

**SUPPLEMENT**  
zu Faunistisch-Ökologische  
Mitteilungen

**Küstendünen  
an der Nordsee**



**Faunistisch-Ökologische Mitteilungen  
Supplement 26**

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-Ökologischen Arbeitsgemeinschaft  
von B. Heydemann, U. Irmeler und E. Lipkow  
Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel

Kiel, 1999





# Küstendünen an der Nordsee

Titelbild: Primär- und Weißdünen bei Houstrup Strand, Dänemark (Foto: G. Weidemann)

BIO I 90,168/26  
Zoologisches Museum  
Biologiezentrum  
Inv. 2000/11.192

Herausgegeben im Auftrage der  
Faunistisch-ökologischen Arbeitsgemeinschaft  
von B. Heydemann, U. Irmeler und E. Lipkow  
Zoologisches Institut und Museum  
der Universität Kiel

Zu beziehen durch:  
Faunistisch-ökologische Arbeitsgemeinschaft  
Biologiezentrum, Universität  
Olshausenstraße 40  
D-24098 Kiel

Wachholtz Druck, Neumünster, 1999

This publication is included in the abstracting and indexing coverage of the  
Bio Sciences Service of Biological Abstracts.

ISSN 0430-1285

Gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Recycling-Papier

## Inhalt

Vorwort .....	7
---------------	---

### KÜSTENDÜNEN AN DER NORDSEE

von Gerd Weidemann

1. Entstehung und geographische Verbreitung .....	9
2. Klimatische Verhältnisse .....	10
2.1. Großklima .....	10
2.2. Geländeklima .....	10
3. Typologie und heutige Ausprägung .....	11
4. Lage der Untersuchungsgebiete .....	17
4.1. Terschelling (NL) .....	17
4.2. Spiekeroog (D) .....	17
4.3. Houstrup Strand (DK) .....	17
5. Zusammenfassung .....	19
6. Summary .....	20

### VEGETATION VON DÜNEN IN HOUSTRUP STRAND (JÜTLAND, DÄNEMARK).

von Maike Isermann

1. Einleitung .....	21
2. Methodik .....	21
3. Untersuchungsgebiet .....	22
4. Zonierung der Vegetation .....	22
4.1. Pflanzengesellschaften .....	22
4.2. Struktur der Vegetation .....	27
4.3. Boden .....	29
4.4. Floristischer Vergleich .....	31
5. Zusammenfassung .....	31
6. Summary .....	32
Danksagung .....	32

## KLEINRÄUMIGE VEGETATIONSDYNAMIK IN KÜSTENDÜNEN-DAUERFLÄCHEN

von Josef Müller

1. Einleitung .....	33
2. Methodische Vorbemerkungen .....	33
3. Untersuchungsstandorte und Methodik .....	34
4. Ergebnisse .....	36
5. Diskussion .....	41
6. Schlußfolgerungen .....	46
7. Zusammenfassung .....	47
8. Summary .....	47

## DIE GROßPILZE IN DEN KÜSTENDÜNEN VON HOUSTRUP STRAND (WEST-JÜTLAND)

von Thiemo Klittmann und Jörg Albers

1. Einleitung .....	49
2. Untersuchungsgebiet .....	50
3. Methoden .....	50
4. Ergebnisse .....	50
4.1. Artenzahl und Anzahl gefährdeter Arten .....	50
4.2. Die Großpilze in der Dünenzonierung .....	51
5. Diskussion .....	58
6. Zusammenfassung .....	59
7. Summary .....	60
8. Danksagung .....	60

## CILIATEN (PROTOZOA) IN PRIMÄRDÜNEN

von Richard Verhoeven

1. Einleitung .....	61
2. Untersuchungsgebiet .....	61
3. Methoden .....	61
4. Ergebnisse .....	62
4.1. Abundanz und Verteilung .....	62
4.2. Artenspektren .....	63
4.3. Standortvergleich .....	65
5. Diskussion .....	65
6. Zusammenfassung .....	67
7. Summary .....	67

## NEMATODENFAUNA UNTERSCHIEDLICHER AUSBLASUNGSTÄLER IN DEN DÜNEN VON HOUSTRUP STRAND (DK)

Von Katrin Goralczyk

1. Einleitung .....	69
2. Untersuchungsgebiet und Untersuchungsflächen .....	69
3. Methoden .....	70
4. Ergebnisse .....	71
4.1. Abundanzen und Artendiversität .....	71
4.2. Dünenarten .....	71
4.3. Ernährungstypen .....	76
4.4. Maturity indices .....	76
5. Diskussion .....	76
5.1. Artenspektren und typische Dünenarten .....	76
5.2. Abundanz .....	77
5.3. Ernährungstypenverteilung und MI .....	77
6. Zusammenfassung .....	78
7. Summary .....	79
8. Danksagung .....	79

## RAUBMILBEN (GAMASINA: ACARI, PARASITIFORMES) IN KÜSTENDÜNEN DER SÜDLICHEN NORDSEE

von Hartmut Koehler

1. Einleitung .....	81
2. Untersuchungsorte .....	81
3. Methoden .....	83
4. Ergebnisse .....	83
4.1. Überblick .....	83
4.2. Verteilung in der Toposequenz .....	84
4.3. Exposition .....	87
4.4. Geografischer Vergleich .....	90
4.5. Einfluß des Tourismus .....	90
5. Diskussion .....	90
6. Zusammenfassung .....	93
7. Summary .....	93
8. Danksagung .....	93

# HEUSCHRECKEN (ORTHOPTERA: SALTATORIA) IN DEN KÜSTENDÜNEN VON HOUSTRUP STRAND (WEST-JÜTLAND)

von Michael Folger und Detlev Handelsmann

1. Einleitung .....	95
2. Untersuchungsgebiet .....	95
3. Erfassungsmethodik .....	96
4. Artenspektrum und Häufigkeit .....	96
5. Habitatpräferenz und Verbreitung .....	97
6. Räumliche Verteilung innerhalb der Dünenzonierung .....	101
7. Bedeutung von Küstendünen als Lebensraum .....	103
8. Zusammenfassung .....	103
9. Summary .....	104
10. Danksagung .....	104

LITERATUR .....	105
-----------------	-----



## Vorwort

Küstendünen bilden den „golden Rand Europas“ (EUCC 1992). Mit ihnen verbindet sich für viele Menschen die Vorstellung von Sonne, Sommer und Ferien – und natürlich von Strand und Sand. Auch für Ökologen sind sie ein einzigartiger Lebensraum, der reiche Forschungs- und Lehrmöglichkeiten bietet. Wegen ihrer in vieler Hinsicht extremen abiotischen Bedingungen und ihres jungen Sukzessionsalters stellen sie relativ einfache terrestrische Ökosysteme dar, in denen sich sowohl allgemeine ökologische Prinzipien wie Habitatbindung, Konkurrenz und Vikarianz, kleinräumige Heterogenität und Skalenvarianz vom Mikrobereich eines Ameisennestes bis zur großräumigen Zonierung der Vegetation, vom Effekt kurzzeitiger Witterungsereignisse bis zur langjährigen Sukzession studieren lassen. Küstendünen haben einerseits Schutzstatus als Naturschutzgebiete und weil sie das Hinterland vor Überflutungen bewahren, andererseits werden sie auch vielerorts intensiv touristisch genutzt, was zu starken Belastungen bis hin zu Zerstörungen führen kann. Diese Vielfalt gilt besonders für die ausgedehnten Dünengebiete an der dänischen Westküste von Jütland. Es finden sich dort alle Entwicklungsstadien von frisch angewehten Initialdünen bis zu bewaldeten Altdünen. Zugleich ist das Gebiet eine – vor allem von deutschen Touristen – stark frequentierte Erholungslandschaft. Damit ist der Widerstreit zwischen Naturschutz und Naturnutzung überall augenfällig.

Mit einem ersten Geländepraktikum im Frühherbst 1985 in der Dünen-Landschaft bei Houstrup in der Gemeinde Blåbjerg, Ribe Amts Kommune in West-Jütland, begann eine Serie von zwei weiteren 14-tägigen Geländepraktika in den Jahren 1986 und 1987 und insgesamt fünf Projekten zur Dünenökologie mit Geländearbeit in den Jahren 1988, 1991, 1994, 1996 und 1998. An ihnen nahmen insgesamt etwa 150 Studentinnen und Studenten der Biologie teil. Einige von ihnen machten später Diplomarbeiten sowohl auf verschiedenen Nordsee-Inseln als auch in Dünen an der Ostsee.

Projekte sind obligatorischer Bestandteil der Biologieausbildung an der Universität Bremen. Ihre didaktische Intention besteht darin, „Forschendes Lernen“ zu ermöglichen. Sie umfassen sowohl theoretische Anteile in Seminarform als auch praktisches Arbeiten im Labor und im Gelände. Ein wesentlicher Aspekt ist dabei die möglichst weitgehend selbständige Themenwahl und Arbeitsorganisation der Studierenden. Dies führte im Laufe der Jahre zu einer breiten Palette von Ergebnissen, die überwiegend in den obligatorischen Projektberichten, d.h. in „grauer Literatur“, festgehalten wurden. Nach einigen Poster- und Vortragsbeiträgen auf Tagungen werden jetzt mit diesem Band erstmalig zusammenfassende Darstellungen von dünenökologischen Untersuchungen aus über zehn Jahren vorgelegt. Den Herausgebern der Faunistisch-Ökologischen Mitteilungen danken wir für die Möglichkeit hierzu.

Die Durchführung der Geländepraktika und Projekte wäre nicht möglich gewesen ohne die engagierte Mitwirkung von Judith Fischer, Katrin Goralczyk, Detlev Handelsmann, Stefanie Heldt, Maike Isermann, Annemarie Kissling, Thiemo Klittmann, Hartmut Koehler, Josef Müller, Andrea Ruf, Jutta Schilling, Heike Schwerdtner, Ute Uebers und Richard Verhoeven. Sie haben ihre speziellen Kenntnisse und Fähigkeiten wie auch ihre eigenen Projekterfahrungen weit über das Maß ihrer „dienstlichen Verpflichtungen“ hinaus in die

Projektarbeit eingebracht. Dafür sei Ihnen allen an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt.

Mein Dank gilt auch allen Studierenden, die im Laufe der Jahre an den Dünen-Projekten teilgenommen haben und mit ihren Beobachtungen, Aufsammlungen und Messungen dazu beigetragen haben, daß wir diesen Band vorlegen können.

Mein herzlicher Dank für die vielfältige Unterstützung unserer Untersuchungen gilt ferner Herrn Sören Hübschmann, dem früheren Bürgermeister der Blåbjerg-Gemeinde und Herrn Harald Christensen von der Bau- und Planungsabteilung (Nørre Nebel), für Informationen und Kartenmaterial, dem früheren Förster Himmelstrup sowie seinem Nachfolger Niels Christensen, Houstrup, der uns in die Waldgeschichte der Blåbjerg-Plantage einführte, dem floristisch und vegetationskundlich versierten Lehrer Jens Rye Larsen (Outrup), Herrn Per Roed Jakobsen vom Kystinspektoratet in Lemvig für die Überlassung von Luftaufnahmen unseres Untersuchungsgebietes und schließlich Herrn Palle Lauridsen, Nørre Nebel, der viele Kontakte hergestellt, Ratschläge gegeben und nicht zuletzt Wettervorhersagen, die auch fast immer zutrafen, geliefert hat.

Gerd Weidemann  
Bremen, Dezember 1998.

# Küstendünen an der Nordsee

von Gerd Weidemann

## 1. Entstehung und geographische Verbreitung

Küstendünen entstehen dort, wo 1. durch Meeresströmung und Brandung Sand auf dem Strand abgelagert wird, 2. dieser durch hinreichend häufigen und starken auflandigen Wind transportiert und schließlich 3. an toten oder lebenden Hindernissen abgelagert wird. Zu effektivem Sandtransport ist eine Windgeschwindigkeit von etwa  $4,5 \text{ m s}^{-1}$  erforderlich (RANWELL 1972). Durch den Windtransport erfolgt eine Korngrößensortierung, die dazu führt, daß Dünen aus einem ziemlich engen Korngrößenspektrum bestehen, das von Mittelsand ( $\varnothing 0,2 - 0,63 \text{ mm}$ ) dominiert wird. Als besonders effektive Windbremsen wirken horstbildende Gräser, wie *Ammophila arenaria*, oder buschige Therophyten und Stauden, wie *Cakile maritima* oder *Honckenya peploides*. In ihrem Windschatten entstehen Primärdünen oder Embryodünen. Wenn die Pflanzen den sich anhäufenden Sand immer wieder durchwachsen, wozu vor allem *Ammophila* befähigt ist, wachsen die Dünen bei entsprechendem Sandnachschub weiter in die Höhe. Die Stabilisierung des Sandes erfolgt dabei einerseits durch das flach unter der Oberfläche sich ausbreitende Wurzelgeflecht und seine Exsudate, andererseits durch Bakterien Schleime, tote organische Substanz, Pilzhyphen und Algenfäden unter Mitwirkung einer formenreichen Mikro- und Mesofauna („Organogene Dünenbildung“, VAN DIEREN 1934, KOEHLER & WEIDEMANN 1995).

Entlang fast der gesamten Nordseeküste von Hoek van Holland bis Skagen sind Dünen ausgebildet. Infolge unterschiedlicher Gezeitenintensität liegen sie teils auf dem Festland, wie in Holland und Jütland (mikrotidaler Bereich: Ausgleichsküste), teils auf den der Küste vorgelagerten westfriesischen, ostfriesischen und nordfriesischen Barriere-Inseln (mesotidaler Bereich) (EHLERS 1994). Es handelt sich um geologisch sehr junge Bildungen. So entstanden die ostfriesischen Inseln in ihrer heutigen Lage frühestens vor etwa 7.500 Jahren aus küstenparallelen Sandplatten und Strandwällen (STREIF 1990). Dünen bildeten sich auf ihnen erst ab dem 13. Jahrhundert (DEJONG 1984, EHLERS 1986 zit. nach STREIF l.c.). Viele sind jedoch erheblich jünger. Erst während dieses Jahrhunderts entstanden auf allen Inseln (für die ostfriesischen Inseln s. STREIF l.c., HEMPEL 1980) aber auch z.B. in Nordjütland (Skagen) (Hauerbach 1992) große Dünenareale, deren Entwicklung noch anhält. Festlands- oder Insel-Lage der Dünen bewirken nicht nur klimatische Unterschiede zwischen diesen Standorten, sondern haben auch Einfluß auf die Erreichbarkeit für Organismen (FOLGER & HANDELMANN i.d.Bd.).

## 2. Klimatische Verhältnisse

### 2.1 Großklima

NW-Europa besitzt generell ein gemäßigtes Klima mit milden Wintern und kühlen Sommern. Dies gilt ganz besonders für das Küstengebiet. Vor allem die vorgelagerten Inseln haben im Sommer mehr Sonnenstunden als das Festland; im Winter sind die Verhältnisse umgekehrt (EISMA 1980). Im Küstenbereich sind ferner Windhäufigkeit und durchschnittliche Windstärke gegenüber dem Binnenland erhöht.

Infolge der ausgleichenden Wirkung des Meeres ist ein Temperaturgradient entlang der Küste zwischen Hoek van Holland und Skagen nur schwach ausgeprägt; er beträgt über eine N-S-Strecke von knapp 800 km etwa 2 °C. Die mittleren Januar-Temperaturen liegen über dem Gefrierpunkt, die mittleren Juli-Temperaturen zwischen 15 und 18°C (WARTENA et al. 1991). Die mittleren Jahresniederschläge weisen keinen eindeutigen Trend auf (Tabelle 1). Sie liegen aber deutlich über der jeweiligen potentiellen Evaporation (WARTENA et al. 1991).

### 2.2 Geländeklima

Das spezifische Dünenklima weist infolge der Variabilität in Topographie und Exposition der Dünen starke kleinräumige Unterschiede auf, die sich am offensichtlichsten in der Vegetation aber auch in der Fauna widerspiegeln.

*Wind:* Starkwinde sind fast ausschließlich Seewinde. Sie beeinflussen daher die Seeseite der Dünen direkt. Über dem Gelände bildet sich ein typisches Windgeschwindigkeitsprofil aus, das die Ausbildung strandparalleler Dünenketten bewirken kann, sofern genügend Sand zur Verfügung steht (PACKHAM & WILLIS 1997). Während über der Dünenkuppe die höchste Windgeschwindigkeit herrscht, fällt sie dahinter ab, was zur Ablagerung mitgeführten Sandes führt. Diese Abbremsung ist in Bodennähe, besonders innerhalb von Vegetation, stärker und dementsprechend effektiver im Hinblick auf die Sanddeposition. Mit dem Wind wird nicht nur Sand in die Dünen transportiert, sondern auch Salz, Pflanzennährstoffe und tote organische Substanz. Die Reichweite dieser Immissionen ist abhängig von der Windgeschwindigkeit und der jeweiligen Transportform. An Sand haf-

Tabelle 1: Mittlere Jahrestemperatur (°C) und Mittlerer Jahresniederschlag (l m<sup>-2</sup>) von Klimastationen entlang der Nordseeküste (nach WALTER & LIETH 1967).

	Ø Jahrestemperatur (°C)	Ø Jahresniederschlag (l m <sup>2</sup> )
Skagen	7,7	573
Hanstholm	7,1	628
Thyborøn	7,7	687
Blåvandshuk	7,7	504
Fanø	7,8	687
Westerland	8,1	731
Norderney	8,5	669
Borkum	8,6	695
Terschelling	–	(752)
Den Helder	9,2	665
Katwijk a.d. Rijn	9,1	740

Tabelle 2: Luft und Bodenoberflächen-Temperaturen an einer Altdüne in Jütland (17. – 22.09.1988) (nach VAN'T HULL et al. 1988).

Abkürzungen: Temp.Max. Luft = maximale Lufttemperatur (1 m); Temp.Max./Temp.Min. Boden = maximale/minimale Temperatur an der Bodenoberfläche; Diff. Boden-Luft Max. = Differenz der Maximal-Temperaturen von Luft und Boden; Diff. Max.-Min. Boden = Differenz zwischen maximaler und minimaler Temperatur der Bodenoberfläche.

17. bis 22.09.1988	W-Hang	SE-Hang	NE-Hang	Gipfel (20 m)
Temp.Max. Luft	16,3	16,6	16,6	16,3
Temp.Max. Boden	30,2	29,0	20,4	23,2
Diff. Boden-Luft Max.	13,9	12,4	3,8	6,9
Temp.Min. Boden	10,7	10,0	11,4	10,7
Diff. Max.-Min. Boden	19,5	19,0	9,0	12,5

tende Ionen werden strandnäher deponiert als in Form von Schaum oder Aerosol transportierte. Es existieren folglich landeinwärts gerichtete Gradienten windassoziierter ökologischer Faktoren (BROWN & MCLACHLAN 1990).

**Temperatur:** Die Temperatur in Bodennähe wird maßgeblich von Exposition und Inklination einerseits sowie vom Deckungsgrad der Vegetation andererseits beeinflusst. Direkt an der Bodenoberfläche kann bei starker Einstrahlung die Temperatur um mehr als 16 °C über der Lufttemperatur liegen aber bereits in 30 cm Tiefe 15 °C darunter (LARSEN 1969). Vegetation hat eine ausgleichende Wirkung und verschiebt die Ebene der Maximaltemperatur nach oben. Selbst im September konnten an verschiedenen Standorten einer Altdüne in Jütland während eines Zeitraums von 5 Tagen bei meist wolkigem oder bedecktem Wetter erhebliche Temperaturunterschiede zwischen Luft und Bodenoberfläche sowie zwischen W- und NE-Hang gemessen werden (Tabelle 2).

**Wasserhaushalt:** Der Wasserhaushalt von Dünen wird einerseits durch die Niederschlagsverhältnisse (Menge und jahreszeitliche Verteilung) andererseits durch die Bodeneigenschaften bestimmt. Die mittleren Jahresniederschläge entlang der Nordseeküste variieren zwar zwischen 500 und 750 l m<sup>-2</sup> (Tabelle 1), sie sind jedoch relativ gleichmäßig über das Jahr verteilt. Dennoch werden verschiedene Dünenbereiche unterschiedlich mit Wasser versorgt. Dies liegt an den spezifischen Bodenverhältnissen und an der Exposition. Sand hat eine niedrige Feldkapazität. Insbesondere junge Dünen und sonnenexponierte Hänge trocknen daher schnell aus, während nordexponierte Hänge wegen geringerer Sonneneinstrahlung weniger verdunsten. Infolge der Entwicklung eines Humushorizonts erhöht sich die Feldkapazität mit zunehmendem Dünenalter.

Ein für die Wasserversorgung der Pflanzen wichtiger Prozeß ist die sog. innere Taubildung. Sie kommt dadurch zustande, daß die Bodentemperatur nachts insbesondere auf nur spärlich bewachsenen Dünen infolge starker Ausstrahlung unter den Taupunkt sinkt (CHAPMAN 1976).

### 3. Typologie und heutige Ausprägung

Nomenklatur und Typologie der Dünen variieren zwischen verschiedenen Autoren und in verschiedenen Zusammenhängen sehr stark (vgl. z.B. OLSON & VAN DER MAAREL 1989, FEILBERG & JENSEN 1992, VAN DER MAAREL 1993, JENSEN 1993, DOING 1995, ELLENBERG 1996). OLSON & VAN DER MAAREL (l.c.) unterscheiden drei hierarchische Ebenen: Dünenformen,

Dünensysteme und Dünen-Ökosystem-Komplexe. Die beiden ersten charakterisieren sie geomorphologisch, die Dünen-Ökosystem-Komplexe hingegen anhand ihrer Vegetation. Es werden vier Haupt-Dünenformen unterschieden: 1. Primärdünen aus frisch angewehem Sand. Hierzu zählen sowohl Initialdünen (Embryodünen) als auch Vordünen und Vordünenketten. 2. Ausblasungsdünen verschiedener Form (Windriß-, Parabel-Düne, Beckenausblasung); 3. Wanderdünen und 4. Restdünen in Gestalt von Hügeln, Wellen oder Ketten). Diese Dünenformen können jeweils Systeme gleichartig geformter Dünen bilden. Hierbei werden zwei Primärdünen-Systeme unterschieden: ein Strand-Vordünensystem, das aus isolierten Stranddünen besteht, und ein Parallel-Ketten-System, das aus diesem durch Zusammenwachsen und Parallelketten-Bildung bei anhaltender Sandzufuhr hervorgeht.

Welche Dünenökosystem-Komplexe sich auf diesen Dünenformen und Dünensystemen ausbilden, hängt wesentlich von der Entfernung zum Strand bzw. zur Wasserlinie, vom Nährstoffgehalt, für den als Indikator der Ca-Gehalt dienen kann (DIJKEMA et al. 1993), sowie vom Dünenalter ab.

Eine strandparallele Zonierung mit der Abfolge Weißdüne – Graudüne – Braundüne als Resultat einer Sukzession, wie als generelles Schema z.B. von KESSLER (in HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980) oder ELLENBERG (1996) dargestellt, findet sich in der Realität infolge der starken natürlichen und anthropogenen Dynamik von Dünen meist nur in den strand-nächsten Dünenbereichen oder in Gebieten, wo über lange Zeiträume Strandwachstum infolge von Sedimentzufuhr erfolgte, so daß es zur Bildung immer neuer paralleler Dünenketten kam, wie bei Skagen an der Nordsee oder auf dem Darß an der Ostsee. Insofern ist es notwendig, für vergleichende ökologische Untersuchungen Dünen sowohl durch ihre Entfernung zum Strand bzw. zur Hochwasserlinie als auch – wo möglich – durch ihr Alter sowie durch ihre Vegetation zu kennzeichnen. Danach unterscheiden wir:

- **Initialdünen** (Embryodünen): isoliert auf dem Strand liegende niedrige Dünen; oft mit Einzelepflanzen; vor allem im Winter unter Hochwassereinfluß; geringes Alter (ein bis wenige Jahre) (Abb. 1, 2);
- **Vordünen:** meist zusammenhängende niedrige Dünen am Fuß einer kontinuierlichen höheren Dünenkette, eines Moränen- oder Dünenkliffs; Vegetation gering bis mäßig deckend; meist starke Sandakkumulation; geringes Alter (ein bis wenige Jahre) (Abb. 3),
- **Weißdünen:** strandnächste, meist zusammenhängende höhere Dünenkette aus stark silikatischem, calciumarmem Sand mit relativ dichter Vegetation, die von *Ammophila* dominiert wird. See- und Landseite unterscheiden sich bei strandparalleler Ausbildung in Sandeintrag, Vegetationszusammensetzung und Deckungsgrad (Abb. 4).

Als **Gelbdünen** oder 'yellow dunes' wird der entsprechende calciumreiche (0,5 – 1,0 %) Dünentyp bezeichnet, der besonders an der holländischen Küste sowie auf den Inseln Texel, Schiermonnikoog, Borkum, Juist und Baltrum ausgebildet ist (DIJKEMA et al. 1993);

Initial-, Vor-, Weiß- und Gelbdünen sind aktive Dünen mit sporadischer Sandzufuhr und Sanddynamik. Die strandnahen Weißdünen können bei starker Sandnachlieferung die Form von Halden annehmen („Haldendünen“, ELLENBERG 1996). In ausgedehnten Dünenarealen, wie sie z.B. in unserem jütländischen Untersuchungsgebiet bei Houstrup existieren, können sich Weißdünen auch sekundär landeinwärts bilden, wenn infolge von Dünenzerstörung Sand remobilisiert wird (Abb. 7).

Ältere Dünen mit hohem Gehalt an Calcium, das aus anhaltender Sandzufuhr oder aus unterlagerndem Moränenmaterial stammt, werden **Gründünen** genannt (FEILBERG & JENSEN 1992).

- **Graudünen:** stark ausgelaugte ältere Dünen mit *Corynephorus*- und/oder Flechtenvegetation (Abb. 5);
- **Braundünen:** ältere Dünen mit *Empetrum*- und/oder *Calluna*-Vegetation (Abb. 6).





Abb. 1: Sandtreiben. – Eine positive Sandbilanz ist Voraussetzung für die Bildung von Küstendünen.  
Im Vordergrund Initialdünen. (Foto: G. Weidemann)



Abb. 2: Initialdüne nach starker Sandzufuhr.

(Foto: G. Weidemann)



Abb. 3: Vordünenkette am Weißdünenfuß; *Ammophila arenaria*.

(Foto: G. Weidemann)



Abb. 4: Weißdüne, Landseite; mit *Hieracium umbellatum*.

(Foto: G. Weidemann)





Abb. 5: Graudünen-/Braundünen-Mosaik; *Eryngium maritimum*, *Salix arenaria*. (Foto: G. Weidemann)



Abb. 6: Braundüne mit *Empetrum nigrum*; *Ammophila arenaria* degenerierend, steril.

(Foto: G. Weidemann)

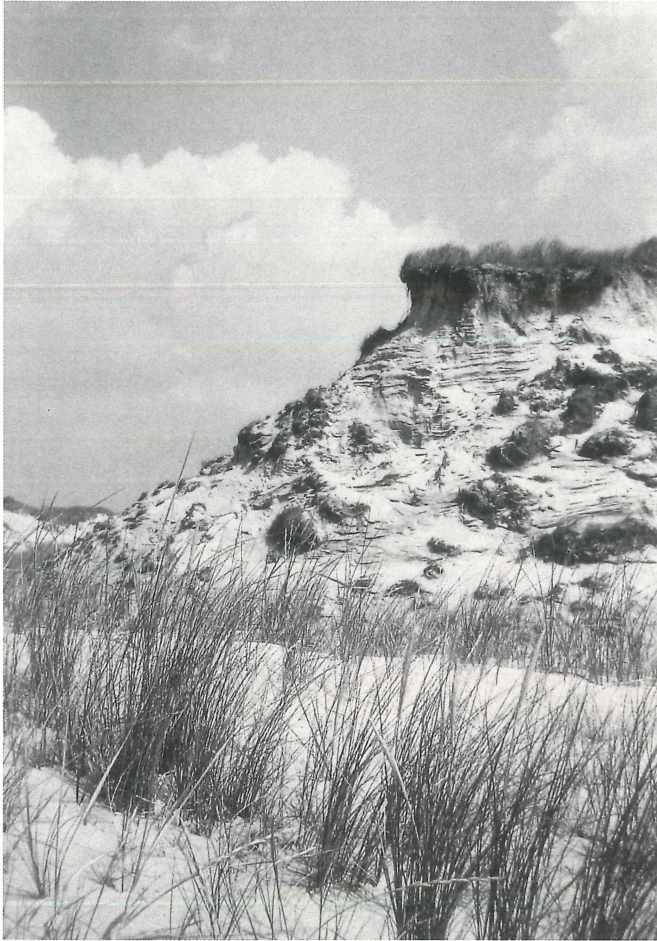


Abb. 7: Stark erodierte Altdünen; im Vordergrund sekundäre Initialdüne mit vitalem *Ammophila arenaria*-Bewuchs. (Foto: G. Weidemann)



Die Ausbildung von Graudünen- oder Braundünen-Vegetation ist vielfach expositionsabhängig: erstere besiedelt Südhänge, letztere Nordhänge, so daß je nach Blickrichtung im gleichen Areal ein ganz unterschiedlicher physiognomischer Eindruck entsteht.

#### **4. Lage der Untersuchungsgebiete**

Unsere Untersuchungsgebiete erstrecken sich von der holländischen Insel Terschelling bis nach Nymdegab nördlich von Esbjerg an der Westküste Jütlands (Abb. 8).

##### **4.1 Terschelling**

Die westfriesische Insel Terschelling ist eine typische Barriere-Insel, die vor wenigen tausend Jahren auf Strandwällen vor der Küste entstanden ist. Sie hat heute eine Fläche von 115 km<sup>2</sup>, von denen ca. 35 km<sup>2</sup> Dünen und je ca. 25 km<sup>2</sup> Strand und Salzmarschen sind (ZUMKEHR & ZWART 1991, zit. in VERHOEVEN 1995). Das Südwestende der Insel wird von einer großen Strandplate gebildet. Auf ihr und auf dem sich in nordöstlicher Richtung erstreckenden recht breiten Strand haben sich Embryo- und Vordünen gebildet. Deren Ciliaten-Fauna wurde von VERHOEVEN (i.d.Bd.) untersucht. UTZEL (1995) bearbeitete die Schnecken-Fauna des südwestlichen Dünenareals.

##### **4.2 Spiekeroog**

Die ostfriesische Insel Spiekeroog erstreckt sich über 9,8 km in West-Ost-Richtung und besitzt eine Fläche von 21,3 km<sup>2</sup> (STREIF 1990). Ihre Dünen sind von SINDOWSKI (1973) datiert worden. An einen 1650 existierenden Dünenkern haben sich in südöstlicher und südwestlicher Richtung während der folgenden 300 Jahre Dünen angelagert, so daß die Altdünen, die vom Westende bis knapp zur Inselmitte reichen, fast einen Halbkreis aus mehreren unterschiedlich alten Dünenketten bilden. Ab 1960 sind auf der Osthälfte seeseitig neue Dünen und in deren Schutz wattseitig Salzwiesen und Quellerrasen entstanden (FLEMMING 1991). Eine geoökologische Karte der Insel hat VENSKE (1992) erarbeitet.

Auf Spiekeroog wurden Untersuchungen zur Bodenmesofauna in unterschiedlich alten und unterschiedlich bewachsenen Dünen durchgeführt (KOEHLER i.d.Bd.). Anregung hierfür lieferten die Arbeiten von Gerlach und Mitarbeitern zum Stickstoffhaushalt in der Dünensukzessionsreihe auf Spiekeroog (GERLACH 1993, GERLACH et al. 1994). Ferner wurde hier der Effekt von Trampelpfaden durch die Dünen auf die Bodenfauna studiert (VOIGT 1997). Eine detaillierte Analyse der Vegetationsentwicklung im Zeitraum von 30 Jahren geben ISERMANN & CORDES (1992).

##### **4.3 Houstrup Strand**

Unser Hauptuntersuchungsgebiet liegt an der Ausgleichsküste Westjütlands zwischen Hennesstrand und Nymdegab, etwa 30 km nördlich von Blåvandshuk, das das Südwestende eines bis Skagen reichenden Dünengürtels bildet, und 6 km südlich des Süden des des Ringkøbing Fjords zwischen 55°45' und 55°48' Nord (Topographische Karte 1:25.000, Blätter 1113 IV NV Nørre Nebel und 1114 III SV Nymdegab). Es gehört größtenteils zur Blåbjerg Kommune mit dem Hauptort Nørre Nebel.

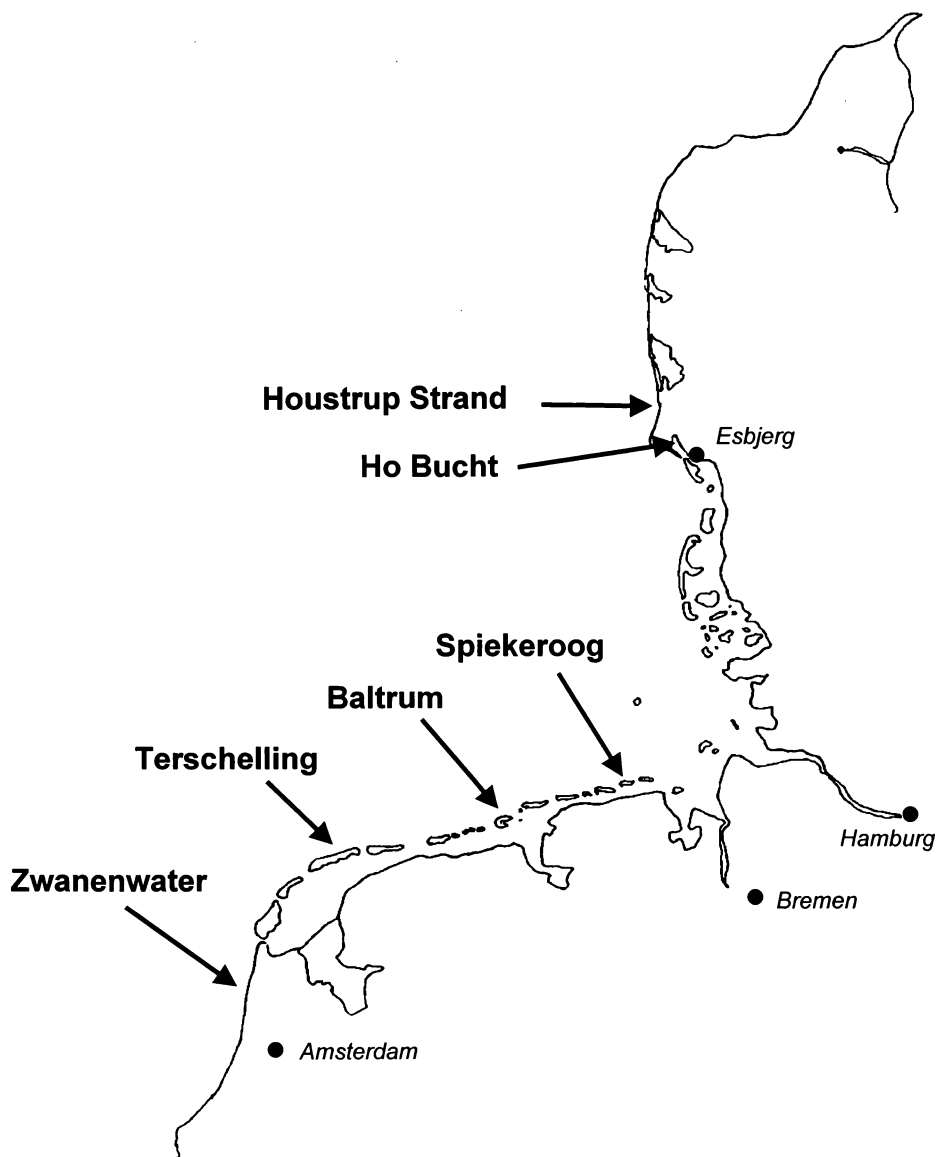


Abb. 8: Die Nordseeküste zwischen Hoek van Holland und Skagen mit den Untersuchungsgebieten



Das Dünengebiet erstreckt sich hier mit einer Breite von 3 bis 5 km landeinwärts. In seinem nördlichen Abschnitt wird es durch einen etwa 5 km langen nach Süden gerichteten schmalen Ausläufer des Ringkøbing Fjords (Nyminde Strom oder einfach Fjord genannt) in einen seeseitigen und einen landseitigen Bereich geteilt. Vor etwa 250 Jahren bildete sich in Höhe des jetzigen Nymindegab eine nach Süden wachsende Nehrung, die sich um 1850 in der Gegend des jetzigen Houstrup Strandes mit der Küste verband. Dieser etwa 200 bis 300 m breite Streifen trägt eine 13 bis 18 m hohe Weißdünenkette, der eine niedrige und teilweise unterbrochene Vordünenkette vorgelagert ist. Der 50 bis 80 m breite Strand ist teils sandig teils steinig. Initialdünen bilden sich kaum, da der Strand vor der Badesaison maschinell von Strandgut geräumt und das ganze Jahr über von Feriengästen frequentiert wird. Die Weißdünen sind als Haldendünen ausgebildet mit einer breiten Kuppe. Die Kontinuität der Kette ist vielfach durch größere und kleinere, teilweise wieder stabilisierte Ausblasungen unterbrochen. Die landseitigen Hänge fallen relativ steil in ein mehr oder weniger strandparalleles Tal ab, dessen Sohle sowie die südost- und ost-exponierten Flächen meist als Graudünen ausgebildet sind. Es schließt sich eine unregelmäßige niedrigere zweite Dünenkette an, die überwiegend als Braundüne, dominiert durch *Empetrum nigrum*, gekennzeichnet werden kann. Sie fällt flach zum Fjord hin ab und ist überwiegend von *Empetrum* und *Calluna* bewachsen. Zum Fjord hin geht sie teils in eine Feuchtheide teils in einen Röhrichtbestand über. Hier finden sich kleine isolierte Dünen, die aus Material früherer Ausblasungen aus den Grau- oder Braundünen entstanden sind. Stellenweise haben Ausblasungen auf der Landseite der Dünenkette den die Basis der ehemaligen Nehrung bildenden Steinhorizont wieder freigelegt. Diese sog. „stensletten“ sind mit einer lockeren Graudünenvegetation bewachsen.

Die sich landseitig des Fjords anschließenden Dünen bilden ebenfalls eine mehr oder weniger kontinuierliche Kette meist über 20 m hoher Braundünen. Die Breite des anschließenden baumfreien Dünenareals variiert zwischen 200 und 1.000 m. Die Dünen haben vielfach Parabelform, sind aber auch ganz unregelmäßig geformt als Resultat der starken Sandmobilität bis Mitte des 19. Jahrhunderts. Im Südwestbereich des Gebietes erreichen sie vielfach Höhen von über 30 und 40 m. Mit dem Blåbjerg (64 m) liegt hier die höchste Düne Dänemarks. Ihren Untergrund bildet allerdings eine Moräne. Vor allem im südlichen Bereich des Altdünengebietes gibt es zahlreiche Ausblasungen, die sich teils zu schon Jahrzehnte alten Schlatts entwickelt haben, teils sehr jungen Datums sind und sich in unterschiedlichen Phasen der Regeneration befinden (s.a. GORALCZYK i.d.Bd.).

Der größte Teil dieses stark reliefierten Dünengebiets ist von 1878 an mit Nadelbäumen (*Pinus nigra*, *P. mugo*, *P. contorta*, *Picea abies* und *P. sitchensis*) aufgeforstet worden, um die verheerenden Sandverwehungen aufzuhalten. Im Südwesten des Blåbjergs existiert aber auch ein mehrere Hektar großes, zumindest teilweise autochthones Eichenkratt (HESLENFELD & TEKKE 1993).

Einzelne Ergebnisse der Untersuchungen in Houstrup Strand wurden schon früher auf Tagungen vorgestellt und publiziert: zur Bodenmesofauna (KOEHLER et al. 1992, 1995, KOEHLER 1998), zur Besiedlung von Ausblasungstälern durch Nematoden (GORALCZYK 1998b), zur Heuschrecken- und Ameisenfauna (HANDELMANN 1998), zur Flechten- und Pilzflora (KLITTMANN 1998) sowie zur Wirkung von Trampelpfaden auf Vegetation und Bodenfauna (KOEHLER et al. 1997, VOIGT & WEIDEMANN 1998).

## 5. Zusammenfassung

Entstehung und Geschichte der Küstendünen an der Nordsee zwischen Hoek van Holland und Skagen an der Nordspitze Jütlands werden kurz referiert. Ferner werden

Informationen zum Großklima entlang dieses Gradienten sowie zum Geländeklima in Küstendünen gegeben. Vor dem Hintergrund der stark diversifizierten und wenig kongruenten Nomenklatur von Dünen wird für die Darstellungen in diesem Band eine Dünentypologie und Nomenklatur vorgestellt, die sich an diejenige von OLSON & VAN DER MAAREL (1989) und ELLENBERG (1996) anschließt und relative Lage zur Hochwasserlinie, Alter und Vegetation berücksichtigt. Die Hauptuntersuchungsgebiete, über die in diesem Band berichtet wird (Terschelling/NL, Spiekeroog/D und Houstrup Strand/DK), werden vorgestellt.

## **6. Summary**

### **Coastal dunes at the North Sea**

Origin and history of coastal dunes along the North Sea between Hoek van Holland at the Dutch coast and Skagen at the north tip of Jutland (DK) are reported. Furtheron, informations are given on the climate along this transect and on the mesoclimate of dunes in general. Since the nomenclature of dunes is highly diverse a unified typology of coastal dunes is given to make the comparability of results in relation to dune types possible. It is based on OLSON & VAN DER MAAREL (1989) and ELLENBERG (1996) by using as differentiating criteria relative position to high tide line, age and vegetation. Short descriptions as to geography and landscape of our main research areas (Terschelling/NL, Spiekeroog/D and Houstrup Strand/DK) conclude the chapter.

#### **Anschrift des Verfassers:**

Prof. Dr. Gerd Weidemann  
Universität Bremen  
UFT, Abt. 10 (Ökologie)  
Postfach 33 04 40  
D-28334 Bremen

## **Vegetation von Dünen in Houstrup Strand (Jütland, Dänemark).**

von Maike Isermann

### **1. Einleitung**

Die Dünenvegetation der Nordseeküste ist vielfach untersucht worden. Insbesondere ist auf HEYKENA (1965), der die Dünenvegetation im Gebiet von den Ostfriesischen Inseln bis nach Skagen beschrieben hat, und auf DIJKEMA & WOLFF (1983), die die Vegetation der Region zwischen den Westfriesischen Inseln und Skallingen behandelt haben, zu verweisen.

Im Mittelpunkt meiner Darstellung stehen die floristische Zusammensetzung und die Zonierung der Dünenvegetation in unserem Hauptuntersuchungsgebiet Houstrup Strand (Jütland), wobei Unterschiede zu anderen Gebieten kurz dargestellt werden. Sie dient vor allem der Kennzeichnung der verschiedenen Dünenentwicklungsstadien, die Standorte weiterer Untersuchungen waren. In diesem Zusammenhang werden auch Angaben zur Vegetationsstruktur sowie einigen Standortsfaktoren gemacht. Nicht behandelt wurden die Schlatts bei Hennestrand. Aspekte der kleinräumigen Vegetations-Sukzession beschreibt MÜLLER (i. d. Bd.) auf der Grundlage von Dauerquadrat-Beobachtungen.

### **2. Methodik**

Anhand von insgesamt 128 Vegetationsaufnahmen der Projektberichte (s. WEIDEMANN i. d. Bd.) sowie des Projektes 1998, wurde eine synthetische Vegetationstabelle (Tabelle 1) erstellt. Die Angabe der Deckungsgrade erfolgte nach der Braun-Blanquet-Skala (DIERSCHKE 1994).

Die Nomenklatur der Phanerogamen richtet sich nach der ZENTRALSTELLE F. D. FLOR. KARTIERUNG (1993), die der Flechten nach WIRTH (1995) und die der Moose nach FRAHM & FREY (1992). Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften folgt überwiegend POTT (1995).

Bodenkundliche Daten sind den Projektberichten (s. o.) entnommen und als arithmetisches Mittel angegeben. Anhand der Vegetationsaufnahmen wurden einige Strukturmerkmale der Pflanzengesellschaften ermittelt, um die Vegetation standörtlich zu charakterisieren. Hinsichtlich der mittleren Artenzahl und der mittleren Gesamtdeckung, jeweils berechnet als arithmetisches Mittel, wurde zwischen Phanerogamen und Kryptogamen unterschieden. Die Stickstoffzahl (ELLENBERG et al. 1991) ist als quantitativer mittlerer Zeigerwert angegeben, wobei mittlere Stetigkeitsprozente als Multiplikator verwendet wurden (DIERSCHKE 1994).

### 3. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich von Houstrup Strand bis etwas nördlich vom Løvebjerg (s. WEIDEMANN i. d. Bd.). In diesem Gebiet sind Vor- und Weißdünen sowie Grau- und Braundünen vertreten, in denen im Laufe der Projekte Vegetationsaufnahmen angefertigt wurden.

Das Untersuchungsgebiet ist als Region mit niedrigen (bis mittleren) Calciumkarbonatgehalten der Weißdünen zwischen 0,1 und 0,5 % (HEYKENA 1965) zu bezeichnen. Gebiete mit höheren Kalkgehalten treten nach DOING (1983) auf den West- und Ostfriesischen Inseln auf, von Eiderstedt bis Fanø liegen die Werte dagegen unter 0,1 %.

### 4. Zonierung der Vegetation

#### 4.1 Pflanzengesellschaften

Die Vegetationszonierung der Dünen im Untersuchungsgebiet entspricht weitgehend derjenigen der gesamten Nordseeküste. Der oft übersandete, nur fragmentarisch ausgebildete Spülsaum und z. T. Initialdünen werden vom *Cakiletum maritimae* (Cm; s. Tab. 1) mit *Cakile maritima* und *Salsola kali* besiedelt. *Honckenya peploides* (Verbandscharakterart des Salsolo-Honkenyion *peploides*) kommt im Untersuchungsgebiet vor allem als Begleiter in der Graudünenvegetation vor. Die typischen Dominanzbestände von *Honckenya peploides* am seewärtigen Weißdünenfuß fehlen dem Gebiet.

Die Psammoserie der Dünen beginnt mit dem Elymo-Agropyretum *juncei* (Aj) der niedrigen Vordünen, die sich im Untersuchungsgebiet als kaum unterbrochene Dünenkette der Weißdüne vorlagern. Das Elymo-Agropyretum *juncei* besiedelt auch auf den Ostfriesischen Inseln die Initialdünen, die auf den sog. Ostplatten allerdings oftmals noch keine geschlossene Dünenkette bilden, sondern als isolierte, kleine Initialdünen in Erscheinung treten und sog. „Vordünenfelder“ bilden. Diese Gesellschaft wird durch *Elymus farctus* charakterisiert. Mit zunehmender Dünenhöhe siedelt sich *Ammophila arenaria* an, so daß eine Degenerationsphase des Elymo-Agropyretum *juncei* (Aj-D) zu unterscheiden ist, in der *Ammophila arenaria* eine Stetigkeit von 100 % erreicht.

Im Zusammenhang mit der Aufsandung und der Bildung einer Süßwasserlinse nimmt die Bedeckung mit *Ammophila arenaria* stetig zu, so daß sich schließlich das Elymo-Ammophiletum *honkenyetosum* (EAh) entwickelt, das sowohl die höheren Vordünen, als auch die Seeseite der Weißdünen besiedelt. Das Elymo-Ammophiletum *honkenyetosum* ist im Gebiet nur fragmentarisch entwickelt, denn die typischen Trennarten aus der Klasse *Cakiletea maritimae* (vgl. ISERMANN 1997) fehlen. Daher ist diese Subassoziation in den folgenden Kapiteln zum Elymo-Ammophiletum *typicum* gestellt worden. Das sich anschließende Elymo-Ammophiletum *typicum* (EAt) ist, wie an der deutschen Nord- und Ostseeküste, ausgesprochen artenarm und kommt auf der Weißdünenluvseite, bei vorhandener Übersandung auch noch auf der Leeseite, vor. Mit abnehmender Sandzufuhr auf der Weißdünenleeseite kommen nun u. a. mit *Lathyrus maritimus*, *Festuca rubra* ssp. *arenaria* und *Hieracium umbellatum* Arten der Graudünen hinzu und kennzeichnen das Elymo-Ammophiletum *festucetosum arenariae* (EAf). Anzumerken ist das Vorkommen von *Vicia cracca* und *Tussilago farfara*, die in den Dünen Jütlands im Vergleich zu denen der deutschen Nordseeküste sehr häufig sind (HEYKENA 1965).

Mit Überschreiten der Weißdünenkuppe nimmt landeinwärts die Sandzufuhr erheblich ab, edaphische und mikroklimatische Faktoren gewinnen dagegen an Bedeutung. Eine deutliche Vegetationszonierung ist nur bis zum Elymo-Ammophiletum *festucetosum* auf



der Weißdünenleeseite vorhanden. Aufgrund der nun einsetzenden Standortmodifikation kann die Vegetation in den Grau- und Braundünen mosaikartig angeordnet sein. Je nach Bedingungen des Geländerelevs wie z. B. Inklination und Exposition, der Sandzufuhr sowie der damit verbundenen Boden- und Mikroklimafaktoren, stellt sich ein groß- oder kleinräumig strukturiertes Vegetationsmosaik ein.

