

A. KRATOCHWIL

A. SCHWABE

Trockenstandorte und ihre Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa: Ausgewählte Beispiele

in

ÖKOSYSTEME III

Sonderdruck aus dem Fernlehrgang

ÖKOLOGIE UND IHRE

BIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN: S. 1-84



Institut für Chemische Pflanzenphysiologie
der Universität Tübingen

ÖKOLOGIE

UND IHRE

BIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN

HEFT 6

TERRESTRISCHE ÖKOSYSTEME

Dr. Anselm Kratochwil, Freiburg

Dr. Angelika Schwabe, Freiburg

Prof. Dr. Günther Reichelt, Donaueschingen

Prof. Hans-Dieter Stoffler, Rottenburg

DER FERNLEHRGANG WIRD VOM BUNDESMINISTERIUM FÜR
BILDUNG UND WISSENSCHAFT UND VOM LAND BADEN-
WÜRTTEMBERG GEFÖRDERT

VERANSTALTER:

INSTITUT FÜR CHEMISCHE PFLANZENPHYSIOLOGIE
DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN
CORRENSSTR. 41
7400 TÜBINGEN

WISSENSCHAFTLICHE LEITUNG:

PROF. DR. DR. h.c. HELMUT METZNER, Tübingen

WISSENSCHAFTLICHER BEIRAT:

PROF. DR. BORNEFF, Mainz
PROF. DR. ELSTER, Konstanz
PROF. DR. LANGE, Würzburg
PROF. DR. PFENNIG, Konstanz

© UNIVERSITÄT TÜBINGEN
TÜBINGEN 1984
Alle Rechte vorbehalten

Druck: Müller + Bass, buchdruck, kunstdruck, offsetdruck
Tübingen

Inhalt	Seite
1. Trockenstandorte und ihre Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa:	
Ausgewählte Beispiele.	1
1.1 Anpassungen von Pflanzen und Tieren an Trockenstandorte	3
1.11 Übersicht	3
1.12 Strategien zur Bewältigung trocken-warmer Bedingungen	3
1.13 "Ausweichende " Pflanzen- und Tierarten	10
1.2 Trockenstandorte in Mitteleuropa	12
1.21 Meeresdünen	12
1.22 Trockene Calluna-Heiden des Flachlandes und damit verbundene offene Sandflur-Gemeinschaften	34
1.23 Trockene Bergheiden und Borstgrasrasen der Mittelgebirge	45
1.24 Die Steppenheide	53
1.25 Halbtrockenrasen	66
1.3 Gefährdung von Biozönosen der Trockenstandorte	81
2. Feuchtgebiete	85
2.1 Definition und ökologische Rahmenbedingungen	85
2.11 Definition und Merkmale	85
2.12 Zur Gliederung der Feuchtgebiete	91
2.2 Steckbrief der Feuchtbiotope	92
2.21 Auenwälder und Bruchwälder	92
2.22 Biotope des Süßwassers	97
2.23 Moore	107
2.24 Streuwiesen, Naßwiesen und Weiden	119
2.25 Übrige Feuchtbiotope	124
3. Synökologie des Waldes	126
3.1 Waldvorkommen und Waldgrenzen	126
3.11 Waldgrenze in den alpinen und borealen Gebieten	127
3.12 Waldgrenze in den Trockengebieten	127
3.13 Edaphische Waldgrenzen	127
3.2 Entwicklung	128
3.3 Waldgesellschaften	128
3.4 Standort und Konkurrenz	131
3.5 Einfluß der Tiere	133

	Seite
3.6 Einfluß einzelner Standortsfaktoren auf die Vegetationszusammensetzung	135
3.61 Temperatur und Höhenstufen	135
3.62 Einfluß der Lufttemperatur auf die Entwicklung der Frühlingspflanzen	137
3.63 Der Einfluß des Frostes auf die Waldvegetation	138
3.64 Einfluß des Wasser- und Nährstoffhaushalts auf die Vegetationszusammensetzung	141
3.65 Einfluß des Lichts auf die Waldvegetation	142
3.7 Einfluß des Standorts auf die Stabilität der Waldbestände	143
3.8 Einfluß der Waldnutzung auf die Waldböden	143
3.81 Einfluß durch Weidenutzung und Wildgehege	143
3.82 Einfluß durch Streunutzung	143
3.83 Einfluß der Holzernte	146
3.84 Einfluß der Fichtenwirtschaft	147
3.85 Einfluß des Waldes auf Wasserbilanz und Bodenerosion	148
Glossar	150
Weiterführende Literatur	152
Quellennachweis	153

1. Trockenstandorte und ihre Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa: Ausgewählte Beispiele

Einführung

Im gemäßigten Klima von Mittel- und Westeuropa sind bezogen auf das Jahr die Niederschläge stets größer als die Verdunstung, so daß ein beachtlicher Teil oberflächlich in die hier nicht austrocknenden Wasserläufe abfließt oder in das Grundwasser eintritt (humides Klima). In den Trockengebieten der Erde herrscht hingegen arides Klima; die Verdunstung ist größer als der Niederschlag. Nur dort gibt es großflächig Trockenstandorte, die allein durch das Makroklima bestimmt werden.

Die Flora und Fauna von Wüsten und Halbwüsten der Alten und Neuen Welt gehört so auch schon seit langem zu den Untersuchungsobjekten biologischer Forschung, insbesondere der Morphologie, Physiologie und Ökologie. Es bieten sich dabei viele Möglichkeiten an, die verschiedensten Anpassungen von Organismen an Trockenheit und Hitzestress zu studieren. Die autökologische Forschung ist hier jedoch bisher sehr viel weiter fortgeschritten als die synökologische.

Eine Mittelstellung nehmen periodisch humide und aride Gebiete ein. Dieser Klimatyp ist mit regenreichen Wintern und trockenen, heißen Sommern besonders im Mittelmeergebiet und entsprechenden Gebieten anderer Erdteile (Teile von Kalifornien, Chile, Südafrika und SO-Australien) ausgeprägt.

Im humiden Klima Mittel- und Westeuropas gibt es keine Trockenstandorte, die durch das Makroklima allein bestimmt werden. Entscheidend sind vielmehr Gestein und Boden, deren Einflüsse jedoch zusätzlich durch das Lokalklima (Meso- und Mikroklima) verstärkt werden. Trockenstandorte finden wir in diesem geographischen Raum daher oft nur kleinflächig als Sonderstandorte. Insbesondere in Kalk-, Sand- und Schottergebieten begünstigt das anstehende Gestein oder das abgelagerte Lockergestein die Ausbildung von Trockenstandorten. Im klüftigen Kalk fließt das Wasser rasch ab und versickert, ebenso in Lockergesteinen.

Trockenstandorte sind in unserem Raum in der Regel edaphisch bedingt. In Deutschland häufen sie sich z.B. im Bereich der Küsten- und Binnendünen, in den Geest-Gebieten¹⁾ Nord- und Nordwestdeutschlands auf Sanden der vorletzten Eiszeit, in den Kalkge-

1) Landschaftstyp mit Ablagerungen der vorletzten Eiszeit, niederdeutsch: hochgelegenes, trockenes, meist unfruchtbares Land

birgen, so vor allem im Schwäbischen und Fränkischen Jura, auf den Schotterplatten des Alpenvorlandes, aber auch in Löß²⁾-überwehten Gebieten mit warmem Lokalklima wie z.B. im Kaiserstuhl in der Oberrheinebene.

Trockenstandorte gab es in Mitteleuropa zwar auch schon in der vom Menschen unberührten Urlandschaft, ihre heutigen Lebensgemeinschaften entsprechen jedoch nur zu kleinem Teil den damaligen; viele Biozönosen entstanden erst durch den wirtschaftenden Menschen³⁾. So traten in Nordwestdeutschland und in anderen Gebieten auf Sanden der vorletzten Eiszeit an die Stelle früherer Eichen-Birkenwälder ausgedehnte Calluna⁴⁾-Heiden als Ersatz-Pflanzengesellschaften, im Bereich wärme-liebender Buchen- und Eichenwälder der Schwäbischen Alb z.B. wurden diese durch Halbtrockenrasen ersetzt. Wir wollen daher sowohl Beispiele für natürliche Lebensgemeinschaften der Trockenstandorte vorstellen (z.B. Dünen, Steppenheide) als auch Beispiele für Trockenstandorte, deren Lebensgemeinschaften sich erst durch den wirtschaftenden Menschen in der heutigen Struktur zusammengefunden haben (anthropogen bedingte Lebensgemeinschaften).

Anknüpfend an die autökologischen Bemerkungen der Hefte 2 a und 2 b sei zunächst eine synoptische Darstellung von Anpassungen und Anpassungssyndromen von Pflanzen und Tieren der hier zu behandelnden Lebensgemeinschaften gegeben. Anschließend sollen einige ausgewählte, besonders typische Biozönosen mitteleuropäischer Trockenstandorte charakterisiert werden. Dabei wollen wir den Begriff "Trockenstandort" nicht zu eng fassen und auch z.B. trockene Heiden mit einbeziehen.

Wir verstehen unter trocken-warmen Standorten solche, die durch einen hohen Anteil von Pflanzen- und Tierarten geprägt werden, die Trockenheit und Wärme für ihre Entwicklung benötigen oder ertragen. Diese Arten tolerieren zeitweise sehr hohe Temperaturen und sehr hohe Trockenheit und können sich durch bestimmte Anpassungen (Adaptationen) davor schützen.

- 2) vom Wind während der Kaltzeiten des Pleistozäns aus den vegetationslosen Moränen- und Schotterflächen angewehtes kalkhaltiges, gelbliches, feinkörniges Lockersediment
- 3) Der Standort ist durch die Gesamtheit der auf eine Lebensgemeinschaft wirkenden Faktoren (u.a. durch Klima, geologischen Untergrund, Bodenbildung) gekennzeichnet. Diese Faktoren ändern sich vielfach durch den Einfluß des wirtschaftenden Menschen nur geringfügig. Auf ehemaligen Trockenwald-Flächen entstehen nach Eingriff des Menschen standörtlich homologe Ersatz-Pflanzengesellschaften, z.B. Halbtrockenrasen oder Heiden.
- 4) *Calluna vulgaris* = Heidekraut, Besenheide.

