskuppen und Sandheiden zwischen Jade und Ems. Feddes rep. spec. nov. rev. veg. Beiheft CXVI Berlin/Dahlem.
- LEUCKERT, CH., ZIEGLER, H.G. & POELT, J. (1971): Zur Kenntnis der *Cladonia chlorophaea*-Gruppe und ihrer Problematik in Mitteleuropa. Nova Hedwigia 22: 503–534.
- MAGNUSSON, M. (1982): Composition and succession of lichen communities in an inner coastal dune area in Southern Sweden. Lichenologist 14 (2): 153–163.
- MEULEN, F. VAN DER, HAGEN, H. VAN DER, KRUIJSEN, B. (1987): *Campylopus introflexus*. Invasion of a moss in Dutch coastal dunes. Proceedings Kon. Ned. Ak. Wet. C, 90 (1): 73–80.
- NEU, F. (1968): Das mediterran-atlantische Laubmoos *Campylopus introflexus* im Münsterland. Natur und Heimat 28 (3): 124–125.
- PAUS, S. (1992): Der *Cladonia chlorophaea*-Komplex in Westmünsterland, Deutschland. Int. J. Mycol. Lichenol. 51 (1–2): 99–112.
- PAUS, S. (1993): Ergänzungen zur Verbreitung der Flechte *Cetraria ericetorum* in Opiz. Nordwestdeutschland. Herzogia 9 (3, 4): 505–592.
- PAUS, S., DANIELS, F.J.A. & LUMBSCH, H.T. (1993): Chemical and ecological studies in the *Cladonia subulata* complex in northern Germany (*Cladoniaceae*, Lichenised *Ascomycotina*). Bibl. Lichenol. In Druck.
- PHILIPPI, G. & P. (1977): *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. in Südwestdeutschland. Herzogia 4: 317–322.
- POTT, R. & HÜPPE, J. (1991): Die Hudellandschaften Nordwestdeutschlands. Abh. Westf. Mus. Naturk. Heft 1/2: 1–313.
- PREISING, E. (1949): *Nardo-Callunetea*. Zur Systematik der Zwergstrauch-Heiden und Mageriften Europas mit Ausnahme des Mediterran-Gebietes, der Arktis und Hochgebirge. Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N.F.1: 82–94.
- REGH, M.L. (1990): Untersuchungen zum Einfluß einer geschlossenen Moosdecke auf den Wasserhaushalt eines Standortes und das Keimungsverhalten von Blütenpflanzen. Diplomarbeit der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität Bonn.
- RICHARDS, P.W. (1963a): *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* De Not in the British Isles; a preliminary account. Trans. Brit. Bryol. Soc. 4: 404–417.
- RICHARDS, P.W. (1963b): Distribution maps of Bryophytes in Britain: 31/10 *Campylopus polytrichoides* De Not., 31/11 *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. Trans. Brit. Bryol. Soc. (4): 741–742.
- SANDSTEDTE, H. (1912): Die Flechten des nordwestdeutschen Tieflandes und der deutschen Nordseeinseln. Abh. d. Naturwiss. Verein Bremen 21 (1): 9–243.
- SCHMIDT, C. (1992): Bemerkenswerte Moosfunde in Westfalen und angrenzenden Gebieten. Teil 2: Laubmoose. Flor. Rundbriefe 26 (2): 125–136.
- SCHRÖDER, E. (1989): Der Vegetationskomplex der Sandtrockenrasen in der Westfälischen Bucht. Abh. Westf. Mus. Naturk. 51 (2): 1–94.
- SLOOF, J., DANIELS, F.J.A. & WETERING, H.T.J., VAN DER (1986): Typologie en elementeninhoud van *Cladonia portentosa* (Duf) Zahlbr. The Utrecht Plant Ecology News Report 6: 61–77.
- SMIDT, J.T.H., DE (1977): Heathland vegetation in the Netherlands. Phytocoenologia 4 (3): 258–316.

- SMIDT, J.T.H., DE & REE, P., VAN (1989): Veranderingen in mossen en korts mossensamenstelling van heidevegetaties. In: Heidebeheer en Zure Regen. Verslag achtste Studiedag (Hrsg. BOKDAM, J & LUB, J.): 43–48. Ede.
- SOMMER, W.-H.(1970): Das „*Cladonietosum*-Problem“ in Silikattrockenrasen. *Herzogia* 2: 116–122.
- STÖRMER, P. (1958): Some mosses from the phytogeographical excursion 1–9 through the Armorican massive in 1954. *Rev. Bryol. Lichen.* 27: 13–16.
- STEBING, L. (1965): Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin, Hamburg.
- STEBING, L. (1993): Schad- und Nährstoffeinträge und deren Wirkung auf Heideökosysteme. Ber. Reinhold-Tüxen-Gesellschaft 5. Rintelner Symposium III: 113–133. Hannover.
- STOUTJESDIJK, PH. & BARKMAN, J.J. (1992): Microclimate, vegetation and fauna. Uppsala.
- TOBLER, F. & MATTICK, F. (1938): Die Flechtenbestände der Heiden und der Reiddächer Nordwestdeutschlands. *Bibl. Botanica* 117.
- TOUW, A. (1969): On some liverwort communities in Dutch inland dunes and Heaths. *Rev. Bryol. et lichenol. Nouv. Serie* 36: 603–615.
- TÜXEN, R. (1968): Die Lüneburgerheide. Werden und Vergehen der nordwestdeutschen Heidelandschaft. Arbeiten aus der Arbeitsstelle für theoretische und angewandte Pflanzensoziologie. Todenmann/Rinteln, Nr.36.: 9–55. Hannover.
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. 5. Auflage. UTB 269. Heidelberg-Wiesbaden.
- WIRTH, V. (1972): Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. *Diss. Bot.* 17.
- WIRTH, V. (1980): Flechtenflora. UTB 1062. Stuttgart.
- WOLF, G. (1985): Primäre Sukzession auf kiesig-sandigen Rohböden im Rheinischen Braunkohlenrevier. *Schr.-Reihe Vegetationsk.* 16.

Univ.-Prof. Dr. Fred J.A. Daniels,
Dipl.-Biol. Rüdiger Biermann
und Dipl.-Biol. Christiane Breder,
Arbeitsgruppe Geobotanik,
Institut für Botanik und Botanischer Garten,
Westfälische Wilhelms-Universität,
Schloßgarten 3,
40149 Münster.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Daniels Frederikus J. A., Biermann Rüdiger, Breder Christine

Artikel/Article: [Über Kryptogamen-Synusien in Vegetationskomplexen binnenländischer Heidelandschaften 199-219](#)