Die sich auf karbonatreichen Dünen dem Elymo-Ammophiletum festucetosum meistens anschließende Pflanzengesellschaft des Tortulo-Phleetum arenarii wurde im Untersuchungsgebiet aufgrund des geringen Calciumkarbonatgehaltes nicht gefunden. Nach BÖCHER (1953) klingt das Tortulo-Phleetum arenarii als atlantisch-subatlantische Gesellschaft in Dänemark nach Norden aus. Das Areal von Phleum arenarium ist zudem entlang der Westküste Dänemarks nicht lückenlos (MEUSEL et al. 1965). Weiter südlich, auf Skallingen, auf hinsichtlich der Entstehung jüngeren Dünen, kommen dagegen gut ausgebildete Bestände des Tortulo-Phleetum arenarii vor, nach DIERSEN (1996) eines der nördlichsten Vorkommen. Im Gebiet schließen sich dem Elymo-Ammophiletum festucetosum dagegen direkt an den niedrigen Karbonatgehalt angepaßte Silbergrasfluren an.

Das Violo-Corynephorum canescentis (VC) charakterisiert die trockenen, süd- und westexponierten Hänge der Graudünen. Diese Pflanzengesellschaft wird durch *Corynephorus canescens* und *Jasione montana* gekennzeichnet. Das Violo-Corynephorum typicum (VCT), dessen Flechtenanteil durchschnittlich unter 15 % liegt, besiedelt die hinsichtlich der Bodenentwicklung noch nicht so fortgeschrittenen Graudünenstandorte. Mit weiterer Auslaugung der oberen Bodenschichten nimmt der Flechtenanteil zu, und es entwickelt sich das Violo-Corynephorum cladonietosum (VCC), welches als Dauerstadium der trockenen, südexponierten Graudünenstandorte anzusehen ist.

Auf den an die Weißdüne angrenzenden, noch nicht so stark ausgelaugten Graudünen kommt auch das Salici-Hippophaetum rhamnoides (SHr) vor. Im Untersuchungsgebiet sind die Sanddorngebüsche im Vergleich zu den West- und Ostfriesischen Inseln jedoch artenarm und zudem sehr niedrigwüchsig. Dies ist darauf zurückzuführen, daß Sanddorngebüsche nur auf karbonatreichen Dünen zur vollen Entwicklung gelangen (HEYKENA 1965). Somit läßt sich auch das Fehlen von *Rubus caesius*, als typischer Begleiter des Sanddorngebüsches, im Untersuchungsgebiet bei Houstrup Strand erklären. Es ist aber auch zu berücksichtigen, daß das Vorkommen von *Rubus caesius* in nördlicher Richtung, in Südnorwegen ausklingt. Eine Ansiedlung von *Sambucus nigra* und anderen Nitrophyten ist relativ selten. In den Sanddorngebüschen siedeln sich oftmals weitere endozoochore Arten wie z. B. *Rosa rugosa* an, die im Untersuchungsgebiet aber noch keine Dominanzbestände wie auf den Ostfriesischen Inseln bildet. Das atlantisch-temperat verbreitete Hippophao-Sambucetum nigrae der West- und Ostfriesischen Inseln konnte im Untersuchungsgebiet nicht differenziert werden.

Kriechweidengebüsche kommen sowohl auf den Weißdünen als auch weiter landeinwärts vor. In der synthetischen Tabelle sind jedoch nur Aufnahmen aus den älteren Dünenbereichen enthalten. Wegen der geringen Aufnahmezahl werden diese Bestände hier als *Salix repens*-Gebüsch (Sr-G) bezeichnet und von den eigentlichen Krähenbeerheiden getrennt, obwohl *Empetrum nigrum* in einem Teil der Bestände relativ hohe Deckungsgrade erreicht. Mit *Pyrola rotundifolia* können einige Bestände zum Pyrolo-Salicetum repentis der sommertrockenen Dünentäler, andere, mit *Rosa pimpinellifolia* als Differentialart, zum Rosa pimpinellifoliae-Salicetum arenariae gestellt werden. *Rosa pimpinellifolia* kommt weiterhin auf trockeneren Standorten der *Empetrum*- und *Calluna*-Heiden (vgl. POTT 1995) sowie in den *Deschampsia flexuosa*-Beständen vor.

Die aufgrund nördlicher bis östlicher Exposition etwas feuchteren Dünenhänge sowie die mäßig feuchten Dünentäler der Braundünen besiedelt das Hieracio-Empetretum nigri (HE), das in der typischen Subassoziation (HET) ohne weitere Differentialarten ist. Das

Tabelle 1: Synthetische Tabelle (Abkürzungen s. Text)

Pflanzengesellschaft	Cm	Ai	Aj-D	EAh	EAt	EAF	VCt	VCc	SHr	Sr-G	HEp	HET	HEc	GCt	GCc	Df-G	EEt
Aufnahmezahl	5	6	8	7	9	15	8	10	4	7	6	7	7	5	5	11	7
Gesamtdeckung (%)	13	13	23	47	53	84	62	97	100	98	100	99	100	100	100	100	98
Strauchschicht (%)	.	.	.	.	.	1	.	.	78	80	.	1	15	3	2	15	10
Krautschicht (%)	13	13	23	47	53	82	49	49	76	54	92	93	71	96	79	90	94
Moose (%)	.	.	.	.	.	43	23	22	31	49	73	13	38	17	38	23	30
Flechten (%)	.	.	.	.	.	8	63	20	16	20	40	69	2	57	28	23	23
Mittlere Gesamtartenzahl	2	1	3	2	2	6	13	16	19	15	13	12	18	12	20	15	16
Organische Substanz (%)	.	.	.	0	0	1	1	.	2	4	.	2	4	3	2	.	.
pH-Wert (CaCl)	7	7	.	6	6	6	5	5	5	5	.	4	3	4	4	4	4
Stickstoffzahl	7	7	.	6	4	3	3	3	3	3	.	3	2	2	3	3	3
<u>Cakileum maritima</u>																	
<u>Meersenf-Spülsäure</u>																	
Cakile maritima	III 2-3	.	.	I r	.	I r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Salsola kali	II +2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Elymo-Agrophytum juncei</u>																	
<u>Strandquecken-Vordünen</u>																	
Elymus farctus	II +	V +2	V 1-3	V 1-2	.	I +2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Elymo-Ammophiletum arenariae</u>																	
<u>Strandhafer-Weißdünen</u>																	
Ammophila arenaria	I r	.	V 2-3	V 2-4	V 2-5	V 2-6	IV r-2	III r-1	IV 1-2	r-2	V r-2	III +2	III +2	IV +2	V r-2	I +	.
Leymus arenarius	.	.	I 2	III r-4	I +3	.	.	.	I r	.	.	.	.	.	.	+	r
Sonchus arvensis	.	.	.	III r-2	III +2	.	II +2	.	II +	I +	I r	.	.	.	.	+	r
<u>d E-Ammophiletum festucetosum</u>																	
<u>Sandschwingelreiche Strandhaferdünen</u>																	
Lathyrus maritimus	.	.	.	.	II +3	V 1-4	IV r-1	III r-2	III +2	I +	III r-1	.	.	.	.	.	.
Festuca rubra	.	.	.	.	V 1-4	.	V r-1	IV r-3	V 3-4	III 1-2	III r-2	III +3	r-2	I 2	.	+	2
<u>Violo-Corynephoretum canescens</u>																	
<u>Silbergrasflur</u>																	
Corynephorus canescens	.	.	.	.	.	+	V r-3	V 1-3	IV +2	r-1	I r	I r	III +2	.	II +2	.	.
Jasione montana	.	.	.	.	.	I r	V r-1	V r-1	IV 1-2	II r-2	.	III r-2	IV r-2	I r	.	II r-2	.
Viola tricolor	.	.	.	.	.	I r	I r	II r-1	IV 1-2	II +1	.	I +	.	.	.	+	r
<u>Koelerio-Corynephoretea canescens</u>																	
<u>Corynephoretea canescens</u>																	
Hieracium umbellatum	.	.	.	.	.	.	IV +3	V r-2	V r-2	V 1-2	V r-2	V r-2	V r-2	V r-2	V r-2	V r-2	V r-2
Carex arenaria	.	.	.	.	.	.	III 1	III r-2	V 1-2	III r-1	IV r-1	I +	IV r-1	IV r-1	IV r-1	IV r-1	IV r-1
Hypochaeris radicata	.	.	.	.	.	.	I r	III +2	III r-2	III r-2	IV r-1	I +	IV r-1	IV r-1	IV r-1	IV r-1	IV r-1
Cerastium cf. semidecandrum	.	.	.	.	.	.	III r-1	III +	III r-2	III r-2	III r-2	III r-2	III r-2	III r-2	III r-2	III r-2	III r-2
Ceratodon purpureus	.	.	.	.	.	.	IV +4	I 1-3	II 2	.	I 3	.	.	.	.	.	.
Brachythecium albicans	.	.	.	.	.	.	III r-1	III r-2	III r-2	III r-2	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia rangiformis	.	.	.	.	.	.	III +1	I +2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Teesdalia nudicaulis	.	.	.	.	.	.	I 1	I +	II 1	.	.	.	.	.	.	.	.
Sedum acre	.	.	.	.	.	.	I +	I +	II 2	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Salici-Hippophaetum rhamoides</u>																	
<u>Sandorngebüsch</u>																	
Hippophae rhamoides	.	.	.	.	.	+	.	.	V 3-6	.	.	.	.	.	.	.	.
Sambucus nigra	.	.	.	.	.	.	.	.	II +	.	.	.	.	.	.	.	.
Rosa rugosa	.	.	.	.	.	.	.	.	II +	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Salix repens-Gebüsch</u>																	
<u>Kriechweidengebüsch</u>																	
Salix repens	.	.	.	.	.	.	.	.	II 2	V 4-5	.	I r	II 2	II r-2	I +	+	2
Rosa pimpinellifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	I r	.	.	II +2	.	II r-1	.	II r-2	.
Pyrola rotundifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	I r	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Hieracio-Empetretum nigri</u>																	
<u>Krähenbeerheide</u>																	
Empetrum nigrum	.	.	.	.	.	.	II r-2	III r-2	IV 1-2	IV +3	V 4-5	V 2-5	V 2-3	V r-2	V +3	III r-2	V 2-4
Polypodium vulgare	.	.	.	.	.	.	I +	.	III 1	.	V 2-5	I 1	III r-1	V r-2	III r-1	V r-3	I r
Lophocolea bidentata	.	.	.	.	.	.	.	.	III 1	.	.	.	.	I 1	.	.	.
Campanula rotundifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I r	I +	I 1	II +1
Cytisus scoparius	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I r
<u>Genisto anglicae-Callunetum vulgaris</u>																	
<u>Engelschginster-Heide</u>																	
Calluna vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	.	I 2	.	III r-2	III r-2	V 2-5	V 2-4	III r-2	IV r-2	I 1-3
Genista anglica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +	+	r
<u>Deschampsia flexuosa-Gesellschaft</u>																	
<u>Drahtschmielen-Bestände</u>																	
Deschampsia flexuosa	.	.	.	.	.	.	+	1	.	III +3	.	IV +3	III 2-3	III 1-3	V r-2	V 2-5	II +1
<u>Empetro-Ericetum tetralicis</u>																	
<u>Krähenbeer-Glockenheide</u>																	
Erica tetralix	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vaccinium uliginosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +	.
Vaccinium oxycoccos	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Drosera rotundifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Juncus balticus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potentilla erecta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.



**Tabelle 1: Synthetische Tabelle (Fortsetzung)**

Pflanzengesellschaft (s. Text)	Cm	Aj	Aj-D	EAh	EAT	EAf	VCI	VCc	SHr	Sr-G	HEp	HEl	HEc	GCl	GCc	DF-G	EEl
Phragmites australis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III 1-2
Parnassia palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II 1-2
Potentilla anserina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II +1
Molinia caerulea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II +1
Pedicularis sylvatica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I 1
Salix hastata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I 1
Carex nigra	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I 1
Juncus squarrosus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I 2
Carex viridula	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +
Juncus articulatus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +
Vaccinium vitis-idaea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +
d V-C. clandonietosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +
d H-E. clandonietosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +
d G-C. clandonietosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I +
Cladonia furcata	.	.	.	.	.	.	II 1-2	IV 1-4	.	I +	III +2	II 1	V +3	II r	IV +2	II +1	I 2
Cornicularia aculeata	.	.	.	.	.	.	II +1	III +3	.	.	II 2	I 1	IV +2	II r	V +1	II +1	I +1
Cladonia foliacea	.	.	.	.	.	.	I 1	III 1-3	.	I +	.	.	II +1	II +	II 2	I +2	I +
Cladonia chlorophaea	.	.	.	.	.	.	I +	II +2	.	.	.	.	II +1	II +	II 2	I +	I r
Cladonia fimbriata	.	.	.	.	.	.	I 1	II +2	.	.	.	.	II +1	II +	II 2	I +	I 2
Dicranum scoparium	.	.	.	.	.	.	.	III +2	IV 2-4	II 2	IV 1-3	II +1	V 1-2	II +1	II 1-2	I +1	I 1
Cladonia anomaea	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +2	I r	II +1	II +	II 1-2	I +1	I +
Cladonia verticillata	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia floerkeana	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia subulata	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia arbuscula	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cephalozia spec.	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia pleurota	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia portentosa	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia uncialis	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia macilenta	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia scabriuscula	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Cladonia rangiferina	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Begleiter	.	.	.	.	.	.	III +3	II +1	.	.	II +	I +	II +1	II +	II 1-2	I +	I +
Honckeya peploides	I r	.	II +2	.	I +	I +	IV +2	III +1	IV 1-2	I +	III +1	II +	II +1	.	.	.	I +
Hieracium petelianum	.	.	.	.	.	.	V +1	III +2	IV 1-2	II +	III +2	III +1	II +	.	.	II +	I +
Vicia cracca	.	.	.	.	.	.	I +1	IV 1-2	IV +2	I 1	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Taraxacum cf. laevigatum agg.	.	.	.	.	.	.	I +	IV +2	IV +2	I 1	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Cerastium holosteoides	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Luzula campestris	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Aira praecox	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Thymus serpyllum	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Vicia lathyroides	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Eryngium maritimum	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Lotus corniculatus	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Viola canina	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Polygala vulgaris	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Senecio vernalis	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Festuca cf. arundinacea	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Galium verum s. str.	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Poa pratensis agg.	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Agrostis capillaris	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Achillea millefolium	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Anthyllis vulneraria	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Stellaria graminea	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Rumex acetosella	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Leontodon autumnalis	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Pinus mugo et contorta	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Flechten u. Moose	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Hypogymnia physodes	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Hypnum cupressiforme agg.	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Peltigera polydactyla	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Cladonia coniocraea	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Ptilidium ciliare	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Cladonia coccifera	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Hypogymnia tubulosa	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Brachythecium rutabulum	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Pleurozium schreberi	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Scleropodium purum	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Platismatia glauca	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Peltigera canina	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Polytrichum piliferum	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +
Peltigera rufescens	.	.	.	.	.	.	II r	III +1	IV +2	II +	III +3	II +	II +1	.	.	II +	I +

Weiterhin im: Aj-D Atriplex laciniata; SHr Armeria maritima; VCc Cladonia conioidea; Sr-G Rhinanthus minor, Holcus lanatus; HEp Cladonia mitis, Cladonia squamosa; HEI Trifolium pratense, Tussilago farfara; HEc Cladonia gracilis; GCc x Calamophila baltica; DF-G Dryopteris carthusiana, Epilobium angustifolium, Senecio cf. sylvaticus, Ramalina farinacea, Pimpinella saxifraga, Rumex acetosa, Veronica officinalis.

Hieracio-Empetretum polypodietosum (HEp) kennzeichnet die stärker geneigten, etwas kühleren und feuchteren Nordhänge. Bestände mit *Polypodium vulgare* sind auch auf den Ostfriesischen Inseln typisch für die Nordhänge der Braundünen (vgl. MÜHL 1993). Auffällig ist, daß in diesen Beständen *Deschampsia flexuosa* nicht vorkommt! Hinsichtlich der Bodenentwicklung weit fortgeschrittene aber trockenere Standorte werden vom Hieracio-Empetretum cladonietosum (HEc) charakterisiert, in denen die Deckungsgrade der Flechten meist über 40 % betragen. Bereits BÖCHER (1941) weist darauf hin, daß die flechtenreichen Heiden meist trockenere Standorte besiedeln. *Deschampsia flexuosa* und *Calluna vulgaris* kommen mit höherer Stetigkeit vor als in den anderen Subassoziationen der Gesellschaft und kennzeichnen diese etwas trockeneren Standorte des Hieracio-Empetretum nigri.

Die hinsichtlich der Bodenentwicklung fortgeschritteneren und im Vergleich zu den Standorten der Krähenbeerheide trockenen Standorte werden vom Genisto anglicae-Callunetum vulgaris (GC) besiedelt, in denen *Deschampsia flexuosa* ebenfalls häufig ist (vgl. MÜLLER i. d. Bd.). Im Untersuchungsgebiet sind *Calluna*-Heiden vorwiegend auf sehr flachen bis ebenen Flächen der weiter landeinwärts gelegenen Braundünen zu finden. Wie in den Krähenbeerheiden kann neben einer typischen (GCt) eine flechtenreiche Subassoziation, das Genisto-Callunetum cladonietosum (GCc) unterschieden werden.

Die Heiden des Untersuchungsgebietes sind als temperat-atlantisch zu bezeichnen, worauf das Vorkommen von *Cytisus scoparius* ssp. *maritimus* und *Genista anglica* hinweist. Die Areale beider Arten klingen in Südnorwegen und Südschweden aus. Das Vorkommen von *Vaccinium*-Arten in den Feuchtheiden deutet aber bereits den Einfluß nordischer Elemente an.

*Deschampsia flexuosa* bildet, wie auf den Ostfriesischen Inseln, auch in Jütland Dominanzbestände (Df-G), in denen *Carex arenaria* zum Teil mit hohem Deckungsgrad vorkommt. *Deschampsia*-Bestände kommen im Untersuchungsgebiet wie die *Calluna*-Heiden vor allem auf weiter landeinwärts gelegenen Braundünen, aber im Gegensatz zu den Heiden, auf stärker geneigten Südhängen vor.

Hinsichtlich der Verteilung von Kryptogamen (vgl. MÜLLER i. d. Bd.), tritt im *Violo-Corynephorum canescens*, z. T. aber auch bereits im *Elymo-Ammophiletum festucetosum*, zunächst *Brachythecium albicans* auf (s. Tab. 1). Diese Art kommt sehr selten auf den ausgehagerten Standorten der Braundünen vor, ist also typisch für jüngere Dünenstadien. Eine Reihe von Flechten differenzieren sowohl die flechtenreiche Subassoziation der Silbergrasflur als auch die der *Empetrum*- bzw. die der *Calluna*-Heide (s. Tab. 1). In den Silbergrasfluren kommen insbesondere Flechten der *Cladonia*-Gruppe wie *Cl. foliaceae*, *Cl. chlorophaea* und *Cl. verticillata* mit höherer Stetigkeit sowie höherem Deckungsgrad als in den Heiden vor. Arten der *Cladonia*-Gruppe (*Cladonia portentosa*, *Cl. arbuscula*, *Cl. rangiferina*) sowie *Cl. fimbriata*, *Cl. subulata* und *Cl. uncialis* kommen dagegen in den Heiden mit höheren Deckungsgraden und höherer Stetigkeit als in den Silbergrasfluren vor, sind also typisch für alte Dünenstadien. Einige vorwiegend epiphytische Flechten wie *Hypogymnia physodes*, *Hypogymnia tubulosa* und *Platismatia glauca* sind überwiegend in den Sanddorn- und Kriechweiden-Gebüschern sowie in den Heiden zu finden, sie siedeln sich in den Silbergrasfluren aber auch epigäisch an (vgl. ISERMANN 1997).

Die feuchten bis nassen, hinsichtlich der Bodenentwicklung weit fortgeschrittenen Dünentäler sowie die an den Fjord (s. WEIDEMANN i. d. Bd.) angrenzenden, ebenfalls feuchten, ebenen Dünen werden u. a. durch das *Empetro-Ericetum tetralicis* (EET) gekennzeichnet. Trockenere sowie in der Sukzession fortgeschrittenere Standorte (WESTHOFF & VAN OOSTEN 1991) leiten zum Hieracio-Empetretum nigri über.

In den Heiden können sich schließlich Kiefern ansiedeln. *Pinus mugo* und *Pinus contorta* breiten sich ausgehend von den Anpflanzungen in die angrenzenden Braundünen aus.

Eine Ansiedlung von *Sorbus aucuparia* und/oder *Betula*-Arten in den Heiden der Dünen-täler, wie auf den Ostfriesischen Inseln, konnte im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden.

## 4.2 Struktur der Vegetation

Die mittlere Artenzahl der Phanerogamen (Abb. 1) ist in den Vegetationseinheiten vom Cakiletum maritimae des Strandes bis zur Weißdünenlufseite mit dem Elymo-Ammophiletum typicum sehr niedrig. Es muß jedoch angemerkt werden, daß Vegetationseinheiten, die im Kontakt zum Atriplicetum littoralis stehen, z. B. an der Ostseeküste Mecklenburg-Vorpommerns (ISERMANN 1997), aufgrund des Vorkommens zahlreicher annueller Sippen meist deutlich höhere Artenzahlen in den vom Spülsaummaterial beeinflussten Vegetationseinheiten aufweisen. Im Untersuchungsgebiet tritt dieses Phänomen nicht auf, da die typische Spülsaumgesellschaft, das Atriplicetum littoralis, nicht vorkommt. Auf der Weißdünenleeseite im Elymo-Ammophiletum festucetosum steigt mit abnehmender Sandzufuhr die mittlere Artenzahl der Phanerogamen deutlich an, ist aber mit durchschnittlich 5,5 Sippen immer noch gering. Mit fortschreitender Bodenbildung nimmt die mittlere Artenzahl zu den Grau- und Braundünen hin zu, die mittlere Anzahl der Phanerogamen liegt hier zwischen 8 und 16 Sippen.

Kryptogamen treten erst im Übergang von der Weiß- zur Graudüne auf, wobei die Über-sandungsabnahme der entscheidende Faktor ist (FISCHER et al. 1992). In den Grau- und Braundünen können schließlich flechtenreiche Subassoziationen der jeweiligen Gesellschaften differenziert werden. Im Genisto-Callunetum cladonietosum übersteigt die Kryptogamenanzahl sogar die der Phanerogamen. Im Inneren von Sanddorngebüsch sind kaum Kryptogamen vorhanden, da die Beleuchtungsstärke innerhalb eines dichten Bestandes sehr schnell abnimmt (FISCHER et al. 1992). Im Gegensatz zum Sanddorngebüsch konnten FISCHER et al. (1992) zeigen, daß die Beleuchtungsstärke im Kriechweidengebüsch

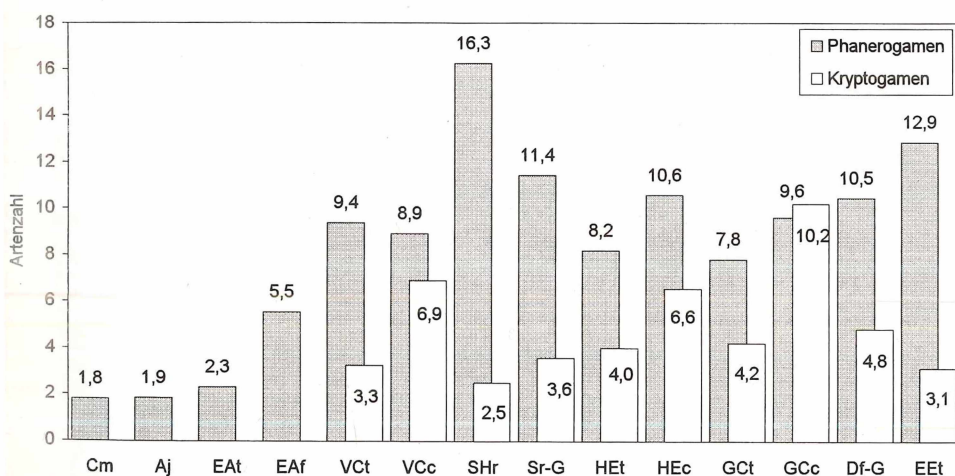


Abb. 1: Mittlere Artenzahl der Phanerogamen und Kryptogamen in den unterschiedenen Pflanzengesellschaften (Erklärung der Abkürzungen in Kap. 4.1)

von außen nach innen nur relativ langsam abnimmt und hier Kryptogamen bis in den am stärksten beschatteten Bereich vorkommen. Hierfür könnten auch quantitative und/oder qualitative Merkmale der Streu verantwortlich sein. In den Dominanzbeständen von *Deschampsia flexuosa* kommen kaum Kryptogamen vor. Ebenso ist die Kryptogamenzahl auf den feuchten Standorten des *Empetro-Ericetum tetralicis* sehr gering.

Die durchschnittliche Gesamtdeckung (Tab. 1) nimmt von den Vegetationseinheiten der Vordünen bis zu denen der Braundünen, mit Ausnahme des *Violo-Corynephoretum typicum*, kontinuierlich zu. Im *Elymo-Ammophiletum typicum* beträgt die mittlere Gesamtdeckung nur 51 Prozent, steigt bis zum *Elymo-Ammophiletum festucetosum* aber bereits auf 84 Prozent und liegt in den Grau- und Braundünengesellschaften zwischen 90 und 100 Prozent. Die mittlere Gesamtdeckung der Kryptogamen nimmt von der Weißdünenleeseite über die Graudünen zu den Heiden der Braundünen zu. In den jeweiligen flechtenreichen Subassoziationen ist die prozentuale mittlere Deckung der Kryptogamen stets größer als die der Phanerogamen.

Hinsichtlich der Lebensformentypen (Tab. 2, Abb. 2) zeigen sich charakteristische Unterschiede zwischen den Vegetationseinheiten. Das *Cakiletum maritimae* und das *Elymo-Agropyretum juncei* sind sehr einfach strukturiert, wobei ersteres vorwiegend aus Kräutern, letzteres vorwiegend aus Gräsern aufgebaut ist. Das *Cakiletum maritimae* setzt sich fast nur aus Therophyten zusammen, die sich je nach Lage des Spülsaums in jedem Jahr neu ansiedeln. Es handelt sich um eine migratorische Dauergesellschaft.

Bereits im *Elymo-Ammophiletum arenariae* nimmt die Struktur der Vegetation zu, wobei weiterhin Gräser überwiegen. Die stark von der Sandzufuhr beeinflussten Standorte, von den Vor- bis zu den Weißdünen, werden von Rhizomgeophyten beherrscht, die durch den Sand mittels Sproßverlängerung hindurchwachsen und daher infolge Wurzelneubildung die entscheidenden Dünenbildner darstellen.

Sind zunächst im *Elymo-Ammophiletum typicum* neben den Gräsern nur wenige Kräuter vorhanden, erfolgt bereits im *Elymo-Ammophiletum festucetosum* eine Zunahme des Anteils der Kräuter sowie eine Bodendeckung durch die ersten Moose, da an dessen Standorten u. a. die Sandzufuhr deutlich geringer ist.

Im Übergang zum *Violo-Corynephoretum typicum* wandelt sich die Vegetationsstruktur erneut. In absteigender Reihenfolge sind Kräuter, Gräser, Moose und Flechten am Aufbau der Gesellschaft beteiligt. Im *Violo-Corynephoretum cladonietosum* nimmt der Anteil der Krautschicht erheblich ab, der der Flechtenschicht dagegen erheblich zu. Der Anteil der prozentualen Deckung der Gräser- und Moosschicht bleibt im Vergleich zur typischen Subassoziation dagegen etwa gleich.

Im *Salici-Hippophaetum rhamnoides* ist die Strauchschicht dominierend, doch spielen Gräser und Kräuter ebenfalls eine entscheidende Rolle. Dies ist auf das Vorkommen auf der

Tabelle 2: Mittlere prozentuale Deckung verschiedener Lebensformentypen (Erklärung der Abkürzungen in Kap. 4.1)

	Cm	Aj	EAt	Eaf	VCt	VCc	SHr	Sr-G	HEt	HEc	GCt	GCc	Df-G	EEt
Flechten	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	42,6	0,7	3,5	6,6	20,3	0,9	33,5	11,0	7,1
Moose	0,0	0,0	0,0	0,0	6,1	7,4	10,6	19,9	19,9	17,4	11,9	22,2	12,9	17,0
Kräuter	98,2	0,4	8,2	15,9	48,9	17,6	28,2	7,6	10,2	13,4	4,8	1,4	9,1	13,8
Gräser	1,4	99,8	91,8	84,1	36,0	30,5	26,9	11,4	12,2	13,7	14,9	7,7	62,6	7,9
Zwergstr.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	2,0	2,9	10,0	51,2	33,1	67,5	35,3	3,4	50,5
Sträucher	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	30,7	47,5	0,0	2,1	0,1	0,1	0,9	3,7

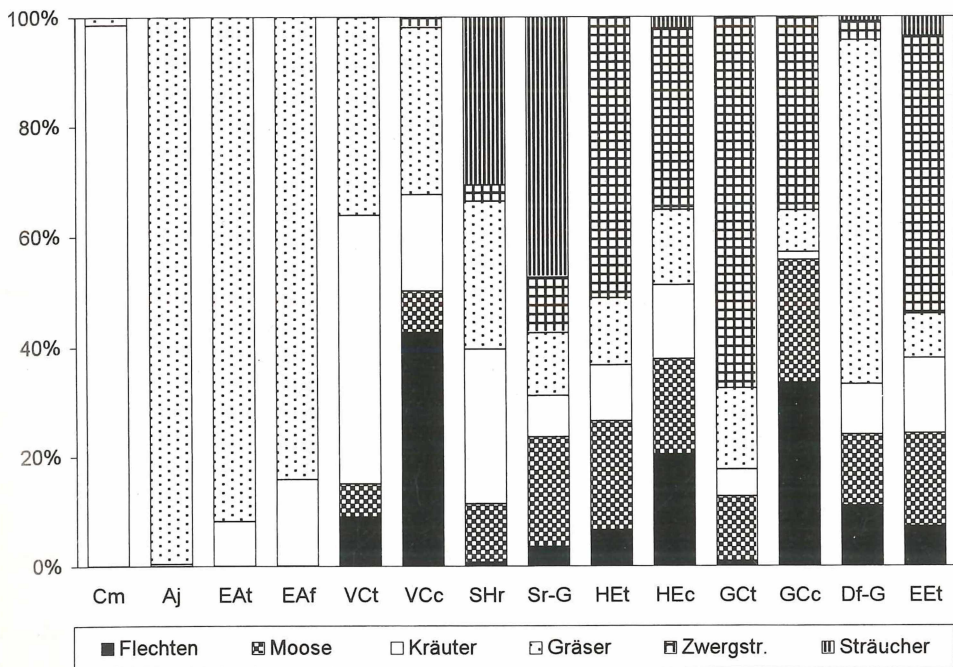


Abb. 2: Mittlere prozentuale Deckung verschiedener Lebensformtypen (Erklärung der Abkürzungen in Kap. 4.1)

Weißdünenleeseite und auf die Entwicklung aus dem Elymo-Ammophiletum arenariae zurückzuführen. Im Vergleich zu den dichten Kriechweidengebüschen ist der Anteil an Gräsern und Kräutern in den im Untersuchungsgebiet meist lückigen Sanddorngebüschen relativ hoch. Im Kriechweidengebüsch spielen neben den Sträuchern Zwergsträucher, vor allem *Empetrum nigrum*, eine wichtige Rolle. Sowohl im Sanddorn- als auch im Kriechweidengebüsch sind Moose in der Bodenschicht stärker am Aufbau der Gesellschaften beteiligt als Flechten. Dies ist wohl auf die unterschiedlichen Lichtverhältnisse (s. o.) zurückzuführen.

In den Heiden der Braundünen sind Zwergsträucher naturgemäß aspektbildend, Gräser und Kräuter treten zurück. Moose spielen in den Heiden eine wichtige Rolle; Flechten sind dagegen insbesondere in den entsprechend differenzierten Subassoziationen von Bedeutung. In den initialen, niedrigen Kiefernbeständen nimmt die Bedeutung aller Schichten im Vergleich zu den Kiefernsträuchern sehr stark ab. Der Zonierung der Vegetation entsprechend, zeigt sich somit eine deutliche Abfolge der vorherrschenden Lebensform.

#### 4.3 Boden

Die mittlere Stickstoffzahl (Tab. 1) ist mit 8,0 im Cakiletum maritimae am höchsten, denn diese Standorte sind erheblich vom Spülsaummaterial beeinflusst. Mit abnehmendem Einfluß des Spülsaummaterials nimmt gleichzeitig die Stickstoffzahl kontinuierlich vom



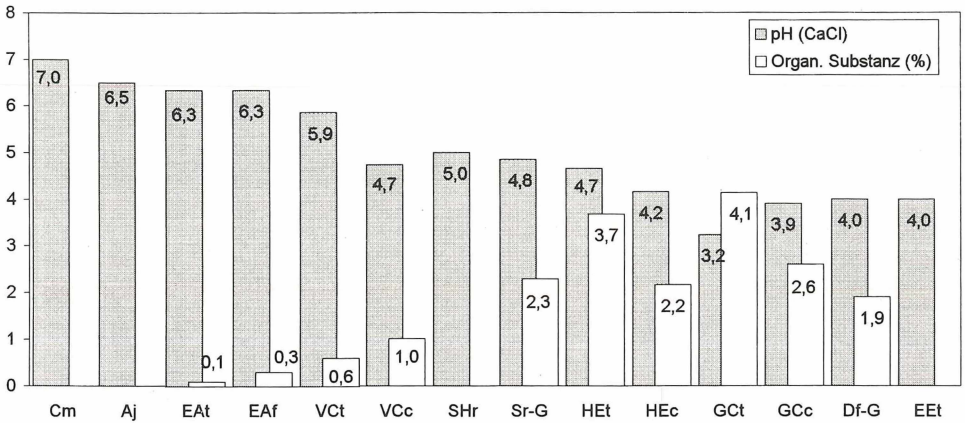


Abb. 3: Bodenreaktion und Gehalt organischer Substanz (Erklärung der Abkürzungen in Kap. 4.1)

Strand bis zu den Weißdünen ab. Vom Elymo-Agropyretum juncei der Vordünen bis zum Elymo-Ammophiletum typicum der Weißdünen verringert sich die Stickstoffzahl von 6,8 auf 5,2. Die Vor- und Weißdünen sind also als mäßig stickstoffreiche Standorte zu bezeichnen. Mit Überschreiten der Weißdünenkuppe nimmt die Sandzufuhr meist erheblich ab, und der Einfluß von Spülsaummaterial ist ohne Bedeutung. Daher sinkt die Stickstoffzahl im Elymo-Ammophiletum festucetosum sprunghaft auf 3,6; die Standorte der Weißdünenleeseite sind also bereits mäßig stickstoffarm. Mit weiterer Auslaugung des Bodens sinkt die Stickstoffzahl in den Grau- und Braundünen auf Werte zwischen 2,1 und 2,9. Diese Standorte sind ausgesprochen stickstoffarm. Am stickstoffärmsten ist das Empetro-Ericetum tetralicis. Hervorzuheben ist, daß die Standorte der jeweiligen flechtenreichen Subassoziationen in fast allen Fällen niedrigere Stickstoffzahlen aufweisen als die typischen Subassoziationen.

Die Bodenreaktion (Tab. 1, Abb. 3) zeigt ebenfalls einen charakteristischen Verlauf. Die Standorte, die durch Zufuhr von Sand und Spülsaummaterial charakterisiert sind, also der Bereich vom Strand bis zur Vordüne, weisen pH-Werte zwischen 7,0 und 6,5 auf. Mit abnehmender Sandzufuhr und einsetzender Auswaschung u. a. von K- und Ca-Ionen auf der Weißdünenleeseite, sinkt die Bodenreaktion. Das Elymo-Ammophiletum festucetosum kommt daher auf Böden mit schwach saurer Reaktion (pH 6,3) vor. Mit weiterer Auslaugung des Bodens und zunehmender Humusanreicherung (Tab. 1, Abb. 3) durch die Vegetation sinkt die Bodenreaktion in den Graudünen in den mäßig-sauren Bereich mit pH-Werten zwischen 5,9 und 4,7 im Violo-Corynephoretum canescens. In Richtung der Braundünen nimmt mit weiterer Humusanreicherung die Bodenreaktion weiter ab. Die pH-Werte der Heiden liegen im sauren Bereich zwischen 4,7 und 3,2. Aufgrund des geringen pH-Wertes ist die Stickstoffverfügbarkeit in den Heiden erheblich herabgesetzt.

Die Sande im Gebiet von Vejerstrand, etwa 15 km südlich des Untersuchungsgebietes, sind nach HEYKENA (1965) feinsandig und noch kalkhaltig.

Nach HEYKENA (1965) nimmt auch in den jütländischen Dünen der Karbonatgehalt wie in den Dünen der südlichen Nordseeküste von den Vor- zu den Braundünen ab. Der Karbonatgehalt beträgt in den Vor- und Weißdünen 0,5 – 0,1%, in der Graudüne 0,3 – 0,04% und ist in der Braundüne < 0,02% (HEYKENA 1965).

#### 4.4 Floristischer Vergleich

Der weitaus größte Teil der Sippen des Untersuchungsgebietes kommt sowohl auf den West-, Ost- und Nordfriesischen Inseln als auch in Südwest-Jütland vor (DIJKEMA & WOLFF 1983). *Vaccinium vitis-idaea* und *Juncus balticus* fehlen nach DIJKEMA & WOLFF (1983) auf den Nordfriesischen Inseln.

Einige Sippen des Untersuchungsgebietes kommen erst nördlich der Westfriesischen Inseln vor, so z. B. *Pimpinella saxifraga* und *Vaccinium oxycoccus*; erst auf den Nordfriesischen Inseln treten *Salix hastata* und *Thymus serpyllum* auf (DIJKEMA & WOLFF 1983).

Insgesamt nimmt der prozentuale Anteil atlantisch verbreiteter Sippen nach Norden ab (BAKKER 1976). In gleicher Richtung nehmen nordeuropäische Elemente zu (IETSWART et al. 1988).

Nach HEYKENA (1965) erfolgt in nördlicher Richtung eine Abnahme der jährlichen Niederschlagsmengen und ein Absinken der Temperaturen, das Klima wird also nach Norden allmählich trockener, die Winter kälter. Grundsätzlich ist der Floren- und Vegetationswandel auf klimatische Veränderungen in nördlicher Richtung zurückzuführen (vgl. WEIDEMANN i. d. Bd.).

Der floristische Wandel spiegelt sich auch im Vorkommen der Gesellschaften wider. Wie bereits oben erwähnt, erreicht das *Tortulo-Phleetum arenarii* in Südwest-Jütland seine Nordgrenze. Ebenso klingt das subozeanisch-temperat verbreitete *Genisto anglicae-Callunetum vulgaris* in diesem Gebiet aus (DIERSSEN 1996). Die Ergebnisse zeigen, daß Jütland aufgrund der überwiegend temperat verbreiteten Sippen noch zur temperaten Vegetationszone zu rechnen ist. Da jedoch bereits boreale Elemente eindringen, wird die geographische Nähe zur hemiborealen Vegetationszone (DIERSSEN 1996) verdeutlicht.

### 5. Zusammenfassung

Die Vegetation der Dünen von Houstrup Strand (S-W Jütland, DK) wurde im Rahmen von Geländepraktika in den Jahren 1988, 1991, 1994, 1996 und 1998 von studentischen Arbeitsgruppen untersucht. Für diese Zusammenfassung wurden insgesamt 218 Vegetationsaufnahmen ausgewertet. Die Vegetation der Dünen von Houstrup Strand (Jütland) ist floristisch grundsätzlich ähnlich zusammengesetzt wie die Dünenvegetation der südlichen Nordseeküste. Aufgrund der geographischen Lage bestehen aber auch floristische Unterschiede, die sich durch das nach Norden ausklingende Vorkommen zahlreicher Sippen sowie das Auftreten einiger borealer Elemente bemerkbar machen. Eine deutliche Vegetationszonierung ist bis zur Weißdünenkuppe bzw. -leeseite vorhanden. In weiter landeinwärts sich anschließenden Dünen ist die Ausbildung verschiedener Pflanzengesellschaften von edaphischen und mikroklimatischen Faktoren abhängig. Je nach Standortbedingungen ist die Vegetation in den Grau- und Braundünen als klein- oder großräumig strukturiertes Mosaik verteilt. In den Dünen Jütlands ist, wie an der südlichen Nordseeküste, parallel zur Zonierung bzw. zur standortsbedingten Mosaikbildung der Vegetation eine klassische Bodenentwicklung zu erkennen, die u. a. durch die Abnahme des pH-Wertes und des Karbonatgehaltes sowie die Zunahme der organischen Substanz von den Vor- zu den Braundünen gekennzeichnet ist. Die Dünen der Nordseeküste weisen also grundsätzlich ähnliche vegetations- und standortkundliche Zusammenhänge auf.

## **6. Summary**

### **Dune vegetation at Houstrup Strand (Jütland, Denmark)**

The vegetation of the dunes at Houstrup Strand (S-W Jutland, DK) was repeatedly studied by students groups during field courses in 1988, 1991, 1994, 1996 and 1998, respectively. Altogether 128 vegetation relevés were analyzed for this review. – The floristic composition turned out to be rather similar to the dune vegetation along the southern North Sea coast. However, there are some differences due to the geographic position of the study area. They are characterized by failure of several taxa to the north and appearance of some boreal elements. – There is a distinct vegetation zonation from initial dunes to the top or even leeside of white dunes. The development of different plant associations in further inland dunes is dependent on edaphic and microclimatic factors. The vegetation of grey and brown dunes shows small scale mosaic patterns depending on site characteristics. Soil development succeeds with lowering pH and carbonate content and accumulation of soil organic matter parallel to the zonation or pattern of the vegetation. Thus the dunes of the North Sea coast in general are similar in respect to vegetation and site characteristics.

## **Danksagung**

Die Vegetationsaufnahmen und Bodenparameter wurden von J. Albers, R. Alcoberro-Aßmann, M. Bahlo, K. Biesecker-Götze, B. Bohn, T. Brandt, J. Fischer, K. Girsch, T. Greiß, H. Harder, S. Heemann, S. Heinzlbecker, S. Hofmann, T. Isler, U. Jakob, J. Kiffmeyer, T. Klittmann, A. Koenen, T. Lütke, D. Mattner, J. Meyerdirks, E. Munderloh, P. Neumann, B. Nitsch, M. Peter, T. Pressler, G. Schimanski, C. Schnock, H. H. Schröder, S. Tyedmers, H. van 't Hull, J. Veckenstedt, R. Verhoeven, A. Voigt und M. Wesemann erhoben. Weiterhin bedanke ich mich herzlich für die fachkundige Unterstützung bei Herrn J. R. Larsen (Outtrup, DK) und insbesondere bei Herrn Prof. Dr. G. Weidemann (Bremen), der es mir ermöglichte die Dünen bei Houstrup Strand in Jütland mehrmals zu besuchen.

### **Anschrift der Autorin:**

Dr. Maike Isermann  
Universität Bremen, Fachbereich 2  
Institut f. Ökologie u. Evolutionsbiologie  
Abt. Geobotanik u. Naturschutz  
Postfach 330 440  
28334 Bremen  
e-mail: iserm@uni-bremen.de



# Kleinräumige Vegetationsdynamik in Küstendünen-Dauerflächen

von Josef Müller

## 1. Einleitung

Die Sukzessionsbeobachtung in Dünen markiert mit ihren Anfängen (WARMING 1891, COWLES 1899) zugleich den Beginn systematischer Sukzessionsforschung (BURROWS 1990). Sie wurde wegweisend auf den schon von COWLES in Nordamerika untersuchten Dünen von OLSON (1958) fortgesetzt. In Dänemark begann nach WARMING ab 1939 BÖCHER (1952) ein intensives Studium der Vegetationsentwicklung auf Dünen. In den Niederlanden waren es v.a. VAN DER MAAREL et al. (1985), WESTHOFF (1990) und OLFF et al. (1993), in Deutschland wiederholten ISERMANN & CORDES (1992) eine 30 Jahre zurückliegende Dünenkartierung von Spiekerroog und SCHUBERT (1996, 1998) jene von Hiddensee aus 1938. Invasionsprozesse und Entwicklungstendenzen in Küstendünen an der Nordsee wurden auch von HEYKENA (1965), Entwicklungen in den polnischen Ostseedünen von PIOTROWSKA (1988) aufgezeigt. Nicht verwunderlich ist die lange Tradition der Dünensukzessionsforschung, ist doch, wie PAUL zum Ende seiner klassischen Arbeiten (1944-1953) zur Dünenentstehung auf der Kurischen Nehrung erkannte, „die Aufklärung von Sukzessionen an Küsten- und Binnendünen eine besonders reizvolle Aufgabe der Vegetationserforschung, da hier die Bodenformen während der Entwicklung der neuen Pflanzendecke gerade durch die Besiedlung dauernd umgestaltet werden. So häufen Flugsandpflanzen Dünen auf und verändern dadurch immer wieder die Bodenformen und damit ihre eigenen Standortbedingungen. Auf dieser wechselseitigen Abhängigkeit der Pflanzendecke vom Standort, und umgekehrt der Dünenformen von der Besiedlung, beruht die ganze Entwicklung eines Dünengebietes“. Daß die Prozesse in Dünen dennoch nicht ohne weiteres nachzuzeichnen sind, bemerkte schon COWLES mit dem Eingeständnis „no order of succession is so hard to decipher as is that of the established dunes“.

Vegetationsentwicklungen auf Dünenneubildungen, beginnend mit Vor- oder Embryonaldünen, werden auch als Primärsukzessionen bezeichnet. Sukzessionen in Windanrissen alter Dünen können aber auch Eigenschaften von Sekundärsukzessionen besitzen, wenn solche Ausblasungsstandorte aus dem persistenten Diasporenpotential im Boden oder aus der ungestörten Umgebung besiedelt werden.

## 2. Methodische Vorbemerkungen

Bestes Verfahren, Dünen-Serien zu studieren, sind direkte Beobachtungen auf Dauerflächen. Allerdings sind solche „säkularen Sukzessionen“ (WESTHOFF 1990) über den notwendigen langen Zeitraum auf denselben Standorten nur schwer zu begleiten. Probe-

flächengenaue Sukzessionsbeobachtungen beinhalten daher mitunter sehr lange Beobachtungsintervalle (OLSON 1958, BÖCHER 1952, CHRISTENSEN 1989; IßERMANN & CORDES 1992, SCHUBERT 1996, 1998). Dies scheint bei primären Dünen-Sukzessionen durch die Methode indirekter Sukzessionsforschung verkürzbar, zumal die jeweils vorgelagerte Düne entwicklungsgeschichtlich jünger als die weiter landeinwärts liegende ist und die Vegetationsentwicklung hier dementsprechend später eingesetzt hat. Indem diese Entwicklung aus dem räumlichem Nebeneinander, Chronosequenzen somit aus Toposequenzen abgeleitet werden, lassen sich auf den ersten Blick überzeugende Sukzessionsschemata der Vegetationsabfolge entlang der Dünenengenese illustrieren. Die prinzipielle Gültigkeit der postulierten Vegetationsabfolge scheint in Anbetracht der räumlichen Anordnung mit dem zunehmenden Dünenalter plausibel. Direkte Dauerflächenerfassungen zeigen jedoch die Ungewißheit dieser „time by site substitution“. Sie betrifft weniger die ersten Stadien (Vordünen-Weißdünen) der Sukzession. Die Prozesse der Graudünenentwicklung und die Abfolgen in Braundünenheiden sind indes nicht unidimensional gerichtet. Dies hat anschaulich OLSON (1958) auf den Standorten von COWLES gezeigt, der schon 1899 auf die Schwierigkeiten hinwies: „not yet possible to figure out their relationships“. OLSON gelang es hingegen mit einem instruktiven Schema zu verdeutlichen, daß die Sukzession auf Dünen unschwer als „multiple succession pathways (...) like a braided stream“ (GLENN-LEWIN & VAN DER MAAREL 1992) zu begreifen ist. Ort und Zeitpunkt von Gehölzetaulierungen, die entgegen dem Augenschein auf vielen ehemals beweideten Küstenheiden nach jüngeren Auffassungen wahrscheinlich sind (WESTHOFF 1990, ELLENBERG 1996), sind bislang ebenso wenig vorherzusagen wie unterschiedliche Muster oder die Mechanismen wechselnder Dominanz von *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa* in älteren Braundünenheiden.

Hilfreich in Anbetracht des dynamischen Charakters von Dünenlandschaften sind kleinräumige Sukzessionsstudien, wo neben einer genauen Vegetationsanalyse auch vegetationsprägende stochastische Ereignisse (z.B. Störungen) und biotische (Gründer-) Effekte lokalisierbar sind. Die direkte Sukzessionsbeobachtung über einen längeren Zeitraum wurde bislang nur von BÖCHER (1952) auf den Dünen von Læsø (Nordjütland) untersucht. Von 3 Dauerquadraten, 1939 eingerichtet und 1948 von Böcher erneut untersucht, fand CHRISTENSEN (1989) eines wieder. Noch genauer können auch kurzzeitige Fluktuationen von gerichteten Veränderungen und langfristigen Trends unterschieden werden, wenn die Untersuchungsintervalle geringer sind. Seit 1984 wurden daher in Westjütland im Rahmen ökologischer Geländepraktika (vgl. WEIDEMANN, i. d. Bd.) auch vegetationsökologische Untersuchungen durchgeführt, die seit 1985 durch kleinräumige Dauerflächenbeobachtungen ergänzt werden. Letztere bieten Gelegenheit, entlang eines Dünentranssektes vegetationsdynamische Prozesse in verschiedenen Dünenstadien zu erfassen – mit der von HARPER (1983) betonten „high precision and high relevance but with an absolute sacrifice of generality“. Die Kombination direkter mit indirekter Sukzessionsforschung, die sich nach LONDO (1974) in feuchten Dünentälern in den Niederlanden methodisch bewährt hat, mag indes auf längere Sicht die Repräsentanz kleinräumiger Prozesse ebenso aufhellen, wie die genannte „variety of patterns“ und deren Ursachen und Mechanismen entlang einer Xero-Serie zu differenzieren helfen.