1.1 Anpassungen von Pflanzen und Tieren an Trockenstandorte

1.11 Übersicht

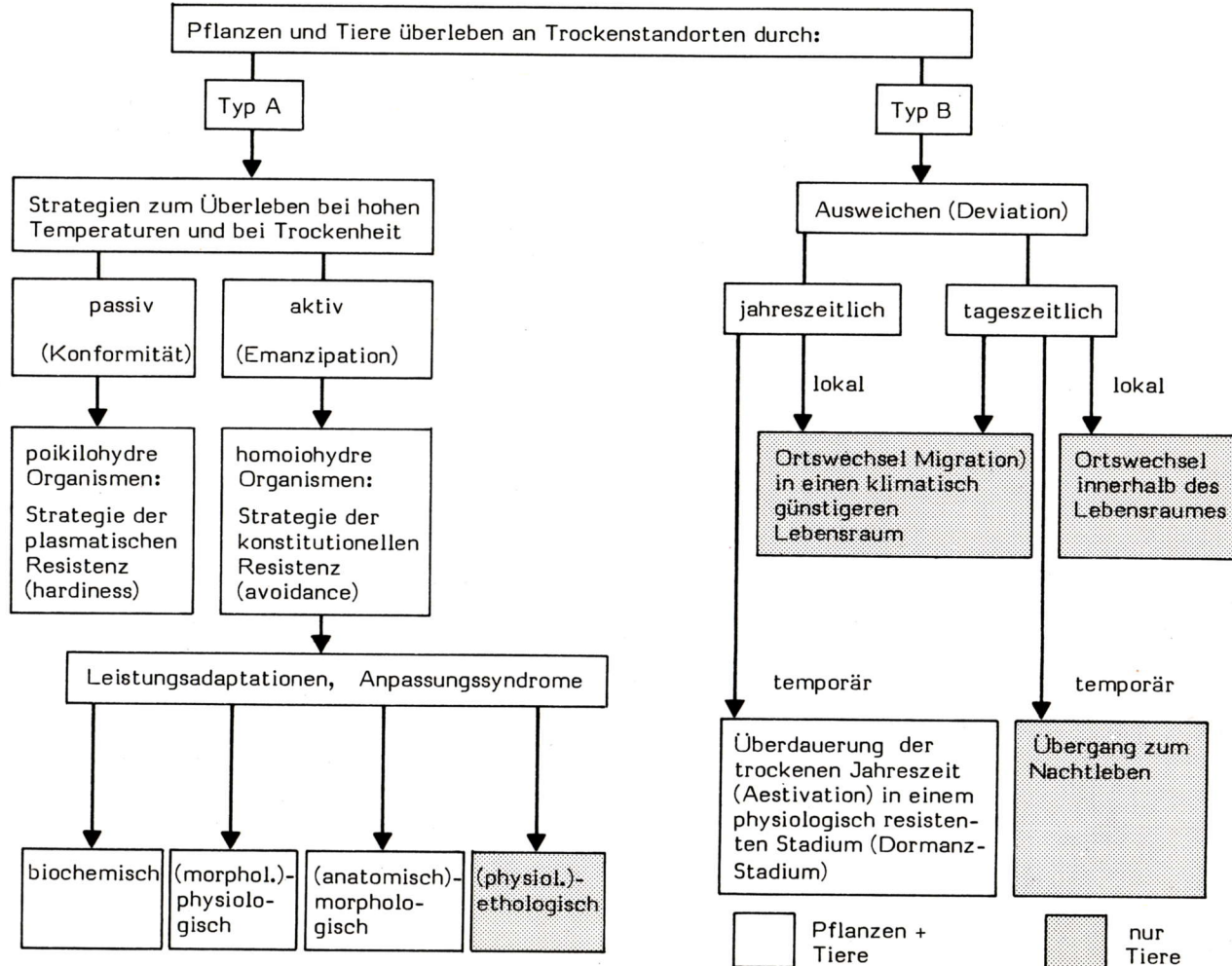
Das Schema in Tabelle 1 stellt in einer synoptischen Übersicht einige der Möglichkeiten zusammen, die sowohl Pflanzen als auch Tiere haben, um an Trockenstandorten mit z.T. extremen, ja lebensfeindlichen Umweltbedingungen überleben zu können. Die Grundprinzipien sind bei Pflanzen und Tieren häufig recht ähnlich, wobei der wesentlichste Unterschied zwischen beiden Organismengruppen darin liegt, daß die sessilen Pflanzen gezwungen sind, an Ort und Stelle zu bleiben, wohingegen die mobilen Tiere auch Ortswechsel durchführen oder mit bestimmten verhaltensphysiologischen Leistungen reagieren können.

Häufig wurden unabhängig und mehrfach in der Stammesgeschichte unter dem Selektionsdruck der Umwelt (hier: hohe Temperaturen, Trockenheit) ähnliche Anpassungen verschiedener, nicht näher verwandter Pflanzen- und Tierarten "erworben", so daß Anpassungsähnlichkeiten (Konvergenzen) entstanden. Klassische Beispiele dafür sind die Sukkulenten der amerikanischen und afrikanischen Subtropen, die einander täuschend ähnlich sehen: in Amerika handelt es sich u.a. um die Kakteengewächse (Cactaceae), in Afrika um die Wolfsmilchgewächse (Euphorbiaceae); (s. Heft 2 b, S. 35). Eine ähnliche Lebensweise (ein gleicher Lebensform-Typ) kann also unabhängig von der natürlichen stammesgeschichtlichen Verwandtschaft zu weitgehender Übereinstimmung in Bau und Funktion bestimmter Organe führen.

1.12 Strategien zur Bewältigung trocken-warmer Bedingungen

Viele Pflanzen und Tiere sind während der trockenen Jahreszeit in der Lage, im Gebiet zu überleben (Typ A, Tabelle 1), andere hingegen müssen "ausweichen" (Typ B, s. S. 10). Die Pflanzen und Tiere des Typ A haben bestimmte Strategien entwickelt, die es ihnen ermöglichen, trockenheiße Bedingungen zu ertragen. Manche Arten können dies nur passiv; hierzu gehören Bakterien, Luftalgen, xerophytische Flechten und Moose. Da sich ihre Wasserbilanz allein nach Trockenheit bzw. Feuchtigkeit der Umwelt richtet (Konformität), werden sie auch als poikilohydre Organismen bezeichnet. Sie verfügen über keine besonderen Regulationsmechanismen für die Aufrechterhaltung eines bestimmten Wasserhaushaltes, verhalten sich somit wie tote Quellkörper ("Quellkörperorganisation") und können selbst nach längerer Zeit bei erneuter Wasserzufuhr wieder "aufleben". Zwar ist ihre Vitalität zur Trockenzeit völlig eingeschränkt, dennoch bleiben ihre Strukturen auch unter extremer Trockenheit erhalten. Die Hitzeresistenz ist enorm: bei manchen Flechten tritt eine letale Hitzeschädigung nach einer halbstündigen Hitzeeinwirkung erst bei 70⁰ C - 100⁰ C ein, bei Felsflechten sogar erst bei 100⁰ C - 110⁰ C (nach [1]).

Tabelle 1



Die homoiohyden Organismen besitzen hingegen die Fähigkeit zur Thermo- bzw. Hydroregulation; über bestimmte Anpassungen und Anpassungssyndrome haben sie sich in gewissen Grenzen von der Temperatur- und Wasserbilanz der Umwelt unabhängig gemacht (Emanzipation).

Zur besseren Übersicht sind einige dieser Anpassungen nach der in Tabelle 1 vorgenommenen Klassifizierung für Pflanzen in Tabelle 2, für Tiere in Tabelle 3 zusammengestellt.



Abb. 1: Blattsukkulenz beim Weißen Mauerpfeffer (*Sedum album*, Dickblattgewächse: Crassulaceae) (nach [2]).

Tabelle 2

Anpassungen von Pflanzen an Trockenstandorte zur Austrocknungsvermeidung
(drought avoidance)

biochemisch

- Diurnaler Säurerhythmus: CAM-Pflanzen (z.B. bei Dickblattgewächsen: Crassulaceae), s. Beih. 6, S. 143 ff., s. Heft 2 b, S. 11 ff.

(morphologisch)-
physiologisch

- frühzeitiger Schluß der Spaltöffnungen (Stomata), s. Beih. 6, S. 44 ff.
- oft hohe Zahl von Spaltöffnungen (ermöglicht intensive Photosynthese und Atmung bei günstigen Bedingungen)
- Sukkulenz (Wasserspeicherung) im Sproß-, Blatt- oder Wurzelbereich, s. Heft 2 b, S. 35, bei uns z.B. beim Mauerpfeffer (Sedum: Crassulaceae), s. Abb. 1, 13, in ariden Gebieten z.B. bei Kakteen (Cactaceae), Wolfsmilchgewächsen (Euphorbiaceae) u.a.
- Blattbewegungen (Profilstellung) = Thermotropismus, z.B. beim Kompaßblattich (Lactuca serriola: Cichoriaceae), s. Abb.2
- Wasseraufnahme aus der Luft bei Epiphyten, s. Heft 2 b, S. 54, z.B. bei Ananasgewächsen (Bromeliaceae) durch Absorptionshaare
- Blattabwurf in Trockenperioden, besonders in den Subtropen, z.B. bei Akazien (Mimosaceae)

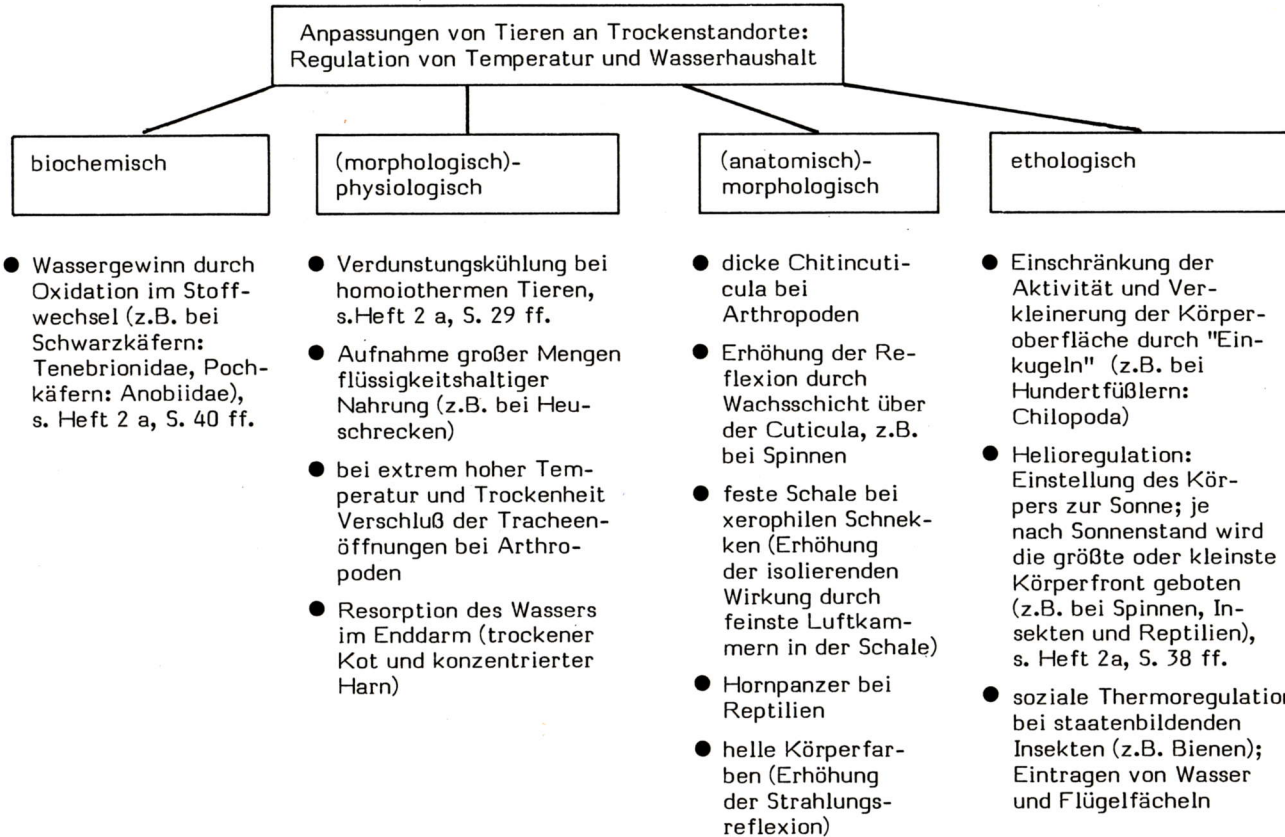
(anatomisch)-
morphologisch

- dicke, oft mit Wachsen überzogene Cuticula als Transpirationsschutz, s. Beih.6, S. 43
- Reichtum an Sklerenchym* (Erhalt der Festigkeit auch bei Wasserverlust), s. Beih. 6, S.28
- stark entwickeltes Wurzelsystem, Verschiebung der Sproß-Wurzel-Relation zugunsten der letzteren, s. Abb.3
- reflektierende Behaarung
Rollblätter, borstliche Blätter (z.B. Federgras:Stipa, Schafschwingel:Festuca ovina, Strandhafer:Ammophila arenaria, s. Abb. 8); geschützte Lage der Spaltöffnungen
- Verkleinerung der Oberfläche (z.B. Rutensträucher wie Besenginster: Sarothamnus scoparius, s. Abb. 20, Kugelform bei Kakteen, Blattspaltenreduktion z.B. beim Flügelginster: Genista sagittalis, s. Abb. 22)
- glänzende, reflektierende Oberflächen (z.B. bei Hartlaubgehölzen wie der Steineiche: Quercus ilex)

*

auch Anpassungen an sehr windreiche Standorte, z.B. bei Pflanzen der Küstenheiden wie der Krähenbeere (Empetrum nigrum) oder Erica-Arten.