### 3. Untersuchungsstandorte und Methodik

An der jütländischen Westküste erstrecken sich die Dünenzüge von Süd nach Nord. In den entsprechend der Dünenengenese nach Osten zunehmend älteren Dünenzügen wurden mehrere 1 m<sup>2</sup> – Kleinquadrate markiert. Diese sind beginnend mit dem ersten (Weiß-)

Dünenzug, WD, in den nachfolgenden Grau- und Braundünenzügen in den Übergangs- und Durchdringungsbereichen dynamisch wichtiger Populationen konzentriert. Der WD-Bereich erstreckt sich etwa 70-200 m, berechnet von MTHW, jener der Graudüne von 250-400 m, die Braundünen bis ca. 1 km. In den ältesten 3 km landeinwärts gelegenen Braundünen, die z.T. mit verschiedenen Kiefernarten bepflanzt sind, konnte in noch offenen Heiden die Gehölzentwicklung zum anschließenden Eichenkratt studiert werden. Einen Überblick über wesentliche Boden- und Vegetationskenngrößen liefert Tab.1. Klimatisch befindet sich das Untersuchungsgebiet im atlantischem Einflußbereich, in den bereits einige Arten mit nordisch-borealem Verbreitungsschwerpunkt hineinreichen (ISERMANN i.d.Bd.).

Methodische Probleme führten zur Aufgabe der Weißdünen-Dauerquadrate, deren Markierung entweder starker Übersandung wegen oder infolge Zerstörung nach wenigen Jahren nicht mehr wieder gefunden werden konnten. Untersucht wurden die Dauerquadrate im Abstand von 1 – 3 Jahren von verschiedenen MitarbeiterInnen und Studierenden der ökologischen Geländepraktika. Die Erfassungsgenauigkeit bestätigten wiederholte Aufzeichnungen der Verbreitungsmuster (successive mapping), sowie deren photographische Dokumentation. Die Artmächtigkeit wurde mittels direkter Prozentschätzung erfaßt; Dominanzwerte kleiner 1% wurden zu 0,5% zusammengefaßt, lediglich als Keimling oder 1 Individuum vorkommende Arten wurden mit 0,1 notiert. Kryptogamen wurden nur in unregelmäßigen Abständen und für die einzelnen Flächen unterschiedlich intensiv studiert. Von einer Integration dieser Daten in die Sukzessionstabellen wird daher zugunsten einer verlässlichen Übersicht der ökologischen Einpassung der Flechten und Moose in die

DQ-Nr.	WD1	WD2	WD3	GD1	GD2	GD3	G-BD	BD1	BD2	BD3	E 1	E 2	
	Weiß-Düne			Grau-Düne			Braun-Dünen						
Lage	Dünen-Kuppe	Senke	Leehang	Luv	Senke	Hang	G-BD	Hohe Braundünen mit ehemaligen Ausblasungen			(Busch-) Düne	Eichen kratt	
Exposition			Ost	NNW		Süd	Osthang	Osthang	Plateau	SW- Hang	NNW- Hang	Mulde	
Übersandung	+++	+	+	++	-	-	-	-	+	+	-	-	
Topographie	1. Düne			2. Dünen zug			3. Dünen zug			strandferne Dünen			
Inklination	5°			8°			15°			20°			
							10°			4°			
										30°			
Vegetationskdl. Kennzeichn.	Elymo- Am- moph.	EI- Ammoph festuc.	Festuca- Sand dorn	Silbergrasfluren flechtenreich Eryngium			Em petrum- Gras heide			Sandrasen- Grasheiden	Hieracio- Empetret um	Eichen- Nieder wald	
				Empetrum-Expans.			Hieracio- Empetret um						
Boden: 0-10 cm												* 0-30 cm	
pH		7,3	5,9		4,5		3,4	3,3	3,4	3,1		3,2	
sd		0,11	0,97		0,32		1,29	0,28	0,28	0,10		0,18	
Org. Subst. %		0,3	0,4		0,5			2,8	1,3	3,1		3,9	
sd		0,21	0,25		0,14				1,04			0,13	
m R gew.	7	5,9	5,7	5,3	4,0	5,3	4,3	1,9	2,4	2,1	1,8	2,2	
m F	4,0	4,0	4,1	4,7	4,7	4,0	5,8	5,7	2,8	4,8	5,8	4,0	
m N	5	3,2	3,3	2,9	2,4	2,8	2,1	2,2	2,7	2,5	2,0	2,5	
m L	9,0	8,1	8,1	7,5	7,3	7,7	7,0	6,8	6,7	6,6	6,8	6,2	

Tab. 1: Standort- und vegetationskundliche Charakterisierung der Dauerquadrate (1m²) in den Küstendünen bei Hustroup (Westjütland); mittlere Reaktionszahl (mR), mittlere Feuchtezahl (mF), mittlere Stickstoffzahl (mN) und mittlere Lichtzahl (mL) (nach ELLENBERG et al. 1991) gewichtet, berechnete Mittelwerte aus den Dauerflächenaufnahmen 1986 – 1998 (n=7). Langzeitveränderungen wichtiger Standortparameter haben SALISBURY (1925) und LICHTER (1998; in einer 72 Dünen und 25 – 2375 Jahre umfassenden Dünensequenz) dargestellt.

Dünensukzession verzichtet. Die Nomenklatur ist angelehnt an ELLENBERG et al. (1991), denen auch die Zeigerwerte entnommen sind, und OBERDORFER (1994). *Hieracium pilosella* und *H. peleterianum* wurden in der Tabellendarstellung nicht unterschieden. Die biologischen Wesensmerkmale zu den einzelnen Arten sind aus der Literatur und eigenen Beobachtungen zusammengestellt.

#### 4. Ergebnisse

##### Weißdüne

Hier bestimmen Sandaufwehungen die Entwicklung und Persistenz der übersandungs-toleranten *Ammophila arenaria*. Auf kleinem Raum, d.h. bereits im Windschatten der Dünenkuppe, in dem die Übersandung stark verringert ist, gelingt es übersandungsempfindlichen Arten wie *Festuca rubra* ssp. *arenaria* Fuß zu fassen (Tab. 2).

Übergänge zu Graudünen zeichnen sich am angrenzenden Leehang der Weissdüne ab, wo bereits kurzlebige und niedrigwüchsige Arten der Klein gras-Dünenrasen auftreten – aber auch schon *Empetrum nigrum*! Die Sanddornpopulationen (*Hippophae rhamnoides*) erreichen hier nur 50 cm Höhe, im Gegensatz zu den kalkreicheren Leehängen der ost- und westfriesischen Inseln. Veränderungen in der Bodenreaktion und im Nährstoffgehalt innerhalb des Weißdünenzuges geben die mittleren Zeigerwerte wieder.

Dauerquadrat Nr.	WD1			WD2			WD3			Wuchshöhe in dm
Jahr	86	87	88	86	87	88	86	87	88	
Lage	Dünen-Kuppe			D-Mulde			Leehang			
Übersandung	+++			+			+			
Gesamtdeckung %	45	50	50	80	95	90	60	80	60	
Deckung Moose							5	30	10	
Deckung Flechten									1	
Artenzahl:	2	2	2	5	5	4	9	12	11	Wuchsform
<b>Ammophila arenaria</b>	<b>45</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	20	10	15	3	3	3	Rhizom 8
<i>Sonchus arvensis</i>	1	1	1	1	1					Wurz.spross. 10
<b>Lathyrus maritimus</b>				30	40	35	3	3	5	Rhizom, rankend 3
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>arenaria</i>				50	70	50	35	25	25	Rhizom 2
<i>Hieracium umbellatum</i>				1	2	5	5	3	3	Rhizom 7
<b>Hippophae rhamnoides</b>							7	7	7	Wurz.spross. 5
<i>Honckenya peploides</i>							5	5	5	Rhizom 2
<i>Hieracium pilosella</i>							1	3	2	Rosette m. Stol. 1
<i>Cerastium semidecandrum</i>							0,5	3	2	horstförm. 1
<i>Empetrum nigrum</i>							1	1	2	Stol./Rhizom 2
<i>Jasione montana</i>								1	3	Halbros. 2
<i>Corynephorus canescens</i>								0,5	1	horstförm. 2
<i>Aira praecox</i>								0,5		horstförm. 1
gew.: m L	9,0	9,0	9,0	8,2	8,0	8,0	8,0	8,1	8,0	
m F	4,0	4,0	4,0	4,0	4,0	4,0	4,2	4,1	4,1	
m R	7	7	7	6,0	5,8	5,9	5,7	5,8	5,7	
m N	5	5	5	3,4	3,1	3,2	3,3	3,4	3,3	

Tab. 2: Räumlich-zeitliche Vegetationsaspekte in Weißdünen-dauerquadraten. Fett gedruckte Arten dominant und charakteristisch bzw. Tendenzen bei den Zeigerwerten (Erklärung s. Tab. 1)

Graudüne

Ungleich vielfältiger sind Vegetationsaspekte des 2. Dünenzuges, auf dem die erwähnten sandschwingel- sowie flechten- und silbergrasreichen Rasen der kolloid- und nährstoffarmen Magerrasen, deren retardierte Sukzession sich erst in Langzeitbeobachtungen gerichtet abzuzeichnen beginnt (CHRISTENSEN 1989), sind unterschiedliche Trends zu erkennen. Auf dem exponierten Südhang (DQ-GD 3 in Tab. 3) bleibt die Persistenz des Silbergrasrasens ungebrochen.

Die tiefwurzelnde Stranddistel (*Eryngium maritimum*), deren Blattstellung und xeromorphe Blattstruktur schon WARMING & GRAEBNER (1918) als Anpassung gegen hohe Transpirationsverluste deuteten, kann sich als „Windroller“ in den xerothermen Dünenrasen leicht etablieren und ausbreiten. Diese Bedingungen sind offensichtlich entscheidendes Hindernis für die stärkere Invasion von *Empetrum nigrum*. Auf dem geschützten NNW-Hang ist die Zunahme der Krähenbeere hingegen nicht zu übersehen und steht im Einklang mit der mehrfach dokumentierten Nordhang-Präferenz von *Empetrum* auf den friesischen Inseln (WESTHOFF 1990, POTT 1995). Die rapide Ausbreitungsgeschwindigkeit und räumliche Expansion dokumentiert DQ-GD 2 (Abb. 1).

DQ	GD1							GD3							Wuchshöhe in dm	Anat.Bau: skleromorph
	86	87	88	91	94	96	98	86	87	88	91	94	96	98		
Jahr																
Exposition	NNW-Exp.							Südhang								
Übersandung	+	+	+	+	+	++	+	-	-	-	-	-	-	-		
Gesamtdeckung %	50	90	95	45	50	50	60	95	100	100	100	99	98	90		
Deckung Moose	15	30	70	0,5	0,5	0,5	5	0,5	0,5	10	1	0,5	2			
Deckung Flechten	10	20	7	0,5	0	0	0,5	90	95	90	80	70	70	70		
Artenzahl:	11	12	11	11	10	13	13	13	16	13	18	16	16	13		
<b>Sandrasenarten:</b>																
<i>Corynephorus canescens</i>	3	5	5	3	0,5	0,5	3	5	5	10	1	0,5	1	2	2	sk
<i>Hieracium pilosella</i>	1	1	3	1	0,5	0,5	1	3	3	10	10	10	10	10	1	m
<i>Jasione montana</i>	2	1	0,5	0,5	0,5	0,5	1	0,5	1	2	0,5	0,5	0,5	0,5	2	m,sk
<i>Hieracium umbellatum</i>	5	2	3	5	0,5	3	1	10	0,5	10	5	0,5	3	1	7	m,sk
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>arenaria</i>	5	10	5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	5	1	0,5	0,5		2	m,sk
<i>Honckenya peploides</i>	2	1	2	0,5	2	0,5	3	2	0,5	1	0,5	0,5	0,5		2	su,he
<i>Luzula campestris</i>	0,5	2	3	1	0,5	7	3		1	0,5	0,5	0,5	0,5	2	1	m,sk
<i>Carex arenaria</i>				0,5		0,5	0,5	3	1	0,5	1	0,5	0,5	0,5	3	sk
<i>Cerastium semidecandrum</i>						0,5	0,5	1	2	5	0,5	0,5	0,5	0,5	2	sk,m
<i>Aira praecox</i>						0,5	0,5		0,5		2	0,5	1	0,5	1	sk
<i>Hypochoeris radicata</i>									0,5		1	0,5	0,5	0,5	4	m
<i>Teesdalia nudicaulis</i>													0,5	0,5	1	m,sk
<i>Eryngium maritimum</i>								15	3	25	10	10	10	3	4	sk,sk,sk
<b>Arten der Empetrum-Heide:</b>																
<i>Empetrum nigrum</i>	2	3	10	20	50	25	50	0,5	0,5	2	3	7	15	10	3	sk
<b>Schwerpunkt in Weißdünen:</b>																
<i>Ammophila arenaria</i>	10	7	25	10	10	10	3	15	1	1	0,5	1	1	2	8	sk
<i>Lathyrus maritimus</i>	1	0,5	10	3	1	3	2	1	1	2	1				3	m
gew.: m L	7,6					7,3		8,1						7,4		
m F	4					5,4		3,8						4,4		
m R	5					4,9		5,7						4,6		
m N	3,3					2,4		3,6						2,4		

Tab. 3: Ausgewählte Arten während der Vegetationsentwicklung in Graudünenflächen unterschiedlicher Exposition (Zeigerwerte mL – mN s. Tabelle 1).



1986

1991

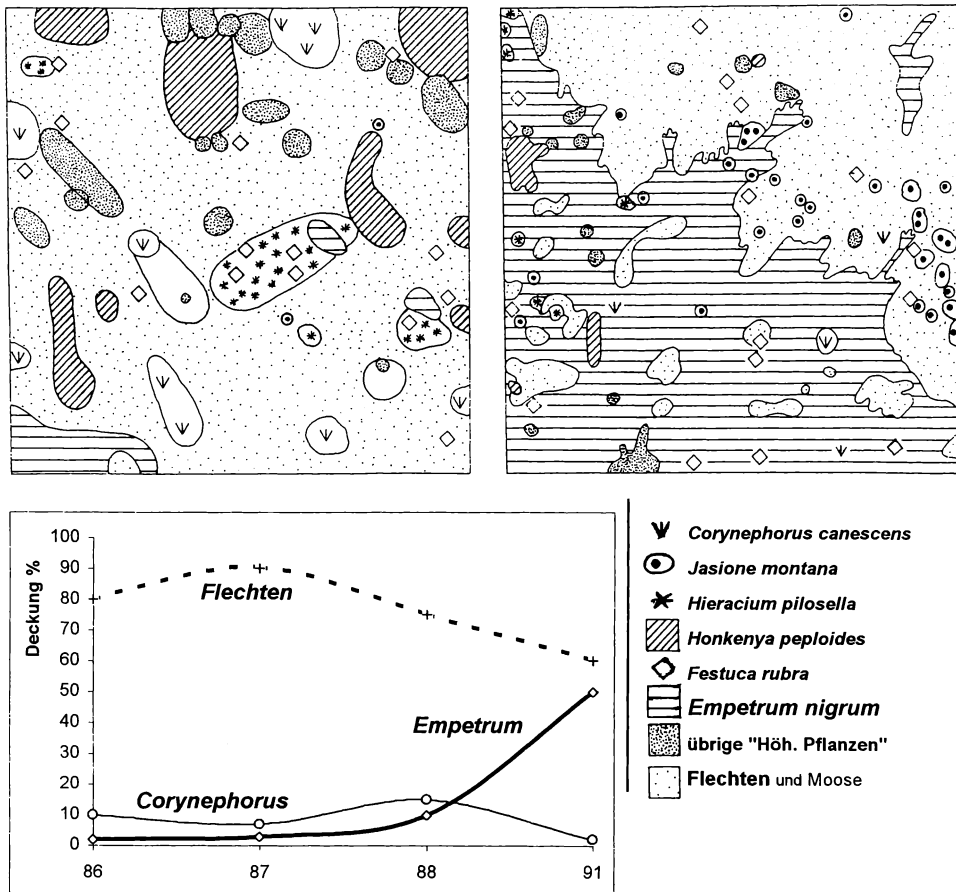


Abb. 1: Invasion von *Empetrum nigrum* und räumliche Verbreitungsmuster im Graudünendauerquadrat (GD 2) während der Kleingrasdünenrasensukzession.

In einer Graudünenmulde in unmittelbarer Nachbarschaft zu den beiden vorgenannten DQ gelegen, dienen kleine, lokale Gründerkohorten der Krähenbeere als Ausbreitungszentrum des reichverästelten, weitkriechenden und daher rasch bodendeckenden Zwergstrauchs, dem weder *Corynephorus canescens* noch die kleinwüchsigen und charakteristischen Flechtensynusien gewachsen sind. Daß die Flechtendeckung nur unwesentlich abnimmt, liegt, wie zu zeigen ist, in einem Synusienwechsel von den „surface lichens“ zu höher wüchsigen „volume lichens“, der auch während der Sukzession der binnenländischen Sandheiden zu beobachten ist (MÜLLER et al. 1993).

## Braundünen

Zusammengefaßt sind hier verschiedene Dünenzüge, die in zunehmender Strandentfernung vom dem Hieracio-Empetretum zuzurechnenden Graudünen-Leehang über den folgenden 3. Dünenzug mit großflächigen Braundünen-Ausblasungen bis zu weiter landeinwärts gelegenen Braundünen im Anschluß zu den Eichenbuschwäldern (Eichenkratt) reichen. Großflächige *Empetrum nigrum*-Teppiche des rückwärtigen Graudünenhangs dulden nur wenige Begleiter, darunter *Polypodium vulgare* und noch wenige Sprosse Strandhafer mit reduzierter Vitalität. Demgegenüber können sich unter *Empetrum* mit Ausbreitungstendenz acidophytische schattentolerante Waldbodenmoose (*Dicranum scoparium* und *Pleurozium*) behaupten (Abb. 2). Ob die multimodale Dominanz von *Empetrum* auf längere Sicht aufgebrochen werden kann, bedarf weiterer Untersuchung, zumal episodische Beobachtungen über einen längeren Zeitraum (CHRISTENSEN 1989, ISERMANN & CORDES 1992, SCHUBERT 1996) keine Hinweise für den Abbau von *Empetrum*-Heiden geben.

Stark abweichend ist die Entwicklung auf dem Südwesthang der erwähnten Braundünenerosionsfläche (BD 3). Konnte nach anfänglicher Zunahme der übersandungstoleranten *Empetrum* erwartet werden, daß „auf diese Weise schließlich Krähenbeerenheiden entstehen“ (ELLENBERG 1996), überraschte doch der drastische Bestandeszusammenbruch, dem jener der Besenheide unmittelbar folgte. Den bekannten Mechanismen der Revitalisierung nach Störung widerspricht auch die rapide Zunahme von *Deschampsia flexuosa*, einer übersandungsempfindlichen Art, die auf eutrophierten Heidebrachen des Binnenlandes zur Dominanz gelangt. Demgegenüber vermag sich die Drahtschmiele auf BD 1, auf

DQ	EK 1			Ei-Wald:	Leb.form
Jahr	86	88	91	(Kratt)	
Lage	NNW-Hang			Mulde	
Gesamtdeckung %	100	100	100	100	
Deckung Moose	90	30	30	Streu:	
Deckung Flechten	20	5	5	100%	
Artenzahl:	5	5	6	6	
<b>Empetrum nigrum</b>	<b>70</b>	<b>99</b>	<b>97</b>		Z
<i>Calluna vulgaris</i>	2	1	1	1	Z
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	1	1	1	H
<i>Polypodium vulgare</i>	3	25	2	75	C
<b>Quercus robur</b>	<b>15</b>	<b>3</b>	2	<b>80</b>	P
<i>Lonicera periclymenum</i>				20	Nli
<i>Solidago virgaurea</i>				0,5	H
<i>Maianthemum bifolium</i>			0,5		G
gew. m R	1,7		1,9	2,2	
m Ni	2,0		2,0	2,4	

Tab. 4: Vegetationsentwicklung auf alten Braundünen im Kontakt zum Eichenkratt. Als Vergleich dient eine unvollständige Bestandesübersicht aus dem anschließenden, ca. 4m hohen Eichenkrattwald (Pfeil: starker Verbiß der 50 cm hohen Eichen).

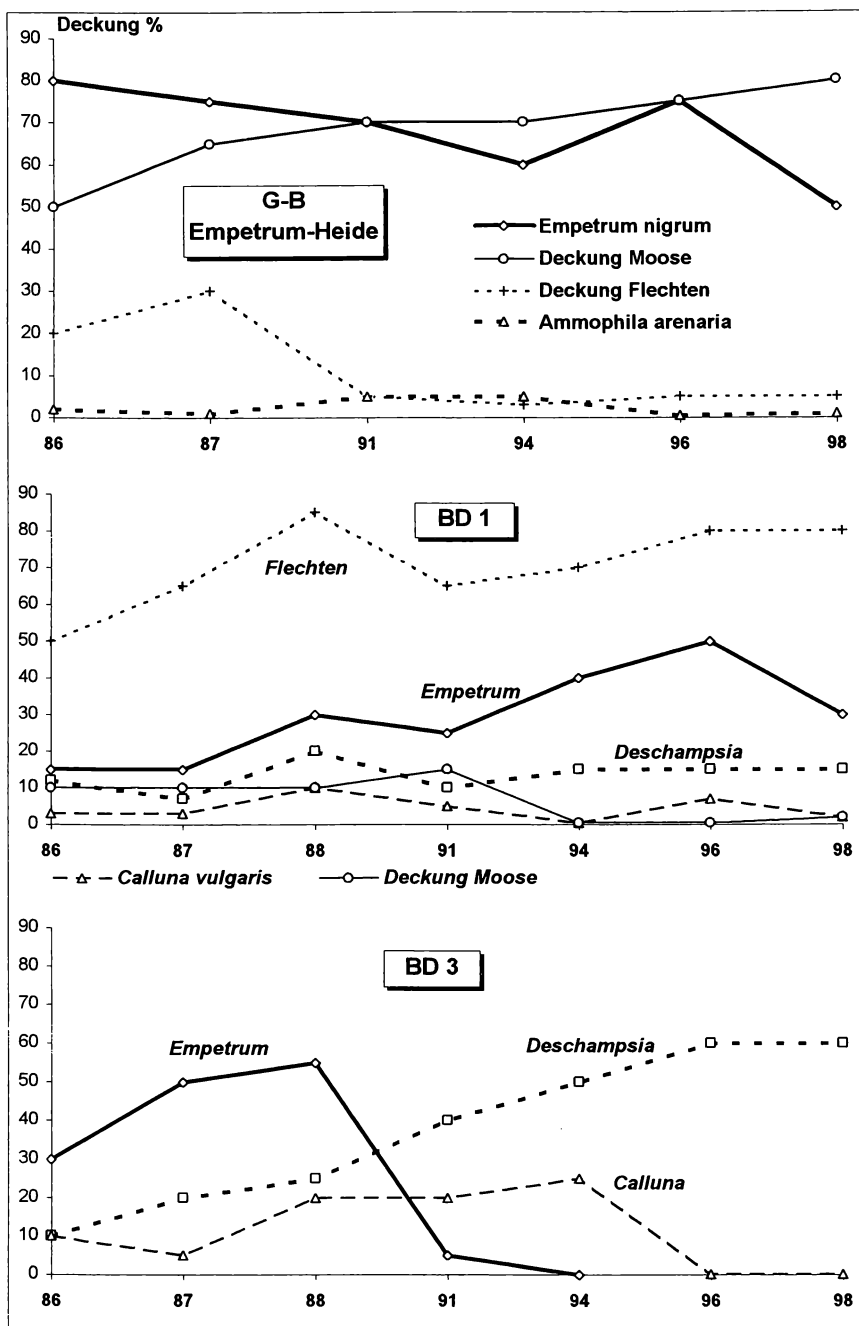


Abb. 2: Dynamisches Verhalten von *Empetrum nigrum* auf verschiedenen Braundünenstandorten; Graudünen-Leehang(DQ G-B) und Braundünenregenerationsflächen nach Ausblasung (BD 1 und 3).



dem Osthang derselben Ausblasung nicht durchzusetzen – hier ist vor allem *Empetrum* vorherrschend, während die Fluktuation der Besenheide mit der möglichen Fraßschädigung durch den Heidekäfer, von der *Empetrum* nicht betroffen ist, plausibel wird. Auf allen betrachteten Regenerationsflächen spielt *Carex arenaria*, eine regenerationskräftige Art, die mit ihrer erfolgreicher Rhizomkolonisation Sandstandorte großflächig besiedeln und auch in Jütland bestandesbildend auftreten kann (ISERMANN i. d. Bd.), nur eine untergeordnete Rolle. Ein weiterer Beleg der lokalen Muster ist schließlich BD 2, wo flechtenreiche Silbergrassandrasen ausgebildet sind, in denen *Deschampsia flexuosa* sich durch starke Fluktuationen auszeichnet.

In dem zum Eichenkratt überleitenden DQ EK 1 dominiert wiederum auf einem NW-Hang *Empetrum nigrum*. Im Gegensatz zu den vorgelagerten Dünen weist die sporadische Etablierung von Gehölzen, wie sie allenthalben in den ältesten Braundünen zu beobachten ist, auf die Entwicklung zu den anschließenden Eichenkrattbeständen hin. Deren Genese ist mit Tab. 4 nur anzudeuten.

Die Prognoseunsicherheit hinsichtlich des Gehölzaufkommen läßt sich aus dem 5-jährigen Zeitraum bereits ersehen, wo auch etablierte Eichen vor Verbiß nicht sicher sind; vor allem trifft dies Keimlinge und Jungpflanzen, so daß Prozesse und biotische Limitierungen spontaner Gehölzetaablierung in *Empetrum*-Küstendünen zu diskutieren sind.

## 5. Diskussion:

Schon WARMING & GRAEBNER (1918) erinnerten die xerothermen, winderodierten Sanddünen an einen „wüstenhaften Vegetationscharakter“, wo „eigentümliche Lebensformen“, die mit diesen Bedingungen „im Einklang stehen“, vorherrschten. Präzisiert und wesentlich erweitert wurde dieses auf dem bekannten ökologischen Verhalten der Arten basierende Erklärungsmodell von ELLENBERG (1956). Damit lassen sich die entscheidenden Mechanismen in den morphologischen und ökophysiologischen Konstitutionsmerkmalen der Dünenbildner ebenso wie die der möglichen Folgeglieder der Dünensukzession festhalten.

Primärsukzession in Dünen ist zu Beginn durch extreme abiotische Bedingungen stark störungsgeprägt. Maßgeblich hierfür ist die Übersandung. Nach Beobachtungen von OLFF et al. (1993) und BRECKLING (pers. Mitteil.) werden bereits innerhalb weniger Tage auf den Weißdünenkuppen und -Luvhängen mehrere Zentimeter Sand angeweht. Innerhalb eines Beobachtungsintervalls wurden so von 1984-1986 die ersten Dauerflächen um mehr als 70 cm überdeckt – ausreichend, um alle niedrigwüchsigen Arten zu verschütten. Der Ausweg der vielfach illustrierten stockwerkartigen Sproß- und Wurzelneubildung, z.B. von *Ammophila arenaria*, ist daher naheliegend als „escape by growing“ zu deuten. Der von VAN DER PUTTEN et al. (1993) und VAN DER PUTTEN & PETERS (1997) treffend charakterisierte Mechanismus, der nach D'HERTEFELT & VAN DER PUTTEN (1998) auch für *Carex arenaria* in Betracht gezogen werden muß, löst zudem ein weiteres Problem. Wie VAN DER PUTTEN et al. schlüssig nachweisen konnten, verhindert die aus der Übersandung resultierende Rhizom- und Wurzelneubildung die letale Infektion durch „soil-borne pathogens“, besonders durch Nematoden, in deren Folge rapide Vitalitätseinbußen oder gar ein Absterben ganzer *Ammophila*-Kohorten auf den nicht mehr übersandeten Leehängen zustandekommen. Vereinzelte *Ammophila*-Vorkommen in Grau- und Braundünen stehen hiermit nicht im Widerspruch, zumal in den Ausblasungen höherer Dünen erneut Sandbewegungen zu verzeichnen sind. Faunistischen Untersuchungen bliebe zu klären, inwieweit biotische Interaktionen an diesen spontanen Revitalisierungsprozessen beteiligt sind. Sie zeichnen sich, wie die Braundünen-Ausblasung exemplarisch zeigte, nur durch geringe Beteiligung

von *Ammophila* aus, was neben einer biotischen Schädigung auch mit der hier geringeren Nährstoffzufuhr erklärbar ist (vgl. ELLENBERG 1996).

Hohe Anteile der Strandplatterbse (*Lathyrus maritimus*) in windgeschützteren Weißdünenbereichen spiegeln „in erstaunlicher feiner Weise“ (ELLENBERG 1956) die Veränderungen der Wuchsbedingungen auf kleinem Raum wider: als Rankenpflanze mit vegetativer Ausbreitung vermag *Lathyrus* auf lockersandigen Weißdünen noch geringe Sandüberwuchsen zu ertragen.

Schlüsseleigenschaft in den Graudünenrasen ist die hohe Streßtoleranz der skleromorphen, zumeist niedrigwüchsigen Arten, deren extremste Anpassungsmöglichkeiten in den bodendeckenden trockenstarren „surface lichens“ und Pioniermoosen (*Brachythecium albicans*, *Polytrichum piliferum*) realisiert sind. Geringste Biomasse und Nährstoffverfügbarkeit (OLFF et al. 1993) scheinen die „ressource ratio“-Hypothese als treibende Kraft von Primärsukzessionen (TILMAN 1988) zu bestätigen, wonach in frühen Sukzessionsstadien die Nährstoffkonkurrenz, in den späteren Braundünensequenzen die Konkurrenz um Licht die Dynamik limitiert. Zu berücksichtigen sind auf Xerothermstandorten indes mehrere limitierende Faktoren, (mikro-)klimatische und edaphische (Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit), aber auch unübersehbare Sukzessionspromotoren. Hierzu zählt die ober- und bei mäßiger Übersandung auch unterirdische Sproßkolonisation von Graudünenrasen durch *Empetrum nigrum*.

Diese Konstitutionsmerkmale sind auch für die Besiedlung der Braundünenausblasungsstandorte wesentlich. Durch unvorhersagbare stochastische Ereignisse (anthropogene Störungen, aeolische Ausblasungen und Sandzufuhr) wird die Sukzession in ein früheres Stadium zurückgeworfen, deren Richtung vom lokalen Ausbreitungsgeschehen und von Kolonisationsprozessen abhängt und deren Voraussage die Kenntnis historisch bedingter generativer und vegetativer Diasporenbanken voraussetzt. Da solche Prozesse örtlich bedeutsam sein können, wird die lehrbuchhaft-klassische Vegetationsabfolge (WESTHOFF 1990, ELLENBERG 1996) mehrfach in „multiple succession pathways“ auf- und unterbrochen.

Ungeklärt sind bislang die auffälligen und divergierenden Sukzessionsmuster in Heidestadien, die sich durch verschiedene Dominanzbildner aber auch durch streßgeprägte Flechtendünenrasen auszeichnen, in denen klimatogene Fluktuationen und Bestandeseinbrüche plausibel sind. Hinweise auf die Ursachen der Mustervielfalt, wo *Deschampsia flexuosa*, *Carex arenaria*, *Calluna vulgaris* und *Empetrum nigrum* jeweils dominante Bestände bilden, lassen sich aus Untersuchungen von BARKMAN (1990), WILMANNS (1993), DIERSSEN (1993), POTT (1995) und ELLENBERG (1996) für die beiden Heidearten zusammenfassen. Demnach ist *Empetrum* gegenüber *Calluna* auf den absonnigen Dünenhängen und auf noch übersandenden Dünenregenerationsstandorten als nordisch-boreale, weitkriechende Spalierart konkurrenzkräftiger. Daß sie überdies anders als *Calluna* nicht durch den Heidekäfer geschädigt wird, ermöglicht ihr zunehmend die Ausbildung strukturell gleichförmiger, niedriger und mikroklimatisch „relativ kühlerer“ Bestände. Sie reichen von Standorten ohne deutliche Verbraunungs- und Podsolierungsmerkmale (Graudünen) bis zu stärker versauerten Rohumusaufgaben der ältesten Dünen (Eichenkratt) und bleiben, wie CHRISTENSEN (1989) zeigen konnte, über Jahrzehnte stabil. Nur auf trockeneren und beweideten Standorten geben die „ökologisch erheblichen Eigenschaften“ (WILMANNS 1993) der trockentoleranteren *Calluna* den Ausschlag. Die mit zunehmender Podsolierung postulierte Entwicklung zu Ginster-Besenheiden ist hingegen nur unter den schon historischen Nutzungsbedingungen plausibel. Anders als zu Zeiten regelmäßiger Beweidung der Küstendünen, entfällt der Selektionsvorteil der tritt- und verbißtoleranten (und brandgeförderten) *Calluna*.

Die Vergrasung, von der *Calluna*-Binnenheiden unübersehbar betroffen sind (ELLENBERG 1996 u.v.a.), konnte in den jütländischen *Empetrum*-Heiden bislang nicht festgestellt wer-

den, im Læsø-Dauerquadrat sind ebenfalls keine Anzeichen zu erkennen (CHRISTENSEN 1989). In geschlossene lichtlimitierte *Empetrum*-Bestände kann *Deschampsia* anders als in gestörte und eutrophierte *Calluna*-Heiden nicht eindringen. Auslösende Faktoren für die von DIERSSEN (1993) beobachtete Invasion von *Deschampsia* und deren weiterhin prognostizierte Ausbreitung auch in *Calluna*-Küstenheiden – zusammen mit *Empetrum* – dürfte, wie DIERSSEN mit Recht betont, in der veränderten Nährstoffdynamik und der Nutzungsaufgabe zu suchen sein. Die Vergrasung steht nach übereinstimmender Auffassung verschiedener Arbeitsgruppen (vgl. AERTS & HEIL 1993, ELLENBERG 1996) in kausalem Zusammenhang mit der Nährstoffanreicherung (was bereits WARMING & GRAEBNER 1918! erkannten), die begünstigt durch zunehmende Rohhumusanreicherung und Nutzungsaufgabe *Deschampsia flexuosa*, einer rohhumuskeimenden Art mit transientsamer Samenbank zugute kommt.

Zusammengefaßt sind *Empetrum*, reliktiäre (?) *Calluna* und sich ausbreitende *Deschampsia* Ergebnis historischer Nutzungs- (und Störungs-) Bedingungen und rezenter Bracheprozesse, in die sich die unterschiedlichen Dominanzstrategien plausibel einpassen (MÜLLER & ROSENTHAL 1998). Daß hierfür auch auf offenen Regenerationsstandorten persistierende Gründereffekte und nachweisbare autochthone Kolonisationseffekte zu berücksichtigen sind, zeigen die mehrfach vorhandenen *Empetrum*-Muster und die mitunter zu beobachtenden (ISERMANN i. d. Bd.) *Carex arenaria*-Rhizomkohorten, die nach Beobachtungen SCHUBERTS (1998) langfristig Dünenrasen unterwandern und deren Ausbreitungsverhalten nach D'HERTEFELDT & VAN DER PUTTEN (1998) durch biotische Effekte gesteuert sein können.

Spontane Gehölzetaulierungen, die sich über „krummholz-ähnliche“, windgeschorene Eichenkratts den „Überresten der früheren Wälder, selbst auf Dünen in Jütland“ (WARMING & GRAEBNER 1918), angleichen werden, sind unseren Beobachtungen zufolge weniger in den geschlossenen *Empetrum*-Heiden als in jenen mit lückiger *Calluna*-Wuchsstruktur zu verzeichnen. Die lückigen *Calluna*-Herden der Braundünen haben mithin, da sie weniger lichtlimitierend sind als *Empetrum*-Bestände oder dichte Streu- und Rhizomfilzdecken von *Deschampsia*, einen „facilitation“-Effekt für die Gehölzkeimung. Deren Etablierung wiederum ist nur möglich, wenn der Wildverbissdruck auf Heidebrachen gering ist (vgl. Tab. 4). Anschaulich dokumentieren Altersbestimmungen diesen Einfluß: die ältesten der von KUHBIER (pers. Mitteil.) vermessenen Spontangehölze auf Inseldünen erreichten ein Alter von 40-45 Jahren, das entspricht ziemlich exakt dem Zeitpunkt der Nutzungsaufgabe auf den Inseldünen. Kurz gefaßt kommen die vielfältigen Beziehungen und einige der hier diskutierten ökologisch-dynamischen Konstitutionsmerkmale der an der Sukzession beteiligten Arten in Abb. 3 zum Ausdruck.

Vergleicht man diese Sukzessionsübersicht, entwickelt aus der kombinierten räumlichen und zeitlichen Dynamik, mit der Chronosequenz von OLSON (1958), so überrascht die prinzipielle Übereinstimmung hinsichtlich der möglichen und „gewundenen“ Sukzessionsabfolgen. Abhängig von den Anfangsbedingungen, physiographischen Prozessen (Ausblasungen) – und, so bliebe zu ergänzen, von der initialen und regenerativen Kolonisationsfähigkeit verschiedener Arten und deren Konstitutionseigenschaften lassen sich die COWLES als verwirrend anmutenden, vielfältigen Beziehungen durchaus analysieren und wenn auch als „oversimplified outlines of 'normal' succession“ (OLSON) darstellen.

Einzufügen in dieses faszinierende Muster der Dünendynamik sind die Kryptogamensynusien. Die niedrig- und langsamwüchsigen Arten der unterschiedlichen Synusien sind sehr feine Indikatoren der Dünenentwicklung. Sie sind, mehrfach und auch durch unsere Beobachtungen widerlegt, weder Sukzessionspioniere noch -promotoren, da sie nicht zuletzt ihres Lebensrhythmus wegen extrem übersandungsempfindlich sind. Auch „Pioniersynusien“ (*Brachythecium albicans*, *Coelocaulon aculeatum*, *Cladonia foliacea* u.a.) können sich erst „später“ mithilfe ausgeprägter Überlebens- (Aridotoleranz) oder Besiedlungsstra-



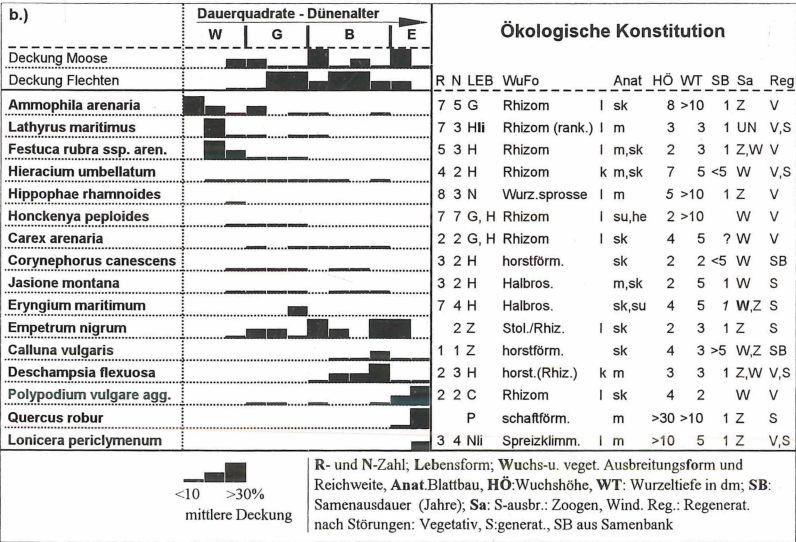
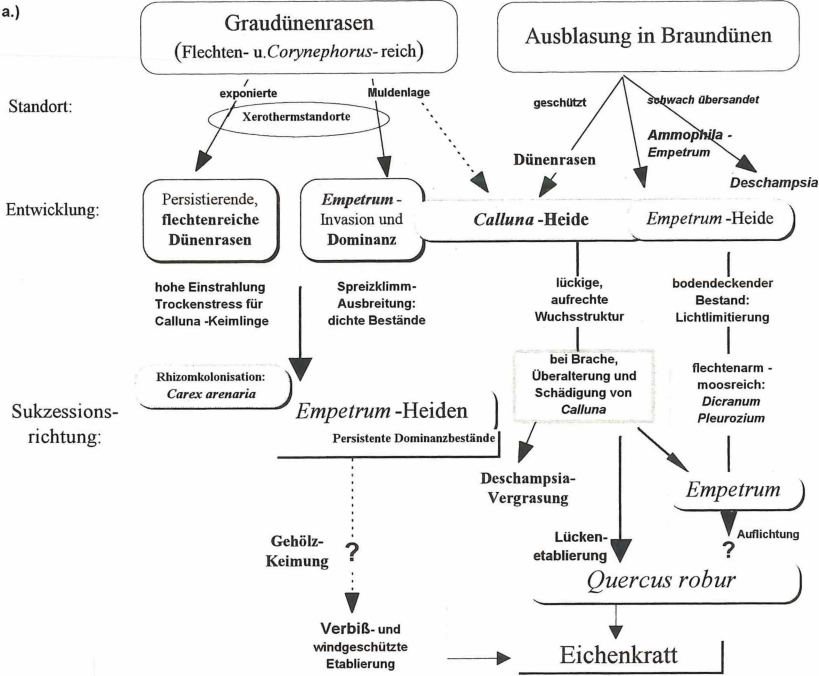


Abb. 3: Sukzessionslinien in Küsten- (Grau- und Braun-) dünen Jütlands (a.) und wesentliche Konstitutionsmerkmale ausgewählter Arten (b.). Artmächtigkeit als mittlerer Deckungsgrad in den Dauerquadrate im Untersuchungszeitraum. Aus vereinfachenden Darstellungsgründen sind einzelne Vegetationsaspekte mehrfach genannt.

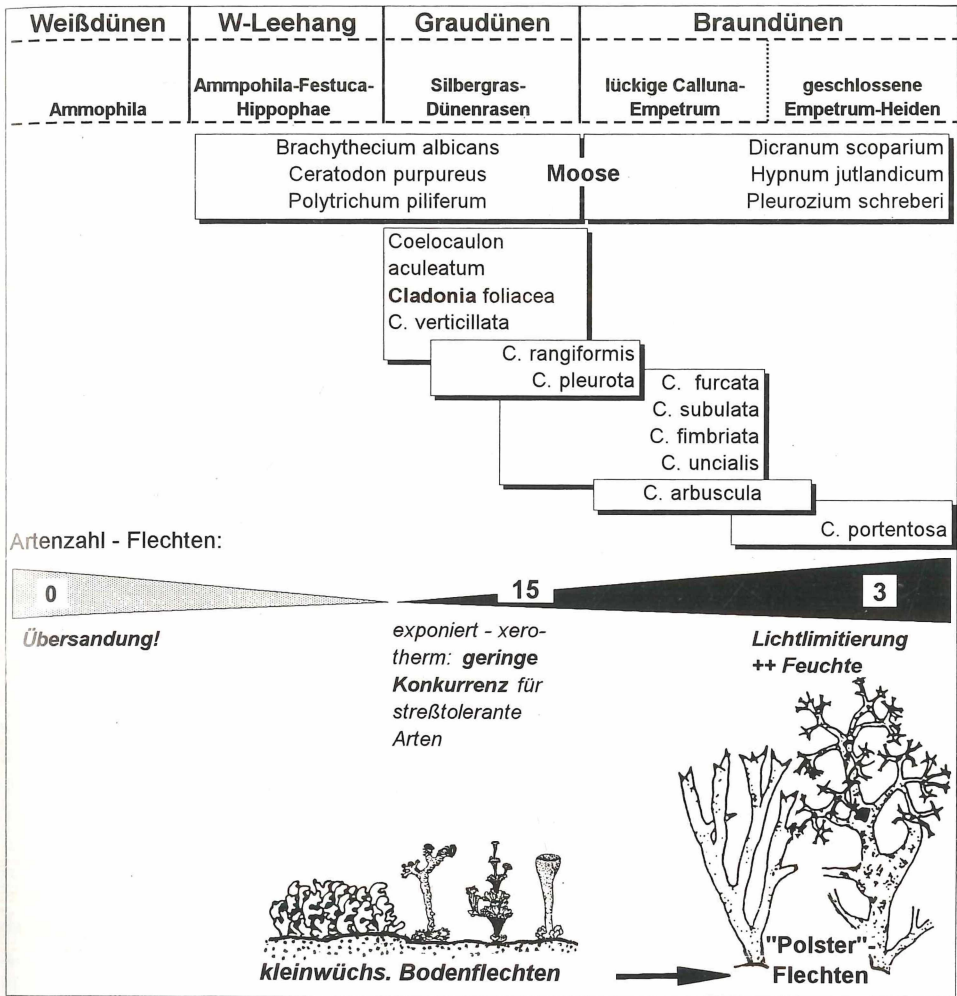


Abb. 4: Einpassung von Flechten und Moosen in die Dünensukzession. Nach Daten der Dauerflächenuntersuchungen ergänzt durch weitere Untersuchungen von Projektmitarbeiterinnen (Zeichnung H. Schwerdtner).

tegien („Bodenroller“) in exponierten Kleingrasdünenrasen (Graudünen) etablieren (Abb.4).

Geschlossene Heidestadien in der Dünenserie werden nur noch von schattentoleranten Moosen und höher wüchsigen, polsterförmigen „volume lichens“ (MAGNUSSON 1982) durchdrungen. Störungsbedingte Lücken bieten wiederum den lichtbedürftigeren und kleinwüchsigen „surface-lichens“ früherer Sukzessionsstadien Raum. Wie MAGNUSSON (1982) sowie MÜLLER et al. (1993) und KLITTMANN (1996) zeigen konnten, spiegelt die Moos- und Flechtensequenz auf kleinem Raum die mikroklimatischen Verhältnisse wider, die von den höher wüchsigen Gefäßpflanzen bestimmt werden. Dementsprechend sind die artenreichsten Flechtensynusien in den offenen, trocken-heißen Graudünen der nicht nennenswert höher wüchsigen Silbergrasdünenrasen zu suchen, was SCHUBERT (1998 – „auffallend hoher Anteil“) bestätigte. Hier bilden die streßtoleranten, krusten- blatt- und kleinpodetienförmigen Wuchsformen zuweilen nahezu die gesamte Phytomasse. Demgegenüber klingen Flechtensynusien in den vergrasenden Dünenheiden aus, in denen, wie wir gesehen haben, jede Etablierung unterdrückt wird und allenfalls über dem Streufilz noch die schattentoleranteste *Cladonia*-Wuchsform von *Cladonia portentosa* überdauern kann.

Die kleinräumige Vegetationsdynamik innerhalb der Dünenserie repräsentiert generelle Trends (multimodale Dominanz, retardierte ebenso wie rapide Dynamik oder gründereffektbestimmte Sukzession sowie gelegentliche störungsgeprägte oder klimatogene Fluktuationen). Eindrucksvoll geht dies aus der klein- wie großräumigen Mustervielfalt hervor, die ISERMANN (i. d. Bd.) in der vegetationkundlichen Übersicht des jütländischen Untersuchungsgebietes bestätigt fand. Dünensukzession ist demnach abseits uniformer Typisierung zu analysieren, was unter den eingangs betonten dynamischen Rahmenbedingungen nicht überraschen kann.

LICHTER (1998) erkannte zwar eindeutige Muster im Laufe der Sukzession, Regelmäßigkeit der Dünenbildung und Konvergenz der unterschiedlichen Lebensgemeinschaften, die „suggest a considerable complexity in this ostensibly simple ecosystem“. Statt „community convergence in species composition“ auf seit Jahrzehnten ungestörten Dünen „ähnlicher Topographie“ (LICHTER) sind aber dort divergente Sukzessionslinien vorgezeichnet, wie z.B. von OLSON (1958) festgestellt, wo „numerous potential environmental constraints“ infolge von aeolischen und anthropozoogenen Störungen („blowouts“), oder unterschiedliche Bewältigungsstrategien (z.B. Diasporenausbreitung, lokale Gründereffekte, klonales Regenerationspotential nach Störungen) zu erkennen sind. Die „driving forces“ allein mit Korrelationen zwischen physiko-chemischen Standort- und Vegetations- bzw. Sukzessionsparametern zu benennen, läßt zumeist biotische Eigenschaften und „the population processes“ (GLENN-LEWIN & VAN DER MAAREL 1992, OLFF et al. 1993) als maßgebliche Ursache von Dynamik außeracht. Veränderungen abiotischer Standortbedingungen bilden so den unverzichtbaren Rahmen, in dem die Bedeutung von „biotic forces in determining the distribution and abundance of species“ (HARPER 1983) zukünftig genauer auszuleuchten ist.

## 6. Schlußfolgerungen

Die kleinräumigen Untersuchungen zur Vegetationsdynamik ermöglichen in einem ersten Ansatz die Ursachen der vielfach deskriptiven und aus dem räumlichen Nebeneinander schematisierten und hypothetischen Dünensukzession herauszuarbeiten. Mit der kombinierten Topo-Chronosequenz konnte in verhältnismäßig kurzem Zeitraum gezeigt werden, daß die räumliche Anordnung, obwohl nicht explizit darauf angelegt, die Dünenserie cum grano salis widerspiegelt. Durch die wiederholte Sukzessionsbeobach-



tung in Dauerflächen sind zudem Sukzessionsrichtung und Mechanismen des Wandels verlässlicher als durch indirekte Methoden erkennbar. Zu erweitern bliebe die erfolgreiche Spurensuche durch ergänzende Vegetationsaspekte, die bislang nicht mit Dauerquadraten erfaßt wurden (Genisto-Callunetum, *Carex arenaria*-Kohorten und methodisch schwierig zu markierende langfristige Initial- und Weißdünenentwicklungen).

Bereits zu Beginn primärer Sukzession steht ein effizientes und passendes Set biologischer Möglichkeiten (ökologische Konstitution sensu ELLENBERG 1956) zur Besiedlung und Behauptung extremer Lebensräume zur Verfügung. Vitale Lebensäußerungen und die Konstitutionsmerkmale der beteiligten Arten können auch in Dominanzbeständen in erstaunlich feiner Weise frühzeitig Hinweise auf Ursachen von Veränderungen der Lebensgemeinschaften liefern. Weitere integrierte botanisch-zoologische Studien in Dünen sind notwendig, um die in jüngster Zeit zunehmend erkannten Interaktionen (incl. mykologischer, vgl. READ 1998) als „driving forces“ der Vegetationsdynamik in Dünen Sukzessionen weiter aufzudecken. So gesehen steht die Vegetationsdynamik auf einem historischen Feld primärer Sukzessionsforschung zwar – immer noch – am Anfang, jedoch vor einer reizvollen Aufgabe.

## 7. Zusammenfassung

In Küstendünen Westjütlands (Dänemark) wurde auf kleinräumigen Dauerflächen die Vegetationsdynamik entlang einer Dünenchronosequenz untersucht. Starke Sandaufwehungen können auf den Weißdünen nur von wenigen Arten mit raschwüchsigen Rhizomen durchwachsen werden. Graudünenrasen sind demgegenüber infolge von Wassermangel und geringer Nährstoff- und Basenversorgung streßlimitiert. Hierin eingepaßt sind artenreiche Synusien streßtoleranter Bodenflechten. Verschiedene Sukzessionslinien kennzeichnen die Dünen-Heiden. Unvorhersagbare stochastische Ereignisse, verursacht durch Ausblasungen oder zoogene Störungen, setzen die Sukzession in ein früheres Stadium zurück. Historische Voraussetzungen und aktuelle Kolonisationsprozesse ergeben so ein vielfältiges Sukzessionsmuster innerhalb der älteren Dünen. Die deterministische Komponente ist in der ökologischen Konstitution der beteiligten Pflanzenarten zu suchen. Deren unterschiedliche Kolonisationsfähigkeit, Störungsbewältigung und Streßtoleranz sowie biotische Interaktionen zwischen den verschiedenen Organismen prägen die unterschiedlichen Muster auf vergleichbaren Standorten. Diese geben daher auch nicht die tatsächliche sukzessionale Chronosequenz wieder. Notwendig zum Verständnis sich überlagernder Toposequenz und Sukzession sind integrierte botanisch und zoologische Untersuchungen. Damit können zudem voreilige Rückschlüsse auf Langzeitprozesse während der Dünen Sukzession vermieden werden.

## 8. Summary

### Small scale vegetation dynamics in permanent plots on coastal dunes

To understand the processes of vegetation change within primary succession of coastal sand dunes in Jutland (Danmark) micro-scaled permanent plots were established along a dune chronosequence. Clear patterns of initial primary succession change to a variety of patterns within older dune communities. Large deposition of drifting sand on the white-dunes covers species not being able to escape by rapid growth and elongation of shoots and

rhizoms. Spatial variation in physical and chemical stress factors (e.g. drought, low pH, and nutrient availability) determine vegetation dynamics in the grey dunes and maintain stress adapted species rich communities and particularly a high diversity of terricolous lichens. Colonization ability of later species leads to rather different succession sequences. Heathland stages are characterised by several carpet forming species (*Empetrum nigrum*, *Deschampsia flexuosa*) inhibiting further development for a longer time. Strong stochastic effects caused by blowouts of older dunes or zoogenic disturbances may setback the course of succession comparable to initial conditions. Overlaying historical conditions and the presence of multiple potential colonists suggest a high number of possible pathways. However, a deterministic component caused by species life history traits (vital attributes) and species interactions (e.g. inhibition) constrain the universality of pathways at each site. The existence of distinct patterns at similar sites demonstrates that communities of dunes do not constitute a single chronosequence. Multiple pathways of compositional change are a result of both biotic and abiotic events as well as of ecological constitution of the species themselves. Combined botanical and zoological studies of topo- and chronosequences may improve our understanding of processes and mechanisms of dune succession but avoid to draw conclusions on long-term successions uncritically.

**Dank:** Allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Dünenprojekte, die nach 1986 die Dauerflächenuntersuchungen fortführten (vgl. unveröff. Projektberichte „Dünenökologie“, AG Terr. Ökologie Univ. Bremen) und die Vegetationsaufnahmen, Zeichnungen und die ergänzende Photodokumentation dieser Auswertung zur Verfügung stellten, sei herzlich für die akribische Datenerfassung gedankt. Heinrich Kuhbier (Überseemuseum Bremen) verdanke ich ergänzende Anmerkungen zum Manuskript, M. Rückmann die bodenkundlichen Analysen.

#### **Anschrift:**

Dr. Josef Müller  
Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie  
FB 2, Universität Bremen  
Postfach 330 440  
28334 - Bremen  
e-mail: muellerj@uni-bremen.de

## Die Großpilze in den Küstendünen von Houstrup Strand (West-Jütland)

von Thiemo Klittmann und Jörg Albers

### 1. Einleitung

Großpilze finden sich in Küstendünen in den verschiedensten Vegetationseinheiten und auf vielerlei Substraten. Ihre Hyphen fixieren Sand, dienen als Nahrung für Teile der Bodenfauna und speichern Wasser. Die Fruchtkörper sind Nahrung und Lebensraum für Larven und erwachsene Tiere diverser systematischer Gruppen. Als Destruenten sind Pilze involviert in die Remineralisation toter organischer Substanz und somit wesentlich am Stoffumsatz beteiligt. Schließlich leben viele der Pilze in Dünen in Symbiose mit Pflanzenwurzeln.

Trotz ihrer Bedeutung für die Dünenökosysteme sind die Makromyceten an der Nordseeküste sowohl in den Niederlanden und der Bundesrepublik Deutschland als auch in Dänemark, wo eigentlich eine besonders große mykologische Tradition besteht, nur lückenhaft beschrieben (ARNOLDS 1983). Diese Feststellung bezieht sich auf die Inseln des Wattenmeeres, darf aber in gleichem Maße für die Festlandsküste der Nordsee gelten.

Bis heute ist die ohne Frage inzwischen große Datenbasis zur Großpilzflora der Nordseeküste nicht zusammenfassend beschrieben. Lediglich einen allgemeinen Überblick mit Verweisen auf Pilze in Küstenökosystemen bieten BON (1988), KREISEL et al. (1983-1988), KRIEGLSTEINER (1991, 1993a) sowie RYMAN & HOLMÅSEN (1992). Zumindest für die Großpilze der Dänischen Dünen gibt es eine erste Übersicht (ELBORNE 1989).

Die vorliegende Studie ist somit ein weiterer Beitrag zur Vervollständigung der Kenntnisse über Makromyceten in Küstenökosystemen. Sie liefert eine Bestandsaufnahme der Pilze in den Dünen bei Houstrup Strand in Westjütland (Dänemark), die lokal das frühherbstliche Artenspektrum darzustellen vermag und überregional einen Beitrag zur Großpilzflora der Dünen einschließlich der Dünenwälder an der Nordseeküste liefern kann.

Die Ziele der Untersuchung waren:

- die Erfassung des vorzufindenden Artenspektrums bodenbewohnender Basidiomyceten und Ascomyceten
- die Zuordnung der vorgefundenen Arten zu den Vegetationszonen der Dünenserie (vgl. ISERMANN i. d. Bd.)
- die Ableitung von Habitatansprüchen für die vorgefundenen Arten.

## 2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt in den Dünen bei Houstrup Strand, Kommune Blåbjerg/Nørre Nebel (Meßtischblatt Nørre Nebel – 1113 IV, NV; vgl. WEIDEMANN i. d. Bd.). Es erstreckt sich mit Ausnahme eines feuchten Dünentals (Dünenschlatt) und eines Birken-Eichen-Waldes von 55°46' bis 55°46,5' nördl. Breite und von 8°10,75' bis 8°12,1' östl. Länge. Es umfaßt Weiß-, Grau- und Braundünen, Feuchtheiden und Kiefern-Wälder sowie einzelne Kriechweiden-Gebüsche. Das untersuchte Schlatt liegt zwischen 55°45,30' und 55°45,44' nördl. Breite sowie 8°10,88' bis 8°11,12' östl. Länge, und der Birken-Eichen-Wald zwischen 55°41,60' und 55°41,73' nördl. Breite sowie 8°10,66' bis 8°11,42' östl. Länge.

## 3. Methoden

Vom 10. – 24.09.1994 erfolgte eine Erfassung der Makromyceten der Dünen bei Houstrup Strand, ihrer Standorte und deren Ökologie. Das Untersuchungsgebiet wurde systematisch begangen. Die vorhandenen Vegetationszonen der Dünenserie (vgl. ISERMANN i. d. Bd.) wurden auf ihre Großpilzflora hin untersucht und anhand ausgewählter Flächen mittels Vegetationsaufnahmen nach BRAUN-BLANQUET (1964) und deren Einordnung in die bestehenden Pflanzengesellschaften nach POTT (1995) sowie bedeutsamer Bodenparameter (pH, Leitfähigkeit, Karbonat,  $N_{ges}$ , Bodenfeuchte, Bodentyp) charakterisiert.

Die Determination vorgefundener Pilze erfolgte soweit möglich im Feld und ansonsten mit Binokular und Mikroskop unter Zuhilfenahme von Indikatorlösungen nach MEIXNER (1975). Verwendete Bestimmungsliteratur waren BON (1988), BREITENBACH & KRÄNZLIN (1981, 1986, 1991), GERHARDT (1984, 1985), JÜLICH (1984), MOSER (1963, 1983) sowie RYMAN & HOLMÅSEN (1992). Eine Nachbestimmung von Exsikkaten erfolgte mit Hilfe von BOERTMANN (1992), BREITENBACH & KRÄNZLIN (1995), EINHELLINGER (1997), NOORDELOOS (1994), PEGLER et al. (1995), SARNARI (1998), SCHÄFFER (1952) und STANGL (1989).

pH-Wert und Leitfähigkeit wurden in Aqua bidest. mit Meßelektroden der Typen WTW-pH-95 und WTW-LF-95 bestimmt. Der Gehalt an Karbonat wurde per Feldmethode nach KA Boden (AG BODEN 1994) näherungsweise ermittelt. Der Gehalt an Gesamt-Stickstoff wurde gemäß DIN 19684/Teil 4 (Kjeldahl-Methode) gemessen. Die Bodenfeuchte wurde subjektiv eingeschätzt und der Bodentyp wurde nach KA Boden (AG BODEN 1994) per Profilanstich und Fingerprobe ermittelt.

## 4. Ergebnisse

Das Artenspektrum der Großpilze in den Dünen bei Houstrup Strand und die bodenkundlichen Parameter der untersuchten Vegetationszonen sind in der folgenden Tabelle dargestellt (Tab. 1). Die Arten sind rein qualitativ erfaßt, ihr Vorhandensein ist durch ein X gekennzeichnet und die Reihenfolge entsteht durch die Anordnung nach ihrem Vorkommen innerhalb der bestehenden Dünenzonierung.

### 4.1 Artenzahl und Anzahl gefährdeter Arten

Im Untersuchungsgebiet wurden insgesamt 139 Arten aus 50 Gattungen gefunden (Tab. 1). Bei 12 Exemplaren war nur eine Bestimmung bis zur Gattung möglich, 10 Exemplare der Gattung *Cortinarius* konnten nur bis zur Untergattung bestimmt werden, und bei

18 Arten mußte die Determination unsicher bleiben und mit einem cf. gekennzeichnet werden. Unter letzteren sind auch 4 Arten aus den angeführten Roten Listen Dänemarks, Schleswig-Holsteins und der Bundesrepublik Deutschland.

Von den 139 Arten sind 33 als gefährdet bis stark gefährdet, einzelne gar als vom Aussterben bedroht einzustufen.

In der Vorgesprochenen Dänischen Roten Liste der Pilze (VETERHOLT 1998) tauchen lediglich fünf der nachgewiesenen Arten auf. Mit einer Gefährdungskategorie belegt ist dabei nur *Bolbitius lacteus* als „selten“. *Entoloma chalybaeum* agg., *Geoglossum arenaria* sowie *Suillus flavidus* gelten als „beobachtungswürdig“ und *Gomphidius glutinosus* ist „zu beobachten, da eventuell durch Luftverschmutzung gefährdet“.

Auf der vorläufigen Liste verschollener und gefährdeter Großpilze in Schleswig-Holstein („Rote Liste Pilze“) (DIERKING-WESTPHAL et al. 1982) sind dagegen 14 der vorgefundenen Arten aufgeführt, 4 als „durch Seltenheit gefährdet“, 4 als „mäßig gefährdet“, 3 als „stark gefährdet“ und 3 als „vom Aussterben bedroht“. Trotz regionaler Nähe weist dies darauf hin, daß in Schleswig-Holstein den Pilzen der Dünen und offenen Sande sowie den Pilzen der naturnahen bodensauren Nadelwälder wesentlich weniger geeignete Lebensräume zur Verfügung stehen als in Dänemark. Schleswig-Holsteins westliche Festlandsküste wird von Marschen des Wattenmeeres gebildet und Dünenökosysteme existieren nur auf den wenigen vorgelagerten Geestkerninseln. Die Dänische Nordseeküste ist im Gegensatz dazu fast durchgehend von Dünen gesäumt, unterbrochen lediglich von einigen Geestkliffs und im Süden von den nördlichsten Ausläufern der Wattenmeerküste der südlichen Nordsee. Die Dünenökosysteme der Küste West-Jütlands haben somit für die Makromyceten überregionale Bedeutung.

Auf der Roten Liste der gefährdeten Großpilze in Deutschland (AUTORENKOLLEKTIV 1992) stehen gar 24 der in Houstrup Strand nachgewiesenen Arten, 18 als „gefährdet“, 4 als „stark gefährdet“ und 2 als „vom Aussterben bedroht“. Bei einer ganzen Reihe von Arten zeigen die Roten Listen von Deutschland und von Schleswig-Holstein allerdings unterschiedliche Einschätzungen. Sehr deutliche Unterschiede bestehen zur Roten Liste Dänemarks.

## 4.2 Die Großpilze in der Dünenzonierung

Im folgenden wird die Einordnung der Großpilze in die bestehende orographische und vegetationskundliche Dünenzonierung bei Houstrup Strand aufgezeigt (Tab. 1) und anhand weniger charakteristischer Pilzarten beschrieben. Für die Benennung der mykologisch untersuchten Vegetationszonen der Dünenserie gelten die Konventionen von WEIDEMANN und ISERMANN (i. d. Bd.).

### Strand

Auf dem Strand wurden keine Großpilze vorgefunden, weder auf den vegetationslosen Flächen noch auf den Initialdünen.

### Jüngere Weißdünen

Die jüngeren Weißdünen hatten den höchsten pH-Wert aller untersuchten Vegetationszonen (6,2), die höchste Leitfähigkeit (30 µS/cm), einen erhöhten Karbonatgehalt (< 0,5 %), aber einen geringen Stickstoffgehalt (0,02 ‰). Der Boden war ein Lockersyrosem und zum Zeitpunkt der Untersuchung frisch. Die Vegetationsbedeckung betrug 30 %.

In den jungen Weißdünen, auf der Seeseite des ersten Dünenzuges, im stark von Wind und Salz beeinflussten Bereich wurden drei Arten nachgewiesen: *Psathyrella ammophila*



Tab. 1: Die Großpilze in den Dünen bei Houstrup Strand (West-Jütland), angeordnet nach ihrem Vorkommen (X) innerhalb der bestehenden Dünenzonierung. Die Vegetationszonen: JW = Junge Weißdüne, ÄW = Ältere Weißdüne, GD = Graudüne, BD = Braundüne, FH = Feuchtheide, KW = Kiefern-Wald, BEW = Birken-Eichen-Wald, DS = Dünenschlatt, KG = Kriechweiden-Gebüsch. Bodenfeuchte: fr. = frisch, fe. = feucht, naß = naß. Bodentyp: Ls. = Lockersyrosem, Rs. = Regosol, Ps. = Podsol. Gefährdung der Arten lt. Rote Listen: Dk = Vorgeschlagene Dänische Rote Liste der Pilze (VESTERHOLT 1998): R=sehr selten, aber aufgrund geringer Spezialisierung noch an weiteren Standorten zu erwarten, X=beobachtungswürdig (wenig bekannt u./o. stark spezialisiert u./o. in Nachbarländern im Rückgang), O=zu überwachende Arten (evtl. bedroht durch Luftverschmutzung); SH = Vorläufige Liste verschollener und gefährdeter Großpilze in Schleswig-Holstein („Rote Liste Pilze“) (DIERKING-WESTPHAL et al. 1982): 1.2=vom Aussterben bedroht, 2=stark gefährdet, 3=mäßig gefährdet, 4=durch Seltenheit gefährdet; D = Rote Liste der gefährdeten Großpilze in Deutschland (AUTORENKOLLEKTIV 1992): 1=vom Aussterben bedroht, 2=stark gefährdet, 3=gefährdet.

Vegetationszone	JW	ÄW	GD	BD	FH	KW	BEW	DS	KG
pH des Bodens	6,2	5,9	5,3	5,9	4,7	4,5	-	4,0	5,8
Leitfähigkeit des Bodens [µS/cm]	30	13	6	9	15	13	-	-	13
Karbonatgehalt des Bodens [%]	<0,5	0,5	<0,5	0	0	0	-	-	0
Gesamt-N-Gehalt des Bodens [%]	0,02	0,11	0,11	0,24	0,35	0,53	-	-	0,42
Bodenfeuchte	fr.	fr.	fr.	fr.	naß	fe.	fr.	naß	fr.
Bodentyp	Ls.	Ls.	Rs.	Rs.	Rs.	Ps.	-	-	Rs.
Deckungsgrad der Vegetation [%]	30	70	80	95	100	100	100	100	100

Art	Dk	SH	D	
<i>Phallus hadriani</i> Vent.: Pers.		4	2	X
<i>Peziza ammophila</i> Durieu & Montagne			2	X
<i>Psathyrella ammophila</i> (Dur. & Lev.) P. D. Orton			2	X
<i>Rhodocybe</i> spec.				X
<i>Bolbitius lacteus</i> J. Lge.	R			X
<i>Bolbitius vitellinus</i> (Pers.: Fr.) Fr.				X
<i>Bovista plumbea</i> Pers.: Pers.				X
<i>Hygrocybe conica</i> s. l.				X
<i>Calvatia utriformis</i> (Scop.: Pers.) Perdeck		2	3	X
<i>Melanoleuca cinereifolia</i> (M. Bon) M. Bon			3	X
<i>Vascellum pratense</i> (Pers.: Pers.) Kreis				X
<i>Mycena pura</i> (Pers.: Fr.) Kumm.				X
<i>Lycoperdon lividum</i> Pers.				X
<i>Marasmius oreades</i> (Bolt.: Fr.) Fr.				X
<i>Crinipellis scabellata</i> (Alb. & Schw.: Fr.) Kuypp.			3	X
<i>Geoglossum arenaria</i> (Rostr.) Lloyd	X		1	X
<i>Inocybe lacera</i> (Fr.: Fr.) Kumm.				X
<i>Laccaria maritima</i> (Teodor.) Sing.			1	X
<i>Scleroderma</i> cf. <i>bovista</i> Fr.				X
<i>Mycena leptcephala</i> (Pers.: Fr.) Gill.				X
<i>Mycena</i> spec. (A)				X
<i>Psilocybe montana</i> (Pers.: Fr.) Kumm.				X
<i>Rhodocybe</i> cf. <i>caelata</i> (Fr.) R. Mre.			3	X
<i>Mycena sanguinolenta</i> (Alb. & Schw.: Fr.) Kumm.				X
<i>Amanita pantherina</i> (DC: Fr.) Krombh.				X
<i>Agaricus cupreobrunneus</i> (Schff. & Steer) Moeller		4	3	X
<i>Collybia dryophila</i> (Bull.: Fr.) Kumm.				X
<i>Entoloma chalybaeum</i> (Pers.: Fr.) Noord.	X			X
<i>Entoloma serrulatum</i> (Pers.: Fr.) Hesl.			3	X
<i>Galerina</i> spec. (A)				X
<i>Galerina</i> spec. (B)				X
<i>Rhodocybe popinalis</i> (Fr.) Sing.		1.2	3	X
<i>Rickenella fibula</i> (Bull.: Fr.) Raith.				X



Vegetationszone	JW	ÄW	GD	BD	FH	KW	BEW	DS	KG
pH des Bodens	6,2	5,9	5,3	5,9	4,7	4,5	-	4,0	5,8
Leitfähigkeit des Bodens [µS/cm]	30	13	6	9	15	13	-	-	13
Karbonatgehalt des Bodens [%]	<0,5	0,5	<0,5	0	0	0	-	-	0
Gesamt-N-Gehalt des Bodens [‰]	0,02	0,11	0,11	0,24	0,35	0,53	-	-	0,42
Bodenfeuchte	fr.	fr.	fr.	fr.	naß	fe.	fr.	naß	fr.
Bodentyp	Ls.	Ls.	Rs.	Rs.	Rs.	Ps.	-	-	Rs.
Deckungsgrad der Vegetation [%]	30	70	80	95	100	100	100	100	100

Art	Dk	SH	D	
<i>Collybia maculata</i> (Alb. & Schw.: Fr.) Kumm				X
<i>Entoloma cf. vinaceum</i> (Scop.: Fr.) Arn.& Noord.			3	X X
<i>Cystoderma amianthinum</i> (Scop.) Fayod				X X
<i>Entoloma spec.</i>				X X X
<i>Galerina hypnorum</i> (Schrank: Fr.) Kuehn.		3		X X X
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> (Wulf.: Fr.) R. Mre.				X X X
<i>Mycena galopus</i> (Pers.: Fr.) Kumm.				X X X
<i>Mycena epipterygia</i> (Scop.) S. F. Gray				X X X
<i>Lactarius rufus</i> (Scop.: Fr.) Fr.				X X X
<i>Russula emetica</i> var. <i>sylvestris</i> Sing.				X X X
<i>Suillus bovinus</i> (L.: Fr.) O. Kuntze				X X X
<i>Suillus variegatus</i> (Swartz.: Fr.) O. Kuntze				X X X
<i>Gomphidius rutilus</i> (Schaeff.: Fr.) Lund				X X X
<i>Lactarius helvus</i> (Fr.) Fr.				X X X
<i>Russula decolorans</i> Fr.		3		X X X
<i>Russula paludosa</i> Britz.				X X X
<i>Suillus flavidus</i> (Fr.) Sing.	X		2	X X X
<i>Calocera viscosa</i> (Pers.: Fr.) Fr.				X X X
<i>Marasmius androsaceus</i> (L.: Fr.) Fr.				X X X
„ <i>Cortinarius</i> „UG <i>Telamonia</i> (A)“ „				X X X
<i>Mycena metata</i> (Fr.) Kumm.				X X X
<i>Psathyrella spec.</i>				X X X
<i>Stropharia semiglobata</i> (Batsch.: Fr.) Quéf.				X X X
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.		2	3	X X X
<i>Cortinarius cinnamomeus</i> (L.: Fr.) Fr.				X X X
<i>Cortinarius semisanguineus</i> (Fr.) Mos.				X X X
„ <i>Cortinarius</i> „UG <i>Telamonia</i> (B)“ „				X X X
<i>Gomphidius glutinosus</i> (Schaeff.: Fr.) Fr.	O			X X X
<i>Gomphidius roseus</i> (Fr.) Fr.		2	3	X X X
<i>Laccaria proxima</i> (Boud.) Pat.		4		X X X
<i>Lactarius deliciosus</i> (L.) S. F. Gray				X X X
<i>Lactarius hepaticus</i> Plowr. Ap. Boud.				X X X
<i>Lactarius semisanguifluus</i> (Paulet: Fr.) Fr.		3	3	X X X
<i>Rhizopogon obtectus</i> (Sprengel) Rauschert				X X X
<i>Suillus luteus</i> (L.: Fr.) S. F. Gray				X X X
<i>Thelophora terrestris</i> Fr.				X X X
<i>Tricholoma fulvum</i> (DC: Fr.) Sacc. non Bull.				X X X
<i>Paxillus atrotomentosus</i> (Batsch.: Fr.) Fr.				X X X
<i>Microcollybia cooki</i> (Bres.) Lennox				X X X
<i>Hypholoma myosotis</i> (Fr.: Fr.) Mos.			3	X X X
<i>Clitocybe spec.</i>				X X X
<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.: Pers.				X X X
<i>Mycena adonis</i> (Bull.: Fr.) S. F. Gray		1.2	3	X X X
<i>Mycena spec.</i> (B)				X X X
<i>Panaeolus fimiputris</i> (Bull.: Fr.) Quéf.			3	X X X
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. & Schw.: Fr.) Fr.				X X X
<i>Tremella encephala</i> Pers.: Pers.				X X X
<i>Clitocybe clavipes</i> (Pers.) Kumm.				X X X
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.: Fr.) Kumm.				X X X
<i>Mycena galericulata</i> (Scop.: Fr.) S. F. Gray				X X X
<i>Amanita fulva</i> Sing.				X X X
<i>Amanita rubescens</i> (Pers.: Fr.) S.F. Gray				X X X
<i>Boletus edulis</i> Bull.: Fr.				X X X

Vegetationszone	JW	ÄW	GD	BD	FH	KW	BEW	DS	KG
pH des Bodens	6,2	5,9	5,3	5,9	4,7	4,5	-	4,0	5,8
Leitfähigkeit des Bodens [µS/cm]	30	13	6	9	15	13	-	-	13
Karbonatgehalt des Bodens [%]	<0,5	0,5	<0,5	0	0	0	-	-	0
Gesamt-N-Gehalt des Bodens [%]	0,02	0,11	0,11	0,24	0,35	0,53	-	-	0,42
Bodenfeuchte	fr.	fr.	fr.	fr.	naß	fe.	fr.	naß	fr.
Bodentyp	Ls.	Ls.	Rs.	Rs.	Rs.	Ps.	-	-	Rs.
Deckungsgrad der Vegetation [%]	30	70	80	95	100	100	100	100	100
Art	Dk	SH	D						
<i>Xerocomus badius</i> (Fr.) Kuehn.: Gilb.						X	X		
<i>Amanita gemmata</i> (Fr.) Bertil.	4					X	X		
<i>Lactarius turpis</i> (Weinm.) Fr.						X	X		
<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.: Fr.) S. F. Gray						X	X		
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (I)“ „“							X		
<i>Cortinarius paleaceus</i> Fr.							X		
<i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Bull.: Fr.) Quéł.							X		
<i>Russula nigricans</i> Fr.							X		
<i>Scleroderma citrina</i> Pers.							X		
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (L.: Fr.) Quéł.							X		
<i>Lactarius theiogalus</i> (Bull.: Fr.) S. F. Gray							X		
<i>Lactarius quietus</i> (Fr.: Fr.) Fr.							X		
<i>Laccaria amethystea</i> (Bull.) Murr.							X		
<i>Russula amoenolens</i> Romagn.							X		
<i>Russula laccata</i> Huijsm.							X		
<i>Xerocomus chrysenteron</i> (Bull.: St. Amans) Quéł.							X		
<i>Amanita citrina</i> (Schaeff.) S. F. Gray							X		
<i>Amanita porphyria</i> Alb. & Schw.: Fr.	3						X		
<i>Russula ochroleuca</i> (Pers.) Fr.							X		
<i>Collybia butyracea</i> (Bull.: Fr.) Kumm.							X		
<i>Collybia peronata</i> (Bolt.: Fr.) Sing.							X		
<i>Lycoperdon umbrinum</i> Pers.: Pers.							X		
<i>Mycena polygramma</i> (Bull.: Fr.) S. F. Gray							X		
<i>Nyctalis parasitica</i> (Bull.: Fr.) Fr.							X		
<i>Psathyrella candolleana</i> (Fr.) R. Mre.							X		
<i>Laccaria laccata</i> (Scop.: Fr.) Berk. & Br.						X	X	X	X
<i>Amanita muscaria</i> (L.) Pers.						X	X		X
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch.: Fr.) Fr.						X	X		X
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (G)“ „“								X	
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (H)“ „“								X	
<i>Hygrocybe miniata</i> (Fr.) Kumm.								X	
<i>Hypholoma elongatum</i> (Pers. emend. Fr.) Rick.								X	
<i>Cortinarius palustris</i> (Mos.) Mos.	3							X	X
<i>Cortinarius trivialis</i> J. Lge.								X	X
<i>Cortinarius uliginosus</i> Berk.	3							X	X
<i>Hebeloma spec.</i>								X	X
<i>Cortinarius cf. anomalus</i> (Fr.: Fr.) Fr.	1.2								X
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Sericeocybe</i> „“									X
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (C)“ „“									X
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (D)“ „“									X
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (E)“ „“									X
„ <i>Cortinarius</i> „“UG <i>Telamonia</i> (F)“ „“									X
<i>Hebeloma cf. leucosarx</i> P. D. Orton	3								X
<i>Laccaria bicolor</i> (R. Mre.) P. D. Orton									X
<i>Lactarius cf. mitissimus</i> Fr.									X
<i>Russula cf. atrorubens</i> Quéł.									X
<i>Russula cf. nitida</i> (Pers.: Fr.) Fr.									X
<i>Tricholoma cingulatum</i> (Fr.) Jacobasch	3								X
<i>Inocybe spec.</i>									X
<i>Mycena acicula</i> (Schaeff.: Fr.) Kumm.									X
<i>Mycena cf. clorantha</i> (Fr.: Fr.) Kumm.									X
<i>Mycena spec.</i> (D)									X
<i>Mycena spec.</i> (C)									X

(95 % der Fruchtkörper dort), *Phallus hadriani* und *Peziza ammophila*. Alle wurden saprophytisch auf toten Wurzeln des Strandhafers (*Ammophila arenaria*) gefunden, erstere auch auf Strandroggen (*Leymus arenarius*). ELBORNE (1996) beschreibt *Ps. ammophila* als die allgemeinste und am weitesten verbreitete Großpilzart der dänischen und nordeuropäischen Dünen, meist an *Ammophila arenaria*, aber auch an anderen Gräsern stabiler Küsten- und Binnendünen. Nach eigenen Beobachtungen bevorzugt diese Art zum einen im Untersuchungsgebiet aber deutlich die Luv-Seiten relativ mobiler Weißdünen und kommt zum anderen auf Spiekeroog sogar auf Embryonaldünen des Strandes vor. *Pe. ammophila* findet sich an ähnlichen Standorten (HOHMEYER 1986). Insgesamt sind *Ps. ammophila* und *Pe. ammophila* fast ausschließlich auf Weißdünen an Meeresküsten anzutreffen. *P. hadriani* dagegen fand sich im Untersuchungsgebiet eher auf den Kämmen der Weißdünen und ist auch aus offenen, sandigen Habitaten des Binnenlandes beschrieben (WINTERHOFF 1975, 1977, 1980). Die Mycelien dieser Arten reichen zum Teil sehr tief in den Sand und wachsen wahrscheinlich entlang der Wurzelstockwerke des Strandhafers bei Neuaufsandungen mit. Mit hohen Fruchtkörpern begegnen sie den Übersandungen in diesem außerordentlich mobilen Lebensraum. Ein in der jungen Weißdüne gefundenes Exemplar der Gattung *Rhodocybe* konnte nicht bis auf Artniveau determiniert werden.

*Pe. ammophila*, *P. hadriani* und *Ps. ammophila* werden auch von ROTHEROE (1993) zu den charakteristischen Arten der mobilen „yellow dunes“ gezählt. Interessanterweise kommt auf der Düne Helgolands zwar auch *Ps. ammophila* vor, gerade *P. hadriani* und *Peziza ammophila* aber fehlen dort (LOHMEYER 1995). FINSCHOW & KUHBIER (1980) diskutieren, daß *P. hadriani* den Übergangsbereich von Weiß- zu Graudüne bevorzugt, weil es dort zwar noch ausreichend kalkhaltig aber nicht mehr so sandbewegt sei. In Houstrup Strand kam er aber deutlich nur in den jungen Weißdünen vor, wo noch erhebliche Sandbewegungen beobachtet wurden und mied vollständig die festgelegten Weißdünenhänge bzw. die Übergänge zur Graudüne. *P. hadriani* wird auf den Westfriesischen Inseln (WESTHOFF & DEN HELD 1975) und den Ostfriesischen Inseln (RUNGE 1962) pflanzensoziologisch dem Elymo-Ammophiletum zugeordnet. Eine Übersicht zu seinem Vorkommen auf den Ostfriesischen Inseln und zu Literatur über seine Verbreitung in sandigen, trockenen Lebensräumen der Küsten und des Binnenlandes in Europa und darüber hinaus findet sich bei FINSCHOW & KUHBIER (1980). Schließlich ist zu erwähnen, daß bemerkenswerte mykofloristische Ähnlichkeiten mit den Offensandbereichen und Trockenrasen des nördlichen Oberrheingebietes (WINTERHOFF 1978) bestehen. Nicht nur *P. hadriani* konnte dort nachgewiesen werden, sondern selbst die sonst vorwiegend auf die Küstendünen beschränkten Arten *Psathyrella ammophila* und *Peziza ammophila* wurden dort gefunden.

### Ältere Weißdünen

Die älteren Weißdünen hatten einen relativ hohen pH von 5,9, eine geringe Leitfähigkeit (13 µS/cm), den höchsten Karbonatgehalt aller untersuchten Vegetationszonen (0,5 %) und einen Stickstoffgehalt von 0,11 ‰. Der Boden war ein Lockersyrosem und zum Zeitpunkt der Untersuchung frisch. Die Vegetationsbedeckung betrug 70 %.

Die älteren Weißdünen sind vom Meer abgewandt. Der Wind hat dort weniger starken Einfluß, entsprechend sind Sandbewegung und Salzeinfluß deutlich abgeschwächt. Dennoch sind auch dort nur wenige Großpilze vorgekommen. Die häufigsten Arten waren *Calvatia utriformis*, *Vascellum pratense*, *Hygrocybe conica* s.l., *Lycoperdon lividum* und *Crinipellis scabella*. *H. conica* ist übrigens der häufigste Pilz in der Düne Helgolands (LOHMEYER 1995). Alle vorgenannten Arten sind an trockene, sandige Bedingungen angepaßt. Die meisten sind jedoch auch von ähnlichen Standorten im Binnenland beschrieben (z.B. *C. utriformis*, *C. scabella*, *H. conica*, WÖLDECKE 1990), wenngleich sie dort ungleich stärker bedroht sind (Melioration, Bebauung). Erwähnenswert in den älteren Weißdünen ist auch *Melanoleuca*

*cinereifolia*, eine Art, die auch auf den Ostfriesischen Inseln in Dünen verbreitet ist. Erstaunlich war der Fund von *Bolbitius lacteus*, der in der Roten Liste Dänemarks für Laubwälder beschrieben wird. *Bolbitius vitellinus* dagegen ist von den Ostfriesischen Inseln ebenso bekannt wie von Fettgrünland (WÖLDECKE 1990).

### Graudünen

Die Graudünen hatten einen pH von 5,3, die geringste Leitfähigkeit aller untersuchten Vegetationszonen (6  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), einen Karbonatgehalt von < 0,5 % und einen Stickstoffgehalt von 0,11 ‰. Der Boden war ein Regosol und zum Zeitpunkt der Untersuchung frisch. Die Vegetationsbedeckung betrug 80 %.

Die Graudünen bei Houstrup Strand waren im Untersuchungszeitraum sehr arm an Großpilzen. Lediglich *C. scabella* und *L. lividum* als Rest der Weißdünenpilzflora sowie *Psilocybe montana* und *Rhodocybe cf. caelata* als Repräsentanten der frühen Heidesukzessionsstadien konnten nachgewiesen werden. In Ausblasungen innerhalb der Graudünen fanden sich in der Nähe erster kleiner Krähenbeer-Sträucher (*Empetrum nigrum*) landeinwärts gesehen die ersten Mykorrhizapilze: *Geoglossum arenaria*, *Inocybe lacera*, *Laccaria maritima* und *Scleroderma cf. bovista*. *G. arenaria* (MAAS GEESTERANUS 1964, BENKERT 1976) und *L. maritima* (PÁZMÁNY 1994) sind typische Küstenbewohner des nördlichen Mitteleuropas. Laut ELBORNE (1996) hat *L. maritima* nordische Verbreitung von den Niederlanden bis nach Skandinavien und Grönland.

Die Graudünen bei Houstrup Strand sind eine Vegetationszone mit einer charakteristischen Mykoflora, welche einen hohen Anteil an seltenen und küstentypischen Arten aufweist, was ARNOLDS (1983) auch für die Graudünen der Wattenmeerinseln feststellte. *Bovista plumbea*, *Marasmius oreades*, *Mycena leptcephala*, *P. montana* und *R. caelata* wurden dagegen auch von einem binnenländischen Trockenrasen beschrieben (WÖLDECKE 1990). Überhaupt sind Trockenrasen erst in jüngerer Vergangenheit Gegenstand intensiverer mykologischer Beobachtung geworden. Dabei standen jedoch im wesentlichen Standorte des Binnenlandes im Mittelpunkt (ARNOLDS 1981 und 1982, WINTERHOFF 1977 und 1980). Information zu Großpilzen in Trockenrasen der Küstendünen liegt nur sehr spärlich und verstreut vor.

### Braundünen

In den Braundünen wurde ein erstaunlich hoher pH von 5,9 festgestellt, aber nur eine geringe Leitfähigkeit (9  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ). Sie enthielten kein Karbonat und hatten einen Stickstoffgehalt von 0,24 ‰. Der Boden war ein Regosol und zum Zeitpunkt der Untersuchung frisch. Die Vegetationsbedeckung betrug 95 %.

In den Braundünen war die Großpilzflora im Vergleich zu den vorher genannten Vegetationszonen der Dünenreihe deutlich diverser. Innerhalb der dortigen Pilzartenliste findet sich ein breites Spektrum ökologischer Ansprüche. Pilze der Weiß- und Graudünen sind ebenso vertreten wie eher unspezifische oder ubiquitäre Arten des trockenen Graslandes und trockener Wälder. Ursache dafür dürfte die mosaikartige Struktur der älteren Dünenbereiche mit ihren verschiedenartigsten Lebensräumen und Pflanzenbeständen sein, von der kleinsträumigen Verzahnung auf der Ebene von Kryptogamen-Synusien bis hin zu der großräumigen Durchdringung auf der Ebene von Phanerogamen-Assoziationen. So gelten die Diskussionsansätze des vorangehenden Absatzes für die Vertreter der Graudünen-Mykoflora in dieser Vegetationszone in gleichem Maße.

Bemerkenswert ist einerseits das Vorkommen der vier seltenen Arten *Agaricus cupreobrunneus*, *Entoloma chalybaeum* agg., *Entoloma serrulatum* und *Rhodocybe popinalis* und andererseits die Mykorrhizaverbindung von *Amanita pantherina* mit *Empetrum nigrum*. *E. chalybaeum* findet sich in Niedersachsen vorwiegend in Sandtrockenrasen und Halbtrocken-



rasen des Binnenlandes und in Graudünen der Küsten (WÖLDECKE 1998). *A. cupreobrunneus* und *R. popinalis* haben laut WÖLDECKE (1990) in Niedersachsen ihre Verbreitungsschwerpunkte vermutlich in Graudünen auf den Ostfriesischen Inseln, wenngleich beide auch von binnenländischen Sandtrockenrasen bekannt sind. In den Niederlanden ist *A. cupreobrunneus* typisch für nicht oder wenig gedüngte, eher trockene Sandböden in Küstendünen (ARNOLDS 1989).

### Feuchtheiden

In den Feuchtheiden wurde ein pH von 4,7 gemessen und eine Leitfähigkeit von 15  $\mu\text{S}/\text{cm}$ . Sie enthielten kein Karbonat und hatten einen Stickstoffgehalt von 0,35 ‰. Der Boden war ein Regosol und zum Zeitpunkt der Untersuchung naß. Die Vegetationsbedeckung betrug 100 %.

Die Feuchtheiden erscheinen mykologisch gesehen als Übergänge zwischen den trockeneren Heiden der Braundünen mit *Empetrum nigrum* und *Calluna vulgaris* einerseits und den Kiefern-Wäldern mit *Pinus sylvestris* andererseits. Es fanden sich sowohl Arten der offenen Dünen als auch Arten der Kiefern-Wälder. Bemerkenswert ist das Vorkommen der seltenen bzw. sehr seltenen Arten *Entoloma cf. vinaceum* und *Suillus flavidus*.

### Kiefern-Wälder

In den Kiefern-Wäldern wurde ein pH von 4,5 festgestellt und eine Leitfähigkeit von 13  $\mu\text{S}/\text{cm}$ . Ihr Boden enthielt kein Karbonat und hatte einen Stickstoffgehalt von 0,53 ‰. Der Boden war ein Podsol und zum Zeitpunkt der Untersuchung feucht. Die Vegetationsbedeckung betrug 100 %.

Die Kiefern-Wälder bei Houstrup Strand sind wie überall an der Nordseeküste zur Sandfestlegung angepflanzte Forsten außerhalb der natürlichen Nadelwaldareale. In dieser an die Braundünen grenzenden Vegetationszone konnten sich aber nahezu natürliche Bestände entwickeln. Dies läßt zumindest die Großpilzflora vermuten. Viele der dort vorgefundenen Arten sind nämlich obligate Mykorrhizapartner der Kiefer, die in Kiefern-Forsten und -Schonungen zumindest des nordwestdeutschen Binnenlandes eher nicht anzutreffen sind.

Die überwiegende Mehrzahl der Pilze in den Kiefern-Wäldern bevorzugt saure Bodenverhältnisse. Bemerkenswerterweise fanden sich dort aber auch Exemplare der Arten *Lactarius deliciosus*, *Lactarius semisanguifluus* und *Gomphidius glutinosus*, die eigentlich von kalkhaltigen Standorten bekannt sind und zudem aus den natürlichen Arealen der Nadelwälder in Süddeutschland und Nordeuropa stammen. Zusammen mit dem Vorkommen von *Hypholoma myosotis* und *Mycena adonis*, zwei seltenen saprophytischen Arten saurer Rohhumusböden, und vor allem dem massenhaften Auftreten des in Mitteleuropa überall sehr seltenen *Suillus flavidus* erwiesen sich die Kiefern-Wälder somit aus mykologischer Sicht als überaus wertvolle Pilzhabitats, deren Bedeutung weit über den reinen Wind- und Küstenschutz hinausgeht. Zu einer ähnlichen Einschätzung gelangte ARNOLDS (1983) und faßte zusammen, daß die Mykoflora mit einer erheblichen Zahl an Seltenheiten und an küstenbewohnenden Arten in Anbetracht der armen Ausstattung mit Phanerogamen, Moosen und Flechten auf den Inseln des Wattenmeeres wohl den wichtigsten Beitrag zum botanischen Wert dieser gepflanzten Nadelwälder ausmacht.

### Birken-Eichen-Wald

Der exemplarisch untersuchte Birken-Eichen-Wald (*Betula pendula*, *Quercus robur*) südlich von Houstrup Strand (Boden frisch, Vegetationsbedeckung 100 %) zeigte eine Mykoflora, wie sie auch in ähnlichen Wäldern des Binnenlandes zu finden ist. Neben den Mykorrhizapartnern von Birke und Eiche wurden verschiedene unspezifische und ubi-



quitäre Arten nachgewiesen. So stellte auch ARNOLDS (1983) fest, daß sich die Großpilzflora der Laubwälder auf den Inseln im Wattenmeer wesentlich weniger von denen anderer Sandböden unterscheidet, als die der Nadelwälder.

### Dünenschlatt

Im Vergleich zu allen anderen Vegetationszonen ist das untersuchte Dünenschlatt (pH 4,0 und Vegetationsbedeckung 100 %) als einziges mehr oder weniger ständig feucht oder naß und in großen Teilen von Hochmoorvegetation bewachsen. Neben Mykorrhizapilzen der eingestreuten Kiefern sind vor allem *Cortinarius palustris* und *Cortinarius uliginosus* zu erwähnen, zwei zwischen Torfmoosen zu findende Mykorrhizapilze von Weiden (*Salix spec.*), die zumindest im Binnenland durch zunehmendes Verschwinden von Mooren bedroht sind. *C. uliginosus* in seinen verschiedenen Formen ist einer der häufigsten Mykorrhizapilze der Dünen auf den Ostfriesischen Inseln, meist bei *Salix repens*, seltener bei *Hippophaë rhamnoides* und teilweise sogar ohne Gehölzpartner. Bemerkenswert sind zudem die deutlich mit Sphagnen assoziierten Arten *Hygrocybe miniata* und *Hypholoma elongatum*.

### Kriechweiden-Gebüsche

In den Kriechweiden-Gebüschchen (*Salix repens*) wurde ein pH von 5,8 gemessen und eine Leitfähigkeit von 13 µS/cm. Ihr Boden enthielt kein Karbonat und hatte einen Stickstoffgehalt von 0,42 %. Der Boden war ein Regosol und zum Zeitpunkt der Untersuchung frisch. Die Vegetationsbedeckung betrug 100 %.

Die Mykoflora der Kriechweiden-Gebüsche unterschied sich deutlich von der außerhalb der Gebüsche. Die dort vorgefundenen Arten sind als eher unspezifisch und ubiquitär anzusehen und nicht an Küstendünen gebunden, finden in diesen Gebüschchen aber inselartige Habitate in einem ansonsten ungeeigneten Lebensraum. Die Exemplare der Gattungen *Cortinarius*, *Hebeloma*, *Mycena* und *Russula* waren nicht immer eindeutig bis auf Artenebene determinierbar. Weitere Untersuchungen zur Pilzflora in den Kriechweiden-Gebüschchen der Küstendünen versprechen interessante Ergebnisse. Zu diesem speziellen Aspekt existieren bereits Arbeiten von HELLER (1994), KUYPER et al. (1994) und RUNGE (1984).

Weniger bemerkenswert ist die Pilzflora der Sanddorn-Gebüsche (*Hippophaë rhamnoides*). Die Sanddorn-Gebüsche Helgolands (LOHMEYER 1995) und der Ostfriesischen Inseln (eigene Beobachtungen) sind eher pilzarm und beherbergen vorwiegend nitrophile Saprophyten. In den Dünen bei Houstrup Strand wurden im Sanddorn überhaupt keine Pilze vorgefunden, möglicherweise, weil die Gebüsche dort noch zu jung waren.

## 5. Diskussion

Vor einer zusammenfassenden Betrachtung sind einige Anmerkungen zum Wetter der Pilzseason 1994 zu machen. Die vorliegende Untersuchung fand nach einem für das Fruchtkörperwachstum von Macromyceten äußerst günstigen Witterungsverlauf statt. Eine fast zwei Monate andauernde Trockenperiode zwischen Juni und August mit darauffolgenden, bis in den Untersuchungszeitraum hineinreichenden ergiebigen Regenfällen und durchschnittlichen Tagestemperaturen von 15 – 20°C hatten extrem hohe Fruktifikation, bei einigen Arten (*Russula paludosa*, *Suillus variegatus*, *Suillus flavidus*, *Psathyrella ammophila*, *Marasmius oreades* u.a.) regelrechte Massenentwicklungen zur Folge. So konnte in einem kurzen Zeitraum von nur zwei Wochen eine bemerkenswert hohe Artenzahl ermittelt werden. Das gilt insbesondere für Arten, die ihren Erscheinungsschwerpunkt im Sommer und Herbst haben. Es fehlten dagegen die Spätherbst-, Winter- und Frühjahrsarten. Nach Meinung verschiedener Autoren erfordert die halbwegs vollständige Erfassung der Pilzflora eines

Gebietes eine kontinuierliche Beobachtung zu allen Jahreszeiten über mindestens 4 bis 7 Jahre (RUNGE 1963, EINHELLINGER 1969, WINTERHOFF 1992). Somit liegt hier eine Liste der Macromyceten in den Dünen bei Houstrup Strand vor, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt, aber einen ersten Eindruck der Pilzflora dieses Gebietes vermittelt und eine Ergänzung zu bestehender Literatur über Verbreitung und Ökologie der Großpilze an der Nordseeküste liefert.