Tabelle 3



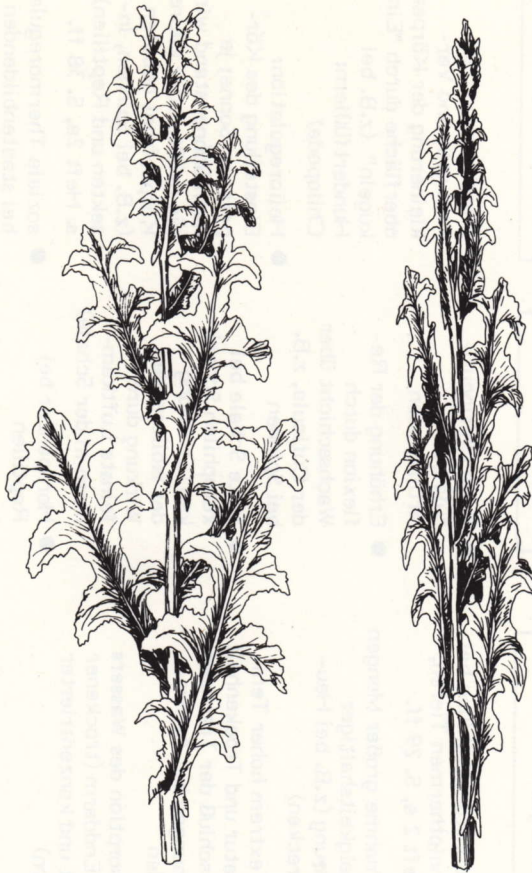


Abb. 2: Thermotropismus beim Komaßlattich (*Lactuca serriola*); links Ansicht von Osten oder Westen, rechts Ansicht fast von Süden oder Norden (nach [3]).

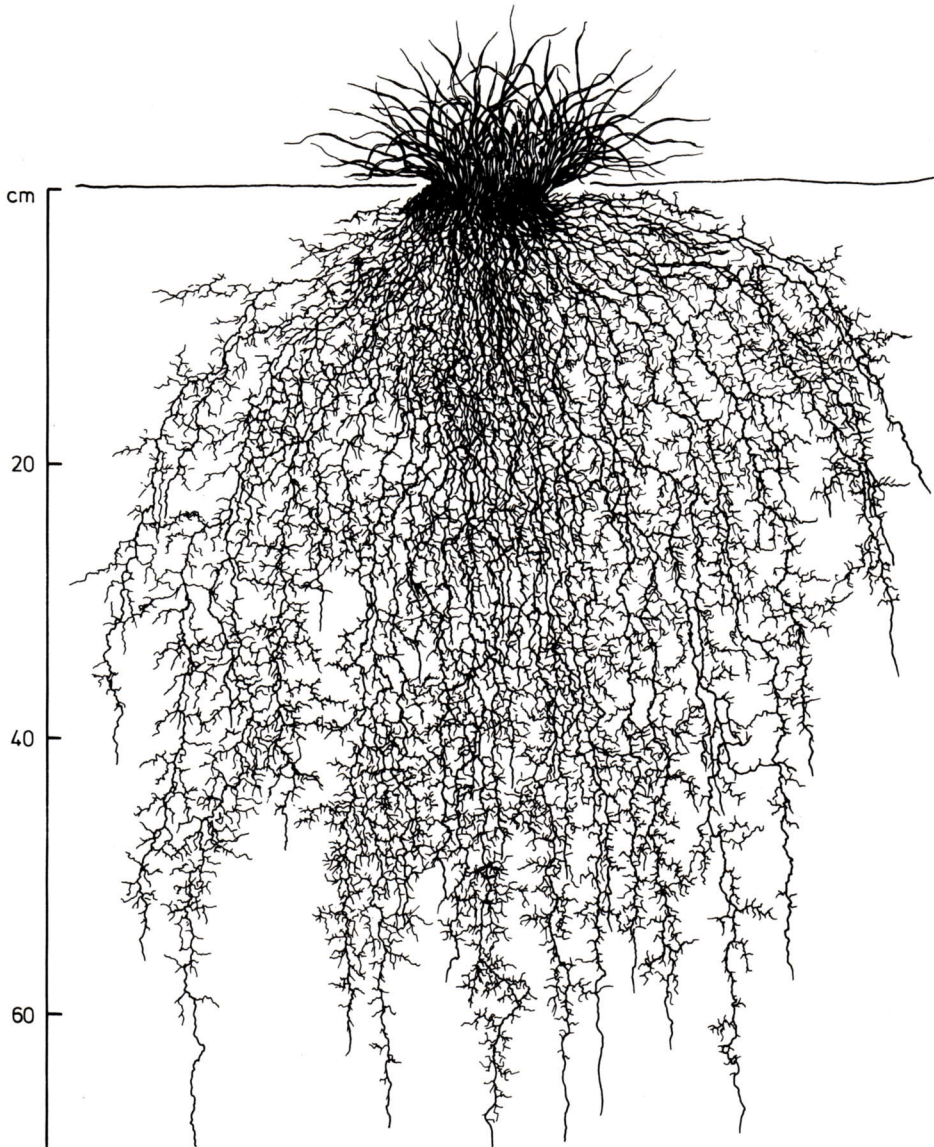


Abb. 3: Wurzelprofil der Erdsegge (*Carex humilis*) in einem kontinentalen Trockenrasen im Burgenland (nach [4]).

1.13 "Ausweichende" Pflanzen- und Tierarten

Viele Pflanzen- und Tierarten können bei großer Trockenheit im Gebiet nicht überleben, sie müssen "ausweichen". Dies kann dadurch geschehen, daß die aktiven Lebensprozesse (bei Pflanzen: Keimung, Aufbau des Vegetationskörpers, Blütenbildung, Bestäubung, Fruchten, Samenausbreitung; bei Tieren: Individualentwicklung bis zur Geschlechtsreife und Paarung) auf die klimatisch günstigen Monate beschränkt bleiben, die trockensten Monate jedoch in einem physiologisch resistenten Stadium, dem sogenannten Dormanz-Stadium, überdauert werden müssen.

Eine solche jahreszeitliche Einpassung finden wir z.B. bei den einjährigen Pflanzen (Therophyten) der Trockenrasen. Viele von ihnen blühen bereits im März (z.B. das Frühlingshungerblümchen: *Erophila verna* oder der Frühlings-Ehrenpreis: *Veronica verna*) und streuen im April und Mai ihre Samen aus. Der Samen selbst ist gegenüber hohen Temperaturen und Austrocknung durch seine dicke Schale (Testa) sehr widerstandsfähig und überdauert somit die Trockenperiode. Auch manche Zwiebelpflanzen (Geophyten), z.B. Vertreter der Gattungen *Iris* oder *Colchicum* im Mittelmeergebiet, haben ihre Vegetationsperiode auf Winter und Vorfrühling verlegt; bei ihnen überdauert die Zwiebel im Boden die trockensten Monate.

Analog können auch kurzlebige poikilotherme Tierarten klimatisch ungünstige Jahreszeiten in einem Dormanz-Stadium überstehen. Hierzu dienen ebenfalls bestimmte, oft artspezifisch festgelegte Entwicklungsstadien, bei Schmetterlingen etwa das Ei-, Larven- oder Puppenstadium. In unseren Breiten ist es in der Regel die kalte und feuchte Winterzeit, die das Einschalten eines solchen Überdauerungsstadiums für das Überleben notwendig macht (Hibernation), weniger der Sommer. In südlichen Breiten ist jedoch auch für viele xero-thermophile Tierarten der Sommer zu heiß und zu trocken; so finden z.B. kurzlebige phytophage Insekten, da die Vegetation zu dieser Zeit verdorrt ist, über die heißen Sommermonate auch kaum Nahrung. Manche Arten überstehen diese Trockenzeit nur, wenn sie den Sommer überdauern (Aestivation)⁵⁾. So "übersommern" z.B. die Weibchen des Ochsenauges (*Maniola jurtina*, Augenfalter: Satyridae), einer Schmetterlingsart, die auch bei uns in Mitteleuropa vorkommt, im Mittelmeerraum (z.B. auf der Insel Elba) durch eine Aestivations-Diapause⁶⁾ (151). Die Paarung mit den Männchen hat bereits im Juni stattgefunden; die Männchen sterben danach. Die Ovarien der Weibchen sind erst nach der Aestivation ausgereift, und im September findet dann die Eiablage statt.

5) Aestivation = Übersommerung, Überstehen der trockenwarmen Jahreszeit im inaktiven Zustand.

6) Diapause = Stadium, in dem der weitere Entwicklungsablauf des Organismus gehemmt ist, dafür aber eine hohe Resistenz gegenüber bestimmten Umweltfaktoren vorliegt; kann durch Außenfaktoren oder endogen gesteuert werden.

Daß in unserem mitteleuropäischen Klima Dormanzstadien zur Überbrückung der Sommerzeit kaum notwendig sind, liegt vor allem darin begründet, daß in unseren Breiten einerseits die Temperaturen nicht ganz so hoch, andererseits aber auch genügend räumliche Ausweichmöglichkeiten für Tiere bestehen. Dies wiederum hängt damit zusammen, daß Trockenstandorte in Mitteleuropa nur kleinflächig, zumeist edaphisch bedingt, vorkommen. Da die klimatischen Faktoren innerhalb eines Biotops in vertikaler Zonierung nie völlig gleich sind und das Mikroklima über und im Boden beträchtliche Unterschiede aufweist, können Tiere direkt - dem Temperatur- und Feuchtigkeitsgradienten folgend - ihr Präferendum⁷⁾ aufsuchen: Bei starker Sonneneinstrahlung und damit auch großer Erhitzung der Bodenoberfläche kriecht z.B. die Schnecke *Zebrina detrita*, die einen Verbreitungsschwerpunkt in Halbtrockenrasen hat, an Halmen hoch und gelangt somit in für sie temperaturgünstigere Luftschichten. Auch viele Schmetterlingsraupen (z.B. die des Heufalters: *Colias*, Weißlinge: *Pieridae*) suchen bei Trockenheit schattigere und feuchtere Bereiche der Krautschicht auf. Je größer die Strukturvielfalt eines Lebensraumes, um so zahlreicher sind auch die Ausweichmöglichkeiten für einzelne Tierarten. Besonders günstig erweisen sich Randbereiche (Ökotone), so z.B. schattige Gebüsch- und Waldränder in direktem Kontakt zu gehölzfreien, nur mit niedriger Vegetation bewachsenen Trockenstandorten.

Neben den tageszeitlichen Wanderungen sind bei Käfern, Spinnen, Heuschrecken, Zikaden und Schmetterlingen auch jahreszeitlich bedingte Ortswechsel festgestellt worden. Diese können darin begründet liegen, daß bestimmte Entwicklungsstadien an ganz bestimmte Biotoptypen gebunden sind (nach [6]):

- Die mit Sandkörnchen bestückten Eikokons der Spinne *Agroeca brunnea* (Sackspinnen : *Clubionidae*), die man auch als "Feenlämpchen" bezeichnet, werden bevorzugt an Grashalmen im Halbtrockenrasen angebracht; die Adulttiere selbst halten sich jedoch mehr im schattigen, höherwüchsigen Saumstreifen am Waldrand auf.
- Die Eientwicklung und die ersten Jugendstadien der Spinne *Pisaura mirabilis* (Raubspinnen: *Pisauridae*) läuft in Gespinsten, vor allem im Halbtrockenrasen ab; die Adulttiere bevorzugen aber auch hier kühlere und feuchtere Bereiche des Waldrandes.

7) Vorzugsbereich gegenüber einem bestimmten Umweltfaktor; s. dazu auch Heft 2 a, Abb. 1, S. 3.

Trockenstandorte bieten bereits sehr früh im Jahr, aber auch bis lang in den Herbst hinein vielen poikilothermen Tierarten günstige Temperaturbedingungen. So ist dieser Lebensraum gerade zu diesen Zeiten auch für trockenheitsempfindlichere Arten "attraktiv"; in den wärmsten Monaten fehlen sie jedoch.

1.2 Trockenstandorte in Mitteleuropa

Die Lebensgemeinschaften trockenwarmer Standorte in Mitteleuropa lassen sich in Abhängigkeit vom menschlichen Einfluß in zwei große Gruppen einteilen (s. Tabelle 4):

- a) natürliche bzw. naturnahe, d.h. vom Menschen weitgehend unbeeinflusste Lebensgemeinschaften
- b) Trockenstandorte, deren Lebensgemeinschaften erst durch den Einfluß des Menschen (anthropogen) entstanden sind.

Nach der Einteilung und Übersicht der Tabelle 4 soll eine Auswahl charakteristischer Lebensgemeinschaften vorgestellt werden.