Im Untersuchungsgebiet existieren durch die bestehenden Vegetationszonen hindurch Gradienten diverser bodenkundlicher Parameter. Landeinwärts gesehen nimmt der pH-Wert ab, ebenso der Karbonatgehalt und in geringem Maße auch die Leitfähigkeit. Der Gesamtstickstoffgehalt dagegen nimmt zu, und es ist eine Abfolge der Bodentypen vom Lockersyrosem zum Podsol zu beobachten. Es ist festzustellen, daß sich korrespondierend mit den vorgefundenen abiotischen Gradienten und Vegetationszonen vom Strand landeinwärts die Artenzahlen erhöhen. Die Artenspektren verschiedener Vegetationszonen variieren je nach vorhandener Vegetation und gegebenen ökologischen Bedingungen. Jede dieser Zonen zeigt eine individuelle Großpilzflora. Nur wenige Pilzarten erscheinen in zwei oder mehr Vegetationszonen. Weiß- und Graudünen beherbergen hochspezialisierte Pilzarten offener Sande der Küsten und des Binnenlandes. Die Braundünen bilden mykofloristisch einen Übergang zu den sauren Kiefern-Wäldern, welche Elemente einer charakteristischen Pilzflora aus den natürlichen Nadelwaldarealen der Mittelgebirge und der Alpen sowie Nordeuropas aufweisen. Im Dünenschlatt existiert eine sehr spezifische Pilzflora feuchter Hochmoorvegetation. Im Birken-Eichen-Wald dagegen findet sich ein eher unspezifisches Artenspektrum, bestimmt durch Mykorrhizapilze von Birke und Eiche bzw. von Laubbäumen allgemein. Kriechweiden-Gebüsche (*Salix repens*) sind ein bedeutendes Dünenhabitat für diverse Pilzarten, Sanddorngebüsche (*Hippophaë rhamnoides*) dagegen nicht.

Somit kann die Standortverteilung der Makromyceten in Küstendünen als sehr spezifisch bezeichnet werden. Von Art zu Art unterschiedlich richtet sie sich mehr oder weniger nach dem Mikroklima, der Übersandungshäufigkeit, dem Salzeintrag, der Feuchtigkeit des Bodens, dem pH-Wert, dem Nährstoffgehalt sowie der Verfügbarkeit geeigneter Substrate oder Mykorrhizapartner. Entsprechend ist festzuhalten: Die Mykoflora in den untersuchten Dünenökosystemen zeigt eine Sukzession, die mit der der höheren Dünenvegetation korreliert ist.

Aus mykologischer Sicht sollte daher effektiver Dünenschutz zum Ziel haben, in mobilen Weißdünen, halbstabilen Graudünen und nahezu vollständig stabilen Braundünen genügend Raum für mosaikartige Sukzession der Dünenvegetation zu lassen und in stabilen Dünenwäldern auf Eingriffe weitestgehend zu verzichten bzw. in den Forsten vorsichtig und nachhaltig zu wirtschaften, um durch ein Minimum an Eingriffen ein Maximum an geeigneten Pilzhabitaten zu gewährleisten. Für die baumfreien Dünen sind diese Forderungen weitestgehend verwirklicht durch einen institutionalisierten Schutz sowohl an der Dänischen als auch an anderen europäischen Küsten. Die bewaldeten oder aufgeforsteten Dünen dagegen sind bislang im wesentlichen nicht in diesen Schutz einbezogen.

## 6. Zusammenfassung

Vom 10. – 24.09.1994 wurden in den Dünen bei Houstrup Strand (West-Jütland) die Großpilze, ihre Standorte und ihre Ökologie untersucht. Das Artenspektrum bodenbewohnender Basidiomyceten und Ascomyceten wurde erfaßt. Es wurden 139 Arten aus 50 Gattungen nachgewiesen. 33 dieser Arten werden auf mindestens einer der Roten Listen gefährdeter Großpilze für Dänemark (5 Arten), Schleswig-Holstein (14 Arten) und die Bundesrepublik Deutschland (24 Arten) geführt. Die vorgefundenen Pilzarten wurden den

Vegetationszonen der Dünenserie und ausgewählten bodenkundlichen Parametern (pH, Leitfähigkeit, Karbonatgehalt, Stickstoffgehalt, Bodenfeuchte, Bodentyp) zugeordnet. Die Mykoflora in Küstendünen korrespondiert mit gemessenen abiotischen Gradienten und den Zonen der höheren Vegetation. Jede Vegetationszone hat eine individuelle Großpilzflora. Der Strand wies keine Macromyceten auf. In den Weiß- und Graudünen fanden sich hochspezialisierte Arten der offenen Sande der Küsten und des Binnenlandes. Die Braundünen stellten mykofloristisch einen Übergang zu den bodensaurigen Kiefern-Wäldern dar, in welchen Elemente einer charakteristischen Pilzflora natürlicher Nadelwaldareale vertreten waren. Weitere interessante Pilzhabitats waren ein Dünenschlatt und die Kriechweiden-Gebüsche. Effektiver Dünenschutz sollte in den offenen Dünen eine mosaikartige Sukzession der Vegetation und in den Dünenwäldern eine schonende Forstwirtschaft zum Ziel haben, um ein Maximum an geeigneten Habitats für Großpilze zu gewährleisten.

## **7. Summary**

### **Macrofungi in the dunes of Houstrup Strand (DK)**

Macromycetes are important members of dune ecosystems with numerous functions like fixation of sand, storage of water, remineralization of dead organic matter as well as being food and habitat for animals and mycorrhiza partners for higher plants. From the 10. to the 24. of September 1994 the macrofungi, their habitats and their ecology were investigated in the dunes of Houstrup Strand (Western Jutland). 139 species out of 50 genera of soilborne Basidiomycetes and Ascomycetes were recorded. 33 of them are noticed on at least one of the Red Lists of endangered Macrofungi from Denmark (5 species), Schleswig-Holstein (14 species) or the Federal Republic of Germany (24 species), respectively. The species could be grouped in relation to the vegetation zones in the dune series and according to several soil parameters (pH, conductivity, carbonate content, nitrogen content, soil humidity, soil type). The mycoflora in coastal dune ecosystems corresponds with measured abiotic gradients and the zones of the higher vegetation. Each vegetation zone has a typical flora of macrofungi. There were no macromycetes on the beach. In the white and the grey dunes highly specialized species of open sands from the coasts and the inlands were found. The brown dunes were mycofloristically transient to the pinetree woodland with acid soils in which elements of a characteristic mycoflora of natural coniferous woodland areas occurred. Mycohabitats of further interest were a dune slack and the willow shrubs. Effective dune conservation should aim for patchy succession of vegetation in open dunes and careful forestry in dune forests to provide a maximum of suitable habitats for macrofungi.

## **8. Danksagung**

Für die Mitarbeit bei Konzeptionierung, Durchführung und Auswertung der vorliegenden Studie bedanken wir uns bei Frau Dipl. Biol. Judith Fischer und Herrn Dipl. Biol. Thorsten Brandt.

### **Anschrift der Verfasser:**

Dipl. Biol. Thiemo Klittmann

Universität Bremen;

Zentrum für Umweltforschung u. Umwelttechnologie (UFT);

Abteilung 10 (Ökologie);

Postfach 330 440; D-28334 Bremen

Jörg Albers

Königsberger Straße 4;

D-21255 Tostedt

# Ciliaten (Protozoa) in Primärdünen

von Richard Verhoeven

## 1. Einleitung

In Primärdünen lebt eine reiche Bodenfauna, deren trophische Basis offenbar neben Pflanzenwurzeln und Wurzelexsudaten der Eintrag von Nährstoffen aus dem Meer ist. So wurden hohe Abundanzen zahlreicher Gruppen der Bodenmikro- und -mesofauna, darunter auch Ciliaten, festgestellt (KOEHLER et al. 1992, 1995a, KOEHLER & WEIDEMANN 1995). Es ist davon auszugehen, daß Rhizosphären-Bakterien ihre eigentliche Nahrungsgrundlage bilden. So stellten WEBLEY et al. (1952) zur Verbreitung von Bakterien in vorderen Dünen fest, daß die Bakterienzahl im Wurzelbereich von Vordünenpflanzen höher ist als im unbewachsenen Sand des Strandes. Aus anderen Lebensräumen ist bekannt, daß Protozoa im Wurzelbereich besonders häufig vorkommen (BAMFORTH 1980).

Da über Dünen-Ciliaten im Gegensatz zu den Verhältnissen im nassen Strand (HARTWIG 1973, FENCHEL 1987) bisher keine Informationen vorliegen, soll mit dieser Arbeit ein erster Überblick darüber gewonnen werden, inwieweit die Ciliaten am Bodenleben dieser meerenahen, humusarmen Standorte beteiligt sind. Insbesondere soll geklärt werden: 1. wie hoch die Ciliaten-Abundanzen in Primärdünen sind, 2. ob die Abundanzen im Rhizosphärenbereich höher sind als im unbewachsenen Sand, 3. ob es trotz fehlender Horizontalausbildung einen Tiefengradienten der Abundanz gibt sowie schließlich 4. ob charakteristische Artenspektren in den Primärdünen auftreten.

## 2. Untersuchungsgebiet

Die Probenahme erfolgte im Juni 1994 auf der Nordseeinsel Terschelling (NL). Zur näheren Untersuchung wurden 6 mit *Elymus farctus* oder *Ammophila arenaria* bewachsene Primärdünen am westlichen und östlichen Ende der Insel ausgewählt.

Die Standorte PD 1 und PD 2 sind Initialdünen auf dem offenen Strand. PD 1 ist etwa 20 cm hoch und mit *Elymus farctus* bewachsen, PD 2 ist 50 cm hoch und mit *Ammophila arenaria* bewachsen. PD 3 ist eine *Elymus*-Initialdüne von 70 cm Höhe über dem Strandniveau. Standorte PD 4 und PD 5 sind etwa 20 cm hohe Vordünen am Fuß der Weißdüne mit lockerrasigem Bewuchs von *Elymus farctus*. PD 6 ist ein *Ammophila*-Horst im Hang einer Weißdüne (Abb. 1.; zur Typologie der Dünen vergl. WEIDEMANN i. d. Bd.).

## 3. Methoden

Es wurden insgesamt 35 Proben (3 – 9 pro Standort) von etwa 50 cm<sup>3</sup> mit einem Spatelöffel zur Ermittlung der kleinräumigen Abundanz von Ciliaten gezogen. Zusätzlich wurden etwa 200 cm<sup>3</sup> Mischprobe pro Standort für Petrischalen-Kulturen zur Ermittlung des

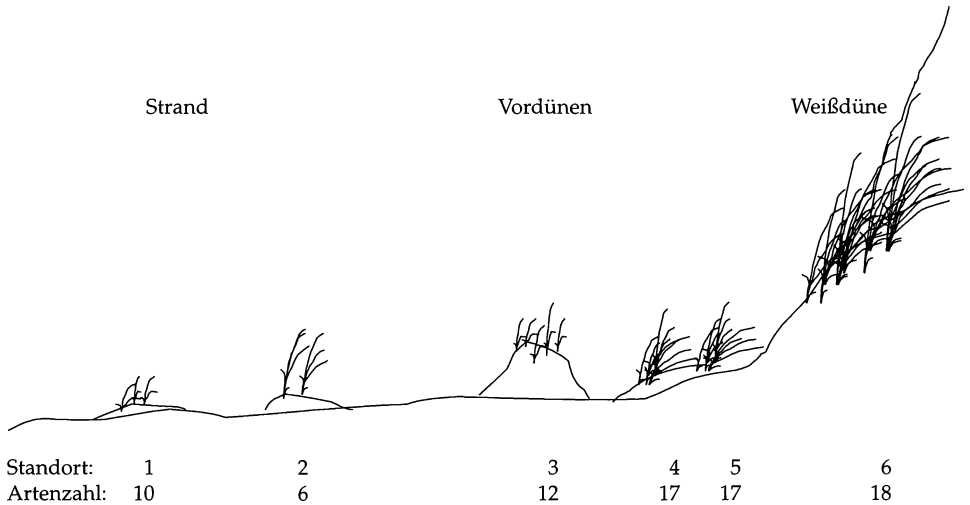


Abb. 1: Skizze über die Lage, Bewuchs und Höhe der Standorte sowie Artenzahlen der Ciliaten

Artenspektrums (FOISSNER 1993 a) und für die Bestimmung bodenkundlicher Parameter genommen.

Die Abundanz der Ciliaten wurde durch Lebendzählung (FOISSNER 1993 a) ermittelt. Dazu wurden 0,5 g Boden/Probe am Tag der Probenahme ausgezählt. Die Determination der Arten erfolgte nach Lebendbeobachtung und Protargolpräparaten nach Foissner (1993 a) aus dem Kulturmateriail.

Die Standorte 1 – 6 wurden mit dem Sørensen-Index (LORENZ 1988) auf der Basis ihrer Artenvorkommen verglichen. Weiterhin wurden die Arten nach Vorkommen tabellarisch sortiert, wie es für Vegetationstabellen üblich ist (DIERSSEN 1990).

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Abundanz und Verteilung

Die Abundanzen der Ciliaten erreichen Werte bis zu 95 Individuen pro Gramm Boden. In 9 Proben konnten keine aktiven Ciliaten entdeckt werden. Tabelle 1 zeigt den Wassergehalt und die gemittelten Abundanzen der untersuchten Dünen. Der niedrige Wassergehalt der Standorte 2, 3, 5 und vor allem 6 deckt sich mit der geringen Anzahl Ciliaten zur Zeit der Probenahme. Die feuchteren Standorte 1 und 4 zeigen vergleichsweise hohe Abundanzen.

Etwa 50% der Ciliaten kommen in 0 – 5 cm, nur 15% in 5 – 15 cm und 35% tiefer als 15 cm vor (Tabelle 2). Standort 6 ist hier mangels aktiver Tiere nicht berücksichtigt.

Eine Relation der Ciliatenabundanzen zur Pflanzendichte im Boden (Tabelle 3) scheint nicht vorhanden zu sein. Im Wurzelbereich wurden die höchsten Abundanzen festgestellt. Direkt an den Pflanzensprossen, wo sich abgestorbene Pflanzenreste finden, ist die Anzahl der Ciliaten jedoch ähnlich wie im unbewachsenen Boden.



Tabelle 1: Abundanz aktiver Ciliaten der Standorte 1 – 6

Standort	Probenzahl	Wasser- Gehalt [% TM]	Ciliaten [Ind./g TM]
1	9	8,01	40
2	6	2,27	5
3	7	2,72	2
4	3	3,33	42
5	6	2,32	7
6	4	0,26	0

Tabelle 2: Vertikale Verteilung der aktiven Ciliaten  
Standorte 1 – 5; arithm. Mittel (Standardabweichung)

Tiefe [cm]	Ciliaten [Ind./g TM]	Probenzahl
0 – 5	27 ( $\pm$ 36)	12
5 – 15	9 ( $\pm$ 8)	6
>15	17 ( $\pm$ 26)	12

Tabelle 3: Ciliatenabundanzen verschiedener Habitate  
Standorte 1 – 5; arithm. Mittel (Standardabweichung)

Habitat	Ciliaten [Ind./g TM]	Probenzahl
offener Boden	13 ( $\pm$ 14)	11
Wurzelbereich	29 ( $\pm$ 37)	11
Wurzeln, Streu	13 ( $\pm$ 28)	9

#### 4.2. Artenspektren

Insgesamt wurden 28 Taxa nachgewiesen, von denen 23 bis zur Art und 4 bis zur Gattung bestimmt werden konnten. Die Initialdünen PD 1, 2 und 3 zeigten 6 – 12 Arten, die Standorte der Vor- und Weißdünen PD 4, 5 und 6 dagegen 17 – 18 Arten.

9 der gefundenen Arten gehören zur Klasse Colpodea, die damit die größte Gruppe in meinen Proben stellt. 6 Arten sind der Klasse der Hypotricha zuzuordnen. In Tabelle 4 werden außerdem Daten zur Ernährung der Arten angegeben, die aus verschiedenen Quellen, hauptsächlich aus FOISSNER (1987), zusammengestellt wurden. Demnach fressen die meisten der in Primärdünen gefundenen Arten Bakterien. *Blepharisma* und *Platyophrya* können als omnivor bezeichnet werden, *Nivaliella plana* und *Pseudoplatyophrya nana* sind spezialisierte Pilzhyphefresser. Nur von 2 Arten, *Dileptus alpinus* und *Platyophrya spumicola*, ist eine räuberische Ernährungsweise bekannt. Für *Podophrya spec.* ist sie wahrscheinlich.

Tabelle 4: Artentabelle: Vorkommen der Ciliaten, Gruppierung der Standorte und Arten, Nahrungsspektrum

A: Algen, B: Bakterien, C: Ciliaten, F: Flagellaten, H: Pilzhyphephen, 1 bisher nachgewiesen (siehe Text)

		Standort:	6	4	5	3	1	2	Nahrung <sup>1</sup>
		Artenzahl:	18	17	17	12	10	6	
<i>Pseudoplatyophrya nana</i>	Colpodea		x	x	x	x	x	x	H
<i>Colpoda aspera</i>	Colpodea		x	x		x	x	x	B
<i>Podophrya spec.</i>	Phyllopharyngea		x	x	x	x	x		C
<i>Cinetochilum cf. margaritaceum</i>	Oligohymenophorea		x	x	x	x			B
<i>Hemisincirra spec.</i>	Hypotricha		x		x	x			B?
<i>Gonostomum affine</i>	Hypotricha		x	x	x	x			B, F
<i>Satrophilus muscorum</i>	Oligohymenophorea		x	x	x		x		B
<i>Phialina vertens</i>	Litostomatea		x	x	x		x		A
<i>Blepharisma hyalinum</i>	Heterotricha		x		x		x		B, H, A
<i>Cyrtolophosis elongata</i>	Colpodea		x	x	x				B
<i>Cyrtolophosis mucicola</i>	Colpodea		x	x	x				B
<i>Platyophrya spumacola</i>	Colpodea		x	x					B, C, F, A
<i>Spathidium procerum</i>	Litostomatea		x	x					B
<i>Oxytricha cf. siseris</i>	Hypotricha				x	x	x	x	B?
<i>Colpoda inflata</i>	Colpodea				x	x	x	x	B
<i>Peritrichia</i>	Oligohymenophorea				x	x	x	x	
<i>Platyophrya vorax</i>	Colpodea				x	x	x	x	B, F, A
<i>Oxytricha setigera</i>	Hypotricha		x		x				B, F
<i>Microdiaphanosoma arcuatum</i>	Colpodea		x			x			B
<i>Nivaliella plana</i>	Colpodea		x					x	H
<i>Dileptus alpinus</i>	Litostomatea		x						C
<i>Microthorax simulans</i>	Nassophorea		x						B
<i>Pseudochilonopsis mutabilis</i>	Phyllopharyngea				x	x		x	B
<i>Homalogastra setosa</i>	Oligohymenophorea				x	x			B, A
<i>Spathidium spec.</i>	Litostomatea				x			x	C?
<i>Tetrahymena spec.</i>	Oligohymenophorea					x	x		B, C
<i>Hemisincirra gracilis</i>	Hypotricha						x		B, H
<i>Lamostyla spec.</i>	Hypotricha							x	

Tabelle 5: Ähnlichkeiten der Primärdünen-Standorte nach Sørensen-Index

Die Standorte sind nach ihrer Höhe über Srandniveau sortiert. Die Werte geben die Ähnlichkeit der Standorte nach ihrem Artenbesatz in % an.

Standort	6	4	5	3	1	Bewuchs	Lage
6						<i>A. arenaria</i>	Weißdünenhang
4	63					<i>E. farctus</i>	Primärdüne am Weißdünenfuß
5	63	76				<i>E. farctus</i>	Primärdüne am Weißdünenfuß
3	47	55	62			<i>E. farctus</i>	Hohe Primärdüne
1	43	59	59	55		<i>E. farctus</i>	Primärdüne
2	25	43	26	33	38	<i>A. arenaria</i>	Primärdüne

### 4.3. Standortvergleich

In Tabelle 4 ist das Artenspektrum von Ciliaten der Standorte 1 – 6 dargestellt mit dem Ziel, anhand der Ähnlichkeit von Artenkombinationen Hinweise auf die verteilungsbedingenden Faktoren zu bekommen. Nur *Pseudoplatyophrya nana* kommt an allen Standorten vor. *Colpoda aspera* fällt in PD 5, einer Vordüne am Weißdünenfuß, aus. Die Vordünen werden aber auch durch Standort PD 4 vertreten. *Cinetochilum cf. margaritaceum*, *Hemiscirra spec.* und *Gonostomum affine* sind den höher gelegenen Standorten, die nur selten vom Meerwasser überspült werden, gemeinsam. *Satrophilus muscorum*, *Phialina vertens* und *Blepharisma hyalinum* sind in den Initialdünen, Vordünen und der Weißdüne vertreten, fallen aber in PD 3 aus. *Cyrtolophosis elongata*, *C. mucicola*, *Platyophrya spumacola* und *Spathidium procerum* fehlen in den Initialdünen und sind auf die Vordünen und den Weißdünenhang beschränkt. *Oxytricha cf. siseris*, *Platyophrya vorax*, *Colpoda inflata* und die Peritrichia fehlen am Weißdünenhang und fassen damit die Standorte der Initial- und Vordünen zusammen. Auffällig ist noch, daß *Nivaliella plana* nur in den *Ammophila*-Standorten (2 und 6) vertreten ist.

Vergleicht man die Artenspektren der Standorte mittels Sørensen-Index, so ergeben sich keine Ähnlichkeiten, die mit dem Pflanzenbewuchs der Standorte korrelieren. So stehen sich die beiden *Ammophila*-Standorte (PD 2 und PD 6) wenig nahe, während der Weißdünen-Standort (PD 6) den *Elymus*-Standorten 4 und 5 ähnlicher ist als andere Standorte mit gleichem Bewuchs.

Dennoch ergibt sich eine Sortierung der Standorte nach ihrer Lage (siehe Abb. 1. und Tab. 5.). So liegen die beiden Standorte mit der höchsten Ähnlichkeit im Artenbesatz beide am Weißdünenfuß. Der ihnen am nächsten stehende Standort PD 6 liegt am Weißdünenhang. PD 1 ist eine Primärdünengruppe mitten auf dem Strand und ähnelt im Artenbesatz den Standorten des Weißdünenfußes stark, aber weniger dem des Weißdünenhangs. Die Standorte 1, 4 und 5 sind *Elymus*-Standorte. PD 3 ist auch ein *Elymus*-Standort, steht diesen sehr nahe und ist den *Ammophila*-Dünen unähnlich. Die hier hoch aufgewehrte Primärdüne wird weniger häufig vom Meerwasser überspült als die niedrigen Dünen von PD 1. Dadurch ist vielleicht ihre Ähnlichkeit im Artenbesatz mit den höher gelegenen Standorten PD 4 und PD 5 zu erklären.

PD 2 weist die geringsten Ähnlichkeiten mit allen anderen Primärdünen auf.

## 5. Diskussion

Verschiedene Untersuchungen zur Verteilung von Ciliaten und anderen Protozoen in Böden unterscheiden die Bodentiefen nach Horizonten (z.B. Streuauflage und Zersetzungsschicht). Dabei werden in der oberen Schicht durchweg mehr Ciliaten als in der eigentlichen Zersetzungsschicht gefunden. Daraus schließt FOISSNER (1987), daß größere Mengen Ciliaten besonders in frischer Streu und in Rohböden vorkommen, da in diesen Habitaten noch keine Hemmstoffe aufgebaut wurden, die ein Schlüpfen der Dauercysten verhindern (Ciliatostasis). Einen Vergleich der Ciliatenabundanzen von bewachsenen und offenen Böden liefert BAMFORTH (1984) für Wüstenböden - zum Teil ohne Horizontbildung. Eine Auswertung seiner Abundanzdaten ergab in der darüberliegenden Streu im Mittel 13 mal mehr Ciliaten als im durchwurzelten Boden. Dagegen sind die Ciliaten im unbewachsenen Boden gleich häufig denen des bewachsenen Bodens.

Auch in den Primärdünen zeigen sich keine deutlichen Unterschiede zwischen den Varianten mit und ohne Bewurzelung. Die Daten lassen aber eine leicht höhere Abundanz bei den Wurzeln und wieder eine niedrigere bei den Sprossen im Boden vermuten. Dies könnte auf den Nahrungszuwachs in der Wurzelregion durch höhere Pilz- und Bakterienvorkommen (WEBLEY et al. 1952) und auf eine Hemmung der Excystierung durch Zersetzungsprozesse im Bereich überwehter Steu zurückzuführen sein.

Die Standardabweichung der Abundanzdaten liegt mit 100 bis sogar 200 % hoch, ist aber für die Lebendzählung-Methode nicht untypisch (z.B. PETZ & FOISSNER 1989). AESCHT (1994) gibt eine zusammenstellende Liste mit Ciliatenabundanzen verschiedener Böden. Danach wurden in Äckern 1 – 92, im Grünland 0 – 523 und in Wäldern 67 – 473 Ind./g TM gefunden.

Da Untersuchungen zum Artenspektrum von Ciliaten in Küstendünen bisher nicht vorhanden sind, müssen andere Böden zum Vergleich herangezogen werden. Die meisten der gefundenen Arten sind aus vielen verschiedenen Böden bekannt. Eine Untersuchung von BLATTERER & FOISSNER (1988) in australischen Böden weist für Inland-Sanddünen 42 Arten nach, wovon 17 mit den Arten der Primärdünen übereinstimmen. Aber auch aus anderen Böden (Wälder, Savanne, Weiden, Wiesen, Hochgebirge) ist diese Artenzusammensetzung bekannt (BUTTKAMP 1977; FOISSNER 1987; BLATTERER & FOISSNER 1988; LEHLE 1990, 1993).

Die Hypotricha stellen in den Primärdünen 22% der Arten. FOISSNER (1982) vermutet eine besondere Eignung der Hypotricha für die Charakterisierung von Böden. Demnach beträgt die Artenidentität verschiedener Böden bei den Hypotricha lediglich 50%, bei den Colpodea dagegen 75%.

Die Colpodea stellen mit 33% der Arten die größte Gruppe in den Primärdünen. Durch ihre schnelle Excystierung und Reproduktionszeit von z.T. wenigen Stunden werden sie von LÜFTENEGGER et al. (1985) als r-Strategen eingestuft und sind besonders gut an die wechselhaften Bedingungen des Bodens insbesondere der Dünen angepasst. Hier ist vor allen *Colpoda aspera* zu nennen, die in meinen Kulturen schnelle Massenentwicklungen zeigte. Auch FOISSNER (1994) stellt für Sanddünenfauna in Wüsten eine stärkere Dominanz von r-Strategen als in anderen Böden fest. Von der colpodiden *Microdiaphanosoma arcuatum* vermutet FOISSNER (1993 b) eine Vorliebe für extreme Standorte. Auch die Hypotriche *Gonostomum affine*, die von LÜFTENEGGER et al. (1985) als K-Strategie eingestuft wird, zeigte in den Perischalen-Kulturen schnelle Massenentwicklungen. Die Haptoride *Phialina vertens* wurde bisher nicht im Boden nachgewiesen.

Von der Bodenmesofauna ist bekannt, daß die Artenzahlen mit dem Alter der Dünen und mit zunehmender Bodenentwicklung ansteigen (KOEHLER et al. 1995). Mit 28 (6-18 pro Standort) Arten ist auch die Zahl der Ciliaten im Vergleich zu zahlreichen anderen Böden verschiedener Untersuchungen gering. Untersuchungen zur Diversität von Ciliaten verschieden alter Dünenböden liegen bisher nicht vor.

Der Vergleich der untersuchten Primärdünen aufgrund des Artenbesatzes zeigt eine Sortierung der Standorte nach Höhe der Primärdüne über Strandniveau. Dieser Parameter scheint demnach für das Vorkommen oder Ausfallen bestimmter Ciliatenarten eine wichtige Rolle zu spielen. Er bestimmt gleichzeitig die Überflutungshäufigkeit der Standorte. Dies liefert einen weiteren Hinweis, daß der Artenbesatz der Ciliaten zur Charakterisierung und Standortdifferenzierung von Böden herangezogen werden kann.

KOEHLER & WEIDEMANN (1995) diskutieren die Rolle der Bodenfauna bei Prozessen der Gefügestabilisierung in Böden sandiger Küsten. In diesem Zusammenhang fördern die Ciliaten als Bakterivore, Fungivore oder Algivore das Wachstum von Bodengefüge stabilisierenden Organismen (FINLAY 1985; GRIFFITHS 1994) und werden neben anderen Bodentieren von räuberischen Ciliaten kontrolliert. Dies zeigt auch, warum eine Differenzierung der Ciliaten (nach Arten, Ernährungstypen etc.) für das Verständnis der Prozesse im Boden von Bedeutung ist.

## 6. Zusammenfassung

Im Mai 1994 wurden auf der Nordseeinsel Terschelling 35 Bodenproben aus Primärdünen gezogen und auf Ciliaten untersucht. Die Abundanz aktiver Tiere wurde mittels Direktzählung, die Artenspektren anhand von Protargolpräparaten aus Petrischalenkulturen (FOISSNER 1993a) ermittelt. Insgesamt wurden 28 Taxa festgestellt, von denen 23 bis zur Artebene und 4 bis zur Gattung determiniert werden konnten. Eine Bewertung dieser Zahlen ist nicht möglich, da Küstendünen bisher nicht auf ihre Protozoenfauna untersucht wurden. Die angetroffenen Arten sind jedoch weltweit in Böden verbreitet. Die Abundanzen zeigen an den untersuchten Standorten keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich Pflanzenbewuchs oder Bodentiefe. Die Artenspektren unterscheiden sich jedoch in Abhängigkeit von der Höhe der Primärdünen über Strandniveau und der damit korrelierten Überflutungshäufigkeit.

## 7. Summary

### **Ciliates (Protozoa) in primary dunes**

In May 1994 35 soil samples were taken from primary dunes of the dutch island Terschelling and studied for ciliates. Abundance of aktive ciliates was investigated by direkt counting while species composition was determined by protargol preparations from petri dish cultures (FOISSNER 1993a). In total 28 taxa could be identified of which 23 were determined to species and 4 to genus. Since coastal dunes were not studied in relation to their protozoan fauna before, these figures cannot be valuated. However, all species are found worldwide in soils. No significant correlations between abundance and plant density or soil depth were detected. Species composition of the primary dunes differed in dependence on height above beach level, which is correlated with frequency of flooding.

### **Anschrift des Verfassers:**

Dipl.Biol. Richard Verhoeven  
Universität Bremen  
UFT, Abt. 10 (Ökologie)  
Postfach 330 440  
28334 Bremen  
e-mail: verhoeven@uni-bremen.de





# Nematodenfauna unterschiedlicher Ausblasungstäler in den Dünen von Houstrup Strand (DK)

Von Katrin Goralczyk

## 1. Einleitung

Die Nematodenfauna von Dünenstandorten, die einer natürlichen Sukzession unterliegen, ist in den letzten Jahren Gegenstand mehrerer Arbeiten gewesen (WASILEWSKA 1970, DE GOEDE ET AL. 1993a, ZON et al. 1993, GORALCZYK 1998a). Es konnte gezeigt werden, daß Dünen eine eigene Nematodenfauna aufweisen, die sich von der anderer sandiger Standorte unterscheidet (DE GOEDE & BONGERS 1994). Untersuchungen von YEATES (1967 & 1968), BUSSAU (1990a, b & 1991a, b) und BONGERS (1994) deuten darauf hin, daß es typische Dünnematoden gibt, die weltweit verbreitet sind. Eine zusammenfassende Arbeit über Nematoden von Küstendünen fehlt bisher jedoch. Eine Inventarisierung typischer Dünnematoden ist schon deswegen notwendig, um die Nematodenfauna als Indikator für den Zustand des Bodens anhand des von BONGERS (1990) vorgeschlagenen Konzeptes des Maturity Index (MI) benutzen zu können. Dieser basiert auf der Zuordnung von Nematodenarten zu ökologischen Anpassungstypen in etwa entsprechend den r- und K-Selektionsprinzipien und Verrechnung von deren relativen Anteilen an einem Standort. Störungen verändern den Index infolge der Zunahme von r-Strategen. Der MI verhält sich in natürlichen Sukzessionsreihen, wie wir sie in Küstendünen antreffen können, oft anders als auf Agrarstandorten.

Um einerseits einen generellen Beitrag zur Kenntnis der Nematodenfauna von Küstendünen zu leisten, andererseits zu prüfen, wie sie sich im Zuge der natürlichen Regeneration von Ausblasungstälern entwickelt, wurden während eines Geländepraktikums zwei derartige „blowouts“ mit unterschiedlichem Grundwasserregime bei Houstrup Strand an der Westküste Jütlands untersucht.

## 2. Untersuchungsgebiet und Untersuchungsflächen

Das Untersuchungsgebiet Houstrup Strand liegt an der Nordseeküste Dänemarks in der Gemeinde Blåbjerg (vgl. WEIDEMANN i.d.Bd.). Das Dünenareal ist durch zahlreiche Ausblasungstäler in unterschiedlichen Stadien der Regeneration gekennzeichnet. Für die im folgenden dargestellten Erhebungen wurde exemplarisch je ein trockenes und ein feuchtes relativ junges Ausblasungstal ausgewählt. Beide Täler wurden in Bereiche unterschiedlicher Vegetationsentwicklung und Bodenbedeckung unterteilt (Tab. 1) und getrennt beprobt. Die Abfolge der Bereiche soll dabei in etwa eine Sukzessionsreihe von offenem, unbewachsenem Sand hin zu einer intakten Dünenpflanzengesellschaft widerspiegeln (vgl. ISERMANN i.d.Bd.).

Tabelle 1: Charakterisierung der Talbereiche in den Ausblasungstälern TA (trocken) und FA (feucht).

	Bereich I	Bereich II	Bereich III	Bereich IV
TA	Freie Sandfläche/ Algenplatten	Bewuchs/Streu Deckung unter 50%	Dichter Bewuchs Deckung über 50%	
Vegetation	Vereinzelt Algenmatten	<i>Ammophila arenaria</i> <i>Corynephorus canescens</i>	<i>Ammophila arenaria</i> <i>Corynephorus canescens</i> <i>Hieracium umbellatum</i>	
FA	Freie Sandfläche/ Algenplatten	Bewuchs/Streu Deckung unter 50%	Dichter Bewuchs Deckung über 50%	Dichter Bewuchs, feuchter Standort
Vegetation	Algenmatten	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Juncus gerardii</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Juncus gerardii</i> <i>Carex arenaria</i>	<i>Carex arenaria</i> <i>Juncus gerardii</i> <i>Ammophila arenaria</i>

Bei der trockenen Ausblasung (TA) handelt es sich um einen ca. 6,5 m tiefen Kessel im Graudünenbereich mit einer Längsausrichtung von WNW nach ESE bei einer Länge von 50 m und einer Breite von 25 m. Die genaue Position ist N 55°45.317' / E 8°11.278'. Auch an der tiefsten Stelle der Ausblasung ist der Boden nur unwesentlich feuchter als im umgebenden Dünengebiet, die dominierende Pflanze ist *Ammophila arenaria*. In dieser Ausblasung wurden 10 Stellen beprobt, die drei verschiedenen Bereichen zuzuordnen waren (Tab. 1).

Die feuchte Ausblasung (FA) liegt in den älteren Weißdünen und ist ca. 10,6 m tief. Sie ist von NW nach SE ausgerichtet und hat eine Länge von 89 m und eine maximale Breite von 58 m. Etwa 2/3 der Grundfläche haben direkten Kontakt zum Grundwasser, d.h. das Wasser steht zeitweise direkt an der Bodenoberfläche an, mindestens aber weniger als 10 cm unter Flur. Die genaue Position ist N 55°45.132' / E 8°10.784'. Diese Ausblasung ist deutlich dichter bewachsen als TA, die dominierenden Pflanzen sind hier *Agrostis stolonifera*, *Juncus gerardii* und *Carex arenaria*. In diesem Ausblasungstal wurden 8 verschiedene Stellen, die 3 verschiedenen Bereichen zuzuordnen sind, beprobt (Tab. 1).

3. Methoden

Die Probenahme wurde mit einem Bodenbohrer (Durchmesser 2 cm) bis zu einer Tiefe von 20 cm durchgeführt. Jeweils 10 Einstiche pro Probenahmestelle wurden als Mischprobe zusammengefaßt. Aus dieser Mischprobe wurden 100 cm³ Boden mit einer kombinierten Cobb/Baermann Methode (SOUTHEY 1986) vor Ort eine Extraktion über 14 h durchgeführt.

Proben, in denen eine geringere Zahl als 10 Individuen gefunden wurden, wurden aus der Auswertung herausgenommen. An zwei der 10 Probenahmestellen von TA und an einer der 8 Stellen in FA (Bereich I) war dies der Fall. Damit entfiel der Bereich I für FA vollständig für die weitere Auswertung.

Die Nematoden wurden mit heißer 8%iger Formalinlösung fixiert (Endkonzentration 4%).

Die Bestimmung erfolgte wenn möglich bis auf Artebene, sonst bis auf Gattungsebene nach BONGERS (1994) und ANDRASSY (1984) sowie nach YEATES (1967 & 1968) und BUSSAU (1990a & b sowie 1991a & b). Diese Arbeiten aus Dünengebieten in Neuseeland, Deutschland und Dänemark wurden auch zum Vergleich des Artenspektrums herangezogen und die dort angegebenen Arten werden im folgenden als Dünenarten bezeichnet. Die Zuordnung der Arten zu verschiedenen Ernährungstypen erfolgte nach YEATES et al. (1993), und die Berechnung der Maturity indices folgt BONGERS (1990).

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Abundanzen und Artendiversität

Insgesamt wurden 1833 Nematoden gefunden, 1262 Individuen in FA und 571 Individuen in TA (Tab. 3 & 4). Sie konnten 54 Arten aus 44 Gattungen zugeordnet werden (Tab. 2). Beiden Ausblasungstälern gemeinsam sind 13 Taxa. In FA wurden 25, in TA 15 weitere nur hier vorkommende Taxa gefunden.

Die maximale Artenzahl betrug in TA 17 und in FA 18 pro Probenahmestelle. Die Individuenzahl pro Probe betrug in TA durchschnittlich 80 Individuen pro Probe, in FA dagegen 180 Individuen. In beiden Ausblasungen stellen nur wenige Arten zusammen über 50% der Gesamtindividuenzahl (in TA 7 und in FA 6 Arten) und jeweils über 50% der vorkommenden Arten stellen einen geringeren Anteil als 1% am gesamten Individuenvorkommen.

Die Artenzahl in den verschiedenen Bereichen von TA steigt von vegetationslosem Sand bis hin zu dichter Vegetation von durchschnittlich 6 auf 6,7 (Bereich II) bis zu 12 Arten pro Probe an (Bereich III). In FA sind keine deutlichen Unterschiede in der Artenzahl der verschiedenen Bereichen zu erkennen, im Durchschnitt wurden hier 15 Arten pro Probe gefunden.

Den größten Individuenanteil stellt in TA *Aporcelaimellus obtusicaudatus*. Diese Art kommt nur im Bereich I nicht vor und ist vor allem im Bereich III mit mehr als 70% dominant und fällt im Bereich von IV wieder auf einen Anteil von weniger als 30% ab. In FA kommt diese Art nur in den Bereichen II und III vor, hier allerdings nur mit sehr geringer Abundanz (Anteil um 1%). Die häufigste und stetigste Art in FA ist *Plectus cf. parvus*. Vor allem im Bereich II dominiert diese Art mit 66% Anteil. Die danach häufigste Art in FA ist *Bursilla littoralis* mit 11,6% Anteil an der Gesamtindividuenzahl. Ihr Anteil liegt in Bereich IV um ein Drittel höher als in den anderen Bereichen.

Entlang der Sukzession hin zu einer dichteren Vegetationsdecke sind in beiden Ausblasungstälern Abfolgen von Arten zu erkennen (Tab.3 & 4). Diese Abfolge ist unterschiedlich ausgeprägt. So unterscheiden sich die 3 Probenahmestellen des Bereiches III in TA deutlich voneinander. Eine ähnliche, wenn auch nicht so ausgeprägte Änderung der Artenzusammensetzung ist für die Proben des Bereiches IV in FA zu erkennen.

### 4.2. Dünenarten

In dem Ausblasungstal TA sind 9 typische Dünenarten zu finden und 3 weitere Arten, die BONGERS (1994) als typisch für Sandböden bezeichnet (Tab. 2 & 5). Sechs dieser Arten wurden nur in diesem Ausblasungstal jedoch nicht in FA gefunden. Sie stellen zusammen knapp die Hälfte der gesamten Individuenzahl in TA. Demnach sind die beiden häufigsten Arten in TA *Aporcelaimellus obtusicaudatus* und *Dolichorhynchus microphasmis* typische

Tabelle 2: Gesamtartenliste aller gefundenen Nematoden und Abundanz in den verschiedenen Ausblasungstälern. (+ = 1-9 Individuen, ++ = 10-99 Individuen, +++ = mehr als 100 Individuen im gesamten Probeumfang). Zuordnung der Taxa zu Ernährungstypen (A= potentieller Algenfresser, B= Bakterienfresser, H= Hyphenfresser, P= Pflanzenfresser, R= Räuber, R/O= Räuberische/omnivore Nematoden, O= Omnivore). Aus der Literatur bekannte Habitatpräferenzen wurden wie folgt abgekürzt: D= in Dünen allgemein gefunden, WD= vorwiegend in Weißdünen gefunden, Sand= nach BONGERS (1994) typisch für Sandböden, aq= Art kommt im allgemeinen aquatisch vor.

Arten	Ernährungstyp	Habitat	TA	FA
<i>Achromadora terricola</i> (De Man, 1880)	A			++
<i>Acrobeles ciliatus</i> Linstow, 1877	B	D	+	++
<i>Acrobeles complexus</i> Thorne, 1925	B		++	
<i>Acroboloides buetschli</i> (De Man, 1884)	B	WD		++
<i>Anaplectus</i> sp.	B		+	
<i>Aphelenchoides saprophilus</i> Franklin, 1957	H		+	++
<i>Aphelenchus avenae</i> Bastian, 1865	H			+
<i>Aphelenchus</i> sp.	H		+	+
<i>Aphrutides</i> sp.	H		+	+
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i> (Bastian, 1865)	R/O	WD	+++	+
<i>Bitylenchus dubius</i> (Buetschli, 1873)	P	WD	+	
<i>Bursilla littoralis</i> (Yeates, 1969)	B			+++
<i>Carcharolaimus banaticus</i> Krnjaic & Loof, 1976	R	D	+	
<i>Cephalobus labiatus</i> (Ivanova, 1968)	B			+
<i>Cephalobus persegnis</i> Bastian, 1865	B	Sand	+	+
<i>Cervidellus serratus</i> (Thorne, 1925)	B	WD	+	
<i>Choanolaimus psammophilus</i> De Man, 1880	R	WD		+
<i>Chromadorita leuckarti</i> (De Man, 1876)	A	aq		+
<i>Criconema cf. mutabile</i> (Taylor, 1936)	P	?	+	
<i>Deladenus</i> sp.	H		+	
<i>Dolichodoridae</i> sp.	P		+	+
<i>Dolichorhynchus microphasmis</i> (Loof, 1960)	P	Sand	++	
<i>Ethmolaimus pratensis</i> De Man, 1880	A		+	+
<i>Eucephalobus mucronatus</i> (Kozłowska & Wasilewska, 1963)	B			+
<i>Eudorylaimus carteri</i> (Bastian, 1865)	R/O		+	+
<i>Euteratocephalus hirschmannae</i> Heyns, 1977	B	aq		++
<i>Filenchus</i> sp.	P			++
<i>Hemicyclophora epicharoides</i> Loof, 1968	P	WD	+	
<i>Heterocephalobus elongatus</i> (De Man, 1880)	B	WD	++	+
<i>Merlinius brevidens</i> (Allen, 1955)	P		+	
<i>Mesodorylaimus bastiani</i> (Buetschli, 1873)	O			+
<i>Metateratocephalus crassidens</i> (De Man, 1880)	B	D	+	+
<i>Monhysteridae</i> sp.	B			+
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian, 1865	R	aq		+
<i>Panagrolaimus paetzholdi</i> Goodey, 1963	B			+
<i>Paracyatholaimus intermedius</i> (De Man, 1880)	A	D		+
<i>Paraphelenchus pseudoparietinus</i> Micoletzky, 1922	H		++	
<i>Plectus cf. cirratus</i> Bastian, 1865	B			++
<i>Plectus longicaudatus</i> Buetschli, 1873	B			+
<i>Plectus parietinus</i> Bastian, 1865	B		++	
<i>Plectus cf. parvus</i> Bastian, 1865	B			+++
<i>Prismatolaimus intermedius</i> (Buetschli, 1873)	B		+	
<i>Prochromadora cf. orleji</i> (De Man, 1881)	A	aq		+
<i>Prodorylaimus filiarum</i> Andrassy, 1964	O			++



Arten	Ernährungstyp	Habitat	TA	FA
<i>Pseudhalenchus minutus</i> Tarjan, 1958	H	Sand	+	
<i>Pungentus cf. engadinensis</i> (Altherr, 1950)	P			+
<i>Thonus</i> sp.	R/O		++	
<i>Tobrilus stefanskii</i> (Micoletzky, 1925)	R			+
<i>Tripyla affinis</i> De Man, 1880	R	D	++	+
<i>Tylencholaimus crassus</i> Loof & Jairajpuri, 1968	H	WD/Sand		+
<i>Tylocephalus auriculatus</i> (Buetschli, 1873)	B			++
<i>Wilsonema otophorum</i> (De Man, 1880)	B	Sand		+
<i>Zeldia cf. punua</i> Yeates, 1967	B	?	+	+

Tabelle 3: Verteilung der Nematodenarten in den verschiedenen Bereichen (I bis III) der trockenen Ausblasung (TA). Die jeweiligen Individuenzahlen sind angegeben. Taxa die nur als Einzelfunde vorlagen und einzelne indifferente Arten bleiben unberücksichtigt. Der Dominanzanteil der jeweiligen Taxa bezieht sich auf die Gesamtprobe, der Maturity Index (MI) auf die Teilbereiche und auf die Gesamtfläche.

Proben in den Bereichen	I	II a	II b	II c	III a	III b	III c	gesamt	%-Anteil
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>		47	54	19	5	13	23	161	28,2
<i>Acrobeles complexus</i>	1		1	7	3	17	6	36	6,3
<i>Ceroidellus serratus</i>	13							13	2,3
<i>Eudorylaimus carteri</i>	2							2	0,4
<i>Hemicycliophora epicharoides</i>		5						5	0,9
<i>Hemicycliophora</i> sp.			2					2	0,4
<i>Zeldia cf. punua</i>		1	4	4			3	12	2,1
<i>Aphelenchus</i> sp.		2	1	1	6			11	1,9
<i>Bitylenchus dubius</i>		1	1	3	3	1		9	1,6
<i>Cephalobus</i> sp.			1		2			3	0,5
<i>Paraphelenchus pseudoparietinus</i>					10			10	1,8
<i>Aphelenchoides</i> sp.					8			9	1,6
<i>Pseudhalenchus minutus</i>					4			4	0,7
<i>Heterocephalobus elongatus</i>					5	5		10	1,8
<i>Plectus parietinus</i>						19		19	3,3
<i>Tripyla affinis</i>			1			1	5	13	2,3
<i>Dolichorhynchus microphasmis</i>	1			20		16	1	38	6,7
<i>Aphelenchoides saprophilus</i>						6		6	1,1
<i>Metataterocephalus crassidens</i>						6		6	1,1
<i>Dolichorhynchus</i> sp.							2	2	0,4
<i>Carcharolaimus banaticus</i>							2	2	0,4
<i>Acrobeles ciliatus</i>							9	9	1,6
<i>Tylencholaimus</i> sp.							4	4	0,7
Anzahl insgesamt	27	66	74	66	110	135	83	571	
Artenzahl	6	5	8	7	15	9	12	28	
Maturity Index (MI)	2,25	4,82	4,63	3,83	2,23	2,65	3,64	3,49	

Tabelle 4: Verteilung der Nematodenarten in den verschiedenen Bereichen (II bis IV) der feuchten Ausblasung (FA). Die jeweiligen Individuenzahlen sind angegeben. Taxa die nur als Einzelfunde vorlagen und einzelne indifferente Arten bleiben unberücksichtigt. Der Dominanzanteil der jeweiligen Taxa bezieht sich auf die Gesamtprobe, der Maturity Index (MI) auf die Teilbereiche und auf die Gesamtfläche.

Proben in den Bereichen	II	III a	III b	IV a	IV b	IV c	IV d	gesamt	% Anteil
<i>Plectus cf. parvus</i>	186	9	2	14	5	59	22	297	23,5
<i>Eucephalobus mucronatus</i>	3							3	0,2
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	6							6	0,5
<i>Panagrolaimus paetzhöldi</i>	2							2	0,2
<i>Choanolaimus psammophilus</i>	1	3						4	0,3
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	1	2						3	0,2
<i>Filenchus sp.</i>	1	33	2	14				50	4,0
<i>Tylocephalus auriculatus</i>	28	1	1	2			4	36	2,9
<i>Acrobeles ciliatus</i>		42	7	1				50	4,0
<i>Acrobeloides buetschli</i>		21	3	31		10		65	5,2
<i>Mononchus truncatus</i>			1	1		1		3	0,2
<i>Wilsonema otophorum</i>		1		1				2	0,2
<i>Prodorylaimus filiarum</i>				19				19	1,5
<i>Bursilla littoralis</i>	5		1	31	9	49	51	146	11,6
<i>Euteratocephalus hirschmannae</i>			1	3	11	21		36	2,9
<i>Plectus cf. cirratus</i>				7	4	7	2	20	1,6
<i>Prochromadora cf. orleji</i>				1			13	14	1,1
<i>Metateratocephalus crassidens</i>				5				5	0,4
<i>Chromadorita leuckarti</i>				2				2	0,2
<i>Aphrutides sp.</i>				8	2			10	0,8
<i>Paracytolaimus intermedius</i>		1		1	1			3	0,2
<i>Eudorylaimus carteri</i>					7			7	0,6
<i>Cephalobus persegnis</i>					5			5	0,4
<i>Heterocephalobus sp.</i>	5	2	3		30	22		62	4,9
<i>Dolichodoridae sp.</i>						7		7	0,6
<i>Tobrilus stefanskii</i>						7		7	0,6
<i>Ethmolaimus pratensis</i>						3		3	0,2
<i>Aphelenchoides saprophilus</i>	6		2			42	23	73	5,8
<i>Achromadora terricola</i>						11	1	12	1,0
<i>Zeldia cf. punua</i>							6	6	0,5
Anzahl insgesamt	278	149	38	183	120	300	189	1262	
Artenzahl	16	14	13	18	13	16	17	38	
Maturity Index (MI)	2,05	2,31	2,61	2,31	1,89	1,98	1,72	2,08	

Tabelle 5: Liste der als Dünennematoden zu bezeichnenden Arten und ihr jeweiliger prozentualer Individuenanteil in der feuchten (FA) und der trockenen (TA) Ausblasung. Aus der Literatur bekannte Habitatpräferenzen werden wie folgt abgekürzt: D= in Dünen allgemein gefunden, WD= vorwiegend in Weißdünen gefunden, Sand= nach BONGERS (1994) typisch für Sandböden.