1.21 Meeresdünen

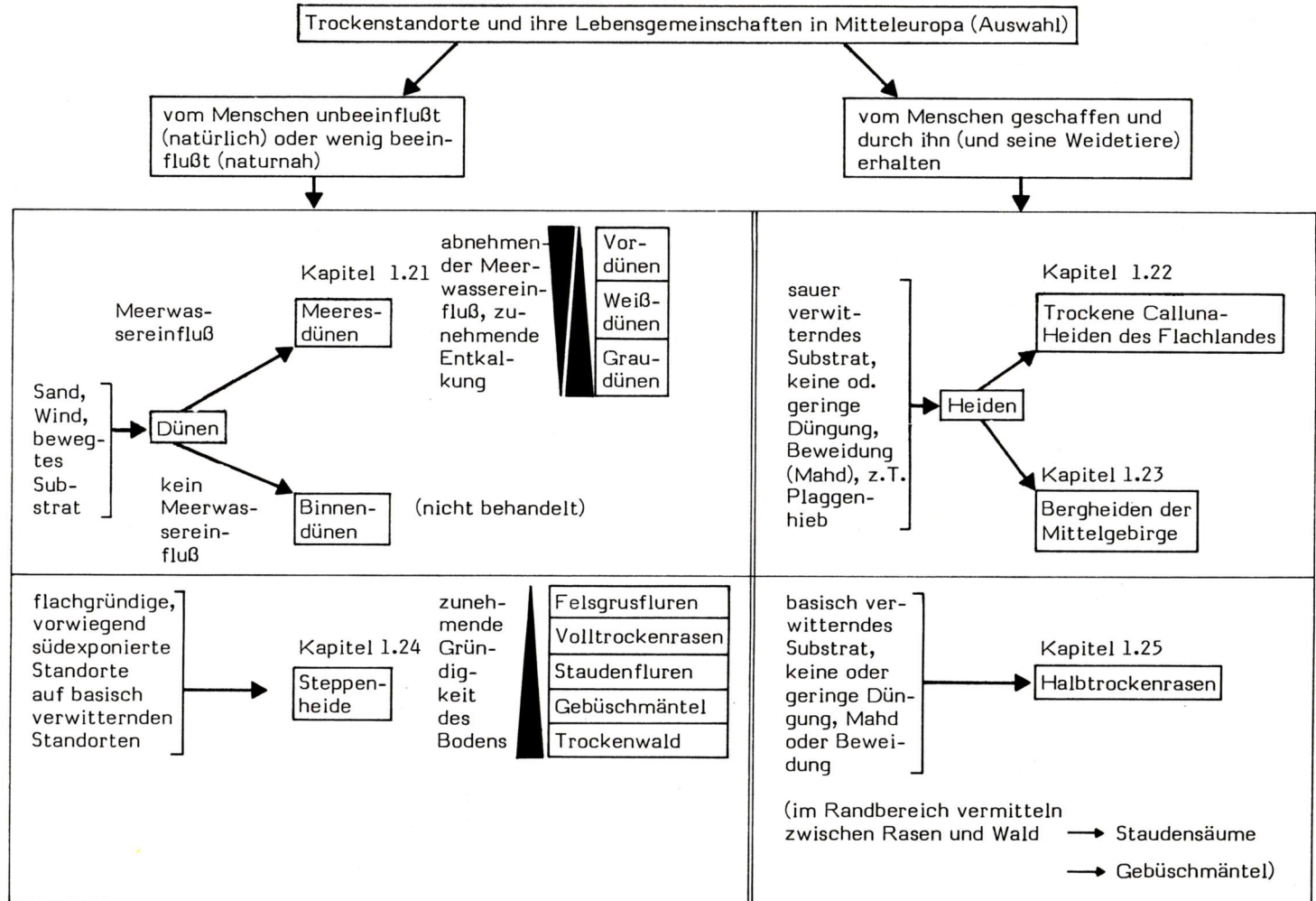
1.211 Einführung

Dünenküsten entstehen dort, wo das Meer an Flachküsten größere, zerriebene Gesteinsteilchen zusammen mit zerkleinerten Molluskenschalen und anderen organischen Resten ablagert. Diese Sande werden dann vom Wind weiter verfrachtet. Die einzelnen Teilchen haben im Durchschnitt eine Korngröße von 0,06 bis 2 mm, können jedoch auch von etwas feineren Partikeln (Schluff = Silt bis 0,002 mm) durchsetzt sein. Beispiele für Dünenküsten finden sich im Bereich der Nordseeküste vor allem an der Seeseite der Friesischen Inseln.

1.212 Ökologische Kennzeichnung von Sandstandorten

Sandstandorte werden vor allem durch den oft angespannten Wasserhaushalt geprägt, bei Meeresdünen tritt der Salzwasser-Einfluß hinzu. Durch ein sehr hohes Rückstrahlvermögen (Albedo) des hellen Sandes (fast 40 % der Gesamtstrahlung) und geringe Absorption kann eine starke Erwärmung der bodennahen Luftschichten, die das Mikroklima der hier lebenden Pflanzen und Tiere bestimmen, auftreten. Insbesondere gilt dies für windgeschütztere Bereiche der älteren Dünen mit lückiger Vegetation, wo die Luft förmlich stehen kann und flimmert. Die Reflexion des sichtbaren Lichtes ist auf trockenem Sand um ein Drittel höher als auf nassem, die UV-Reflexion etwa doppelt so hoch.

Tabelle 4



Sand ist besonders reich an Grobporen, das sind Poren mit einem Durchmesser von mehr als 0,01 mm. In Grobporen kann das Wasser nicht als Haftwasser festgehalten werden, sondern versickert rasch in das Grundwasser (Sickerwasser), so daß kurz nach einem Regenschauer die obersten Sandschichten oft schon wieder abtrocknen. Nur in geringer Menge verbleibt Haftwasser in den engeren Poren; dieses kann von der Pflanze aufgenommen werden, wenn die Bindungsfestigkeit an die Bodenpartikel die Saugkraft der Wurzeln nicht übersteigt (pflanzenverfügbares Wasser). Zwar ist fast das gesamte Haftwasser auf sandigen Substraten für die Pflanze verfügbar, sein Anteil aber ist recht gering, so daß Sand und Sandböden edaphisch trocken sind, wenn nicht das Grundwasser hoch ansteht oder die Niederschläge im Gebiet sehr hoch sind. Der Gehalt an "totem" Wasser liegt nur bei etwa 5 % (bezogen auf das Bodenfrischgewicht), s. dazu Abb. 4. Zu der edaphischen Trockenheit und dem extremen Strahlungshaushalt kommen als weitere schwierig zu bewältigende ökologische Faktoren der Salzwasser-einfluß und die austrocknende und mechanische ("schleifende") Wirkung des Windes hinzu. Vom Wind transportierte Sandkörnchen wirken wie kleine Geschosse, wie ein Sandstrahlgebläse, so daß die hier wachsenden Pflanzen sich dagegen mit stark sklerotisierten und cutinisierten Oberflächen schützen müssen.

Ökologisch zeichnet sich also der Lebensraum "Düne" durch Instabilität, starke Sonneneinstrahlung, relativ geringe Bodenfeuchte und erhebliche Schwankungen in Temperatur und Luftfeuchte aus.

1.213 Vordünen (Primär-, Embryonaldünen)

In vorderster Front der Dünen-Sukzession⁸⁾ (s. Abb. 5, auf Faltblatt), wo besonders extreme Bedingungen herrschen, sind es vor allem mehrjährige Gräser mit langen, regenerationsfähigen Rhizomen und Wurzeln und mit harten Rollblättern, die diese Standortsfaktoren meistern können. Zunächst wehen im oberen Bereich des Strandes nur wenige Zentimeter hohe Dünen auf. Bestand können solche "physikalischen Dünenformen", die sich auch bei toten Hindernissen wie Strandgut bilden, nur haben, wenn aus ihnen "organogene Dünen" (nach [8]) werden, wenn sie von Pflanzen durchwurzelt und somit festgehalten werden. Im Bereich der oft nur wenige Zentimeter, maximal 1 m hohen Vordünen bildet die Binsenquecke (*Agropyron junceum*, s. Abb. 6) eine vielfach nur einartige Pionier-Pflanzengesellschaft (Binsenquecken-

8) Unter Sukzession wird die Abfolge verschiedener Pflanzengesellschaften an einem Wuchsort verstanden.

Vordünen-Gesellschaft). Die sukkulente Salzmiere (*Honckenya peploides*, s. Abb. 6) und auch der Strandroggen (*Elymus arenarius*, s. Abb. 6) können sich dazugesellen.

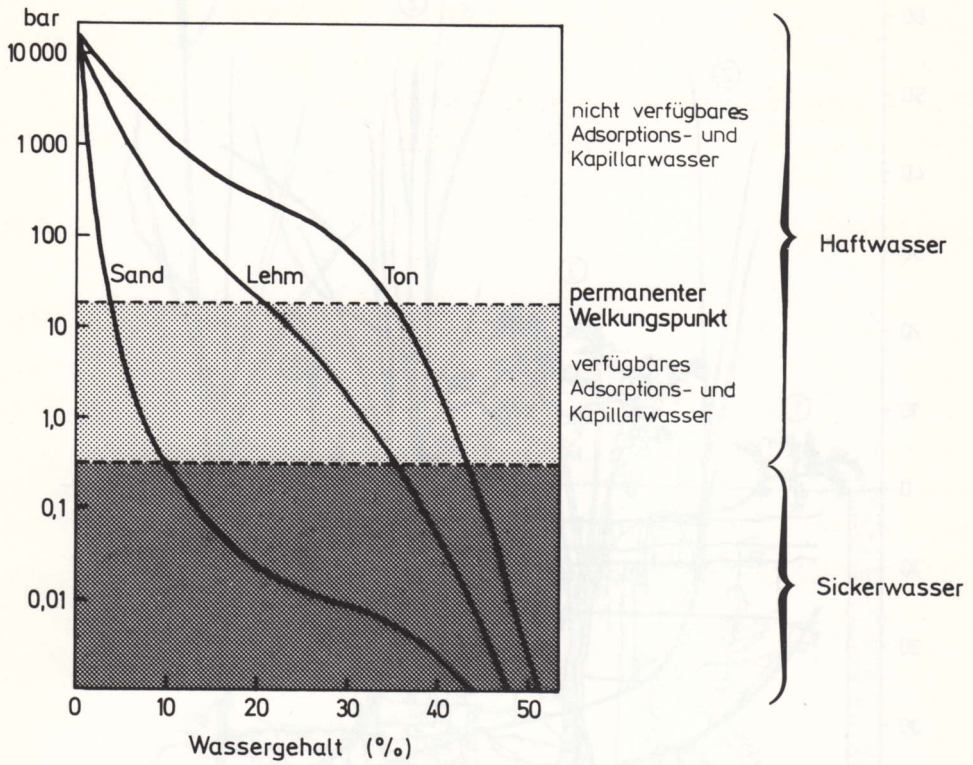
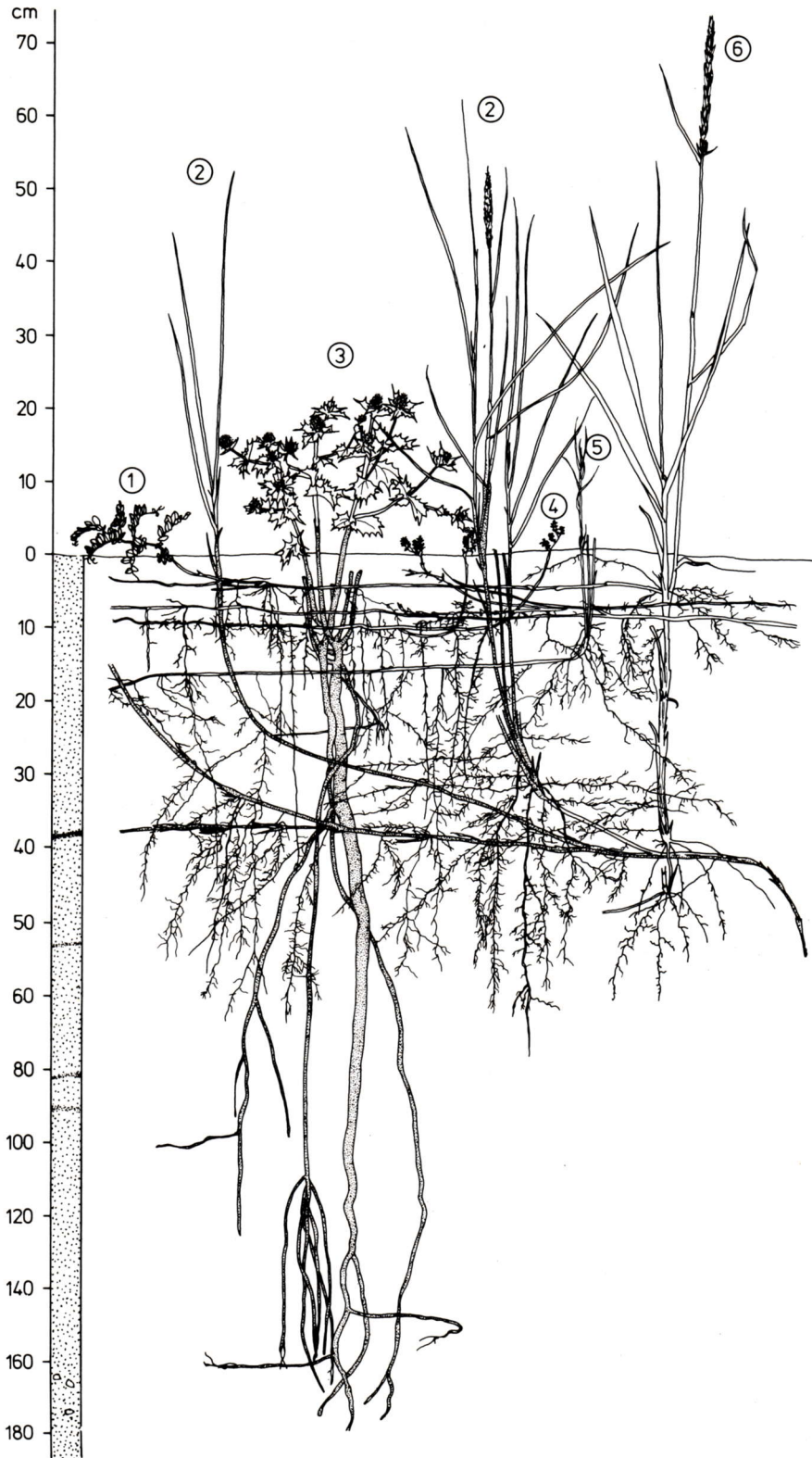