Habitat	Arten	TA	FA
D	<i>Acrobeles ciliatus</i>	1,6	4,0
WD	<i>Acrobeloides buetschli</i>		5,2
WD	<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	28,2	0,2
WD	<i>Bitylenchus dubius</i>	1,6	
Sand	<i>Cephalobus persegnis</i>	0,2	0,4
WD	<i>Cervidellus serratus</i>	2,3	
WD	<i>Choanolaimus psammophilus</i>		0,3
Sand	<i>Dolichorhynchus microphasmis</i>	6,7	
WD	<i>Hemicyclophora epicharoides</i>	0,9	
WD	<i>Heterocephalobus elongatus</i>	1,8	0,2
Sand	<i>Mesodorylaimus bastiani</i>		0,5
D	<i>Metateratocephalus crassidens</i>	1,1	0,4
D	<i>Paracytolaimus intermedius</i>		0,2
Sand	<i>Pseudhalenchus minutus</i>	0,7	
D	<i>Tripyla affinis</i>	2,3	0,1
WD/Sand	<i>Tylencholaimus crassus</i>	2,1	
Sand	<i>Wilsonema otophorum</i>		0,2
Anteil Dünenarten am Gesamtfang		49,2%	11,6%

Tabelle 6: Prozentualer Anteil der einzelnen Ernährungstypen in den beiden Ausblasungstälern, in den Teilbereichen und im gesamten Tal.

TA Proben in den Bereichen	I	II a	II b	II c	III a	III b	III c	insgesamt
Bakterienfresser	63,0	1,5	8,1	16,7	12,7	34,8	24,1	20,5
Hyphenfresser		3,0	1,4	1,5	39,1	4,4	4,8	10,3
Pflanzenfresser	3,7	9,1	4,1	36,4	3,6	12,6	3,6	10,2
Räuberische/omn. Nematoden	7,4	71,2	74,3	28,8	4,5	10,4	37,3	31,3
pot. Algenfresser	3,7							0,2
nicht zugeordnet	22,2	15,2	12,2	16,7	40,0	37,8	30,1	27,5
FA Proben in den Bereichen	II	III a	III b	IV a	IV b	IV c	IV d	insgesamt
Bakterienfresser	85,4	56,4	52,6	53,0	63,1	59,3	55,6	64,7
Hyphenfresser	2,4		5,3	4,4	8,1	14,3	12,7	8,0
Pflanzenfresser	0,3	25,5	5,3	7,7		2,3		5,5
Räuberische/omn. Nematoden	0,7	7,4	15,8	0,5	6,3	2,7	0,5	3,0
pot. Algenfresser		0,7		2,2	1,8	4,7	7,4	3,0
Omnivore	2,1			10,4				2,2
nicht zugeordnet	9,0	10,1	21,1	21,9	20,7	16,7	23,8	13,6

Dünen- bzw. Sandbodenarten (BONGERS 1994, BUSSAU 1991). *Dolichorhynchus microphasmis* wird erst in Bereich III gefunden.

In FA sind 8 typische Dünenarten zu finden und 3 weitere Arten, die BONGERS (1994) als typisch für Sandböden bezeichnet (Tab. 2 & 5). Von ihnen wurden fünf nur hier und nicht in TA gefunden. Obwohl die Anzahl typischer Dünenarten ähnlich wie in TA ist, beträgt ihr Anteil zusammen nur knapp 9% der Gesamtindividuenzahl in der Ausblasung. Die häufigste Art, die als typisch für Dünen bezeichnet werden kann, *Acrobeloides buetschli*, stellt nur 5,2% an der Gesamtabundanz.

### 4.3. Ernährungstypen

Den größten Anteil an der Gesamtindividuenzahl in TA haben mit 31% die omnivoren bzw. räuberischen Nematoden (Tab. 6). Der Anteil der Bakterienfresser liegt bei 20%, der der Pflanzen- und Hyphenfresser bei jeweils 10%. In FA machen dagegen den weitaus größten Anteil an der Gesamtindividuenzahl mit 70,7% die Bakterien fressenden Nematoden aus. Dieser Gruppe sind auch die meisten der gefundenen Arten zuzurechnen (20 Arten, gegenüber 11 Arten in TA). Der Anteil der Hyphenfresser liegt bei 7,4%. Der der Pflanzenfresser sowie der omnivoren bzw. räuberischen Nematoden liegt bei je durchschnittlich knapp 5%. Interessant ist noch der Anteil der potentiellen Algenfresser von 2,8% in FA. In TA wurden nur Einzeltiere gefunden, die diesem Nahrungstyp zuzuordnen sind.

Innerhalb der einzelnen Bereiche ist die Verteilung auf die verschiedenen Ernährungstypen unterschiedlich. In der Ausblasung TA dominieren in Bereich I vor allem die Bakterienfresser, während dort überhaupt keine Hyphenfresser zu finden sind. In Bereich III sind dagegen vor allem die Omnivoren und Räuber deutlich dominant. Demgegenüber ist in Bereich IV die Zusammensetzung der Nematodenfauna ausgeglichener.

In der Ausblasung FA dominieren die Bakterienfresser am offenkundigsten in Bereich II mit über 80%. Die Hyphenfresser sind in FA vor allem in Bereich IV zu finden.

### 4.4. Maturity indices

Die Maturity indices der beiden Ausblasungstäler sind sehr unterschiedlich (Tab. 3 & 4). Der Wert für das ganze Tal liegt bei TA bei 3,49, bei FA deutlich niedriger bei 2,08. In TA sind so gut wie keine Arten zu finden, die den Anreicherungsopportunisten (MI 1) zuzuordnen sind. Der Anteil der Nematoden, die keinem MI-Wert zuzurechnen sind (Pflanzenfresser) ist in TA deutlich höher.

In den beiden Ausblasungstälern zeigt die sukzessionale Vegetationsentwicklung eine ähnliche Tendenz. In den Bereichen der beginnenden Besiedlung mit Pflanzen liegen die MI Werte eher höher, fallen in den mittleren Bereichen und lassen eine Tendenz zu einem erneuten Anstieg vermuten.

## 5. Diskussion

### 5.1. Artenspektren und typische Dünenarten

Das eher ubiquitäre und stärkere Vorkommen von *Plectus* in allen Proben von FA, demgegenüber *Bursilla* vor allem in Bereich IV zu finden ist, deutet auf verschiedene Lebensansprüche der zwei Bakterienfresser hin. So werden die Arten der Gattung *Plectus* von

BONGERS (1990) als generelle Kolonisten charakterisiert, während die Gattungen der Familie *Rhabditidae* (*Bursilla littoralis*) als Anreicherungsopportunisten bezeichnet werden. ALPHEI (1998) charakterisiert *Plectus* als toleranter gegenüber suboptimalen Bedingungen als die *Rhabditidae*. Die Familie *Rhabditidae* benötigt generell eine größere Nahrungsgrundlage, um zu einer optimalen Entwicklung zu kommen.

Der hohe Anteil typischer Dünenarten in TA ist nicht erstaunlich, da es sich hier zwar um den Sonderstandort Ausblasung handelt, dieser Standort jedoch alle typischen abiotischen und biotischen Dünencharakteristika einer Weißdüne aufweist (vgl. ISERMANN i.d.Bd.). Der deutlich geringere Anteil typischer Dünenarten in der Ausblasung FA läßt eine Charakterisierung dieses Standortes als veränderte Düne zu. So ist vor allem der Boden durch die hier wenig schwankende Feuchtigkeit sehr untypisch für Dünen. Die Vegetationsentwicklung und damit das höhere Angebot an Nahrung in FA sind direkt vom Faktor Feuchtigkeit abhängig.

In FA kommen einige im allgemeinen als aquatisch angesehene Arten vor, was für die Dauerhaftigkeit des hohen Wasserspiegels spricht. Alle diese Arten werden von YEATES et al. (1993) als potentielle Algenfresser eingestuft. Während auch in trockeneren Ausblasungsbereichen Bodenalgae vorkommen, so ist doch nur in diesem dauerfeuchten Ausblasungstal FA eine persistente und dichte Algendecke zu finden [pers. Beobachtung und Dünenökologie-Bericht 1998/99].

Eine Abfolge von Arten weitgehend parallel zu der Entwicklung einer dichteren Vegetationsdecke läßt sich in beiden Tälern erkennen. Die Bereiche III in TA und IV in FA lassen sich anhand der Nematodenfauna aber noch weiter unterscheiden, als dies durch Beschreibung der Vegetation möglich war.

## 5.2. Abundanz

Die Entwicklung hin zu einer zunehmenden Artenzahl und zu ansteigenden Individuenzahlen in Korrelation mit zunehmend dichter Vegetationsdecke ist nur im trockeneren Ausblasungstal TA zu sehen. Vermutlich macht nur hier die damit einher gehende Veränderung der Bedingungen im Boden einen deutlichen Unterschied für die Nematodenfauna aus. Die höhere und gleichmäßigere Feuchtigkeit des Bodens führt zu einer dichteren Besiedlung mit Pflanzen und damit zu einer Akkumulation von organischem Material. DE GOEDE et al. (1993b) fanden ebenfalls die zunehmende Diversität der Nematodenfauna mit zunehmendem Sukzessionsstadium mit der Entwicklung eines organischen Horizontes korreliert. In FA herrscht dagegen vermutlich ein viel ausgeglicheneres Nahrungsangebot. Der hohe Anteil der hier überall vorhandenen Bakterienfresser bestätigt diese Vermutung. Auch die in FA deutlich höhere Abundanz läßt auf insgesamt günstigere Lebensumstände schließen.

## 5.3. Ernährungstypenverteilung und MI

Beide Ausblasungstäler können als frühe Sukzessionsstadien angesehen werden, wenn auch in unterschiedlicher Ausprägung. Die Ausblasung TA wird durch den hohen Anteil räuberischer und omnivorer Nematoden charakterisiert. DE GOEDE et al. (1993b) fanden in den Initialphasen der Sukzession in einem Dünengebiet ebenfalls eine Dominanz von omnivoren Nematoden. WASILWSKA (1979) gibt omnivore und räuberische Nematoden als charakteristisch für natürliche oder naturnahe Ökosysteme an. Dies scheint so für die Ausblasung TA zuzutreffen, einen zwar hoch dynamischen, jedoch für die Weißdünen sehr typi-



schen Bereich. Dies wird auch durch den hohen MI von TA bestätigt. ARMENDÀRIZ & ARPIN (1996) fanden ebenfalls den höchsten Anteil an Omnivoren in älteren, reiferen Waldbereichen und vermuten, daß die Omnivoren am sensibelsten auf Störungen reagieren.

Der deutlich größere Anteil an Bakterienfressern in der Ausblasung FA im Vergleich zu TA deutet auf den limitierenden Faktor bei der Entwicklung größerer Bakterienvorkommen in den Dünen hin: die Feuchtigkeitsverhältnisse im Boden. Dabei spielt wahrscheinlich nicht nur die direkte Wirkung der Feuchtigkeit auf die Bakterienpopulationen eine Rolle, sondern schon die Feuchtigkeit des potentiell zu besiedelnden und zu zersetzenden Substrates. Die Tatsache, daß die *Plectidae* mit ihren geringeren Nahrungsanforderungen als die *Rhabditidae* weitaus häufiger vorkommen als diese, läßt aber auch in dem feuchten Ausblasungstal auf noch relativ geringe bzw. unsichere Nahrungsgrundlagen schließen. Dies scheint sich erst in den dichter bewachsenen Bereichen zu ändern, wo *Bursilla* häufiger wird. Oft wird ein hoher Anteil von Bakterienfresser in den frühen Stadien der Sukzession gefunden (WASILEWSKA 1979, BRZESKI 1995). In den Dünen ist dies nur auf einigen Standorten zu beobachten, wo neben einer Akkumulation von organischem Material gleichzeitig die zum Abbau nötigen Umweltbedingungen (hier Feuchtigkeit) gegeben sind.

Der Anteil an potentiellen Algenfresser in Ausblasung FA ist zwar relativ gesehen gering, in TA kommen sie aber gar nicht vor. Dies macht deutlich, daß nur hier auf Grund der vorhandenen Nahrungsressourcen überhaupt die Möglichkeit zum Aufbau einer Population besteht. In diesem dauerfeuchten Bereich können auch permanent größere Mengen an Bodenalgae leben. DE GOEDE et al. (1993b) fand potentielle Algenfresser (zusammengefaßt als Nematoden, die sich von niederen Pflanzen ernähren) nur nahe der Oberfläche, also direkt korreliert mit dem Vorkommen von Bodenalgae.

Insgesamt konnten in beiden Ausblasungstäler typische Zusammensetzungen der Nematodenfauna früher Sukzessionsstadien beobachtet werden, allerdings in unterschiedlicher Ausprägung. So handelt es sich bei TA zwar um ein sehr dynamisches Gebiet, gleichzeitig aber um ein in sich sehr stabiles Habitat mit einer typischen Dünen(arten)fauna, einem hohem Anteil omnivorer Nematoden und einem hohen MI. In der Ausblasung FA sind zwar auch viele Dünenarten zu finden, allerdings sind sie hier nicht dominant, da auf Grund der höheren Bodenfeuchtigkeit auch nicht an Dünen angepasste Arten eine Lebensgrundlage finden. Somit bietet sich eine bessere Lebensgrundlage für Bakterienfresser und hier vor allem für Anreicherungsopportunisten, was der niedrigere MI und auch die höhere Gesamtabundanz zeigt.

Der entscheidende Faktor für die verschiedenartige Ausprägung der Nematodenfauna der Ausblasungstäler scheint die Bodenfeuchtigkeit und andere damit zusammenhängenden Faktoren wie z. B. der Anteil von organischer Substanz zu sein.

Die Abfolge von Nematodenarten weitgehend parallel zu der Entwicklung einer dichten Vegetationsdecke in beiden Tälern läßt die Nematodenfauna als geeigneten Indikator für die Regeneration dieser Dünenhabitats erscheinen. Die Nematodenfauna spiegelt anscheinend auch Veränderungen im Boden wieder, die durch alleinige Beobachtung der Pflanzendecke nicht erkannt werden können.

## 6. Zusammenfassung

Die Nematodenfauna je eines grundwasserfernen (trockenen) und eines grundwasser-nahen (feuchten) Ausblasungstales im Dünengebiet von Houstrup Strand (DK) wurde untersucht. Innerhalb jeder Ausblasung wurden Bereiche mit unterschiedlicher Vegetationszusammensetzung und -deckung unterschieden und beprobt. Die Nematoden-Synusien

der trockenen und der feuchten Ausblasung unterschieden sich hinsichtlich Abundanz, relativer Häufigkeit verschiedener Ernährungstypen sowie des Maturity Index (MI) nach BONGERS (1990).

In beiden Ausblasungstälern wurden typische Dünen-Nematodenarten gefunden. Sie waren jedoch nur in dem trockeneren Tal dominant. Innerhalb der Ausblasung konnte parallel zur sukzessionalen Veränderung der Vegetation und Zunahme ihres Deckungsgrades eine Sukzession der Nematodenfauna in Richtung höherer Diversität festgestellt werden. Der MI weist die Synusien beider Ausblasungstäler als solche früher Sukzessionsstadien aus. Die des trockenen Tals ist jedoch eine typische stabile Dünensynusie, während die des feuchten Tals zahlreiche überwiegend bakterienfressende Nicht-Dünen-Arten aufweist.

## **7. Summary**

### **Nematode assemblages of blowouts in the dunes of Houstrup Strand (DK)**

The nematode assemblages of two deflation hollows with different ground water conditions were studied in the dune area of Houstrup Strand at the North Sea coast of Denmark. Within each deflation areas of increasing vegetation cover were distinguished and separately sampled. The nematode assemblages of a dry and a wet deflation showed differences in species composition, abundance, relative importance of feeding types and maturity index (MI; cf. BONGERS 1990). Typical dune species were found in both areas but appeared dominant only in the dry deflation. Within each deflation the areas of different vegetation development had different nematode assemblages too. There was a trend towards higher species numbers and a changed MI correlated with vegetation succession. The observed differences between the nematode communities allows to characterise both deflations as early successional. But the dry one has a more stable dune community while the wet one is made up of many bacterial feeding non-dune-species.

## **Danksagung**

Die Probenahme und Aufbereitung der Proben führten Jörg Bierwirth, Simone Deutschel, Gudrun Kräbs, Wiebke Meyer und Ralf Westerhoff im Rahmen ihres Arbeitsvorhabens: „Ausblasungen – Abschätzung der potentiellen Wiederbesiedlung anhand der Vegetation und des Nematodenvorkommens“ im Projekt Dünenökologie 1996/97 durch. Für die Durchsicht des Manuskriptes und viele hilfreiche Kommentare möchte ich Prof. Gerd Weidemann und Dipl. Biol. Detlev Handelsmann danken.

### **Anschrift der Verfasserin:**

Diplom Biologin Katrin Goralczyk  
Universität Bremen  
UFT/Abt. 10 (Ökologie)  
Postfach 330 440  
28334 Bremen  
e-mail: goralc@uni-bremen.de



# Raubmilben (Gamasina: Acari, Parasitiformes) in Küstendünen der südlichen Nordsee

von Hartmut Koehler

## 1. Einleitung

Gamasina (Acari: Parasitiformes) sind Milben aus der Gruppe der Mesostigmata. Sie besitzen eine mehr oder weniger ovale Gestalt mit meist langen Laufbeinen und, der räuberischen Ernährung gemäß, deutlich ausgebildete Cheliceren. Sklerotisierte Platten schützen die erwachsenen Tiere relativ gut vor Austrocknung. Die Körperlänge reicht von ca. 0,3 bis 2 mm, wobei Arten der Größenordnung von 0,4 – 0,7 mm am häufigsten vertreten sind.

Die Raubmilben besiedeln alle terrestrischen Lebensräume. Die überwiegende Zahl der Arten ernährt sich räuberisch von Nematoden, Kleinarthropoden, Insekteneiern und -larven. Die schlanken Vertreter der Rhodacaridae sind besonders gut an das Leben in den Poren auch tieferer Bodenschichten angepaßt.

Die terrestrischen Bereiche weicher Küsten (Salzwiesen, Dünen, Mangroven) stellen spezielle Anforderungen an die sie besiedelnden Organismen. Im Vordergrund stehen die häufigen Überflutungen und die Salzbelastung der meeresnahen Zonen, aber insbesondere bei Spülsaum und Düne auch die Dynamik des Lebensraumes. Für ökologische Untersuchungen von besonderem Interesse ist das Vorhandensein deutlich ausgeprägter Gradienten kleinklimatischer und pedologischer Gegebenheiten entlang eines Transektes vom Meer ins Landesinnere und ihre Wirkung auf die Besiedlung durch Pflanzen und Tiere (z.B. DIERSSEN et al. 1991; VAN HEERDT & MÖRZER-BRUYNS 1960; HEYDEMANN 1960, 1963). Die Mesofauna der Dünen fand dabei bislang erst relativ wenig Beachtung (z.B. BIGOT 1961; BUSSAU 1990a; EHRNSBERGER et al. 1997; EMDE 1997; KOEHLER et al. 1995a; LUXTON 1967, 1990; MELECIS et al. 1995; PURVIS 1982; WEIGMANN 1973).

Mit dem vorliegenden Bericht werden Befunde systematischer Untersuchungen und qualitativer Aufsammlungen der Gamasinen-Taxozönose von Dünen der Nordsee zusammengefaßt. Die umfassendsten Arbeiten liegen aus den Dünen Spiekeroogs und von dem Dünengürtel nahe Houstrup-Strand (West-Jütland, Dänemark) vor (MUNDERLOH 1997; KOEHLER et al. 1992, 1995a; KOEHLER 1998). Neben der großräumigen Verbreitung der Gamasinen interessieren die Verteilung der Milben im Transekt vom Spülsaum zur Braundüne und auch der Einfluß touristischer Aktivitäten durch „trampling“ (KOEHLER et al. 1997).

## 2. Untersuchungsorte

Die geografische Lage der Untersuchungsorte ist der Kartenskizze (Abb. 8, S. 18) zu entnehmen. Die Standorte wurden in der Regel vegetationskundlich und bodenkundlich charakterisiert und fügen sich gut in die im Eingangskapitel dargestellte Charakteristik. Auch der westlichste Standort Zwanenwater ist ausgesprochen kalkarm und daher gut mit den weiter östlich gelegenen Orten vergleichbar. Die Dünen werden als Initial-/Vor-, Weiß-,

Grau- und Braundüne bezeichnet und sind in dieser Reihenfolge (Toposequenz) von den Pflanzenarten *Elymus farctus*, *Ammophila arenaria*, *Corynephorus canescens* (und Flechten) und *Empetrum nigrum* dominiert. Die Standorte und Habitate sind in Tab. 1 samt der im folgenden verwendeten Kürzel zusammengestellt. Für die Übersichtsbetrachtung werden Spülsaum, Winterspülsaum und Strand zum Lebensraum Strandbereich zusammengefaßt (Sb).

#### Niederlande:

- Zwanenwater: ältere Dünenbereiche (JUNGERIUS et al. 1995), Weißdünen mit *Ammophila* Bewuchs; Okt.1993.

#### Ostfriesische Inseln:

- Baltrum: Weiß- und Grau-/Braundüne; Aug. 1994 (Probenahme Dr. W. Schäfer, BTI Bremen).
- Spiekeroog: Transekt von Initialdüne nach Braundüne unter Berücksichtigung der Exposition; Sept. 1990 (MUNDERLOH & HOFMANN 1992, MUNDERLOH 1997).

#### Jütland (Dänemark):

- Ho-Bucht: Spülsaum und Winterspülsaum; Sept. 1988.
- Houstrup Strand: Transekt Spülsaum bis Braundüne; Sept. 1988 (KOEHLER et al. 1992).
- Untersuchung der Weißdünen-Kette (Exposition); Sept. 1996 (ALCOBERRO-ASSMANN et al. 1997).
- „Trampling effect“ durch Touristenpfade (Gruppenebene); Sept. 1994 (KOEHLER et al. 1997).
- Strohmatte der Wegbefestigung; Sept. 1994, Sept. 1998.

Tabelle 1: Die untersuchten Standorte im geografischen Transekt und als Toposequenz. Die jeweiligen Kürzel sind angegeben.

		Strandbereich Sb			„Initial-Vordüne“ ID/VD	„Weiß-(Gelb-)düne“ WD	Graudüne GD	Braundüne BD
		Spülsaum SpS	„Winter-spülsaum“ WSp	Strand Strand				
Zwanenw. Dünen	Zw-d	#				#		
Zwanenw. plots	Zw-p							#
Baltrum 1994	Bal94					#	# <sup>1</sup>	
Spiekeroog '90 <sup>2</sup>	Spiek90				#	#	#	#
Ho-Bucht '94	HoB94	#	#		#			
Houstrup Str. '88 <sup>2</sup>	Hou88	#		#	#	#	#	#
Houstrup Str. '96 <sup>3</sup>	Hou96					#		
Houstrup Str. '94 <sup>4</sup>	Hou94			Stroh (Str)				
Houstrup Str. '94 <sup>4</sup>	Hou98			Stroh (Str)				

<sup>1</sup>: Bereich Grau-Braundüne; <sup>2</sup>: Transekt; <sup>3</sup>: W- und O-Exposition; <sup>4</sup>: Sonderstandorte

Fett: geografischer Vergleich der Taxozönosen (Arten-, Dominantenidentität)



### 3. Methoden

Zur Gewinnung der Bodentiere wurden Proben als ungestörte Bodenkerne oder als Mischproben entnommen. Die Probengröße der ungestörten Proben beträgt 100 cm<sup>3</sup> und die der Mischproben ca. 250 g (Trockenmasse) bei humusarmem Sand. Die beprobte Bodentiefe reicht bis zu 15 cm. Der Stichprobenumfang für die systematischen Untersuchungen „Zwanenwater“, Transekt Houstrup 1988, Transekt Spiekeroog 1990, „Trampeling“ 1994 und „Weißdünen“ 1996 umfaßt zwischen 6 und 10 Proben, z.T. als Mischproben.

Die zusammenfassende Darstellung der Verteilung der Gamasinenarten im Transekt vom Meer zur Braundüne (Tab. 4) basiert auf Dominanzwerten >5% der jeweiligen Standorte. Bei mehreren Standorten gleichen Typs wurden die Werte addiert und normiert. Dargestellt sind klassierte Dominanzwerte (< 5, 6 – 10, 11 – 20, 21 – 40, > 41)

Die Verteilung der Gamasina innerhalb der Weißdüne wurde von ALCOBERRO-ARMANN et al. (1997) bei Houstrup Strand analysiert. Es wurden je 6 Standorte der west- und ostwärts exponierten Hänge (265° bzw. 100° im Mittel) des ersten Dünenzuges mit Mischproben über einen Bereich von ca. 4 km beprobt. Eine Mischprobe (ca. 400 – 500 g Frischmasse) vereinigt für jeweils 0 – 5, 5 – 10, 10 – 15 cm Tiefe drei Entnahmen. Die Ähnlichkeiten der Gamasinen-Taxozönosen benachbarter Standorte wurden innerhalb einer Exposition und zwischen den Expositionen ermittelt.

Die Tiere wurden mit dynamischer Extraktion (Berlese-Prinzip) ausgetrieben. Da die Effizienz der dynamischen Extraktion eng mit dem Aufbau von Gradienten der Bodentemperatur und -feuchte gekoppelt ist (DUNGER & FIEDLER 1997), erhält die Sicherstellung eines ausreichenden Bodenwassergehaltes zu Beginn der Extraktion besondere Bedeutung, insbesondere in Anbetracht der geringe Wasserhaltekapazität von Sand. Verunreinigung des Extraktionsgutes durch Rieselsand wird mit Hilfe von Gaze (Mullbinden), die in die Extraktionsbecher gelegt wird, weitgehend verhindert.

Die Raubmilben wurden in Polyvinyl-Lactophenol dauerhaft präpariert. Für die Determination unter dem Mikroskop wurde eine Diffential-Interferenz-Kontrasteinrichtung verwendet. Die Bestimmung der Tiere erfolgte überwiegend nach KARG (1971, 1993) und weiterhin nach HYATT 1980 (Parasitinae), HYATT & EMBERSON 1988 (Macrochelidae), HIRSCHMANN 1971 (*Dendrolaelaps*), BLASZAK & EHRSBERGER 1995 (*Saprogamasellus*), BLASZAK 1974 (Zerconidae) und weiterer Spezialliteratur. In diesem Schrifttum finden sich auch ökologische Angaben zu den Raubmilben. Die Nomenklatur der Gamasina orientiert sich an KARG (1993).

Die Befunde werden als relative Siedlungsdichten (Dominanzen) vergleichbar. Die Einteilung von Dominanzklassen erfolgte in Anlehnung an ENGELMANN (1978). Ähnlichkeiten der Taxozönosen der Standorte wurden mit Hilfe der Arten- und Dominantenidentität (Sörensen-, Renkonen-Index) quantifiziert und mit multivariaten Verfahren (Correspondenz Analyse, Programmpaket CANOCO; JONGMAN et al. 1995) analysiert.

### 4. Ergebnisse

#### 4.1. Überblick

Die zusammenfassende Darstellung der Untersuchungen belegt, daß die Dünenlande eine umfängliche Gamasinen-Taxozönose beherbergen. Dies gilt sowohl für die Siedlungsdichten, die sich durchaus mit jenen aus Grünländern messen können (Tab. 2), als auch für die Anzahl der nachgewiesenen Arten (insgesamt 59; Tab. 3).

Tabelle 2: Siedlungsdichten der Gamasina und der Milben insgesamt in den Küstendünen von Spiekeroog und Houstrup Strand mit Vergleichswerten (Angaben gerundet; Tsd. Ind./m³)

	Gamasina		Acari	
	Spiekeroog	Houstrup	Spiekeroog	Houstrup
Dünen				
Spülsaum		2		4
Strand		2		40
Initial-Düne	0,3	5	1	420
Weiß-Düne	2	4	100	320
Grau-Düne	12	5	130	190
Braun-Düne	3	1	280	30
Bremer Umland				
Brache		20		250
Wiese		4		150
Weide		3		40

Für die meisten dieser Arten liegen Angaben zu Fundorten und zur Ökologie vor. Für ca. 20% gibt es Hinweise auf Funde aus Dünen und Küste, ca. 50% sind aus Äckern und Brachen bekannt und jeweils ca. 10% sind überwiegende Wiesen- bzw. Waldbodenbewohner. Boden- und Streubewohner sind mit nahezu gleichen, hohen Anteilen vertreten, während Bewohner der Vegetationsschicht nur selten gefunden worden sind. Für mehr als die Hälfte der Arten werden reiche organische Substrate, wie Komposte und sogar Exkrememente als bevorzugte Aufenthaltsorte beschrieben. Für einige Arten ist Phoresie bekannt (*Alliphis siculus*, *Arctoseius cetratus*, wahrscheinlich auch *Proctolaelaps pygmaeus*, *Dissolonychus superbus*, *Antennoseius* spp.).

4.2. Verteilung in der Toposequenz

Die 59 Arten verteilen sich anteilig auf die Makrohabitate wie folgt: Graudüne (GD) 51%, Weißdüne (WD) 44%, Braundüne (BD) 42%, Strandbereich (Sb) 32%, Initial-/Vordüne (ID/VD) 12%, Strohmatte (Str) 10%. Für Initial-/Vordüne und die Strohmatte belegt die hohe Dominanzkonzentration mit einem Anteil der eudominanten Arten von ca. 30% eine hohe Dynamik bzw. ein frühes Sukzessionsstadium. Ausgeglichene Dominanzverhältnisse weist der Strandbereich auf, wohingegen die meisten Arten der Dünenstandorte WD, GD und BD zu 77, 73 und 76% als subrezedent bis rezedent einzustufen sind.

Im Transekt vom Meer zur Braundüne wird eine Abfolge von standortspezifischen Lebensgemeinschaften deutlich, die innerhalb der Dünen (WD, GD, BD) wesentlich weiter differenzieren als die im vorangehenden Abschnitt dargestellten Dominanzstrukturen (Tab. 4). Deutlich abgegrenzt sind die Strohmatte, deren Gamasinen-Taxozönosen durch phoretische Arten charakterisiert sind. Die Lebensgemeinschaft der Spülsäume setzt sich durch zwei *Halolaelaps*-Arten (*H. strenzkei*, *H. balticus*) von den übrigen Standorten ab. Auffallend ist, daß hier Besiedler gestörter Standorte mit guter Versorgung durch organisches Material zu finden sind. Im Winterspülsaum treten neben typischen Küstenarten (*H. balticus*, *Parasitus kempersi*, *Parasitus halophilus*) eine Art feucht-nasser Wiesen (*Lysigamasus celticus*), die phoretische *A. siculus* und *Pergamasus robustus* auf, eine eher im Waldhumus vorkommende Art, die im reichen organischen Material des Anspüllichts ihre Beute

Tabelle 3: Die Gamasina-Arten der untersuchten Dünenstandorte ohne geografische Differenzierung; Standortkürzel s. Tab. 1. Die Artenzahlen und die Zugehörigkeit der Arten zu Dominanzklassen sind angegeben: 1 subrezent (≤ 1%), 2 rezent (1,1 – 3,1%), 3 subdominant (3,2 – 9,9%), 4 dominant (10 – 31,9%), 5 eudominant (32 – 100%) (ENGELMANN 1978).

Familie	Art	Kürzel	Sb	ID VD	WD	GD	BD	Str
Ameroseiidae	<i>Proctolaelaps pygmaeus</i> (Müller, 1860)	PPYG						5
Ascidae	<i>Asca aphidioides</i> (Linné, 1758)	AAPH				1		
	<i>Asca bicornis</i> (Can. et Fanz., 1887)	ABIC			1	3		
	<i>Arctoseius cetraus</i> (Sellnick, 1940)	ACET	3		3			5
	<i>Cheiroseius borealis</i> (Berlese, 1904)	CBOR					3	
	<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	CNEC	1	1				
	<i>Cheiroseius serratus</i> (Halbert, 1915)	CSER					2	
	<i>Leioseius bicolor</i> (Berlese, 1918)	LBIC	2	3	4	3	3	
	<i>Leioseius minusculus</i> Berlese, 1905	LMIN			1			
	<i>Leioseius salinus</i> (Halbert, 1928)	LSAL						1
	<i>Zercoseius spathuliger</i> (Leonardi, 1899)	ZSPA			2	1	1	
Eviphididae	<i>Alliphis siculus</i> (Oudemans, 1905)	ASIC	2					3
Halolaelapidae	<i>Antennoseius magniscutum</i> (Weis-Fogh, 1947)	AMAG	1		1	2		
	<i>Antennoseius masoviae</i> Sellnick, 1943	AMAS				1		
	<i>Halolaelaps strenzkei</i> (Götz, 1952) Willmann, 1957	HAST	4					
	<i>Halolaelaps balticus</i> Willmann, 1954	HBAL	4	2				
	<i>Halolaelaps cf sexclavatus</i> (Oudemans, 1902)	HcSEX						1
Hypoaspidae	<i>Pseudoparasitus dentatus</i> (Halbert, 1920)	PDEN	2		2	2		
	<i>Hypoaspis cuneifer</i> (Michael, 1892)	HCUN					1	
	<i>Hypoaspis vacua</i> (Michael, 1891)	HVAC			1	2	2	
	<i>Hypoaspis nollii</i> Karg, 1962	HNOL			1		2	
	<i>Hypoaspis fishtowni</i> Ruf & Koehler 1993	HFIS			1			
	<i>Hypoaspis aculeifer</i> (Canestrini, 1883)	HACU			2	3	2	
	<i>Hypoaspis cf sclerotarsa</i> Costa, 1968	HSCL		2	1	4	2	
	<i>Hypoaspis heterosetosa</i> Hirschmann, 1969	HHET						1
	<i>Hypoaspis acuta</i> (Michael, 1891)	HACT				1		
	<i>Hypoaspis imitata</i> Reitblat, 1963	HIMI				1		
Macrochelidae	<i>Dissolonych superbus</i> (Hull, 1918)	DSUP	1					
Parasitinae	<i>Pergamasus norvegicus</i> Oudemans, 1902	PNOR	1			1	2	
	<i>Pergamasus quisquiliarum</i> (G. & Can., 1882)	PQUI					2	
	<i>Pergamasus robustus</i> Oudemans, 1901	PROB	3		1	2	1	
	<i>Lysigamasus conus</i> Karg, 1971	LCON	1		1	2	4	
	<i>Lysigamasus celticus</i> Bhattachar., 1963	LCEL	4					
	<i>Lysigamasus vagabundus</i> Karg, 1968	LVAG					4	
	<i>Parasitus halophilus</i> (Sellnick, 1957)	PHAL	4	3	3			
Phytoseiidae	<i>Parasitus kempersi</i> Oudemans, 1902	PKEM	3					
	<i>Blattisocius tarsalis</i> (Berlese, 1918)	BLAT			1			
	<i>Amblyseius obtusus</i> (C. L. Koch, 1839)	AOBT				2	1	
	<i>Amblyseius similifloridanus</i> Hirschmann, 1962	ASIM				2		
	<i>Amblyseius decolor</i> (Westerboer, 1963)	ADEC				1		
Rhodacaridae	<i>Amblyseius alpinus</i> Schweizer, 1922	AAUR			1			
	<i>Rhodacarus coronatus</i> Berlese, 1921	RCOR			1	3	2	
	<i>Rhodacarus reconditus</i> Athias-Henriot, 1961	RREC	1					
	<i>Rhodacarus clavulatus</i> Berlese, 1921	RCLA	3	5	4	4	2	
	<i>Minirhodacarellus minimus</i> (Karg, 1961)	RMIN			4	4	2	
	<i>Rhodacarellus silesiacus</i> Willmann, 1935	RSIL				1		
	<i>Rhodacarellus francescae</i> Athias-Henriot, 1961	RFRAN			2			
	<i>Protoparasellus mica</i> (Athias-Henriot, 1961)	PMIC			1	1	1	
	<i>Dendrozeius reticulatus</i> (Sheals, 1956)	DRET				2	1	
	<i>Dendrolaelaps septentrionalis</i> (Sellnick, 1958)	DSEP			1			
	<i>Dendrolaelaps arenarius</i> Karg, 1971	DARE	3	5	4			
Veigaiaidae	<i>Veigaia kochi</i> (Trägårdh, 1901)	VKOC					1	
	<i>Veigaia planicola</i> (Berlese, 1892)	VPLA	1					
	<i>Veigaia nemorensis</i> (C.L. Koch, 1839)	VNEM				2	3	
	<i>Veigaia cervia</i> (Kramer, 1876)	VCER				1	2	
	<i>Veigaia exigua</i> (Berlese, 1917)	VEXI				1	3	
Zerconidae	<i>Trägercon trögardi</i> (Halbert, 1923)	PTRA			1	1	2	
	<i>Zercon foceolatus</i> (Halaskova, 1970)	ZFOV			2	2		
	<i>Zercon andrei</i> Sellnick, 1958	ZAND				3		
Artenzahl		59	19	7 ID VD	26	30	25	6
			Sb	WD	GD	BD	Str	

zu finden scheint. Die Lebensgemeinschaft im Sand des Strandes ist von *P. halophilus* geprägt. Eine Charakterart der vorderen Dünenbereiche ist *Dendrolaelaps arenarius*, gemeinsam mit *Rhodacarus clavulatus*, die aber nicht auf Küsten beschränkt ist, wie durch zahlreiche Funde im Graswurzelfilz einer 5 – 10jährigen Brache belegt ist (KOEHLER 1998). Die laut KARG (1971) spärlich in Wiesen und Ackerböden auftretende Art *Leioseius bicolor* wird wiederholt in den untersuchten Küstendünen gefunden, mit eindeutigem Verbreitungsschwerpunkt im Weißdünenbereich. Mit der Graudüne überlappt das Auftreten von *Minirhodacarellus minimus*, einen kleinen Tiefenbewohner sowohl von Uferböschungen als auch von sandigen Böden, die landwirtschaftlich genutzt sein können. Die artenreiche Graudüne ist von der Artenzusammensetzung der Gamasinen-Taxozönose als Ökoton zwischen Weiß- und Braundüne anzusehen, ohne hochdominante eigenständige Arten. In der Braundüne schließlich kann mit den großen *Pergamasus*-Arten und den Vertretern der Veigaiaidae eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Waldzönose festgestellt werden.

Tabelle 4: Sortierte Tabelle: das Auftreten der Arten in der Toposequenz ohne geografische Differenzierung (nur Arten mit Dominanzwerten > 5%).

	SpS	WSp	Strand	ID/VD	WD	GD	BD	Stroh (Strand)
HAST	#####		##					
HBAL	###	###		#				
LCEL		####						
PKEM		####						
PROB		##						
ASIC		##						
PHAL		###	#####	#	##			#
AMAG			##					
DARE	#			####	###			
RCLA	###			#####	####	###	#	
LBIC	#			##	###	#	#	
ACET	###				##			#####
ZFOV					#			
RFRAN					#			
ZSPA					#			
RMIN					###	###	#	
HACU					#	##	#	
HSCL				#		###	#	
RCOR						###	#	
ZAND						##		
ABIC						##		
LCON						#	#####	
LVAG							###	
VNEM							##	
VEXI							##	
CBOR							#	
CSER							#	
HNOL							#	
PQUI							#	
PTRA							#	
PNOR							#	
HVAC							#	
PPYG								#####

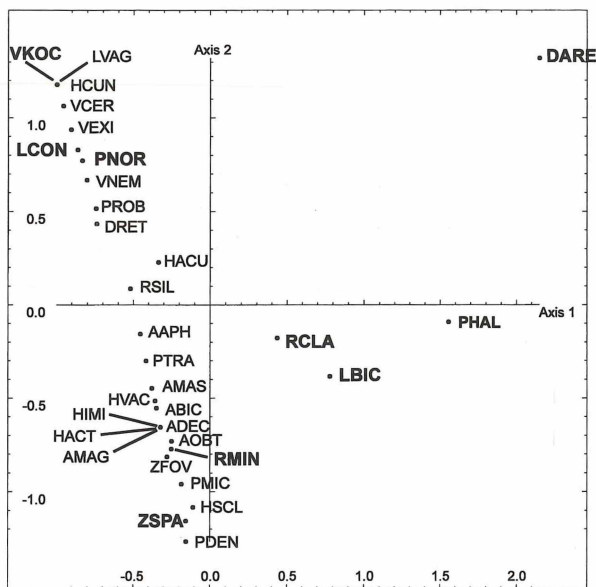
### 4.3. Exposition

Detaillierte Untersuchungen der Toposequenzen liegen für Houstrup Strand und insbesondere für Spiekeroog vor, wo nord- und südexponierte Hänge getrennt beprobt wurden (Tab. 5). Die Südseiten der alten Weiß- und Graudüne weisen höhere Siedlungsdichten und Artenzahlen auf, ein Hinweis auf Trockenheit und Wärme tolerierende Arten. Die multivariate Analyse belegt die deutliche Ausbildung der Abfolge von Arten und Standorten im Transekt als Folge abiotischer und biotischer Gradienten (Abb. 1 a, b). Die Eigenwerte der ersten beiden Achsen betragen 0,71 und 0,51 und die kumulierten Varianzen 30 und 52%. Die Anordnung der Arten verdeutlicht das auf Initial- und Weißdüne beschränkte Vorkommen von *D.arenarius* und *Phalophilus*; *L. bicolor* und besonders *R. clavulatus* leiten zu Graudünenarten, wie *R. (Minirhodacarellus) minimus* über. Die Differenzierung der Lebensgemeinschaften der meeresnahen Dünenbereiche erfolgt in Richtung der x-Achse, die für

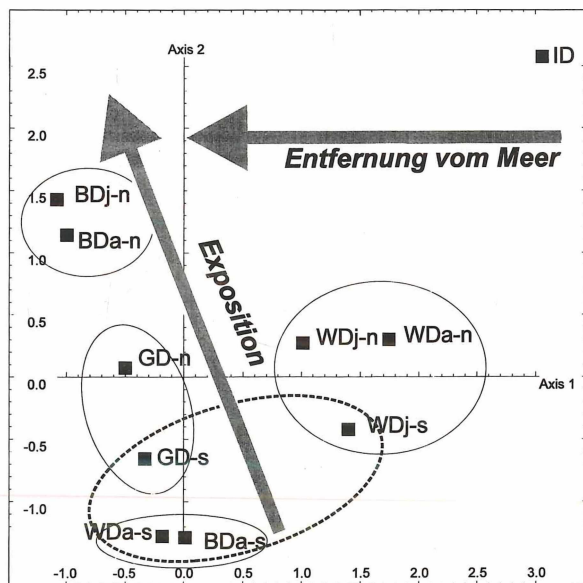
Tabelle 5: Sortierte Tabelle: Dominanzwerte der Gamasinen im Dünen transekt von Spiekeroog (Spiek90). Standortkürzel s. Tab. 1 (j = junge, a = alte Ausprägung; n = Nord-, s = Südexposition), Artenkürzel s. Tab. 3. Abundanzen in Tsd. Ind./m<sup>2</sup>.

	ID/VD	WDj-n	WDj-s	WDa-n	WDa-s	GD-n	GD-s	BDj-n	BDa-n	BDa-s
DARE	100,0	10,3		24,2						
RCLA		53,8	14,3	18,2	14,0	33,1	36,1		1,2	
LBIC		25,6	28,6	33,3	1,6	0,8	3,5			48,5
HACU		10,3			4,1	2,3	4,5	13,5	11,9	1,5
PHAL			57,1	24,2						
PDEN					8,2					
ABIC					1,6	2,7	2,9			
ZFOV					1,2		9,0			
PROB					0,4	4,9	1,6	5,4	3,6	
RMIN					33,7	31,6	11,6			17,6
HVAC					10,7	0,4			7,1	10,3
ZSPA					23,5		1,6			1,5
HSCL					0,4		3,9			16,2
PMIC					0,4		2,9			1,5
VCER						1,1		8,1	3,6	
RSIL						0,4				
AAPH						3,0	1,0			
PTRA						1,1	1,3			
AMAS						0,4	1,3			
LCON						10,6	1,6	45,9	48,8	
VNEM						3,8	3,2	13,5	7,1	
VEXI						1,9	0,3	8,1	7,1	
PNOR						0,8	0,3		6,0	
AOBT						1,1	7,1			2,9
DRET							3,5	5,4		
ADEC							1,0			
AMAG							1,0			
HACT							0,3			
HIMI							0,3			
HCUN									1,2	
LVAG									1,2	
VKOC									1,2	
Abundanz	0,32	1,56	0,28	1,32	9,72	10,52	12,40	1,48	3,36	2,72





1 a



1 b

Abb. 1: Ordination der Arten (1a) und Standorte (1b); Correspondence-Analyse log-transformierter Dominanzwerte (CANOCO). Standortkürzel s. Tab. 1 (j = junge, a = alte Ausprägung; n = Nord-, s = Südexposition), Artenkürzel s. Tab. 3.

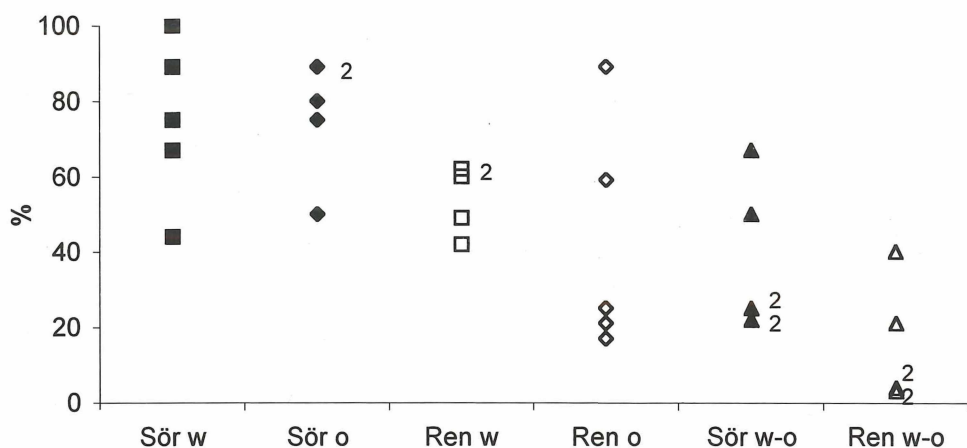


Abb. 2: Besiedlung der Weißdüne von Houstrup Strand (Jütland, Dänemark) durch Gamasina: Artenidentität (Sörensen-Index) und Dominantenidentität (Renkonen-Index) benachbarter Standorte gleicher Exposition und gegenüberliegender Standorte westlicher und östlicher Exposition

die Ordination der Arten der Grau- und Braundüne an Bedeutung gegenüber der y-Achse verliert. Die Gruppe um *Z. spathuliger* sind Vertreter der Südhänge von Grau- und alten Weiß- und Braundünen. Große *Pergamasus*- und *Veigaia*-Arten repräsentieren abschließend die Lebensgemeinschaft der Braundünen.

Die Ordination der Standorte veranschaulicht diese Interpretationen eindrücklich, mit der Sonderstellung der Initialdüne mit großer Affinität zu den jungen Weißdünen und der meerwärts gewandten alten Weißdüne (Wa-n) und der Gruppierung der Grau- und Braundünenstandorte. Die x-Achse ordnet die Nordseiten der Dünenstandorte mit abnehmender Trennschärfe von Initialdüne bis Braundüne und verdeutlicht die zunehmende Entfernung vom Meer. Die y-Achse differenziert die Süd- und Nordexpositionen, wobei eine erstaunliche Ähnlichkeit der alten Weiß- und Braundünen und der Graudüne besteht.

Mit der eingehenden Untersuchung des ersten Weißdünenzuges von Houstrup Strand (ALCOBERRO-ASSMANN et al. 1997) wurden 11 Gamasinenarten nachgewiesen, von denen drei bzw. zwei ausschließlich die West- bzw. Ostflanken der Dünen besiedeln. Die Lebensgemeinschaft der meerwärts gewandten Westseite wird zu 80% von *D. arenarius* und *P. halophilus* dominiert, die auf der Leeseite (Osten) nicht auftraten. Die ostexponierten Hänge werden überwiegend von *L. bicolor* und *Z. foveolatus* besiedelt, die vereinzelt auch auf der Westseite gefunden worden sind und deren Vorkommen nicht auf Weißdünenstandorte beschränkt ist (vgl. Tab. 3).

Die Arten- und Dominantenähnlichkeiten der Standorte innerhalb der jeweiligen Exposition und zwischen den jeweiligen west-ost Paarflächen ist in Abb. 2 dargestellt. Dabei zeigt sich, daß innerhalb derselben Exposition erhebliche Unterschiede zwischen benachbarten Standorten existieren. Die hier mit beiden Indices ermittelten Ähnlichkeiten sind jedoch im Mittel wesentlich höher als die der unterschiedlich exponierten Standortpaare.

#### 4.4. Geografischer Vergleich

Im geografischen Vergleich (vgl. Tab. 1) weisen lediglich die Artenidentitäten einen Trend zu größerer Ähnlichkeit näher beieinanderliegender Standorte auf. *Rhodacarellus francescae* wurde nur in Zwanenwater, *Minirhodacarellus minutus* und *Zercoseius spathuliger* nur auf den ostfriesischen Inseln gefunden. Weitere Analysen mit dem vorliegenden Datenmaterial bringen keine zusätzlichen Erkenntnisse.

#### 4.5. Einfluß des Tourismus

Die starke Beanspruchung der Dünen durch Erholungssuchende äußert sich u.a. in der Ausbildung von Pfaden durch häufiges Begehen. Solche Pfade werden augenscheinlich durch die Veränderungen der Vegetation, die sowohl das Artenspektrum als auch den Deckungsgrad betreffen. Gegenüber der unbeeinflussten Umgebung ist der Mikroarthropodenbesatz der Wegmitte generell reduziert. Die Wegränder hingegen weisen in der Weiß- und Braundüne erheblich erhöhte Werte auf. Anders auf der Gruppenebene der Gamasina, deren Siedlungsdichten im gesamten trittbeeinflussten Bereich erniedrigt sind: Wegränder 15 – 35%, Wegmitte < 5% des Besatzes der unbeeinflussten Umgebung. Ergebnisse auf Artebene liegen nicht vor.

Von den Pfaden geht eine beträchtliche Erosionsgefahr aus, der durch das Aufbringen von Stroh („thatching“) begegnet wird. Die Beprobung dieser Sonderstandorte in Strandnähe ergibt eine völlig dünen-untypische, z.T. massenhafte Besiedlung durch wenige phoretische Arten. Am Standort mit hoher Dominanz von *P. pygmaeus* treten Modernmilben in großer Zahl auf, die der Art als Nahrung dienen.

### 5. Diskussion

Die präsentierten Befunde sind eine Zusammenfassung der Ergebnisse punktueller Untersuchungen in Raum und Zeit, wobei die Proben immer im Herbst, bzw. Spätsommer genommen wurden. Die Siedlungsdichten der Mikroarthropoden weisen im Jahresverlauf im Vergleich zu z.B. den Insekten der Streu- und Krautschicht eine wenig ausgeprägte Phänologie auf, wobei der Herbst wegen der feuchten Witterung und des erhöhten Streuanfalls eine gute Zeit zur Erfassung der Bodenmesofauna ist. Vor dem Hintergrund der geringen Kenntnis der Gamasina der Dünen lassen die Daten einige Zusammenhänge und Trends erkennen, die sich z.T. erstaunlich deutlich abzeichnen.

Die Determination einiger Arten ist nicht eindeutig oder der Fundort ist ungewöhnlich: *Antennoseius magniscutum*, *Antennoseius masoviae* (AMAG, AMAS): LINDQUIST & WALTER (1989) wiesen in Zuchtexperimenten für *A. janus*, LINDQUIST & WALTER 1989, zwei distinkte Morphen der Weibchen nach: eine glatte Verbreitungsform mit nahezu glatten Rückenborsten und eine granuläre residente Form mit stark gefiederten Rückenborsten. *A. magniscutum* besitzt die beschriebenen granulären Strukturen und *A. masoviae* ist eine glatte Form, die sich zudem noch durch kurze Kolbenhaare auszeichnet, die bei phoretischen Arten häufig sind. Beide Arten traten in der Graudüne nebeneinander auf (Spiek90). Es ist zu prüfen, ob *A. magniscutum* und *A. masoviae* residente bzw. dispersive Formen derselben Art sind.

*Halolaelaps cf sexclavatus* (HcfSEX): Die im Stroh der Wegbefestigung auftretende Deutonymphe besitzt nicht drei, sondern nur zwei Paar kolbenförmige Coxalhaare (Lb II, Lb III).

*Hypoaspis cf. sclerotarsa* (HSLC): Die gefundene Art unterscheidet sich von der Beschreibung in KARG (1993) durch ein nicht gefeldertes Sternale (Spiek90: Wda-s, GD-s, Bda-s; Bal94 GD; HoB94 ID/VD). Die Art wird auch von HELDT & SALMANE (unveröff.) aufgeführt. *Rhodacarellus francescae* (RFRAN; Zw-d) ist bislang nur aus Algerien bekannt (Talgrund mit stehendem Wasser; Streu und humoser Boden unter *Laurus nobilis*; ATHIAS-HENRIOT 1961).

Die in Dünen angetroffenen Siedlungsdichten und Artenzahlen sind recht hoch, wie auch PURVIS (1982) anmerkt, und zwar in den dynamischen Bereichen wesentlich ausgeprägter als in den Bereichen mit entwickeltem Humus und sehr saurem Milieu. Von den in Irland von PURVIS (1982) nachgewiesenen 23 Arten wurden 10 auch im hier dargestellten Material gefunden. *R. ancorae* (= *R. clavulatus*) wird als eine von zwei Gamasinenarten mit einer Konstanz > 50% angeführt. Diese Art ist sicherlich regelmäßig in Dünenstränden der Nordsee anzutreffen. Für die Dünen der südlichen Ostsee sind von HELDT & SALMANE (unveröff.) 37 Arten dokumentiert, von denen 14 auch in den Nordsee-Dünen gefunden wurden (vgl. auch MELECIS et al. 1995). Mit seinen Untersuchungen in Salzwiesen belegt EMDE (1997) 11 Gamasinenarten, von denen vier in den untersuchten Nordsee-Dünen auftraten. Verglichen mit diesen Befunden ist mit 59 Arten für die Dünenstandorte der südlichen Nordsee eine erhebliche Artenvielfalt festgestellt worden, die durch weitere Untersuchungen sicherlich noch ansteigen wird.

In Küstendünen sind entlang eines Transektes vom Meer landeinwärts deutliche Gradienten der Umweltfaktoren Mesoklima, Vegetation, Bodenbildung, pH, u.a. ausgebildet, die sich z.T. gegenseitig bedingen. Diese Gradienten werden durch makro-, meso- und mikroskalierte Gegebenheiten überlagert und verkompliziert (z.B. Lage zum Meer, Exposition; Vegetationsmosaik, Vertikalstrukturen; Rhizosphäre).

Dem Einfluß des Meerwassers scheint für die Besiedlung des Strandbereiches nach vorliegenden Befunden eine eher untergeordnete direkte Bedeutung zuzukommen, besonders was die Submergenz aber auch die Salzbelastung betrifft (SCHUSTER 1965, WEIGMANN 1973). *Halolaelaps*-Arten leben außer im Spülsaum in Komposten und Misthaufen (BLASZAK & EHRSBERGER 1993). Die Besiedlung solcher Standorte erfordert eine Anpassung an den dort herrschenden hohen Salzgehalt und osmotischen Druck der Porenlösung. Von größerer Bedeutung scheint hingegen der Salzgehalt der Nahrung zu sein, wie REMMERT (1982) für typische Spülsaumbewohner nachwies. LUXTON (1967) mißt ebenfalls den indirekten Effekten der erhöhten Salinität wesentlich größere Bedeutung zu als den direkten. Hinzu kommt mechanischer Streß durch Flutwellen und Wind. Im vorderen Strandbereich findet sich eine deutlich umrissene Gamasinen-Zönose, deren Nahrung Organismen des Interstitials bilden, die das relativ gute, vom Meer stammende Nahrungsangebot (z.B. Anspüllicht) nutzen. Interessanterweise beherbergen die Eier der meisten dieser Arten bei der Ablage schon fertig entwickelte Larven (LUXTON 1967, eigene Beobachtungen), was von LUXTON als Anpassung an die Dynamik dieses Lebensraumes gedeutet wird.

Die in Kapitel 4.3. dargestellten Befunde belegen, daß in den Dünen die Exposition die Ausbildung der Gamasinen-Taxozönosen in hohem Maße prägt. Die Untersuchung der Dünen in Spiekeroog (Spiek90) ergab für die Nordseiten eine deutlichere Abfolge der Artenzusammensetzungen als für die Südseiten, woraus geschlossen werden kann, daß der Faktor Südexposition von überragender Bedeutung ist. Die Exposition beeinflusst auch die Vegetation in großem Maße, so daß hier eindeutige Parallelitäten festzustellen sind. Auch für den Weißdünenzug in Houstrup-Strand können ALCOBERRO-ASSMANN et al. (1997) trotz großer Variabilität der Aufsammlungen innerhalb einer Flanke die große Bedeutung der Exposition für die Besiedlung der Luv- und Leeseiten nachweisen.

Wiederholt wurde auf den Einfluß der Vegetationsstruktur auf das Mikroklima und schließlich auf die Bodenorganismen hingewiesen, wie er oberirdisch z.B. durch die

Rosetten von *Hieracium* oder *Sonchus arvensis* ausgeübt wird (KOEHLER et al. 1992). Unter der Bodenoberfläche ist die Struktur des Wurzelraumes von Bedeutung, der bei *Ammophila arenaria* in zahlreichen Stockwerken bis in mehrere Meter Tiefe ausgebildet ist und somit eine starke vertikale Komponente aufweist und im Gegensatz zu z.B. *Festuca rubra* ssp. *arenaria* jeglichen oberflächennahen Wurzelfilz vermissen läßt. Die Raubmilben wurden folglich auch erst in älteren Dünenbereichen zu höheren Anteilen in den oberen Bodenschichten gefunden (KOEHLER et al. 1995b). Die ausgeprägt endogäische Lebensweise in meeresnahen Zonen ist als Anpassung an die hier herrschende große Dynamik durch Sandverdriftung und Wellenschlag anzusehen.

Die Beprobung der Strohmatte der Wegbefestigung weist Parallelen zu den Experimenten STRENZKES (1963) auf und belegt z.T. die Problematik solcher Versuche, da eine sehr spezielle Pioniergesellschaft mit hoher Dominanz einzelner Arten sich ausbildet, wobei die Stochastik der Kolonisation z.B. durch *P. pygmaeus* recht hoch ist. Die phoretische Art *A. cetratus*, der LUXTON (1964) eine hohe Salztoleranz bescheinigt, kommt sowohl in Böden mit leicht verfügbarer organischer Substanz vor, als auch im Stroh von Pilzzuchten (BINNS 1972). Sie ist als Erstbesiedler bekannt (KOEHLER 1998) und wurde wiederholt an Ufern und Küsten gefunden (eigene Funde). Als Nahrung dienen den Raubmilben neben Nematoden und Kleinarthropoden auch Dipteren-Eier und -Larven, die im Winterspülsaum während einer ca. 9 Monate währenden Sukzession in zeitlich gestaffelten Besiedlungswellen auftreten (STRENZKE 1963). Das Stroh der Wegmatte als auch das Anspüllicht sind somit optimale, bzw. geeignete Lebensräume z.B. für *A. cetratus*.

Die Zusammenstellung aller Daten in einer Übersichtstabelle führt zu einem erstaunlich klaren Bild. Zum einen wird daran deutlich, daß zoogeografische Verbreitungsmuster im vorliegenden Datenmaterial nur schwach ausgebildet sind, was auch durch die Standortvergleiche untermauert wird, und sich zum anderen in den jeweiligen Dünen-Makrohabitaten sehr spezifische Gamasinen-Taxozönosen ausbilden. Diese sind wie folgt gekennzeichnet:

#### Hochwasserlinie und Sommerspülsaum:

*Halolaelaps* spp., *A. cetratus*; dies sind angepasste Arten, bzw. Pioniere; endogäisch.

Strand: *P. halophilus*, eine typische Strand-Dünenart.

Erster Dünenkamm (ID / VD, WD):

*D. arenarius*, *R. clavulatus*, *L. bicolor*; dies sind kleine endogäische Arten.

Graudüne:

Ökoton, gekennzeichnet durch Vegetationsmosaik und große Artenzahl.

Braundüne: epigäische Arten, z.T. Waldarten (*Pergamasus*, *Veigaia*).

Zoogeografische Abfolgen der Zönosen deuten sich nur unscharf an. Um diese weiter herauszuarbeiten, bzw. ihr Nichtvorhandensein zu belegen, ist eine engere Staffellung der Standorte und die Analyse von mehr Material erforderlich.

Die Zusammenstellung der zahlreichen Befunde belegt den faunistischen und ökologischen Wert der Untersuchungen der Bodenfauna von Küstendünen. Zunächst bieten sich die Dünen wegen der deutlich ausgeprägten Gradienten landeinwärts zur Erforschung von Aspekten der Habitatbindung an. Weiterhin sind diese Landschaften aufgrund der großen Vergleichbarkeit des Substrates und der Gradienten zur Klärung zoogeografischer Fragen prädestiniert, aber auch zur Abschätzung des Einflusses großklimatischer Veränderungen, wie von ISERMANN (1997) für die Vegetation der Ostseeküste im Bereich Rügen gezeigt werden konnte. Aus einem ökosystemaren Blickwinkel stellt sich insbesondere die Weißdüne als vergleichsweise einfach strukturiertes System dar, das geradezu herausfordert, ökosystemare Fragestellungen z.B. zum Einfluß des Klimas, zur Sukzession und zur

biogenen Sandstabilisierung anzugehen (KOEHLER & WEIDEMANN 1995). Letzteres leitet über zu Anwendungen im Küstenschutz (WEIDEMANN & KOEHLER 1995), wozu auch die Untersuchungen der Auswirkungen touristischer Aktivitäten beitragen (KOEHLER et al. 1997), die eine deutliche Reduzierung der Bodenmikroarthropoden-Abundanzen in Folge der Ausbildung von Pfaden nachweisen.

## **6. Zusammenfassung**

Befunde aus Untersuchungen der Gamasinenfauna von fünf Dünenstandorten entlang der Nordseeküste von Westholland bis nördlich von Esbjerg werden zusammengefaßt. Insgesamt wurden 59 Arten nachgewiesen. Der Vergleich der Standorte ergibt nur undeutliche Trends einer Veränderung der Taxozönosen entlang des untersuchten Küstenabschnitts. Umso deutlicher sind die Lebensgemeinschaften des Strandes und der Hauptdünentypen abzugrenzen, parallel zu den Gradienten vom Meer landeinwärts. Der Expositionsfaktor überlagert diese Gradienten. Mit Hilfe der Literatur wird eine ökologische Einschätzung der Befunde versucht.

## **7. Summary**

### **Predatory mites (Gamasine: Acari, Parasitiformes) in coastal dunes of the Southern North Sea**

Results from investigations on the Gamasina taxocenoses from five dune sites of the North Sea coast between Zwanenwater (the Netherlands) and Houstrup Strand (Denmark, north of Esbjerg) are summarized. A total of 59 species was identified. The comparison of the sites along the geographical transect does not yield very obvious trends. In contrast to these results, the communities along the transect from the sea towards land are clearly delimited. Exposition of the dune slopes is an important complex factor, interacting with the sea-to-land gradients. An ecological characterization of the findings is attempted.

## **8. Danksagung**

Zur Erarbeitung der dieser Zusammenstellung zugrunde liegenden Daten trugen maßgeblich Studierende der Ökologie bei, die sich im Rahmen des Projektstudiums, bzw. ihrer Examensarbeiten mit der Bodenfauna von Küstendünen auseinandersetzten: Rodja Alcobarro-Aßmann, Kerstin Biesecker-Götze, Henning Harder, Thomas Isler, Jürgen Meyerdirks, Elke Munderloh, Sybilla Neumann, Axel Voigt. Für die Determinationen, die Auswertung und Interpretation der Daten ist alleinig der Autor verantwortlich.

### **Anschrift des Verfassers:**

PD Dr. Hartmut Koehler  
Universität Bremen, FB 2;  
Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie  
Zentrum für Umweltforschung & Umwelttechnologie (UFT)  
Postfach 330 440  
28334 Bremen  
eMail: a13r@uni-bremen.de





# Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) in den Küstendünen von Houstrup Strand (West-Jütland)

von Michael Folger und Detlev Handelsmann

## 1. Einleitung

Die Lebensräume der Küstendünen zeichnen sich durch ausgeprägte Gradienten abiotischer Umweltfaktoren aus (WALLWORK 1976). Diese führen zu einer zonalen Einnischung verschiedenster Organismengruppen in den Lebensraum (ISERMANN i.d.Bd., KLITTMANN i.d.Bd., KOEHLER i.d.Bd.). Aufgrund ihrer abiotischen Charakteristika bieten Küstendünen vorteilhafte Lebensbedingungen für xerothermophile Insekten, zu denen auch die Heuschrecken zählen (KLEUKERS et al. 1997, HANDELMANN 1998). Obwohl diese Tiergruppe seit einigen Jahren in landschaftsökologischen Gutachten und Kartierungen zunehmend Berücksichtigung findet, sind Informationen über Vorkommen und Verbreitung in Küstendünen dennoch spärlich.

Während zweier Feldstudien im Rahmen studentischer Projekte zur Dünenökologie wurde 1994 und 1996 die Heuschreckenfauna der Küstendünen West-Jütlands am Standort Houstrup Strand entlang eines Transektes vom Randdünenbereich bis zum Hinterland exemplarisch untersucht. Neben der Erfassung des Artenspektrums galt den Habitatpräferenzen der Arten und ihrer daraus resultierenden räumlichen Verteilung innerhalb der Dünenzonierung besonderes Interesse. Vor dem Hintergrund geographischer Verbreitungsmuster einzelner Arten im Nordseeküstenraum wird die Bedeutung von Küstendünen als Lebensraum für Heuschrecken thematisiert.

## 2. Untersuchungsgebiet

**Geographische Lage.** – Das Untersuchungsgebiet Houstrup Strand (Blåbjerg Kommune) liegt an der Westküste Jütlands in Dänemark und befindet sich ca. 30 km nördlich von Blåvands Huk und 6 km südlich Nymdegab. Eine Übersichtskarte ist bei WEIDEMANN (i.d.Bd.) dargestellt. Den örtlichen Schwerpunkt der Untersuchung bildete der Randdünenbereich 1 km nördlich des Parkplatzes Houstrup Strand Vej (N 55°47'30" E 8°10'50"). Östlich davon verläuft in Nord-Süd-Richtung der Nymde Strom, ein schmaler Südausläufer des Ringkøbing Fjordes.

**Standorte.** – Entsprechend der in ELLENBERG (1996) dargestellten Dünenzonierung wird das Untersuchungsgebiet nach vegetationskundlichen Kriterien in Weißdüne, Graudüne und Braundüne differenziert. Eine Übersicht zur Dünentypologie gibt WEIDEMANN (i.d.Bd.). Darüberhinaus wurden verschiedene Habitate im Hinterland zum Vergleich herangezogen.

Die untersuchte Weißdüne bildet die Kuppe und den Osthang der an den Strand angrenzenden Randdüne. Die Kuppe weist ein *Elymo-Ammophiletum typicum* auf, während der Osthang auch von *Festuca rubra* durchwachsen ist (*Elymo-Ammophiletum festucetosum*). Dieser enthält einige Kräuter und eine aus abgestorbenen Gräsern bestehende Streuschicht. Eine typische Vegetation der Graudüne (*Violo-Corynephoretum canescentis*) befindet sich im Tal zwischen der Randdüne und der nächsten landeinwärts gelegenen Dünenkette. Sie ist nicht großflächig ausgeprägt, sondern mosaikartig zwischen Weiß- und Braundüne eingestreut. Für Graudünen typische Vegetation zieht sich ebenfalls an den Rändern von Trampelpfaden entlang, die quer zur Dünenzonierung verlaufen. Die Graudüne ist lückig mit *Corynephorus canescens* und Flechten bewachsen. Dazwischen treten vereinzelt Zwergsträucher (*Empetrum nigrum*, *Salix repens*) und Kräuter auf. Der Westhang der sich landeinwärts anschließenden Dünenkette ist überwiegend durch die Vegetation der Braundüne (*Hieracio-Empetretum nigri*) gekennzeichnet. Stellenweise ist die Krähenbeere von *Ammophila arenaria* durchwachsen. Auch *Salix repens* tritt sporadisch auf. Östlich dieser zweiten Dünenkette befindet sich der im Randbereich mit *Phragmites australis* bewachsene schmale Nyminde Strom. Das Hinterland ist von Kiefernforsten (v.a. *Pinus nigra*) auf Sandboden geprägt, umfaßt aber auch bewirtschaftete Wiesen, Gräben und Siedlungsbereiche mit Gärten und Ferienhäusern.

### 3. Erfassungsmethodik

Der Erfassungszeitraum der beiden zugrunde liegenden Felduntersuchungen erstreckte sich vom 10. – 24. September 1994 und vom 18. – 30. August 1996. Die Tiere wurden mit Hilfe von Streifnetzen gefangen oder an Hand ihrer artspezifischen Gesänge bestimmt. Auf einer Fläche von 100 m<sup>2</sup> wurden die jeweiligen Teilhabitate wiederholt im Zeitraum von einer Stunde untersucht. Diese Stundenfänge ermöglichten eine Abschätzung der relativen Häufigkeiten einzelner Arten. Die Erhebungen im Freiland erfolgten jeweils an mehreren Tagen. Darüber hinaus flossen jedoch auch unsystematisch erhobene Funde, vor allem aus dem Hinterland, in die Erhebung ein. Die Artbestimmung erfolgte fast ausschließlich an lebenden Tieren nach BELLMANN (1993), HOLST (1986) und HORSTKOTTE et al. (1993). Zum Teil wurden männliche Tiere vorübergehend in beheizten Terrarien gehalten, um eine Bestimmung nach Gesang vornehmen zu können. Aufgrund des jahreszeitlich eingeschränkten Erfassungszeitraumes besteht hinsichtlich des Artenspektrums kein Anspruch auf Vollständigkeit.

### 4. Artenspektrum und Häufigkeit

Innerhalb der beiden Feldstudien konnten 10 Heuschreckenarten nachgewiesen werden (Tettigoniidae 3, Tetrigidae 1, Acrididae 6). Artenspektrum und Häufigkeiten innerhalb des Untersuchungsgebietes sind in Tabelle 1 dargestellt. Aufgrund verschiedener Erfassungsmethoden in den jeweiligen Untersuchungsjahren werden die Häufigkeiten als halbquantitative Schätzwerte angegeben.

Im Weißdünenbereich wurden 5 Arten angetroffen. Dort erreichten vor allem *C. dorsalis* und *D. verrucivorus* hohe Individuendichten. Als häufigste der 3 belegten Arten in der Graudünenzone zeigte sich *M. maculatus*. Die Braundüne war durch das Vorkommen von 7 Arten gekennzeichnet. Die drei häufigsten Arten (*C. biguttulus*, *C. brunneus* und *M. maculatus*) traten im gesamten Untersuchungsgebiet auf. Von 3 Arten konnten lediglich vereinzelte Individuen nachgewiesen werden (*M. brachyptera*, *T. undulata* und *O. viridulus*). Den

Tabelle 1: Artenspektrum und geschätzte Häufigkeiten der in Houstrup Strand nachgewiesenen Heuschreckenarten. +++ sehr häufig, ++ häufig, + zerstreut, – nicht nachgewiesen.

Habitat	Weißdüne		Graudüne		Braundüne		Hinterland	
Untersuchungsjahr	1994	1996	1994	1996	1994	1996	1994	1996
<i>Conocephalus dorsalis</i>	++	+++	–	–	+	–	+	++
<i>Metrioptera brachyptera</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Decticus verrucivorus</i>	++	+++	–	–	+	++	+	+
<i>Tetrix undulata</i>	–	–	–	–	+	–	+	+
<i>Omocestus viridulus</i>	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Chorthippus biguttulus</i>	++	+	++	+	+++	++	+++	++
<i>Chorthippus brunneus</i>	++	–	+	+	+	+	++	++
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	–	–	–	–	–	+	+	+++
<i>Chorthippus parallelus</i>	–	–	–	–	–	–	+++	+
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	+	–	+	+++	++	–	+	+

deutlichen Abweichungen einiger Arten hinsichtlich ihrer Häufigkeitsverteilung in den beiden Untersuchungsjahren liegen wahrscheinlich phänologische und witterungsbedingte Ursachen zugrunde.

## 5. Habitatpräferenz und Verbreitung

Die festgestellten Arten sind in systematischer Abfolge analog zu Tabelle 1 dargestellt. Dabei orientiert sich die Nomenklatur an DETZEL (1995). Für jede Art werden die Einzelbefunde zur Habitatpräferenz sowie die Position des Fundortes Houstrup Strand im jeweiligen Artareal erörtert. Angaben zur geographischen Verbreitung der einzelnen Arten sind BRÖRING et al. (1990), DIERKING (1994), GREIN (1990), HOLST (1986), KLEUKERS et al. (1997), LENSINK (1993) und MARSHALL & HAES (1988) entnommen.

### *Conocephalus dorsalis* (LATREILLE, 1804)

### Kurzflügelige Schwertschrecke

**Habitat.** – Im Untersuchungsgebiet kommt *C. dorsalis* schwerpunktmäßig und mit hoher Individuendichte im dynamisch geprägten Bereich der Weißdünen, dominiert durch die Dünengräser *Ammophila arenaria* und *Leymus arenarius*, vor. Darüber hinaus wurde die Art vereinzelt in den *Phragmites*-Beständen am Ufer des Nyminde Stroms und in *Juncus*-Bulten feuchter Senken in den Braundünen gefunden.

Da die Art überwiegend feuchte Lebensräume (Gewässerränder, Feuchtwiesen, Dünen-täler u.a.) besiedelt, wird sie oft als hygrophil beschrieben (HARZ 1957, BRÖRING et al. 1990, HORSTKOTTE et al. 1993, BELLMANN 1993). Auf die zunächst gegensätzlich erscheinenden Präferenzen von Feuchthabitaten einerseits und trockenen Dünenstandorten andererseits wird jedoch bei HOLST (1986) und KLEUKERS et al. (1997) hingewiesen. Die bei HARZ (1957) beschriebene Eiablage in markige Stengel von *Carex*, *Juncus* oder *Phragmites* deutet darauf hin, daß nicht die Artzusammensetzung der Vegetation oder abiotische Faktoren (Temperatur, Feuchte), sondern das Vorhandensein einer bestimmten Vegetationsstruktur für ein geeignetes Habitat ausschlaggebend sind. Es ist daher zu vermuten, daß *C. dorsalis* in den Weißdünen der Küsten Strandhaferhalme als Substrat für die Eiablage nutzt (KLEUKERS et al. 1997).

**Verbreitung.** – Die Kurzflügelige Schwertschrecke ist die einzige Langfühlerschrecke der Küstendünen, deren Verbreitung den gesamten Nordseeküstenbereich einschließlich der Wattenmeerinseln und England umfaßt. Obwohl es sich um eine brachyptere Art handelt, zeigt sie ein hohes Ausbreitungsvermögen. Selbst sehr junge Sandinseln wie z.B. der Große Knechtsand werden schnell besiedelt. Vermutlich werden dabei die Eipakete in Gräsern über das Wasser verbreitet (Harz 1978).

*Metrioptera brachyptera* (LINNAEUS, 1761)

**Kurzflügelige Beißschrecke**

**Habitat.** – Diese Art konnte 1994 nur einmalig in einem Eichenkratt außerhalb des engen Untersuchungsgebietes nachgewiesen werden und zählt daher nicht zu den Bewohnern der offenen Dünenlandschaft. *M. brachyptera* benötigt sowohl Wärme als auch Feuchtigkeit und besiedelt überwiegend strukturreiche Moor- und Heidegebiete, vor allem *Molinia*-Bestände (HORSTKOTTE et al. 1993) sowie Waldwiesen (HOLST 1986).

**Verbreitung.** – Die Kurzflügelige Beißschrecke kommt entlang der Nordseeküste offenbar nur im Geestbereich des Festlandes vor. Nachweise aus Marschen und von Wattenmeerinseln sind nicht bekannt.

*Decticus verrucivorus* (LINNAEUS, 1758)

**Warzenbeißer**

**Habitat.** – Neben *C. dorsalis* stellt der Warzenbeißer (Abb. 1) eine Charakterart der Weißdünenzone in Houstrup Strand dar und kommt dort sehr zahlreich vor. Entlang einer Wegstrecke von 100 m konnten im August 1996 ca. 50 stridulierende Männchen festgestellt werden. In den meisten benachbarten Gebieten Mitteleuropas gilt die Art hingegen als selten und im Rückgang begriffen (KLEUKERS et al. 1997, GREIN 1995, DIERKING 1994, HOLST 1986).

Bevorzugte Habitate sind die mit *Festuca rubra* durchsetzten *Ammophila*-Bestände festliegender Weißdünen. Das Vorhandensein zumindest vereinzelter Strandhaferhorste oder kleiner Sträucher, vor allem *Hippophaë rhamnoides*, *Salix repens* und *Rosa rugosa*, die als Singwarten fungieren, ist offenbar von großer Bedeutung (TIENSTRA 1996). Dies gilt vor allem für das Vorkommen in der Braundüne und erklärt das Fehlen dieser Art in den kurzwüchsigen Silbergrasbeständen der Graudüne. Auch im Hinterland wurden einige Exemplare auf trockenem Grünland nachgewiesen. Da die Entwicklung der Eier an eine höhere Bodenfeuchte gebunden ist (WRANIK et al. 1996), spielen Dünenosen oder das nahegelegene Ufer des Nymide Stroms für den Reproduktionserfolg der Art möglicherweise eine wichtige Rolle. Auch im Binnenland werden ausschließlich sommerwarme Standorte wie Trocken- und Halbtrockenrasen, Heidegebiete u.ä. besiedelt (HORSTKOTTE et al. 1993, WRANIK et al. 1996)

**Verbreitung.** – Der Warzenbeißer hat in den Küstenländern der Nordsee eine nordwestliche Verbreitungsgrenze. Hier ist die Art selten und auf wenige inselartige Vorkommen beschränkt. Vor diesem Hintergrund ist die Population in Jütland aufgrund ihrer großen Ausdehnung und ihres Individuenreichtums von großer Bedeutung. Sie erstreckt sich über die gesamte Westküste Jütlands bis nach Nord-Dänemark und wird als die größte im gesamten Nordseeküstenraum angesehen (TIENSTRA 1996). Trotz seiner guten Flugfähigkeit kommt der Warzenbeißer in den übrigen Gebieten weder auf Festlandsdünen noch auf den Wattenmeerinseln vor. An den Küsten Belgiens war die Art um die Jahrhundertwende verbreitet, ist aber seit etwa 80 Jahren dort verschwunden (DECLER & DEVRIESE 1992). Demnach kann die Art allein für Jütland als typische Art der Küstendünen des Nordseeraumes bezeichnet werden.



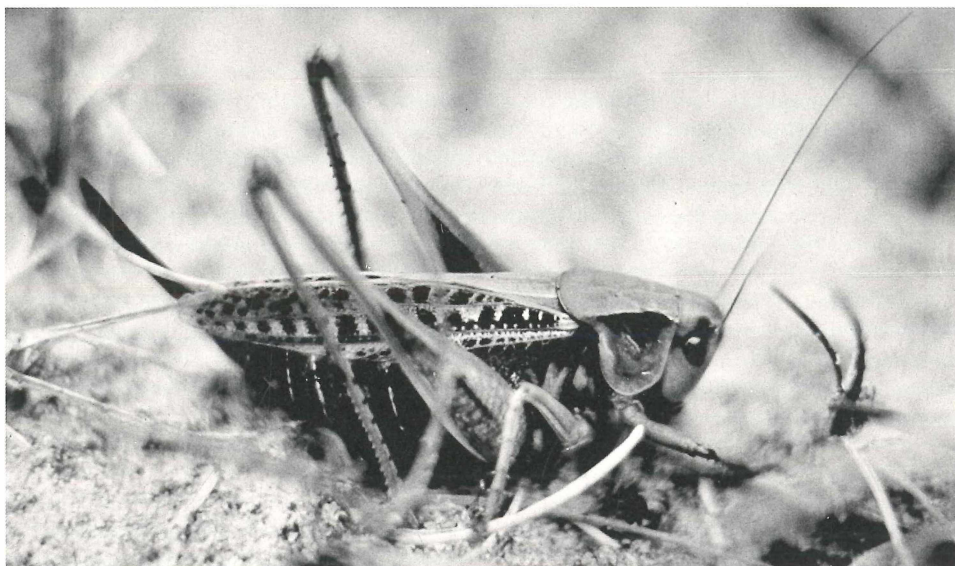


Abb. 1: Der Warzenbeißer *Decticus verrucivorus* erreicht im Weißdünenbereich von Houstrup Strand eine bemerkenswert hohe Individuendichte (Weibchen, Foto H. KOEHLER).

*Tetrix undulata* (SOWERBY, 1806)

Gemeine Dornschröcke

**Habitat.** – Die wenigen Funde aus Houstrup Strand stammen von einer feuchten Senke im Braundünenbereich und von sandigen, vegetationsarmen Grabenrändern im aufgeforsteten Bereich des Hinterlandes. Aufgrund der problematischen Erfassbarkeit von *T. undulata* ist davon auszugehen, daß deren Häufigkeit unterschätzt wurde. Die Art wird als meso- bis leicht hygrophil eingestuft und besiedelt unterschiedliche Habitate wie Moorränder, Feuchtwiesen, Kahlschläge u.a. (BELLMANN 1993, HOLST 1986, WRANIK et al. 1996). Vorkommen von *T. undulata* auf den Ostfriesischen Inseln sind ausschließlich von feuchten Dünenältern bekannt (BRÖRING et al. 1990). Xerotherme Habitate der offenen Dünenlandschaft werden offenbar gemieden.

**Verbreitung.** – Die Gemeine Dornschröcke ist im gesamten Nordseeküstenbereich verbreitet, wobei die vorgelagerten Inseln nur lückenhaft besiedelt sind. Dortige Nachweise existieren nur von Terschelling und einigen Ostfriesischen Inseln.

*Omocestus viridulus* (LINNAEUS, 1758)

Bunter Grashüpfer

**Habitat.** – Diese Art wurde lediglich in geringer Individuenzahl auf einer Mähwiese im bewaldeten Teil des Hinterlandes angetroffen und kommt im offenen Dünenbereich augenscheinlich nicht vor. *O. viridulus* wird als mesophile und meist häufig vorkommende Art im Grünland, auf Waldwiesen, an Moorränder u.a. eingestuft (HOLST 1986, WRANIK et al. 1996). Xerotherme Habitate werden gemieden (HORSTKOTTE et al. 1993). Dagegen schreiben BRÖRING et al. (1990) der Art eine hohe Präferenz xerothermer Tertiärdünen zu.

**Verbreitung.** – Der Bunte Grashüpfer besiedelt den gesamten Nordseeküstenbereich, ist jedoch auf den Wattenmeerinseln nur lückenhaft verbreitet.



*Chorthippus brunneus* (THUNBERG, 1815)

**Brauner Grashüpfer**

**Habitat.** – Sowohl in allen Teilhabitaten der Dünen von Houstrup Strand als auch an verschiedenen Standorten des Hinterlandes (Mähwiese, Wegränder) wurde *C. brunneus* in mittleren Individuenzahlen festgestellt. BRÖRING et al. (1990) erwähnen die Art für die Ostfriesischen Inseln als verbreitet, aber nicht allzu häufig. Hinsichtlich ihrer Habitatwahl zeigt die Art allgemein eine relativ breite ökologische Amplitude mit einer leichten Präferenz für wärmere Habitate wie Sandwege, Trockenrasen, offene Torfflächen, Ackerländer u.a.. (BELLMANN 1993, HOCHKIRCH & KLUGKIST 1998). Im städtischen Siedlungsbereich dringt die Art oft bis in die Ortszentren vor (WRANIK et al. 1996).

**Verbreitung.** – Der Braune Grashüpfer ist in den Küstendünen der Nordsee einschließlich den Wattenmeerinseln flächendeckend verbreitet und zeigt eine hohe Präsenz. Die Art ist in allen Gebieten in einer mittleren Dichte und Häufigkeit vertreten. Der Braune Grashüpfer ist neben *M. maculatus* die zweite Feldheuschrecke, die für alle Küstendünen an der Nordsee charakteristisch ist.

*Chorthippus biguttulus* (LINNAEUS, 1758)

**Nachtigall-Grashüpfer**

**Habitat.** – In allen untersuchten Lebensräumen der Dünen und des Hinterlandes zeigte sich *C. biguttulus* als häufige Art. Deutliche Habitatpräferenzen im Untersuchungsgebiet lassen sich nicht differenzieren, wenngleich die Art 1996 in den schütter bewachsenen Weiß- und Graudünen in geringeren Individuenzahlen gefunden wurde. Obwohl *C. biguttulus* als tendenziell xerothermophil gilt (HOLST 1986, HORTSKOTTE et al. 1993), reicht das breite Spektrum der besiedelten Lebensräume von Wiesen und Ruderalstandorten bis zu Graben- und Wegrändern (WRANIK et al. 1996, HOCHKIRCH & KLUGKIST 1998).

**Verbreitung.** – Der Nachtigall-Grashüpfer ist in den Küstendünen des Nordseeraumes ungleichmäßig verbreitet. Die Art ist charakteristisch für die Küstendünen West-Jütlands, nicht jedoch für diejenigen der Wattenmeerinseln. Nachweise sind lediglich von Sylt und Schiermonnikoog bekannt, obwohl es sich um eine euryöke Art mit einem hohen Ausbreitungsvermögen handelt.

*Chorthippus albomarginatus* (DE GEER, 1773)

**Weißrandiger Grashüpfer**

**Habitat.** – Diese Art wurde sehr zahlreich auf einer Mähwiese innerhalb des bewaldeten Hinterlandes gefunden und kommt im offenen Dünenbereich von Houstrup Strand selten vor. Lediglich wenige Individuen ließen sich punktuell im Übergangsbereich von Braun- und Graudüne nachweisen. Nach HOLST (1986) und BRÖRING et al. (1990) besiedelt *C. albomarginatus* dagegen den gesamten Dünenbereich einschließlich der zum Meer gerichteten Weißdünenhänge. Aus dem Binnenland wird die Art jedoch als eher meso- bis leicht hygrophil eingestuft und gilt als typisch und häufig auf Grünlandflächen, Feuchtwiesen, Grabenrändern und Ruderalflächen (HORSTKOTTE et al. 1993, BELLMANN 1993, HOCHKIRCH & KLUGKIST 1998). Hinsichtlich der Habitatpräferenz existieren bei *C. albomarginatus* möglicherweise unterschiedliche Ökotypen.

**Verbreitung.** – Der Weißrandige Grashüpfer ist im gesamten Nordseeküstenraum einschließlich der Wattenmeerinseln in den Küstendünen verbreitet.

## *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT, 1821)

## Gemeiner Grashüpfer

**Habitat.** – Schwerpunkt des Vorkommens von *C. parallelus* in Houstrup Strand sind die Gras- und Wiesenflächen des Hinterlandes einschließlich der Ferienhaussiedlung. In der offenen Dünenlandschaft wurde die Art nicht gefunden. Auch wenn *C. parallelus* generell als sehr häufig und verbreitet bezeichnet wird, benötigt die Art nach HOLST (1986), BELLMANN (1993) und WRANIK et al. (1997) ein Mindestmaß an Feuchtigkeit in ihrem Lebensraum. *C. parallelus* kann daher nicht als indigene Dünenart gelten.

**Verbreitung.** – Der Gemeine Grashüpfer ist im gesamten Nordseeküstenbereich verbreitet. Nachweise von den Wattenmeerinseln sind jedoch nur von Terschelling und aus Nordfriesland bekannt.

## *Myrmeleotettix maculatus* (THUNBERG, 1815)

## Gefleckte Keulenschrecke

**Habitat.** – Innerhalb des untersuchten Gebietes kann *M. maculatus* als Charakterart der xerothermen Grau- und Braundünenbereiche angesehen werden. Vor allem in den flechtenreichen Silbergrasfluren wurden hohe Siedlungsdichten festgestellt. Auch von den Ostfriesischen Inseln wird *M. maculatus* als »stellenweise massenhaft« an diesen Standorten vorkommend erwähnt (BRÖRING et al. 1990). Im Hinterland wurde die Art fast ausschließlich an sandigen und sonnigen Wegrändern angetroffen. Auch im Binnenland werden sandige und vegetationsarme Standorte wie Sandgruben, lückige Trockenrasen, Binnendünen, Heideflächen u.a. besiedelt (HOLST 1986, HORSTKOTTE et al. 1993, WRANIK et al. 1997).

**Verbreitung.** – Die Gefleckte Keulenschrecke ist im gesamten Nordseeraum lückenlos verbreitet. Auf den Wattenmeerinseln hat sie einen Verbreitungsschwerpunkt gegenüber dem Festland. *M. maculatus* ist als charakteristisch für alle Dünenstandorte der Nordseeküste anzusehen.

## 6. Räumliche Verteilung innerhalb der Dünenzonierung

Die räumliche Häufigkeitsverteilung der Heuschreckenarten entlang der Dünenzonierung von der Weißdüne bis zum Hinterland bildet die Basis für eine synökologische Interpretation der Befunde. Die naturgemäß mosaikartige Anordnung der Teilhabitate gemäß der Dünenzonierung ist in Abb. 2 schematisch und idealisiert als lineare Abfolge dargestellt. Für die vorgefundene Artengemeinschaft des hier bearbeiteten Standortes Houstrup Strand werden drei ökologische Gruppen nach räumlichen Verteilungsmustern definiert:

- (1) **Eurytop auftretende Dünenarten** zeigen kein ausgeprägtes räumliches Verteilungsmuster und kommen sowohl im Dünenbereich als auch in anderen Habitaten des Hinterlandes in überwiegend hohen Individuenzahlen vor. (2 Arten).
- (2) **Stenotop auftretende Dünenarten** zeigen eine meist deutliche Präferenz der Dünenhabitate, innerhalb derer weitere Verteilungsschwerpunkte liegen. Im Hinterland kommen diese Arten nur spärlich vor. (3 Arten).
- (3) **Arten benachbarter Habitate** finden adäquate Lebensbedingungen fast ausschließlich im Hinterland außerhalb des Dünenbereiches. (5 Arten).

Die dokumentierte Heuschreckengemeinschaft von Houstrup Strand ist geprägt von überwiegend xerothermophilen Arten der Dünenlandschaft einerseits und überwiegend mesophilen Arten des Hinterlandes andererseits. Beide Artengruppen leben zumindest

kleinräumig getrennt voneinander. Eurytop auftretende Dünenarten mit offenbar weniger spezifizierten Lebensraumsprüchen leben mit den beiden anderen Gruppen vergesellschaftet, werden jedoch lediglich durch 2 Arten (*C. brunneus* und *C. biguttulus*) repräsentiert.

Die ausgeprägten räumlichen Verteilungsmuster der Arten korrespondieren mit einem komplexen Umweltgradienten, der durch die standorttypische Vegetation indiziert wird (ISERMANN i.d.Bd.). Innerhalb der Dünenzonierung nimmt die Artenzahl landeinwärts gemäß der Komplexität der Lebensräume tendenziell zu (Abb. 2). Vor allem im Hinterland spiegelt sich die anthropogen geprägte Vielzahl unterschiedlicher Habitats im Artenreichtum wider. Abhängig vom Untersuchungsstandort und -zeitraum können die Verteilungsmuster einzelner Arten offenbar jedoch beträchtlich variieren, so z.B. bei *C. dorsalis*, *O. viridulus* und *C. albomarginatus* (Kap. 5) im Vergleich zu einer Studie von BRÖRING et al. (1990) auf den Ostfriesischen Inseln.

Unter gezielter Betrachtung der stenotop auftretenden Dünenarten wird jedoch deutlich, daß die Weißdünenzone einen bedeutenden Siedlungsschwerpunkt darstellt. Trotz der dynamischen Lebensraumbedingungen (z.B. Sanddrift, Salzeintrag) und einförmiger Vegetation kommen alle Arten dieser ökologischen Gruppe dort vor und erreichen teilweise hohe Besatzdichten. Möglicherweise spielt das kleinräumige Mosaik aus offenen Sandflächen und dichten Halmbeständen der Dünengräser bezüglich der Habitatattraktivität eine bedeutende Rolle. Die Graudüne, die das trockenwärmste Habitat darstellt, weist hingegen die wenigsten Arten auf. Jedoch werden hier die höchsten Abundanzen einer einzelnen Art (*M. maculatus*) erreicht.

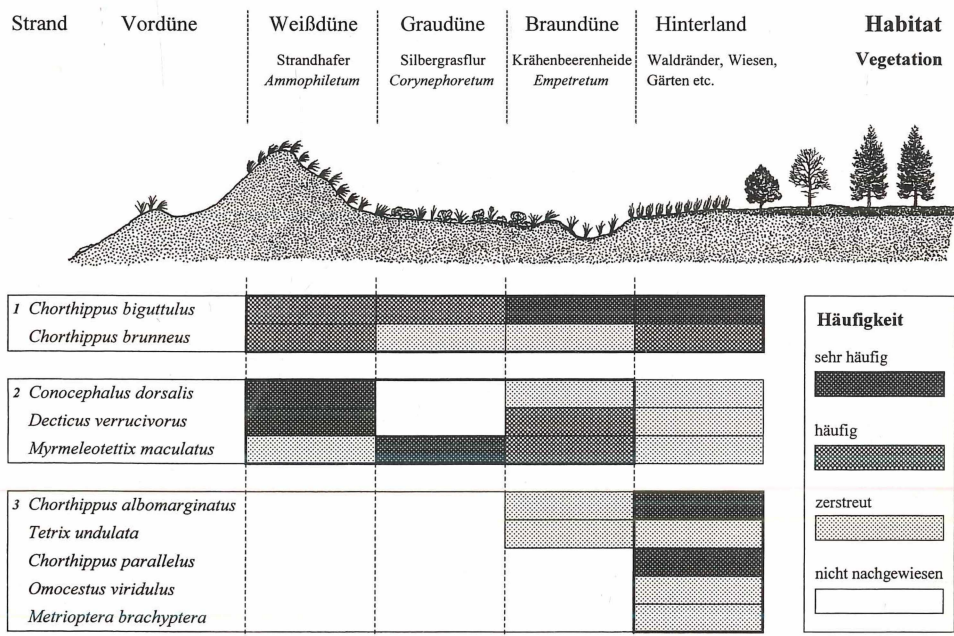


Abb. 2: Räumliche Verteilung und ökologische Gruppen von Heuschreckenarten innerhalb der Dünenzonierung von Houstrup Strand. 1 eurytop auftretende Dünenarten, 2 stenotop auftretende Dünenarten, 3 Arten benachbarter Habitate. Habitatskizze aus WALLWORK (1976).

In den hier untersuchten Küstendünen zeigen die Heuschrecken eine unterschiedliche Ausprägung der ökologischen Habitatbindung (Kap. 5). *C. biguttulus* und *C. brunneus* scheinen auf die Trockenheit und Wärme in ihrem Habitat, nicht aber auf eine charakteristische Vegetation angewiesen zu sein. *M. maculatus* und *D. verrucivorus* präferieren Standorte, die sowohl xerotherm geprägt sind als auch eine artspezifisch geeignete Vegetationsstruktur aufweisen. Bei *C. dorsalis* hingegen steht die Art der Bindung an die Weißdüne offenbar nicht mit dem vorherrschenden Mikroklima, sondern mit der Vegetationsstruktur des Strandhafers in Zusammenhang.

## 7. Bedeutung von Küstendünen als Lebensraum

Die untersuchten Küstendünen West-Jütlands sind Teil eines großräumigen Dünen-gürtels, der sich von Blåvands Huk im Süden bis Skagen im Norden erstreckt. Die offene Dünenlandschaft stellt einen natürlichen Lebensraum mit nur geringen direkten anthro-pogenen Eingriffen dar. Durch die großflächige Ausdehnung des jütländischen Dünengürtels als Lebensraum für xerotherme Heuschrecken können sich individuenreiche Popula-tionen wie die des Warzenbeißers etablieren. Im angrenzenden Binnenland Dänemarks scheint die Art nach HOLST (1986) und KLEUKERS et al. (1997) hingegen rückläufig zu sein.

Im Untersuchungsgebiet wurde mit 10 Heuschrecken-Arten ein hoher Anteil der 15 in West-Jütland lebenden Arten (nach HOLST 1986) vorgefunden. Demgegenüber liegt der An-teil der auf den Ostfriesischen Inseln nachgewiesenen Heuschrecken am Artenspektrum des angrenzenden Festlandes nach GREIN (1990) nur bei ca. 30%. Offenbar ist die Festlands-lage der jütländischen Küstendünen bei der Besiedlung durch Heuschrecken von Bedeu-tung. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß selbst die euryöke Art *C. biguttu-lus* die Wattenmeerinseln nicht besiedelt, obwohl die Art im Untersuchungsgebiet Houstrup Strand und den anderen Festlandsbereichen häufig ist. Trotz vergleichbarer Habitatausstattung fehlt der in Houstrup Strand häufig vorkommende Warzenbeißer ebenfalls auf den Wattenmeerinseln. Es ist denkbar, daß das Wattenmeer für bestimmte Arten eine Verbreitungsbarriere darstellt.

Aus klimatischen Gründen finden wärmeliebende Heuschrecken-Arten in Nord-deutschland und Skandinavien weniger geeignete Lebensräume als im südlichen Mittel-europa. Viele xerothermophile Arten erreichen deshalb im Norden Mitteleuropas ihre geo-graphischen Arealgrenzen und zeigen dort ein zerstreutes Verbreitungsmuster, in dem sich das verinselte Vorkommen geeigneter Habitate widerspiegelt. Im Untersuchungsgebiet ist dies bei *D. verrucivorus* der Fall. Für den übrigen Nordseeraum sind hier auch *Platycleis al-bipunctata*, *Tetrix cepei* und *Oedipoda caerulea* zu nennen.