Abb. 4: Grenzwerte für die Verfügbarkeit des Wassers in Sandböden, Lehmböden und Tonböden (nach [7]).



Diese Artenarmut entspricht dem zweiten biozönotischen Grundprinzip des Ökologen August Friedrich THIENENMANN:

"Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biocoenose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf" (nach [10]).

Im Bereich der Vordünen steht das leicht salzige (brackige) Grundwasser recht hoch und der Sand ist ebenfalls durch Überflutungen salzhaltig, so daß die Pflanzen der Binsenquecken-Gesellschaft salztolerant sein müssen. Die Binsenquecke kann bei Einsandung rasch das neue Substrat mit ihrem Rhizom- und Wurzelsystem festhalten; so wachsen die Embryonaldünen empor. Es hat im Bereich der Vordünen noch keine Bodenbildung eingesetzt, so daß die Oberfläche wie die der nachfolgenden Strandhafer-Dünen hell ist, ohne jegliche Humusfärbung (s. Abb. 5). Durch die stetige Sandzufuhr werden ständig die notwendigen Nährstoffe eingetragen. Der CaCO_3 -Gehalt ist hier noch recht hoch; die pH-Werte liegen auf Spiekeroog (31 Messungen, Mittelwert) bei 7,7 (nach [11]).

Die Binsenquecke ist mit den stark sklerotisierten und cutinisierten Unterseiten ihrer Rollblätter an Windgebläse, Austrocknung und Salzgischt hervorragend angepaßt. Die Sandoberfläche kann sich bei Sonnenschein gut auf fast 50°C erhitzen (nach [8]).

In solchen einseitigen und extremen Ökosystemen haben, wie die Untersuchungen des

← Abb. 6: Wurzelprofil des Übergangsbereiches Vordüne / Weißdüne

Arten der Binsenquecken-Vordünen-Gesellschaft:

Binsenquecke (*Agropyron junceum*) ⑤

Salzmiere (*Honckenia peploides*) ④

Arten der Strandhafer-Gesellschaft:

Strandhafer (*Ammophila arenaria*) ②

Stranddistel (*Eryngium maritimum*) ③

Strand-Platterbse (*Lathyrus maritimus*) ①

übergreifend: Strandroggen (*Elymus arenarius*) ⑥

(nach [9]).

finnischen Ökologen KROGERUS ([12]) an Küstendünen zeigen konnten, stenöke⁹⁾ Tierarten die größte Häufigkeit im Gegensatz zu vielseitigen und reichstrukturierten, wo euryöke⁹⁾ Tierarten dominieren. Im Bereich der Vordünen selbst leben wenige Tierarten. Viele profitieren - wie auch einige Arten der nachfolgenden Weißdünen - von dem Artenreichtum eines anderen Lebensraumes: der Anwurfzone des Spülsaumes (s. Abb. 5). Während dort der Anteil der saprophagen¹⁰⁾ und detritophagen¹⁰⁾ Tierarten besonders hoch ist, setzt sich die Fauna im Strand- und Vordünenbereich aus vielen zoophagen, räuberisch lebenden Arten zusammen. Mit der zunehmenden Pflanzenartenzahl im Verlauf der Dünensukzession erhöht sich dann der Anteil an phytophagen Arten.

Bei den Tierarten des Vordünenbereiches handelt es sich in der Regel um Vorpusten, Fragmente der artenreicheren Tiergemeinschaft der anschließenden Weißdüne.

Im offenen Sandbereich z.B. zwischen *Elymus arenarius*-Pflanzen kommt häufig die Strand-Wolfsspinne (*Arctosa perita*, Wolfsspinnen: Lycosidae) vor. Sie ist ein Beutejäger, baut also keine Netze und lebt von allerlei Kleingetier, so von Strandfliegen und Kleinspinnen. Meist hält sie sich im Schutz ihrer im Sand gebauten Röhre auf. Gegen Sandüberwehung ist *Arctosa perita* weitgehend unempfindlich; in kurzer Zeit kann sie sich auch durch eine dickere Sandüberschüttung an die Oberfläche durchgraben. Gefahr droht ihr durch bestimmte Wegwespen-Arten (Pompilidae), die sich auf Lycosiden spezialisiert haben und diese als Nahrung für ihre Larven in ihre unterirdischen Brutnester eintragen. Während *Arctosa perita* in den offenen Sandflächen der Weißdünen ihre größte Dichte hat, lebt eine andere Spinnenart mit einem Hauptschwerpunkt im Vordünenbereich. Es ist die Laufspinne *Philodromus fallax* (Philodromidae), ebenfalls ein Beutejäger (s. dazu [13]). Mit ihrer grauweißen Körperfarbe hebt sie sich kaum von der hellen Farbe des Sandes ab. Dies bewirkt sowohl Schutz vor Feinden als auch eine erhöhte Strahlungsreflexion.

Charakteristisch für die Vordüne sind u.a. auch Tanzfliegen (Empididae) der Gattung *Chersodromia* (*Ch. maritima*, *Ch. arenaria*), ebenfalls Räuber, die von kleinen Dipteren-Arten leben. Auch Arten, die sich vorwiegend im offenen Strandbereich aufhalten, suchen bei hohen Windgeschwindigkeiten und starken Sandaufwehungen die geschützteren Vordünen- und Weißdünenbereiche auf, laufen jedoch auch Gefahr, von den dort räuberisch lebenden Arten gefangen zu werden. Hierzu gehören z.B. die Tangfliege (*Fucellia maritima*, Blumenfliegen: Anthomyiidae) und die Brandungsfliege (*Helcomyza ustulata*: Dryomyzidae).

Im Strandbereich, innerhalb der Vordünen, häufig aber auch in den Weißdünen mit sehr lückigem Strandhaferbestand lebt der mit starken, scharfen Kiefern ausgerüstete Küsten-Sandlaufkäfer (*Cicindela maritima*, Sandlaufkäfer: Cicindelidae). Er ist ein

9) Arten, die vielen ökologischen Faktoren gegenüber eine große Reaktionsbreite besitzen, werden als euryöke Arten bezeichnet, solche mit geringer Reaktionsbreite als stenöke Arten (s. dazu auch Heft 2 a, S. 3).

10) Saprophage Arten ernähren sich von toter organischer Substanz pflanzlichen oder tierischen Ursprungs; detritophage Arten nur von totem pflanzlichem Material. Zoophage Arten fressen lebende tierische, phytophage lebende pflanzliche Organismen.

ausgesprochen heliophiles Tier und jagt besonders bei hoher Mittagshitze und starkem Sonnenschein mit großer Schnelligkeit Insekten, Spinnen und kleine Krebstiere. Bereits eine geringe Bewölkung reicht aus, um seine Aktivität völlig einzuschränken. Bei kühler Witterung sitzen die Käfer bewegungslos auf dem Sand oder zwischen den Halmen der Binsenquecke. Bei Trockenheit deckt der Sandlaufkäfer seinen Wasserhaushalt, indem er mit den Mandibeln ein Sandhäufchen zusammenscharrt und die Feuchtigkeit der Partikel der tieferen Bodenschicht aufleckt. Der Küsten-Sandlaufkäfer ist nur tagaktiv, die Nacht verbringt er entweder auf dem Sand oder in einer bogenförmig gebauten, etwa 3 cm tiefen Röhre. - Auch die Larven des Käfers sind Räuber. Sie verstecken sich in Sandröhren und lauern bei gutem Wetter direkt am Röhreneingang auf Beute (Abb. 7 a). Die Larve stemmt sich mit Kopf und erstem Brustabschnitt, der dazu abgeknickt wird, im Eingang fest. Zwei Haken des fünften Hinterleibsabschnittes dienen als zusätzliche Verankerung des Körperendes an der Röhrenwandung. Eine vorbeikommende Beute wird blitzschnell ergriffen, in die Röhre gezogen und dort extraintestinal¹¹⁾ verdaut. Eine Fliege, ein kleiner Käfer täglich genügen bis zur Verpuppung. Die Larvalentwicklung dauert in der Regel ein Jahr. Jedoch nicht immer bleibt die Larve Sieger. Das flügellose Weibchen der Spinnenameise (*Methocha ichneumonoides*: Methochidae), eine kleine Wespe (s. Abb. 7 b) von 5-6 mm Größe, läßt sich ergreifen, sticht jedoch im selben Moment mit ihrem Giftstachel zu und lähmt die Sandlaufkäfer-Larve; dann legt sie ein Ei ab. Die daraus schlüpfende Wespenlarve ernährt sich von der gelähmten *Cicindela*-Larve, die nicht mehr entkommen kann (Abb. 7 c). Die *Methocha*-Larve ist somit ein Parasitoid¹²⁾ der *Cicindela*-Larve.

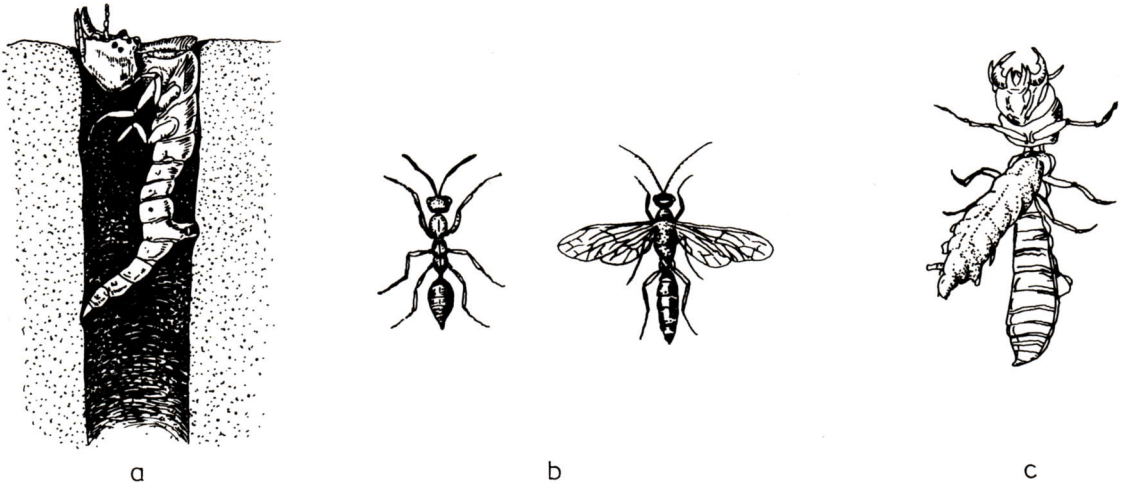


Abb. 7: Sandlaufkäfer-Larve und ihr Feind (s. Text)

- a) *Cicindela*-Larve am Röhreneingang, auf Beute lauend
- b) Spinnenameise (*Methocha ichneumonoides*: Methochidae), links das ungeflügelte Weibchen, rechts das geflügelte Männchen
- c) *Cicindela*-Larve, von einer *Methocha*-Larve (ausgewachsenes Stadium) parasitiert

(nach [14]).

- 11) Bei der extraintestinalen Verdauung werden in die Beute Verdauungsenzyme injiziert, die die Nahrung vor Aufnahme in den Darm weitgehend vorverdauen. Nur unzersetzliche Teile wie Chitin bleiben übrig.
- 12) Parasitoide töten im Gegensatz zu echten Parasiten ihren Wirt nach Ende der parasitischen Entwicklung ab.

1.214 Weißdünen¹³⁾ (Sekundärdünen)

Wenn sich die Vordünen durch organogene Prozesse (s. 1.213) so weit aufhohen, daß das brackige Grundwasser außerhalb des Wurzelraumes der Pflanze liegt, und der salzhaltige Sand durch Regenwasser mehr und mehr ausgewaschen ist, löst eine andere Dünengesellschaft die Binsenquecken-Flur ab. Die Primärdüne wandelt sich zur Sekundärdüne, die bis über 20 m hoch werden kann. Die hier bestimmende Grasart ist der Strandhafer (*Ammophila arenaria*). Er verträgt nur geringe Salzkonzentrationen im Wurzelbereich. Ebenso wie die Binsenquecke hat er harte Rollblätter (s. Abb. 8), zusätzlich noch stark reflektierende Blattunterseiten und ein sehr ausgedehntes Rhizom- und Wurzelsystem. Er wächst nur optimal, wenn die Aufsandung im Jahr mehrere Dezimeter beträgt, denn nur so können die notwendigen Nährstoffe eingetragen werden. Die Strandhafer-Gesellschaft ist schon etwas artenreicher als die Vordünen-Gesellschaft. Wenn der Standort nicht zu arm an organischem Material ist, kommen Strandroggen und auch Gänsedistel (*Sonchus arvensis*) ebenso wie in der Vordüne vor, zudem sind Stranddistel (*Eryngium maritimum*), ein bizarr anmutendes Doldengewächs mit stark sklerotisierter Oberfläche, bläulichem Wachsüberzug und tiefer Pfahlwurzel, Strand-Platterbse (*Lathyrus maritimus*) mit einem ausgedehnten Wurzelsystem und die Strandwinde (*Convolvulus soldanella*) charakteristisch. In der alternden Weißdüne stellt sich der Sand-Rotschwingel (*Festuca rubra* ssp. *arenaria*) ein.

13) Streng genommen gilt die Bezeichnung "Weißdüne" auch für die Vordüne, da in beiden Typen noch keine Humusbildung und somit Färbung des Sandes eingetreten ist. In der Literatur wird jedoch zumeist Sekundärdüne und Weißdüne synonym verwendet.

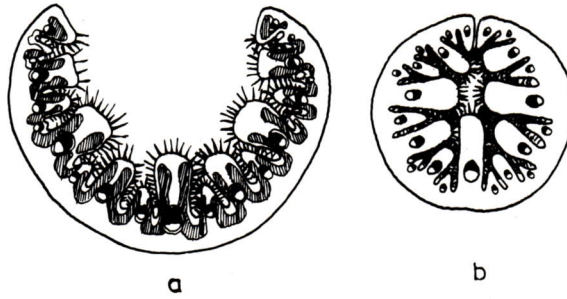


Abb. 8: Blattquerschnitt des Strandhafers (*Ammophila arenaria*) im entrollten (a) und im eingerollten Zustand (b) (nach [15]).

Eine bereits größere Anzahl von Tierarten hat ihren Verbreitungsschwerpunkt innerhalb der Dünen in der Strandhafer-Gesellschaft. Hierbei kommt dem Strandhafer (*Ammophila arenaria*) als Schlüsselart¹⁴⁾ eine besondere Bedeutung zu, da viele Tiere an ihm und von ihm leben (Abb. 9). Er bietet Nahrung für zahlreiche Tierarten, die sich von pflanzlicher Substanz ernähren (Phytophage). Da die Artenzusammensetzung dieser phytophagen Tierarten für den Strandhafer spezifisch ist, spricht man auch von seinem Phytophagen-Komplex. Hierbei dienen z.T. sehr unterschiedliche Bereiche und Teile der Pflanze als Nahrung oder Nahrungshabitat (Abb. 9).

14) Standortsprägende und eine Biozönose bestimmende Tier- oder Pflanzenarten werden als Schlüsselarten bezeichnet.

Jeder Phytophagen-Komplex wird von einem Räuber- oder häufig auch Parasiten-Komplex "gesteuert". Dadurch, daß jede Pflanzenfresser-Art wiederum als Beute bestimmter Räuber (Zoophage) dient, ist gewährleistet, daß die Phytophagen nicht überhand nehmen und ihre Nahrungspflanze letztlich auslöschen. Eine erhebliche Regulationsbedeutung haben vor allem zahlreiche Spinnenarten, darunter auch viele, die für den Lebensraum der Strandhaferdüne besonders charakteristisch sind. BOCHMANN ([13]) fand an den deutschen Küsten am oder in unmittelbarer Umgebung des Strandhafers 129 Spinnenarten aus 14 Familien. Viele dieser Arten leben von den am Strandhafer oft massenhaft vorkommenden Halmfliegen (Chloropidae), deren Larven den Strandhafer sehr schädigen können, daneben aber auch von Fliegen aus der Anwurfzone des Strandes, die entweder bei starkem Wind den Schutz der Strandhaferdünen suchen oder hierher verdriftet werden.

Die hohe Spinnenartenzahl hat - zum Teil auch konkurrenzbedingt - untereinander zu einer Aufteilung des Lebensraumes geführt. Manche Spinnenarten leben nur im oberen Bereich der Strandhafer-Pflanzen, so z.B. die netzbauende Kieferspinne *Tetragnatha extensa* (Tetragnathidae), die netzbauende Baldachinspinne *Stemonyphantes lineatus* (Linyphiidae) oder die Beute-jagende Krabbenspinne *Tibellus maritimus* (Thomisidae). Andere Spinnenarten besiedeln nur locker stehende, frischwüchsige, üppig blühende und fruchtende Strandhaferbestände mit wenig abgestorbenen Pflanzenteilen (z.B. die netzbauende Kugelspinne *Enoplognatha maritima*: Theridionidae).

Die meisten Spinnenarten finden sich jedoch in älteren Strandhaferbeständen, die zahlreiche bereits abgestorbene Pflanzenteile aufweisen; hier gibt es auch die größte Konzentration phytophag lebender potentieller Beutetiere. Zu den dort lebenden Spinnen zählen vorwiegend Beutejäger, so u.a. die beiden Plattbauchspinnen (Drassodidae) *Zelotes electus* und *Z. serotinus*, die Sackspinne *Clubiona decora* (Clubionidae) oder die beiden Springspinnen-Arten (Salticidae) *Hycitia nivoyi* und *Euophrys frontalis*. Manche Spinnen, so *Clubiona similis*, *C. dicora* und auch *Hycitia nivoyi*, legen ihre Schlupfwinkel und Eigespinste in den stengelumfassenden Blattachseln an. Besonders dichte und verfilzte Strandhafer-Horste bewohnt *Drassodes lapidosus* (Plattbauchspinnen: Drassodidae).

Abb. 9: Bedeutung des Strandhafers (*Ammophila arenaria*) als Nahrungs- und → Lebensraum für verschiedene Tierarten (Original von Kratochwil).
(u.a. nach [13], [19], [23], eigenen Beobachtungen).

Nahrung für Phytophage

Nahrungshabitat für Zoophage

Strandhafer (*Ammophila arenaria*)

Fruchtstand

- körnerfressende Vögel (z.B. Hänfling: *Carduelis cannabina*)
- Feldmaus (*Microtus arvalis*)

oberer Bereich der Pflanze

Netzbauer

- *Tetragnatha extensa* (Kieferspinnen: Tetragnathidae)
- *Stemonyphantes lineatus* (Baldachinspinnen: Linyphiidae)

Lauerjäger

- *Tibellus maritimus* (Krabbenspinnen: Thomisidae)

lockere, frischwüchsige Bestände

Netzbauer

- *Enophlognata maritima* (Kugelspinnen: Theridiidae)

ältere Bestände mit abgestorbenen Pflanzenteilen

Schleichjäger

- *Zelotes electus* (Plattbauchspinnen: Drassodidae)
- *Zelotes serotinus* (Drassodidae)
- *Clubiona decora* (Sackspinnen: Clubionidae)
- *Hycia nivoyi* (Springspinnen: Salticidae)
- *Euophrys frontalis* (Salticidae)

im Sproß

- Larven von *Cneorrhinus plagiatu*s (Rüsselkäfer: Curculionidae)
- Larven und Puppen der Strandhafercule (*Tapinostola elymi*, Eulen: Noctuidae)
- Larven der Gattungen *Meromyza* und *Oxytes* (Halmfliegen: Chloropidae)

Pflanzensaft

- *Ischnodemus sabuleti* (Schmalwänzen: Lygaeidae)
- *Trigonotylus psammaecolor* (Weichwänzen: Miridae)
- *Calliglypona boldi* (Langkopffzirpen: Fulgoridae)

verfilzte Bestände

Schleichjäger

- *Drassodes lapidosus* (Drassodidae)

von toten und langsamen Tieren lebend

- *Phalangium opilio* (Weberknechte: Opiliones)
- *Oligolophus agrestis* (Opiliones)
- *Opilio parietinus* (Opiliones)

Blätter

- *Myrmeleotettix maculatus* (Feldheuschrecken: Acrididae)
- *Cneorrhinus plagiatu*s (Rüsselkäfer: Curculionidae)

auf Blättern jagend

- *Demetrias monostigma* (Laufkäfer: Carabidae)
- *Dromius melanocephalus* (Carabidae)

Larvalhabitat

Streuzersetzer

- *Cylindroiulus frisius* (Tausendfüßler: Myriapoda)
- *Porcellio scaber* (AsseIn: Isopoda)
- *Cryptophagus pseudodentatus* (Schimmelkäfer: Cryptophagidae)
- *Corticaria impressa* (Moderkäfer: Lathridiidae)

Gallen an Blättern

- *Iathmosoma hyalipenne* (Gallwespen: Cynipidae)

Schaumnester an Blättern und Halmen

- *Neophilaenus lineatus* (Schaumzikaden: Cercopidae)
- *Neophilaenus exclamationis* (Cercopidae)

Wurzeln

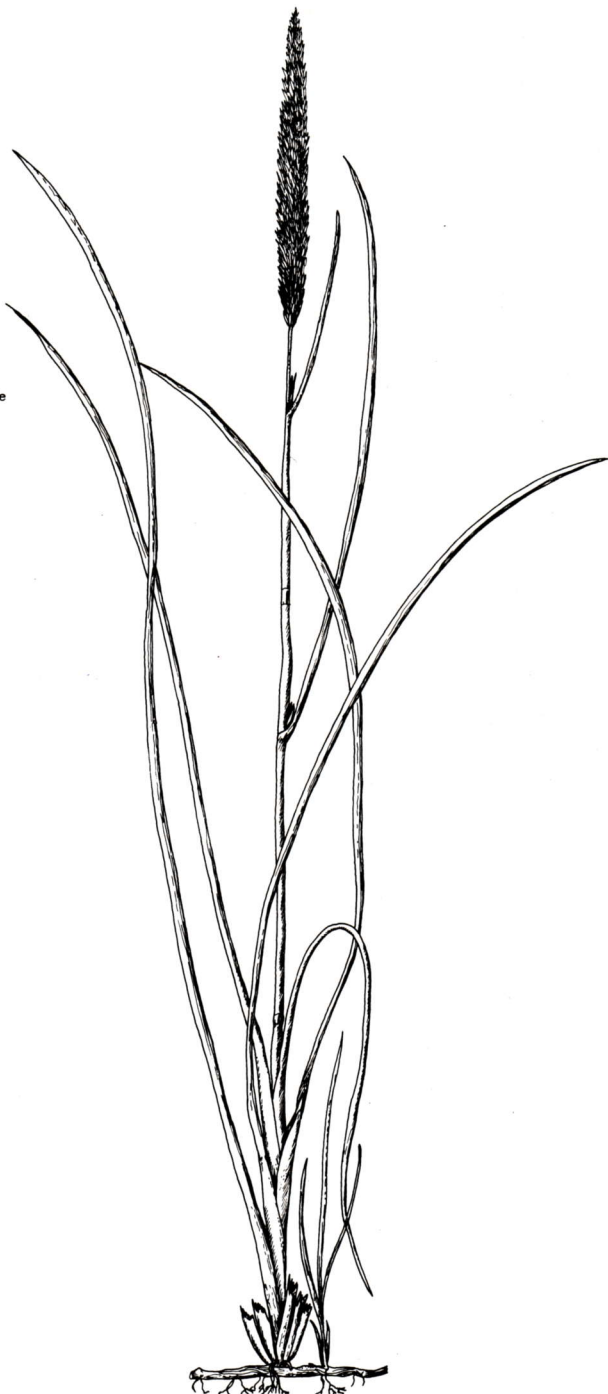
- Engerlinge des Walkers (*Polyphila fullo*: Scarabaeidae)