## 8. Zusammenfassung

In Rahmen zweier Feldstudien 1994 und 1996 wurden ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna (Saltatoria) im Küstendünengebiet von Houstrup Strand (West-Jütland, Dänemark) durchgeführt. Es konnten 10 Heuschreckenarten nachgewiesen wer-den, wobei *Decticus verrucivorus* in bemerkenswerter Häufigkeit auftrat. Innerhalb der Dünenzonierung wird die räumliche Verteilung der Arten dargestellt. Daraus resultiert eine Klassifikation nach Habitatpräferenz in stenotop auftretende Dünenarten, eurytop auf-tretende Dünenarten und Arten benachbarter Habitate. Ein mutmaßlicher Zusammenhang zwischen geographischen Verbreitungsmustern von Heuschrecken und einer höheren Artenvielfalt der festländischen Dünen West-Jütlands gegenüber den Dünen der Watten-

meerinseln wird diskutiert. Besonders für xerotherme Arten sind Küstendünen als natürliche und großräumige Habitate von besonderer Bedeutung.

## 9. Summary

### **Grasshoppers (Orthoptera: Saltatoria) in the coastal dunes of Houstrup Strand (West-Jütland)**

Within the scope of two field studies in 1994 and 1996 ecological investigations of grasshoppers (Saltatoria) were made in the coastal dune area of Houstrup Strand (West-Jutland, Denmark). Ten species of grasshoppers were recorded. A special feature of the study site was the occurrence of *Decticus verrucivorus* in considerable abundances. The spatial distribution of the species in relation to the dune zonation is shown. Resulting from habitat preferences a classification in eurytopic occurring dune species, stenotopic occurring dune species and species of neighbouring habitats is drawn up. A presumable connection between geographical distribution patterns of grasshoppers and a richer species diversity in the mainland dunes of West-Jutland in comparison to the island dunes of the Waddensea is discussed. Especially for xerothermophilous species there is a remarkable importance of coastal dunes as natural and extensive habitats.

## 10. Danksagung

Die dargestellten Ergebnisse basieren auf den Berichten des studentischen Projektes »Dünenökologie« unter Leitung von Prof. Dr. Gerd Weidemann und Dr. Hartmut Koehler. An den Studien waren Claudia Fricke, Stefanie Tekampe, Benjamin Beßlich, Stefan Länder, Stefan Voigt, Marco Zimmermann und Stefanie Heldt (Betreuung) beteiligt. Ihnen sei unsere nachdrückliche Anerkennung ausgesprochen. Für die Durchsicht und Korrektur des Manuskriptes danken wir Prof. Dr. Gerd Weidemann und Axel Hochkirch.

### **Anschrift der Verfasser:**

Michael Folger  
Dipl.-Biol. Detlev Handelsmann  
Universität Bremen (UFT)  
Abteilung 10 (Ökologie)  
Postfach 330440  
D-28334 Bremen

## Literatur

- AERTS, R. & HEIL, G. W. (eds.) (1993): Heathlands: Patterns and processes in a changing environment. Geobotany 20, Kluwer, Dordrecht, 223 S.
- AESCHT, E. (1994): Freilanduntersuchungen zum bioindikativen Potential von Bodenprotozoen: Erfahrungen aus Österreich. Mitt. Österr. Bodenk. Ges. 48/49, 91-106.
- ALCOBERRO-ASSMANN, R., BIESECKER-GÖTZE, K. & ISLER, T. (1997): Verteilung der bodenlebenden Gamasina in den Weißdünen bei Houstrup Strand. In: WEIDEMANN, G. & KOEHLER, H. (Hrsg.): Projektbericht Dünenökologie, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 119-166.
- ALPHEI, J. (1998): Differences in soil nematode community structure of beech forests: Comparison between a mull and a moder soil. Applied Soil Ecology 9, 9-15.
- ANDRASSY, I. (1984): Klasse Nematoda. Fischer, Stuttgart, 509 S.
- ARBEITSGRUPPE BODEN (1994): Bodenkundliche Kartieranleitung. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und Geologische Landesämter in der Bundesrepublik Deutschland (Hrsg.), 4. Aufl., Schweizerbart, Stuttgart, 392 S.
- ARMENDÁRIZ, I. & ARPIN, P. (1996): Nematodes and their relationship to forest dynamics: I. Species and trophic groups. Biol. Fertil. Soils 23, 405-413.
- ARNOLDS, E. (1981): Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Part 1: Introduction and synecology. Cramer, Vaduz, 407 S.
- ARNOLDS, E. (1982): Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Part 2 & 3: Autecology and taxonomy. Cramer, Vaduz, 501 S.
- ARNOLDS, E. (1983): Macrofungi. In: DIJKEMA, K. S. & WOLFF, W. J. (eds.): Flora and vegetation of the waddensea islands and coastal areas. Report 9, Wadden Sea Working Group, Balkema, Rotterdam, 61-73.
- ARNOLDS, E. (1989): A preliminary Red Data List of macrofungi in the Netherlands. Persoonia 14 (1), 77-125.
- ATHIAS-HENRIOT, C. (1961): Mésostigmates (Urop. escl.) édaphiques méditerranéens (Acaromorpha, Anactinotrichida). Acarologia 3, 381-509.
- AUTORENKOLLEKTIV (1992): Rote Liste der gefährdeten Großpilze in Deutschland. IHW, Eching, 144 S.
- BAKKER, J. P. (1976): Phytogeographical aspects of the vegetation of the outer dunes in the Atlantic province of Europe. Journal of Biogeogr. 3, 85-104.
- BAMFORTH, S. S. (1980): Terrestrial Protozoa. J. Protozool. 27, 33-36.
- BAMFORTH, S. S. (1984): Microbial distribution in Arizona deserts and woodlands. Soil Biol. Biochem. 16, 133-137.
- BARKMAN, J. J. (1990): Ecological differences between *Calluna*- and *Empetrum*-dominated dry heath communities in Drenthe, the Netherlands. Acta Bot. Neerl. 39, 75-92.
- BELLMANN, H. (1993): Heuschrecken. 2. Aufl. Naturbuch-Verlag, Augsburg, 349 S.
- BENKERT, D. (1976): Bemerkenswerte Ascomyceten der DDR III. Die Gattungen *Geoglossum* und *Trichoglossum* in der DDR. Myk. Mitt. 20, 47-92.
- BIGOT, L. (1961): Essai d'écologie quantitative sur les invertébrés de la Sansaure Camarguaise. Cent. reg. Doc. ped. Aix, 140 S.
- BINNS, E. S. (1972): *Arctoseius cetratus* (Acari, Ascidae) phoretic on mushroom sciarid flies. Acarologia 14, 340-356.
- BLASZAK, C. (1974): Zerconidae (Acari, Mesostigmata) Polski. Polska Akademia Nauk., Warszawa, Krakow, Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Monografie Fauny Polskie 3, 316 S.
- BLASZAK, C. & EHRSBERGER, R. (1993): Beiträge zur Kenntnis von *Halolaelaps* (*Saprogamasellus*) Götz, 1952 (Acari: Gamasida: Halolaelapidae). Genus 4, 143-267.
- BLATTERER, H. & FOISSNER, W. (1988): Beitrag zur terricolen Ciliatenfauna (Protozoa, Ciliophora) Australiens. Stapfia (Linz). 17, 1-84.
- BÖCHER, T. W. (1941): Vegetationen paa Randbol Hede. Biol. Skr. 1 (3), 1-234.
- BÖCHER, T. W. (1952): Lichen heaths and plant succession at Østerby on the isle of Læsø in the Kattegat. Biol. Skr. 7 (4), 1-24.
- BÖCHER, T. W. (1953): Studies on the European calcarous fixed dune communities. Vegetatio 6: 562-570.
- BOERTMANN, d. (1992): Nordic Macromycetes. Vol. 2. Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales. Nordsvamp, Copenhagen, 474 S.



- BON, M. (1988): Pareys Buch der Pilze. Parey, Hamburg, Berlin, 361 S.
- BONGERS, T. (1990): The Maturity Index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-17.
- BONGERS, T. (1994): De Nematoden van Nederland. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. Utrecht, 408 S.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Springer, Wien, New York, 865 S.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (1981): Pilze der Schweiz. Bd. 1: Ascomyceten (Schlauchpilze). *Mykologia*, Luzern, 313 S.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (1986): Pilze der Schweiz. Bd. 2: Nichtblätterpilze. *Mykologia*, Luzern, 415 S.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (1991): Pilze der Schweiz. Bd. 3: Röhrlinge und Blätterpilze, 1. Teil. *Mykologia*, Luzern, 364 S.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (1995): Pilze der Schweiz. Bd. 4: Röhrlinge und Blätterpilze, 2. Teil. *Mykologia*, Luzern, 371 S.
- BRÖRING, U., NIEDRINGHAUS, R. & RITZAU, C. (1990): Die Heuschrecken, Ohrwürmer und Schaben der Ostfriesischen Inseln (Orthopteroidea: Saltatoria, Dermaptera, Blattodea). *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 41 (2), 87-96.
- BROWN, A. C. & McLACHLAN, A. (1990): Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam, 328 S.
- BRZESKI, M. W. (1995): Changes of the nematode fauna in the successive age classes of a Scots pine forest. *Fragm. Faun.* 38 (15), 337-345.
- BUITKAMP, U. (1977): Die Ciliatenfauna der Savanne von Lamto (Elfenbeinküste). *Acta Protozool.* 16, 249-276.
- BURROWS, C. J. (1990): Processes of vegetation change. Unwin Hyman, London, 551 S.
- BUSSAU, C. (1990 a): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küste – I. Gesamtüberblick und Chromadorida. *Zool. Anz.* 225 (3/4), 161-188.
- BUSSAU, C. (1990 b): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küste – II. Monhysterida, Enoplida und Trefusiida. *Zool. Anz.* 225 (3/4), 189-209.
- BUSSAU, C. (1991 a): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küste – III. Dorylaimida. *Zool. Anz.* 226 (1/2), 33-63.
- BUSSAU, C. (1991 b): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küste – IV. Rhabditida und Tylenchida. *Zool. Anz.* 226 (3/4), 114-148.
- CHAPMAN, V. J. (1976): Coastal vegetation. 2. Aufl. Pergamon Press, Oxford, 292 S.
- CHRISTENSEN, S. N. (1989): Floristic and vegetational changes in a permanent plot in a Danish coastal dune heath. *Ann. Bot. Fennici* 26, 389-397.
- COWLES, H. C. (1899): The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- DE GOEDE, R. G. M. & Bongers, T. (1994): Nematode community structure in relation to soil and vegetation characteristics. *Applied Soil Ecology* 1, 29-44.
- DE GOEDE, R. G. M., Georgieva, S., Verschoor, B. C. & Kamerman, J.-W. (1993a): Changes in nematode community structure in a primary succession of blown-out areas in a drift sand landscape. *Fundam. Appl. Nematol.* 16 (6), 501-513.
- DE GOEDE, R. G. M., VERSCHOOR, B. C. & GEORGIEVA, S. (1993b): Nematode distribution, trophic structure and biomass in a primary succession of blow-out areas in a drift sand landscape. *Fundam. Appl. Nematol.* 16 (6), 525-538.
- DE JONG, J. D. (1984): Age and vegetational history of the coastal dunes in the Frisian islands, the Netherlands. *Geol. en Mijnbouw*, 63, 269-275.
- DECLER, K. & DEVRIESE, H. (1992): Faunistics and ecology of the grasshoppers and crickets (Saltatoria) of the dunes along the Belgian coast. In: VAN GOETHEM, J. L. & GROOThAERT, P. (eds.): Faunal inventories of sites for cartography and nature conservation. *Proc. 8th Int. Coll. Eur. Invert. Surv.*, Brussels, 9-10 Sept. 1991, 177-187.
- D'HERTEFELDT, T. & VAN DER PUTTEN, W. H. (1998): Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens. *Oikos* 81, 229-237.
- DETZEL, P. (1995): Zur Nomenklatur der Heuschrecken und Fangschrecken Deutschlands. *Articulata* 10 (1), 3-10.

- DIERKING, U. (1994): Atlas der Heuschrecken Schleswig-Holsteins. Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein (Hrsg.), Kiel, 61 S.
- DIERKING-WESTPHAL, U., EIGNER, J. & THIESSEN, H. (1982): Rote Listen der Pflanzen und Tiere Schleswig-Holsteins (Stand: Oktober 1982). Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holsteins (Hrsg.), Kiel, 149 S.
- DIERSCHE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. Ulmer, Stuttgart, 683 S.
- DIERSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie. Wiss. Buchges., Darmstadt, 241 S.
- DIERSEN, K. (1993): Binnenländische und küstengebundene Heiden im Vergleich. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 5, 183-197.
- DIERSEN, K. (1996): Vegetation Nordeuropas. Ulmer, Stuttgart, 838 S.
- DIERSEN, K., EISCHEID, I., HÄRDTLE, W., HAGGE, H., HAMANN, U., KIEHL, K., KÖRBER, P., LÜTKE TWENHÖVEN, F., NEUHAUS, R. & WALTER, J. (1991): Geobotanische Untersuchungen an den Küsten Schleswig-Holsteins. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 3, 129-155.
- DIJKEMA, K. S., DOING, H. & VAN DER MAAREL, E. (1993): Dry coastal ecosystems of the Danish, German and Dutch wadden islands. In: VAN DER MAAREL, E. (ed.): Dry coastal ecosystems. Polar regions and Europe. Ecosystems of the world 2A. Elsevier, Amsterdam, 245-269.
- DIJKEMA, K. S. & WOLFF, W. J. (eds.) (1983): Flora and vegetation of the Wadden Sea islands and coastal areas. Report 9. Balkema, Rotterdam, 413 S.
- DIN 19684 T4 (1977): Bestimmung des Gehaltes an Gesamt-Stickstoff im Boden. Bodenuntersuchungsverfahren im landwirtschaftlichen Wasserbau. Chemische Laboruntersuchungen. DEUTSCHER NORMENAUSSCHUSS (Hrsg.), Berlin, 2 S.
- DOING, H. (1983): Geomorphology and soils of dunes. In: DIJKEMA, K. S. & WOLFF, W. J. (eds.): Flora and vegetation of the Wadden Sea islands and coastal areas. Report 9. Balkema, Rotterdam, 12-26.
- DOING, H. (1995): Landscape ecology of the Dutch coast. J. Coastal Conserv. 1, 145-172.
- DUNGER, W. & FIEDLER, H. J. (1997): Methoden der Bodenbiologie. Fischer, Jena, 539 S.
- EHLERS, J. (1986): Phasen der Dünenbildung auf den Inseln des Wattenmeeres. Berliner Geogr. Studien 20, 27-38.
- EHLERS, J. (1994): Geomorphologie und Hydrologie des Wattenmeeres. In: LOZAN, J. L., RACHOR, E., REISE, K., VON WESTERNHAGEN, H. & LENZ, W. (Hrsg.): Warnsignale aus dem Wattenmeer, Blackwell, Berlin, 1-11.
- EHRNSBERGER, R., STERZYNSKA, M. & SZEPTYCKI, A. (1997): Apterygota of the North Sea salt marsh – community structure and vertical distribution. Pedobiologia 1-3, 123-130.
- EINHELLINGER, A. (1969): Die Pilze der Garchinger Heide. Ein Beitrag zur Mykosoziologie der Trockenrasen. Ber. Bayer Bot. Ges. 41, 79-130.
- EINHELLINGER, A. (1987): Die Gattung *Russula* in Bayern. Bibliotheca Mycologica 112. 3. Aufl. Cramer, Berlin, Stuttgart, 311 S.
- EISMA, D. (1980): Natural forces. In: DIJKEMA, K. S., Reineck, H.-E. & Wolff, W. J. (eds.): Geomorphology of the Wadden Sea area. Balkema, Rotterdam, 20-31.
- ELBORNE, S. A. (1989): Danish dune fungi. Svampe 19, 1-11.
- ELBORNE, S. A. (1996): Danish dune fungi and their ecology. Svampe 33, 37-49.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationsgliederung. Ulmer, Stuttgart, 136 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1095 S.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobot. 18, Goltze, Göttingen, 248 S.
- EMDE, M. (1997): Die ökologische Verteilung der Bodenmesofauna (Collembola, Oribatei, Gamasina) in der unteren Andelzone (*Puccinellietum maritimae*) der Nordseeküste sowie im Brackwasser-Vorland des Elbeästuars. Faun.-Ökol. Mitt. Suppl. 23, 11-32.
- ENGELMANN, H.-D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. Pedobiologia 18, 378-380.
- EUCC (European Union for Coastal Conservation) (1992): European Coastal Conservation Conference 1991 Scheveningen, Proceedings. EUCC, The Hague, Leiden, 107 S.
- FEILBERG, A. & JENSEN, F. (1992): Management and conservation of sand dunes in Denmark. In: Carter, R. W. G., Curtis, T. G. F. & Sheehy-Skeffington, M. J. (eds.): Coastal dunes. Geomorphology, ecology and management for conservation. Balkema, Amsterdam, Brookfield, 429-437.
- FENCHEL, T. (1987): Ecology of Protozoa. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 134 S.

- FINLAY, R. D. (1985): Interactions between soil microarthropods and endomycorrhizal associations of higher plants. In: FITTER, A. H., ATKINSON, D., READ, D. J. & USHER, M. B. (eds.): Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 319-332.
- FINSCHOW, G. & KUHBIER, H. (1980): Die Dünenstinkmorchel *Phallus hadriani* Vent. ex Pers. auf Minsener Oldeoog. *Drosera* 80 (1), 13-16.
- FISCHER, J., KOENEN, A. & KLITTMANN, T. (1992): Flechten und Moose in den Dünen bei Houstrup Strand (Westjütland). In: WEIDEMANN, G. & KOEHLER, H. (Hrsg.): Projektbericht Dünenökologie, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 179-250.
- FLEMMING, B. W. (1991): Zur holozänen Entwicklung, Morphodynamik und faziellen Gliederung der mesotidalen Düneninsel Spiekeroog (südliche Nordsee). *Senckenberg-am-Meer, Bericht* 91/3, Wilhelmshaven, 51 S.
- FOISSNER, W. (1982): Ökologie und Taxonomie der Hypotrichida (Protozoa: Ciliophora) einiger österreichischer Böden. *Arch. Protistenkd.* 126, 19-143.
- FOISSNER, W. (1987): Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators and guide to the literature. *Progr. Protistol.* 2, 69-212.
- FOISSNER, W. (1993 a): Mikrofauna. In: SCHINNER, F., ÖHLINGER, R., KANDELER, E., MARGESIN, R. (Hrsg.): Bodenbiologische Arbeitsmethoden. 2. Aufl. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 289-309.
- FOISSNER, W. (1993 b): Colpodea (Ciliophora). Fischer, Stuttgart, Jena, New York, 798 S.
- FOISSNER, W. (1994): Morphology and morphogenesis of *Circinella arenicola* nov. gen., nov. spec., a cephalized hypotrich (Ciliophora, Hypotrichida) from sand dunes in Utah, USA. *Europ. J. Protistol.* 30, 156-170.
- FRAHM, J.-P. & Frey, W. (1992): Moosflora. Ulmer, Stuttgart, 528 S.
- GERHARDT, E. (1984): Pilze. Bd. 1: Lamellenpilze, Täublinge, Milchlinge und andere Gruppen mit Lamellen. BLV, München, 319 S.
- GERHARDT, E. (1985): Pilze. Bd. 2: Röhrlinge, Porlinge, Bauchpilze, Schlauchpilze und andere. BLV, München, 320 S.
- GERLACH, A. (1993): Biogeochemistry of nitrogen in a coastal dune succession on Spiekeroog (Germany) and the impact of climate. *Phytocoenologica* 23, 115-127.
- GERLACH, A., ALBERS, E. & BROEDLIN, W. (1994): Development of the nitrogen cycle in the soil of a coastal dune succession. *Acta Bot. Neerl.* 43, 189-203.
- GLENN-LEWIN, D. C. & VAN DER MAAREL, E. (1992): Patterns and processes of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, D. C., PEET, R. K., VEBLEN, T. T. (eds.) Plant succession – Theory and prediction. Chapman & Hall, London, 11-59.
- GORALCZYK, K. (1998 a): Nematodes in a coastal dune succession: Indicators of soil properties?. *Applied Soil Ecology* 9, 465-469.
- GORALCZYK, K. (1998 b): Blowouts in coastal dunes – Nematodes as indicators of regeneration potential. In: OVESEN, C. H. (ed.): Coastal dunes – management, protection and research. National Forest and Nature Agency & Geological Survey of Denmark and Greenland, Copenhagen, 76-79.
- GREIN, G. (1990): Zur Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) in Niedersachsen und Bremen. *Inf. Naturschutz Niedersachs.* 10 (6), 133-196.
- GREIN, G. (1995): Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Heuschrecken (2. Fassung, Stand 1.1.1995). *Inf. Naturschutz Niedersachs.* 15 (2), 17-36.
- GRIFFITH, B. S. (1994): Soil nutrient flow. In: DARBYSHIRE, J. F. (ed.): Soil protozoa. Wallingford (UK), Cab International, 65-92.
- HANDELMANN, D. (1998): Dune insects – grasshoppers (Saltatoria) and ants (Formicidae). In: OVESEN, C. H. (ed.): Coastal dunes – management, protection and research. National Forest and Nature Agency & Geological Survey of Denmark and Greenland, Copenhagen, 87-90.
- HARPER, J. L. (1983): A Darwinian plant ecology. In: BENDALL, D. S. (ed.) Evolution from molecules to men. Cambridge (CUP), 323-345.
- HARTWIG, E. (1973): Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. II. Ökologie. *Mikrofauna Meeresboden* 21, 1-171.
- HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. Fischer, Jena, 494 S.
- HARZ, K. (1978): *Conocephalus dorsalis* (LATR.) auf dem Großen Knechtsand. *Articulata* 1, 92-93.
- HAUERBACH, P. (1992): Skagen Odde – Skaw Spit: an area of land created between two seas. *Reitzel, København*, 119 S.

- HELDT, S. & SALMANE, I. (1998): Predatory soil mites (Acari, Mesostigmata, Gamasina) of the Western Baltic Coast of Latvia. unveröff. Manusk., 1-12.
- HELLER, A. (1994): *Salix repens* (und *Hippophaë rhamnoides*) Phytozöna und Mykozönos: Basisuntersuchung auf Borkum. Z. Mykol. 60 (1), 285-304.
- HEMPEL, L. (1980): Zur Genese von Dünen generationen an Flachküsten. Beobachtungen auf den Nordseeinseln Wangerooge und Spiekeroog. Z. Geomorph. N. F. 24 (4), 428-447.
- HESLENFELD, P. & TEKKE, R. (1993): Coastal dune woodlands – Denmark. In: TEKKE, R. M. H. & SALMAN, A. H. P. M. (eds.): Coastal dune woodlands along the Atlantic & Norths Sea shores, EUCC, Leiden, 181-189.
- HEYDEMANN, B. (1960): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. I. Teil: Spinnen (Araneae). Steiner, Wiesbaden, 1-176.
- HEYDEMANN, B. (1963): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. II. Teil: Käfer (Coleoptera). Steiner, Wiesbaden, 177-370.
- HEYDEMANN, B. & MÜLLER-KARCH, J. (1980): Biologischer Atlas Schleswig-Holstein. Wachholtz, Neumünster, 263 S.
- HEYKENA, A. (1965): Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee. Mitt. d. Arbeitsgem. Floristik in Schleswig-Holstein und Hamburg 13, 1-135.
- HIRSCHMANN, W. (1971): Acarologie – Schriftenreihe für vergleichende Milbenkunde, Folge 15. Hirschmann Verlag, Fürth, Bayern, 42 S.
- HOCHKIRCH, A. & KLUGKIST, H. (1998): Die Heuschrecken des Landes Bremen – ihre Verbreitung, Habitate und ihr Schutz (Orthoptera: Saltatoria). Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 44 (1), 3-73.
- HOHMEYER, H. (1986): Ein Schlüssel zu den europäischen Arten der Gattung Peziza L. Z. Mykol. 52 (1), 161-188.
- HOLST, K. T. (1986): The Saltatoria of Northern Europe. Fauna entomol. Scand. 16, E.J. Brill, Leiden, Scandinavian Science Press, Copenhagen, 127 S.
- HORSTKOTTE, J., LORENZ, C. & WENDLER, A. (1993): Heuschrecken. 11. Aufl. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung DJN, Hamburg, 97 S.
- HYATT, K. H. (1980): Mites of the subfamily Parasitinae (Mesostigmata: Parasitidae) in the British Isles. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 38, 237-278.
- HYATT, K. H. & EMBERSON, R. M. (1988): A review of the Macrochelidae (Acari: Mesostigmata) of the British Isles. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 54, 63-125.
- IETSWAART, J. H., BOSCH, R. & WEEDA, E. F. (1988): Relationship analyses of the flora of the Dutch, German and Danish Wadden Islands. Acta Botanica Neerlandica 37 (1), 95-109.
- ISERMANN, M. (1997): Vegetations- und standortkundliche Untersuchungen in Küstendünen Vorpommerns. Dissertation Ernst-Moritz-Arndt Universität Greifswald, 323 S.
- ISERMANN, M. & CORDES, H. (1992): Changes in dune vegetation on Spiekeroog (East Friesian Islands) over a 30 year period. In: CARTER, R. W. G., CURTIS, T. G. F. & SHEEHY-SKEFFINGTON, M. J. (eds.): Coastal Dunes. Geomorphology, Ecology and Management for Conservation. Balkema, Amsterdam, Brookfield, 201-209.
- JENSEN, A. (1993): Dry coastal ecosystems of Denmark. In: VAN DER MAAREL, E. (ed.): Dry Coastal Ecosystems. Polar Regions and Europe. – Ecosystems of the World 2A. Elsevier, Amsterdam, 183-196.
- JONGMAN, R. H. G., TER BRAAK, C. J. F. & VAN TONGEREN, O. F. R. (1995): Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge (UK), 324 S.
- JÜLICH, W. (1984): Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze (Kleine Kryptogamenflora, Abt. 2, Pilze, Teil b, Basidiomyceten; Bd. 1), 4. Aufl. Fischer, Stuttgart, New York, 626 S.
- JUNGERIUS, P. D., KOEHLER, H., KOOIJMAN, A. M., MÜCHER, H. J. & GRAEFE, U. (1991): The response of vegetation and soil ecosystem to mowing and sod removal in the coastal dunes „Zwanenwater“, the Netherlands. J. Coastal. Cons. 1, 3-16.
- KARG, W. (1971): Acari (Acarina), Milben, Parasitiformes (Anactinochaeta), Cohors Gamasina Leach, Raubmilben. Tierwelt Dtschld. 59, 1. Aufl. Fischer, Jena, 475 S.
- KARG, W. (1993): Acari (Acarina), Milben, Parasitiformes (Anactinochaeta), Cohors Gamasina Leach, Raubmilben. Tierwelt Dtschld., 59, 2. Aufl. Fischer, Jena, Stuttgart, N.Y., 523 S.
- KLEUKERS, R. M. J. C., VAN NIEUKERKEN, E. J., ODÉ, B., WILLEMSE, L. P. M. & VAN WINGERDEN, W. K. R. E. (1997): De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). Nederlandse Fauna I, Nationaal Natuurhistorisch Museum, knnv Uitgeverij & eis-Nederland, Leiden, 416 S.

- KLITTMANN, T. (1996): Ökologische Untersuchungen der Bodenflechtenvegetation des Naturschutzgebietes Duhner Heide/Wittsand. Diplomarbeit, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 154 S.
- KLITTMANN, T. (1998): Lichens and fungi. In: Ovesen, C. H. (ed.): Coastal dunes – management, protection and research. National Forest and Nature Agency & Geological Survey of Denmark and Greenland, Copenhagen, 72-75.
- KOEHLER, H. (1998): Soil microarthropods. In: OVESEN, C. H. (ed.): Coastal dunes – management, protection and research. National Forest and Nature Agency & Geological Survey of Denmark and Greenland, Copenhagen, 80-86.
- KOEHLER, H., HARDER, H., MEYERDIRKS, J. & VOIGT, A. (1997): Tourist paths in dunes: below-ground effects of trampling. In: JONES, P. S., HEALEY, M. G. & WILLIAMS, A. T. (eds.): Studies in European coastal management. Samara, Tresaith, UK, 221-231.
- KOEHLER, H., HOFMANN, S. & MUNDERLOH, E. (1992): The soil mesofauna of white, grey and brown dune sites in Jutland (Denmark) with special reference to the Gamasina (Acari, Parasitiformes). In: CARTER, R. W. G., CURTIS, T. G. & SHEEHY-SKEFFINGTON, M. J. (eds.) Coastal Dunes. Balkema, Rotterdam, 273-281.
- KOEHLER, H., MUNDERLOH, E. & HOFMANN, S. (1995 a): Soil microarthropods (Acari, Collembola) from beach and dune: characteristics and ecosystem context. J. Coastal Cons. 1, 77-86.
- KOEHLER, H., MUNDERLOH, E. & HOFMANN, S. (1995 b): The terrestrial mites of sand dunes from two sites of the North-Sea coast with special reference to the Gamasina. In: KROPCZYNSKA, D., BOCZEK, J. & TOMCZYK, A. (eds.): The Acari. Dabor, Warschau, 1995, 217-230.
- KOEHLER, H. & WEIDEMANN, G. (1995): Biogenic dune sand stabilization. In: VAN DIJK, H.W.L. & HURKMANS, W. E. G. (eds.): Management and preservation of coastal habitats. EUCC, Leiden, 83-98.
- KREISEL, H., HENNIG, B. & MICHAEL, E. (1977): Handbuch für Pilzfreunde. 3. Bd. Blätterpilze – Hellblätler und Leistlinge. 2. Aufl. Fischer, Jena, 464 S.
- KREISEL, H., HENNIG, B. & MICHAEL, E. (1978): Handbuch für Pilzfreunde. 1. Bd. Die wichtigsten und häufigsten Pilze mit besonderer Berücksichtigung der Giftpilze. 3. Aufl. Fischer, Jena, 392 S.
- KREISEL, H., HENNIG, B. & MICHAEL, E. (1983): Handbuch für Pilzfreunde. 5. Bd. Blätterpilze- Milchlinge und Täublinge. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart, 408 S.
- KREISEL, H., HENNIG, B. & MICHAEL, E. (1985): Handbuch für Pilzfreunde. 4. Bd. Blätterpilze – Dunkelblätler. 3. Aufl. Fischer, Stuttgart, 488 S.
- KREISEL, H., HENNIG, B. & MICHAEL, E. (1986): Handbuch für Pilzfreunde. 2. Bd. Nichtblätterpilze (Basidiomyceten ohne Blätter, Askomyceten). 3. Aufl. Fischer, Stuttgart, 448 S.
- KREISEL, H., HENNIG, B. & MICHAEL, E. (1988): Handbuch für Pilzfreunde. 6 Bd. Die Gattungen der Großpilze Europas; Bestimmungsschlüssel und Gesamtregister der Bände 1 bis 5. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart, 310 S.
- KRIEGLSTEINER, G. J. (1991): Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands. Bd. 1: Ständerpilze. Teil A: Nichtblätterpilze. Teil B: Blätterpilze. Ulmer, Stuttgart, 1016 S.
- KRIEGLSTEINER, G. J. (1993): Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands. Bd. 2: Schlauchpilze. Ulmer, Stuttgart, 596 S.
- KUYPER, T., MEKENKAMP, E. & VERBEEK, M. (1994): Die Pilzflora der Kriechweidengebüsche auf der Watteninsel Terschelling. Z. Mykol. 60 (1), 305-316.
- LARSEN, E. B. (1969): Klittens dyreliv. In: Danmarks Natur, Bd. 4, Kyst, Klit og Marsk. Politikens Forlag, Koebenhavn, 294-337.
- LEHLE, E. (1990): Zur Ökologie von Bodenciliaten. – Dissertation Universität Ulm, 145 S.
- LEHLE, E. (1993): Bodenciliaten (Protozoa: Ciliophora) als sensitive Indikatoren tiefgreifender Veränderungen in Waldökosystemen. Karlsruhe: Kernforschungszentrum, 91 S.
- LENSINK, B. (1993): Het voorkomen van sprinkhanen (Orthoptera) in de duinen van Voorne, Goeree en Schouwen. Nieuwsbrief Saltabel 10, 8-14.
- LICHTER, J. (1998): Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes. Ecol. Monogr. 68, 487-510.
- LINDQUIST, E. E. & WALTER, D. E. (1989): *Antennoseius (Vitzthumia) janus* n.sp. (Acari: Ascidae), a mesostigmatic mite exhibiting adult female dimorphism. Can. J. Zool. 67, 1291-1310.
- LOHMEYER, T. R. (1995): Pilze auf Helgoland – Zur Mykologie einer Ferieninsel in der Nordsee. Z. Mykol. 61(1), 79-121.
- LONDO, G. (1974): Successive mapping of dune slack vegetation. Vegetatio 29, 51-61.

- LORENZ, R. J. (1988): Grundbegriffe der Biometrie. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart, New York, 241 S.
- LÜFTENEGGER, G., FOISSNER, W. & ADAM, H. (1985): r- und K-Selektion in soil ciliates: a field and experimental approach. *Oecologia* 66, 574-579.
- LUXTON, M. (1964): Some aspects on the biology of salt-marsh acarina. *Acarologia fasc. h. s.*, 172-181.
- LUXTON, M. (1967): The zonation of saltmarsh acarina. *Pedobiologia* 7, 55-66.
- LUXTON, M. (1990): The marine littoral mites of the New Zealand region. *J. R. Soc. New Zealand* 20, 367-418.
- MAAS GEESTERANUS, R. A. (1964): De Fungi van Nederland. 1. Geoglossaceae - Aardtongen. *Wetensch. Med. Nederl. Naturh. Ver.* 52, 24 S.
- MAGNUSSON, M. (1982): Composition and succession of lichen communities in an inner coastal dune area in southern Sweden. *Lichenologist* 14, 153-163.
- MARSHALL, J. A. & HAES, E. C. M. (1988): Grasshoppers and allied insects of Great Britain and Ireland. *Harley Books, Colchester*, 254 S.
- MEIXNER, A. (1975): Chemische Farbreaktionen von Pilzen. *Cramer, Vaduz*, 286 S.
- MELECIS, V., SPOTE, I. & PAULINA, E. (1995): Soil microarthropods as potential bioindicators for coastal monitoring. In: GUDELIS, V., POVILANSKAS, R. & ROEPSTORFF, A. (eds.) *Coastal conservation and management in the Baltic Region (2-5-1994)*, Klaipeda, Klaipedos universitetas, 111-115.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. 1. Teil, Kartenband, Fischer, Jena, 258 S.
- MOSER, M. (1963): Ascomyceten (Kleine Kryptogamenflora Abt. 2, Pilze, Teil a, Höhere Phycomyceten und Ascomyceten). Fischer, Stuttgart, New York, 147 S.
- MOSER, M. (1983): Die Röhrlinge und Blätterpilze (Kleine Kryptogamenflora Abt. 2, Pilze, Teil b, Basidiomyceten, Bd. 2). 5. Aufl. Fischer, Stuttgart, New York, 533 S.
- MÜHL, M. (1993): Zur Systematik der Krähenbeerheiden auf den Ostfriesischen Inseln. *Drosera* 93, 11-32.
- MÜLLER, J. & ROSENTHAL, G. (1998): Brachesukzessionen – Prozesse und Mechanismen. *Ber. Inst. Landschafts-Pflanzenökol. Univ. Hohenheim, Beih.* 5, 103-132.
- MÜLLER, J., VAGTS, I., KINDER, M. & BRONNENHUBER, R. (1993): Vegetation dynamics and plant strategies in lichen dominated heathlands. *Scripta Geobot.* 21, 39-51.
- MUNDERLOH, E. (1997): Gamasina (Mesostigmata) in a dune transect at Spiekeroog (Germany, Lower Saxony). *Acarology IX (Ohio 1994)*, 589-594.
- MUNDERLOH, E. & HOFMANN, S. (1992): Synusien der Bodenmesofauna in Dünen unterschiedlichen Sukzessionsalters der Insel Spiekeroog (Ostfriesland). *Diplomarbeit, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie)*, 134 S.
- NOORDELOOS, M. E. (1994): Bestimmungsschlüssel zu den Arten der Gattung *Entoloma* (Rötlinge) in Europa. *IHW, Eching*, 85 S.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1050 S.
- OLFF, H., HUISMAN, J. & VAN TOOREN, B. F. (1993): Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes. *J. Ecol.* 81, 693-706.
- OLSON, J. S. (1958): Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gazette* 119, 125-170.
- OLSON, J. S. & VAN DER MAAREL, E. (1989): Coastal dunes in Europe: A global view. In: VAN DER MEULEN, F., JUNGERIUS, P. D. & VISSER, J. (eds.): *Perspectives in coastal dune management*. SPB. Publishing, Den Haag, 3-32.
- PACKHAM, J. R. & WILLIS, A. J. (1997): *Ecology of dunes, salt marsh and shingle*, Chapman & Hall, London, 335 S.
- PAUL, K. H. (1944,1953): Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung. I-II. *Nova Acta Leopoldina* 13, Nr. 96, 217-378 und 16, Nr.113, 261-378.
- PÁZMÁNY, D. (1994): Zur Systematik der Gattung *Laccaria* Bk. & Br. Z. *Mykol.* 60 (1), 5-12.
- PEGLER, D. N., LÆSSØ, T. & SPOONER, B. M. (1995): *British Puffballs, Earthstars and Stinkhorns*. Royal Botanic Gardens, Kew, 255 S.
- PETZ, W. & FOISSNER, W. (1989): Effects of irrigation on the protozoan fauna of a spruce forest. *Verh. Ges. f. Ökol.* 17, 397-399.
- PIOTROWSKA, H. (1988): The dynamics of the dune vegetation on the Polish baltic coast. *Vegetatio* 77, 169-175.



- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 622 S.
- PURVIS, G. (1982): The soil arthropod fauna (Acari and Collembola) of a coastal locality in Southern Ireland. J. Life Sciences R. Dublin Soc. 3, 379-396.
- RANWELL, D. (1972): Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman & Hall, London, 258 S.
- READ, D. (1998): Plants on the web. Nature 396, 22-23.
- REMMERT, H. (1982): The wrack-beds and their fauna. In: SMIT, C. J., DEN HOLLANDER, J., WINGERDEN, W. K. R. E. VAN & WOLFF, W. J. (eds.), Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden Sea area. Rotterdam, Balkema, report 10, 70-84.
- ROTHEROE, M. (1993): The macrofungi of British sand dunes. In: PEGLER, D. N., BODDY, L., ING, B. & KIRK, P. M. (eds.): Fungi of Europe. Investigation, recording and conservation. Royal Botanic Gardens, Kew, 121-137.
- RUNGE, F. (1962): Zur pflanzensoziologischen Stellung der Dünenstinkmorchel. Z. Pilzkde. N.F. 27, 16-18.
- RUNGE, A. (1963): Pilzsukzession in einem Eichen-Hainbuchen-Wald. Z. Pilzkd. 29 (3-4), 65-72.
- RUNGE, A. (1984): Höhere Pilze in Kriechweiden-Gebüsch auf Langeoog. Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas I, 115-118.
- RYMAN, S. & HOLMÄSEN, I. (1992): Pilze. Thalacker, Braunschweig, 718 S.
- SALISBURY, E. J. (1925): Note on the edaphic succession in some dune soils with special reference to the time factor. J. Ecol. 13, 322-328.
- SARNARI, M. (1998): Monografia illustrata del Genere *Russula* in Europa – Tomo Primo. A.M.B. Fondazione Centro Studi Micologici, Trento, 799 S.
- SCHÄFFER, J. (1952): *Russula*-Monographie. (Die Pilze Mitteleuropas Bd. 3), Klinkhardt, Bad Heilbrunn, 295 S.
- SCHUBERT, R. (1996,1998): Vegetationsdynamik in Naturschutzgebieten Hiddensees. I-II. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 34, 269-303 und 37, 95-129.
- SCHUSTER, R. (1965): Die Ökologie der terrestrischen Kleinf fauna des Meeresstrandes. Verh. dt. Zool. Ges. Kiel, 492-521.
- SINDOWSKI, K.-H. (1973): Das ostfriesische Küstengebiet. Inseln, Watten und Marschen. Sammlung geologischer Führer 57. Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 162 S.
- SOUTHEY, J. F. (1986): Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Reference Book 402, 202 S.
- STANGL, J. (1989): Die Gattung *Inocybe* in Bayern. Hoppea. Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 46, 109 S.
- STREIF, H. (1990): Das ostfriesische Küstengebiet. Nordsee, Inseln, Watten und Marschen. Sammlung geologischer Führer 57. 2. Aufl. Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 376 S.
- STRENZKE, K. (1963): Die Arthropodensukzession im Strandanwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen. Pedobiologia 3, 95-141.
- TIENSTRA, R. (1996): Changes in the biotope of the wart-biter (*Decticus verrucivorus* (L.)) in the Netherlands and Denmark (Orthoptera: Tettigoniidae). Nieuwsbrief Saltabel 16, 10-18.
- TILMAN, D. (1988): Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princ. Univ. Press, Princeton, N.J., 360 S.
- UTZEL, R. (1995): Untersuchung zur Verbreitung und Ökologie von Landgastropoden in den Dünen des Noordvaarder auf der Nordseeinsel Terschelling (NL). Diplomarbeit, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 90 S.
- VAN DER MAAREL, E. (1993): Geographical and ecological types of dry coastal ecosystems. In: Van der Maarel, E. (ed.): Dry coastal ecosystems. Polar Regions and Europe. – Ecosystems of the World 2A. Elsevier, Amsterdam, 7-14.
- VAN DER MAAREL, E., BOOT, R., VAN DORP, D. & RIJNTJES, J. (1985): Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, the Netherlands; a comparison of the vegetation in 1959 and 1980. Vegetatio 58, 137-187.
- VAN DER PUTTEN, W. H. & PETERS, B. A. M. (1997): How soil-borne pathogens may affect plant competition. Ecology 78, 1785-1795.
- VAN DER PUTTEN, W. H., VAN DIJK, C. & PETERS, B. A. M. (1993): Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. Nature 362, 53-55.
- VAN DIJCK, J. W. (1934): Organogene Dünenbildung. Martinus Nijhoff, Den Haag, 304 S.
- VAN HEERDT, P. F. & MÖRZER-BRUYNS, M. F. (1960): A biocenological investigation in a yellow dune region of Terschelling. Tijdschr. Entomol. 103, 225-275.

- VAN'T HULL, H., ISERMANN, M., LÜTKE, M. T., MATTNER, D. & WESEMANN, M. (1989): Untersuchungen zur Beziehung zwischen standortökologischen Faktoren und Vegetationsausprägungen auf einer Graudüne bei Houstrup Strand an der Nordseeküste Jütlands. In: KOEHLER, H. & WEIDEMANN, G. (Hrsg.): Projektbericht Dünenökologie, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 57-159.
- VENSKE, J.-F. (1992): Geoökologische Karte von Spiekeroog im Maßstab 1:25.000. Ber. Naturhist. Ges. Hannover 134, 162-172.
- VERHOEVEN, R. (1995): Zur Kenntnis der Ciliatenfauna (Protozoa: Ciliophora) in Primärdünen Terschellings (NL) – Abundanz und Arteninventar. Diplomarbeit, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 67 S.
- VESTERHOLT, J. (ed.) (1998): Danish Red List of Fungi. 1998-Edition. Conservation Committee, Danish Mycological Society. (<http://www.mycosoc.dk>).
- VOIGT, A. (1997): Anthropogene Veränderungen von Küstendünen: Untersuchung von Trampelpfaden unter besonderer Berücksichtigung der Springschwänze (Collembola, Insecta). Diplomarbeit, Universität Bremen, FB 2 (Biologie/Chemie), 60 S.
- VOIGT, A. & WEIDEMANN, G. (1998): Tourist paths – impacts on vegetation and soil fauna. In: Ovesen, C. H. (ed.): Coastal dunes – management, protection and research. National Forest and Nature Agency & Geological Survey of Denmark and Greenland, Copenhagen, 91-95.
- WALLWORK, J. A. (1976): The distribution and diversity of soil fauna. Academic Press, London, 355 S.
- WALTER, H. & LIETH, H. (1967): Klimadiagramm-Weltatlas. Fischer, Jena.
- WARMING, E. & GRAEBNER, P. (1918): Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. (4. Aufl. 1933) Borntraeger, Berlin, 762 S.
- WARMING, E. (1891): De psammophile Vormationer i Danmark. Medd. Naturh. For. København.
- WARTENA, L., VAN BOXEL, J. H. & VEENHUYSEN, D. (1991): Macroclimate, microclimate and dune formation along the West European coast. Landscape Ecology 6, 15-27.
- WASILEWSKA, L. (1970): Nematodes of the sand dunes in the Kampinos forest. I. Species structure. Ecol. Pol. 18, 429-443.
- WASILEWSKA, L. (1979): The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agrocoenoses. Pol. ecol. Stud. 5 (2), 97-145.
- WEBLEY, D. M., EASTWOOD, D. J. & GIMINGHAM, C. H. (1952): Development of a soil microflora in relation to plant succession on sand dunes, including the rhizosphere flora associated with colonizing species. J. Ecol. 40, 168-178.
- WEIDEMANN, G. & KOEHLER, H. (1995): An ecosystem approach to coastal dune conservation and management. In: GUDELIS, V., POVILANSKAS, R. & ROEPSTORFF, A. (eds.): Coastal conservation and management in the Baltic Region (2-5-1994), Klaipeda, Klaipedos universitetas, 177-187.
- WEIGMANN, G. (1973): Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land-See (Collembola, Insecta – Oribatei, Acari). Z. wiss. Zool. Leipzig 186, 295-391.
- WESTHOFF, V. (1990): Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. Ber. Reinh. Tüxen-Ges. 2, 11-23.
- WESTHOFF, V. & DEN HELD, A. J. (1975): Pflanzen Gemeinschaften in Nederland. 2. Aufl. Thieme, Zutphen, S. 324 S.
- WESTHOFF, V. & VAN OOSTEN, M. F. (1991): De plantengroei van de Waddeneilanden. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Den Haag, 416 S.
- WILMANN, O. (1993): Ericaceen-Zwergsträucher als Schlüsselarten. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 5, 91-112.
- WINTERHOFF, W. (1975): Die Pilzvegetation der Dünenrasen bei Sandhausen (nördl. Oberrheinebene). Beitr. naturkundl. Forsch. Südw. Dtl. 34, 445-462.
- WINTERHOFF, W. (1977): Die Pilzflora des Naturschutzgebietes Sandhauser Dünen bei Heidelberg. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 44/45, 51-118.
- WINTERHOFF, W. (1978): Bemerkenswerte Pilze in Trockenrasen des nördlichen Oberrheingebietes. Hess. Flor. Briefe 27, 2-8.
- WINTERHOFF, W. (1980): Die Pilzflora des Naturschutzgebietes Sandhauser Dünen bei Heidelberg. Nachtrag. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 51/52, 427-436.
- WINTERHOFF, W. (1992): Handbook of vegetation science, Abt. 19, Bd. 1. Fungi in vegetation science. Kluwer, Dordrecht, 258 S.
- WIRTH, V. (1995): Flechtenflora. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 661 S.

- WÖLDECKE, K. (1990): Pilzflora von Magerweiden und Trockenrasengesellschaften – Ihre Vielfalt und besondere Gefährdung am Beispiel des Naturschutzgebietes „Untere Seegeniederung“, Landkreis Lüchow-Dannenberg. Inform. d. Naturschutz Nieders. 4/90, 57-83.
- WÖLDECKE, K. (1998): Die Großpilze Niedersachsens und Bremens. Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 39, 1-536.
- WRANIK, W., RÖBBELEN, F. & KÖNIGSTEDT, D. W. K. (1996): Rote Liste der gefährdeten Heuschrecken Mecklenburg-Vorpommerns (1. Fassung, Stand: Oktober 1996). MINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT UND NATURSCHUTZ DES LANDES MECKLENBURG-VORPOMMERN (Hrsg.), Schwerin, 65 S.
- YEATES, G. W. (1967): Studies on nematodes from dune sands – 9. Quantitative comparison of the nematode faunas of six localities. NZ J. Sci. 10 (4), 927-948.
- YEATES, G. W. (1968): An analysis of annual variation of the nematode fauna in dune sand, at Himatangi Beach, New Zealand. Pedobiologia 8, 173-207.
- YEATES, G. W., BONGERS, T., DE GOEDE, R. G. M., FRECKMAN, D. W. & GEORGIEVA, S. S. (1993): Feeding habits in soil nematode families and genera – An outline for soil ecologists. J. Nematol. 25 (3), 315-331.
- ZENTRALSTELLE F. D. FLOR. KARTIERUNG DER BUNDESREPUBLIK DEUTSCHLAND (Nord) (1993): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland (vorläufige Fassung). Flor. Rundbr. Beih. 3, 1-478.
- ZOON, F. C., TROELSTRA, S. R. & MAAS, P. W. T. (1993): Ecology of the plant-feeding nematode fauna associated with sea buckthorn (*Hippophaë rhamnoides* L. ssp. *rhamnoides*) in different stages of dune succession. Fundam. Appl. Nematol. 16 (3), 247-258.
- ZUMKEHR, P. & ZWART, F. (1991): Terschellings nature in figures. Staatsbosbeheer Archief, 15 S.