Eigespinste in stengelumfassenden Blattachseln

- *Clubiona similis* (Sackspinnen: Clubionidae)
- *Clubiona decora* (Clubionidae)
- *Hycia nivoyi* (Springspinnen: Salticidae)

Lebensraum in Streu und alten Horsten

- *Drosophila andalusica* (Taufliegen: Drosophilidae)



Nistraum

Strandhaferhorste
- Seeregenpfeiffer (*Charadrius alexandrinus*)

Zahlreiche Spinnenarten zeigen einen auffällig gestreckten Körperbau. Dieser erleichtert es den Tieren, sich einerseits im schmalen Raum der Blattachsen und der eng anliegenden Halme zu bewegen, andererseits bietet er auch dem Wind nur eine geringe Angriffsfläche und verringert die Gefahr des Verdriftens.

Sehr häufig findet man am Strandhafer auch die Schaumnester der Schaumzikaden (Cercopidae). In diesem sogenannten "Kuckucksspeichel" leben die Zikadenlarven und sind vor manchen räuberischen Feinden ebenso geschützt wie vor Trockenheit und hohen Temperaturen.

Auch für größere Tiere spielt der Strandhafer eine wichtige Rolle. So legt - bedingt durch die Vegetationsstruktur - der Seeregenpfeifer (*Charadrius alexandrinus*) gern sein Nest in Strandhafer-Horsten an.

Auch der Mensch nutzt den Strandhafer: Seine biologischen Eigenschaften machen ihn zur wichtigsten Pflanze für Befestigungsmaßnahmen bei Dünenanrissen. Dieser Lebendbau ermöglicht bei exakten Kenntnissen der Ökologie der Art eine preiswerte Dünenfestigung, die langanhaltend und nachhaltig wirkt und die totem Material bei weitem überlegen ist. Dünenfestlegung ist ohne lebende Pflanzen nachhaltig nicht möglich.

Die Sekundärdüne kann durch Auswaschung des CaCO_3 bereits geringfügig ärmer an Kalk sein als die Primärdüne: Messungen auf Spiekeroog (28 Werte) ergaben im Mittel einen pH-Wert von 7,5 ([11]). Auch hier hat jedoch noch keine Bodenbildung eingesetzt. Erst in der alternden Weißdüne, wo die Sandüberwehungen abgeschwächt sind, beginnt nach und nach der Aufbau von Humus. Hier stellt sich der Sand-Rotschwengel (*Festuca rubra* ssp. *arenaria*) ein, der die degenerierende Weißdüne kennzeichnet. Die pH-Werte (Spiekeroog, 30 Werte) liegen im Mittel bei 7,0 ([11]).

Für die Weißdüne sind auch einige in Sandröhren oder -trichtern räuberisch lebende Insektenarten charakteristisch. Wir wollen einen "Beutelauerer" und einen "Trichterfänger" vorstellen:

Auf Beute lauert der bis zu 2 cm lange schwarze Großkopf (*Brosicus cephalotes*, Laufkäfer: Carabidae) im Eingang seiner bis zu 15 cm tiefen, schräg abwärtsführenden Sandröhre. Seine Lebensweise ähnelt sehr der der *Cicindela*-Larve (s. Abb. 7).

Zu den Trichterfängern gehört der Ameisenlöwe (*Myrmeleon formicarius*, Netzflügler: Planipennia), die Larve der Ameisenjungfer (Abb. 10); diese Art ist auch im Graudünengebiet häufig, wenn der Sand nicht zu stark verfestigt ist. Er lauert in seinem Trichter-förmigen Bau verschiedenen Ameisen-Arten (z.B. *Formica rufa*, *Formica cunicularia*, *Myrmica rufa*, *Lasius niger*) auf, die an den stumpfwinkligen, rutschenden Trichterrändern keinen Halt finden können (Abb. 10 b). Darüberhinaus bewirft der Ameisenlöwe zusätzlich seine Beute mit Sand, damit diese den Halt verliert; sie rutscht bei dem Versuch, den Trichterrand zu erreichen, ab und wird von den kräftigen Kieferzangen der Larve ergriffen.

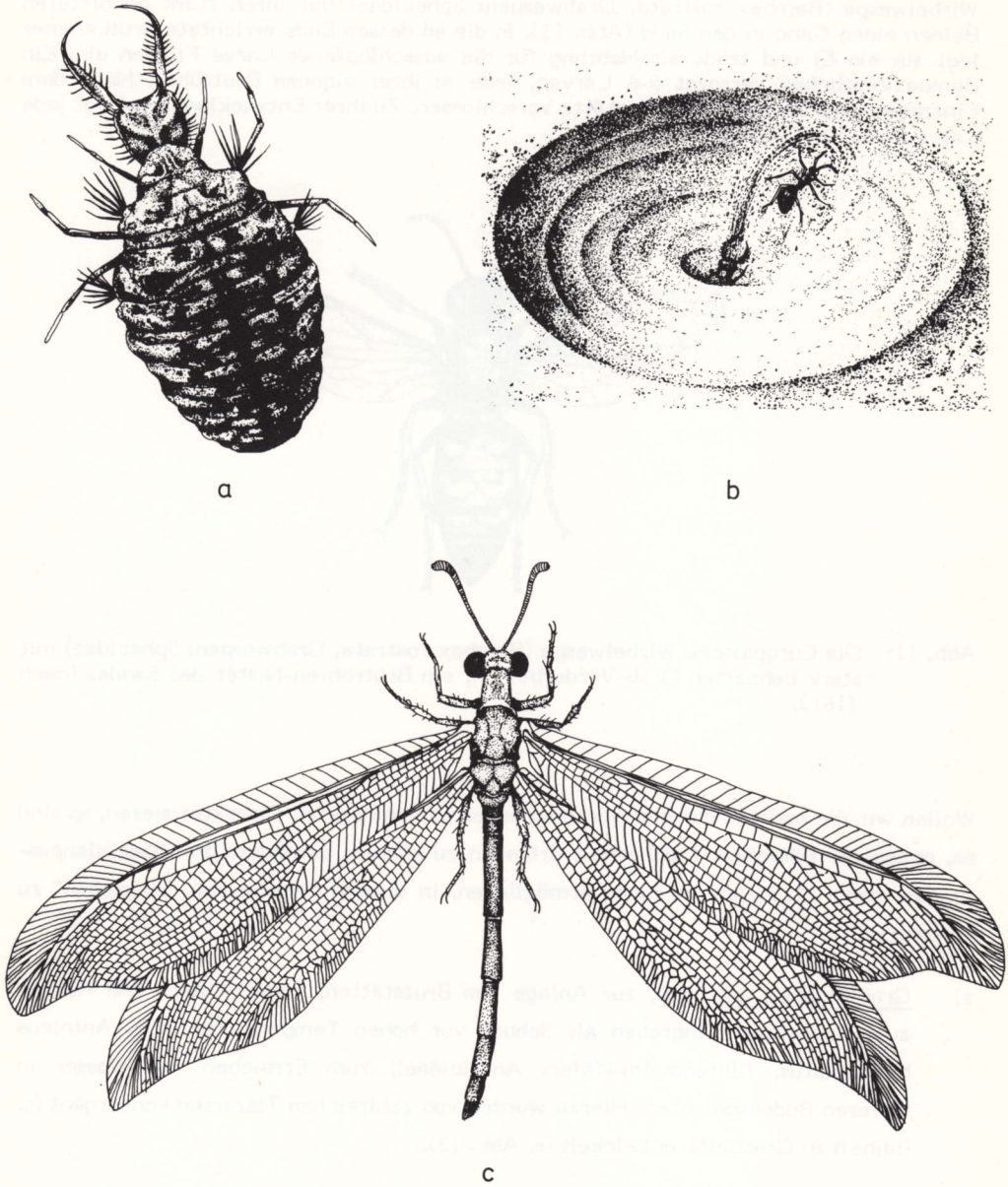


Abb. 10: Der Ameisenlöwe, die als räuberischer Trichterfänger lebende Larve der Ameisenjungfer (*Myrmeleon formicarius*, Netzflügler: Planipennia)

- a) Ameisenlöwe
- b) Ameisenlöwe in seiner trichterförmigen Fanggrube und seine Beute
- c) Ameisenjungfer

(nach [16]).

Zahlreiche Insektenarten bauen in den Sand Brutröhren. So scharrt die Europäische Wirbelwespe (*Bembex rostrata*, Grabwespen: Sphecidae) mit ihren stark beborsteten Beinen einen Gang in den Sand (Abb. 11). In die an dessen Ende errichtete Brutkammer legt sie ein Ei und trägt als Nahrung für die ausschlüpfende Larve Fliegen ein. Ein *Bembex*-Weibchen versorgt 5-6 Larven, jede in ihrer eigenen Brutröhre. Nach dem Eintragen wird sorgsam die Brutstätte verschlossen. Zu ihrer Entwicklung benötigt jede Larve etwa 50-80 Fliegen.

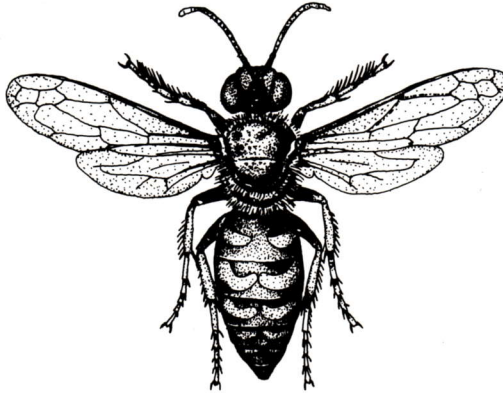


Abb. 11: Die Europäische Wirbelwespe (*Bembex rostrata*, Grabwespen: Sphecidae) mit stark behaarten Grab-Vorderbeinen, ein Brutröhren-Nister des Sandes (nach [16]).

Wollen wir die meisten der hier vorkommenden Düneninsekten charakterisieren, so sind es, neben der Fähigkeit Trockenheit ertragen zu können, besonders drei Spezialanpassungen (nach [12]), die es ihnen ermöglichen, in diesem Lebensraum "überleben" zu können:

- a) Grabfähigkeit im Sand, zur Anlage von Brutstätten, Fangtrichtern und Röhren zum Beutefang, Eingraben als Schutz vor hohen Temperaturen (z.B. *Anthicus bimaculatus*, Blütenmulm-Käfer: Anthicidae), zum Erreichen von Wasser in tieferen Bodenschichten. Hierzu wurden von zahlreichen Tierarten konvergent (s. Beiheft 8) Grabbeine entwickelt (s. Abb. 12).

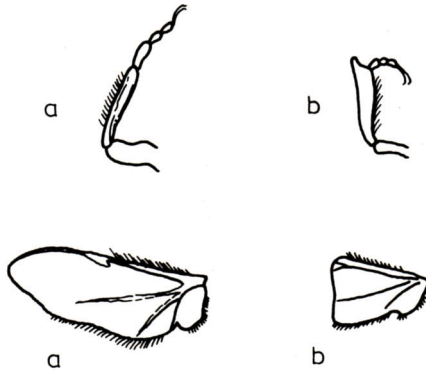


Abb. 12: Vorderbeine und Flügel zweier nah verwandter Blütenmulm-Käfer (Anthicidae)

- a) *Anthicus sellatus* (Art verschiedener Standorte des Binnenlandes)
- b) *Anthicus bimaculatus* (Dünenbewohner)

Der Dünenbewohner hat ein schaufelartig verbreitertes Grabbein und stark reduzierte Flügel (s. Text).
(nach [12]).

- b) Flügelreduktion, um die Gefahr des Verdriftens durch Wind herabzusetzen; z.B. bei den beiden Käferarten *Anthicus bimaculatus* (Blütenmulm-Käfer: Anthicidae, s. Abb. 12) und *Cneorrhinus plagiatus* (Rüsselkäfer: Curculionidae) und den beiden Fliegenarten *Chersodromia cursitans* (Tanzfliegen: Empididae) und *Oscinella brachyptera* (Halmfliegen: Chloropidae).
- c) Ausbildung von hellen, reflektierenden Körperfarben als Schutz vor der hohen Sonnenstrahlung, so z.B. bei der Langwanze *Ischnodemus sabuleti*, dem Rüsselkäfer *Philopodon plagiatus* und der Raubfliege *Pamponerus germanicus* oder dem Walker (*Polyphylla fullo*: Scarabaeidae) mit seinen weißgesprenkelten Flügeldecken.

Ein schönes Beispiel für den Selektionsvorteil bestimmter Körperfarben im Dünengebiet zeigt die Schnirkelschnecke *Cepaea nemoralis*. Wir kennen von dieser Schnecke neben Formen mit rosa gefärbtem und schwarzbraun gebändertem Gehäuse aber auch solche mit gelbem und braunem Schneckenhaus. In den Sanddünen treten fast ausschließlich gelbe und hellbraune Schnirkelschnecken auf, die die Strahlung stärker reflektieren können.

Ein Vergleich der Arthropoden der Düne mit solchen anderer Biotope der Küste zeigt

das prozentuale Übergewicht von Arten, die diese drei Anpassungen besitzen (nach [12]):

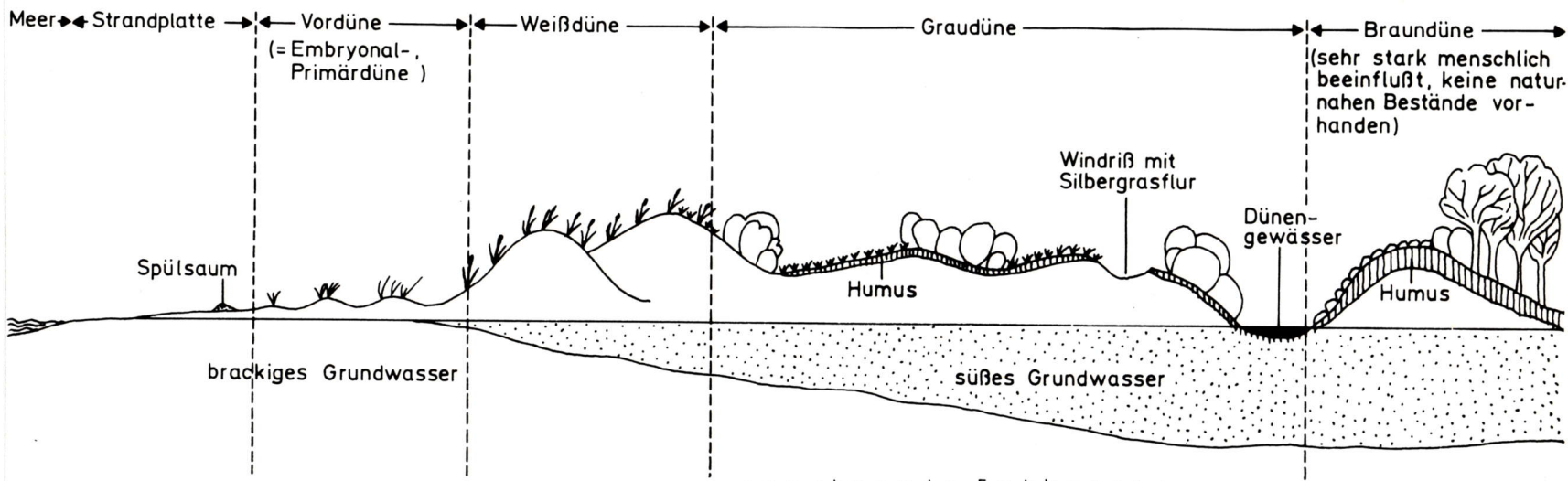
Anpassungsmerkmal in % der Arten	Grabfähigkeit	Flügelreduktion	Farbanpassung
Dünenbewohner	33,3	14,3	53,3
Arten anderer Biotope	5,6	3,3	27,2

1.215 Graudünen (Tertiärdünen)

Die in der Sukzession nun folgenden Graudünen haben durch die sich bildenden Humusstoffe eine graue Färbung des Oberbodens erhalten. Die Entkalkung schreitet hier weiter voran, die pH-Werte sinken zumeist auf unter 7 (s. Abb. 5). Graudünen werden vor allem durch eine Reihe von horstförmig wachsenden Gräsern charakterisiert, die große Trockenheit ertragen können, die aber weniger Anpassungen an Sandüberwehungen aufweisen als z.B. der Strandhafer; dazu gehören Sand-Rotschwingel (*Festuca rubra* ssp. *arenaria*), Schafschwingel (*Festuca ovina*), Dünen-Schillergras (*Koeleria albescens*), Sand-Lieschgras (*Phleum arenarium*).

Die Graudünen zeigen im Gegensatz zu den jüngeren Dünen bereits eine ganze Palette von Standortstypen, so daß hier auch eine Reihe verschiedener Pflanzengesellschaften, die diese Kleinstandorte widerspiegeln, unterschieden werden kann: Höhere/ geringe Sandbewegung, pH-Wert, Wasserversorgung, N -S-Exposition prägen diese Typen. So finden wir z.B. auf noch etwas bewegten Standorten (z.B. auf frischen Windanrissen oder am Rande von Kaninchenbauten) die Meerstrand-Silbergras-Flur mit Silbergras (*Corynephorus canescens*) und Dünenveilchen (*Viola canina* var. *dunensis*), auf weniger bewegten Graudünenbereichen den Sternmoos-Sandlieschgras-Rasen.

Aus der Biologie vieler Arten der Graudünen und dem Lebensrhythmus ihrer Pflanzengesellschaften wird deutlich, daß es sich hier um ausgeprägte Trockenstandorte handelt; z.B. fällt der Reichtum an Gräsern mit Borsten- oder Rollblättern auf. Dickblattgewächse (Crassulaceae) wie der Scharfe Mauerpfeffer (*Sedum acre*) bilden hier ganze Blumenteppeiche (s. Abb. 13). Sie haben durch den diurnalen Säurerhythmus eine biochemische Anpassung an Wasserstreß (s. Heft 6, 143 ff.). Der Mauerpfeffer kann bei Sandüberwehung rasch "Stockwerke" bilden und durchwächst die Sandauflage. Der Wind trägt zur Ausbreitung dieser Art bei, indem sich abgelöste und verwehte Sproßstücke rasch bewurzeln können (s. Abb. 13).



	Vordüne (= Embryonal-, Primärdüne)		Weißdüne	Graudüne		Braundüne (sehr stark menschlich beeinflusst, keine naturnahen Bestände vorhanden)	
pH-Werte 1) 2)	1) 7,7 2) 7,6		1) 7,5 2) 7,6	1) 7,0 2) 7,4	1) 6,2 2) 6,8		2) 4,6
Bezeichnende Pflanzengesellschaft(en):	Binsenquecken-Gesellschaft		Strandhafer-Gesellschaft	Kleingrasrasen,		Dünengebüsche	Krähenbeerheiden, Gebüsch-, Eichen-(Birken)-Wäldchen +
Bezeichnende Pflanzenarten (Beispiele):	Binsenquecke (<i>Agropyron junceum</i>) Strandmiere (<i>Honckenya peploides</i>) Strandroggen (<i>Elymus arenarius</i>) Gänsedistel (<i>Sonchus arvensis</i> ssp. <i>uliginosus</i>)		Strandhafer (<i>Ammophila arenaria</i>) Stranddistel (<i>Eryngium maritimum</i>)	Schafschwingel (<i>Festuca ovina</i>) Sand-Rotschwingel (<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>arenaria</i>) Dünen-Schillergras (<i>Koeleria albescens</i>) Sand-Lieschgras (<i>Phleum arenarium</i>) Sternmoos (<i>Tortula ruralis</i>) Dünen-Stiefmütterchen (<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>curtisi</i>) Scharfer Mauerpfeffer (<i>Sedum acre</i>) Sandglöckchen (<i>Jasione montana</i>)		Sanddorn (bei höherem Kalkgehalt) (<i>Hippophaë rhamnoides</i>) Dünenweide (<i>Salix repens</i>) Kratzbeere (<i>Rubus caesius</i>) Dünenrose (<i>Rosa spinosissima</i>)	Krähenbeere (<i>Empetrum nigrum</i>) Tüpfelfarn (<i>Polypodium vulgare</i>) Dünenweide (<i>Salix repens</i>) Kl. Wiesenraute (<i>Thalictrum minus</i>)
							Stieleiche (<i>Quercus robur</i>) Deutsches Geißblatt (<i>Lonicera periclymenum</i>)

Hier erwähnte Tiergemein- schaften, Tierarten:	Strand-Wolfsspinne (Arctosa perita: Lycosidae) Philodromus fallax (Laufspinnen: Philodromidae) Chersodromia arenaria (Tanz- fliegen: Empididae) Tangfliege (Fucellia maritima: Anthomyiidae) Brandungsfliege (Helcomyza ustula- ta:Dryomyzidae) Küsten-Sandlauf- käfer (Cicindela maritima: Cicindelidae) Spinnenameise (Methocha ichneu- monoides: Methochidae)	Phytophagen-Komplex des Strandhafers, Räuber u.Parasiten, s.Abb.9, ca.35 ge- nannte Tierarten Seeregenpfeifer (Charadrius alexandrinus) Großkopf (Broscus cephalotes: Carabidae) Ameisenlöwe (Myrmeleon formi- carius:Plannipennia) u.versch.Ameisen- Arten als Beute Europ.Wirbelwespe (Bembex rostrata: Sphecidae) Anthicus bimaculatus (Blütenmulm-Käfer: Anthicidae) Chersodromia cursi- tans (Tanzfliegen: Empididae) Oscinella brachyptera (Halbfliegen: Chloropidae) Pamponerus germanicus (Raubfliegen: Asilidae)	Adrena argentata (Sandbienen:Andrenidae) Colletes cunicularius (Seidenbienen:Colletidae) Hosenbiene (Dasypoda plumipes:Melittidae) Küsten-Blattschneiderbiene (Megachile maritima: Megachilidae) Dünen-Mauerbiene (Osmia maritima: Megachilidae) Küstenhummel (Bombus muscorum:Apidae) Ockerbindiger Samtfalter (Hipparchia semele: Satyridae) Kleiner Heufalter (Coenonympha pamphilus: Satyridae) Hauhechel-Bläuling (Polyommatus icarus: Lycaenidae) Feuerfalter (Lycaena phlaeas:Lycaenidae) Simplocaria semistriata (Pillenkäfer:Byrrhidae) Crypticus quisquilius (Schwarzkäfer: Tenebrionidae)	Bergeidechse (Lacerta vivipara) Kreuzkröte (Bufo calamita) Goldadler (Euproctis chrysorrhoea, Schadspinner: Lymantridae) Nebelkrähe (Corvus corone cornix) Hänfling (Carduelis cannabina) Neuntöter (Lanius collurio)
---	---	---	---	---

+ keine Beispiele an der
deutschen Nordseeküste,
wahrscheinlich auch
schon im Bereich der
Graudüne auftretend

1) nach WIEMANN & DOMKE (1967), Spiekeroog (Mittelwerte, s. Text)

2) nach STEUBING & WESTHOFF (1966), Terschelling

Abb. 5: Vegetationsentwicklung im Bereich der Meeresdünen und charakteristische Tiergemeinschaften, Tierarten (Original von Kratochwil).

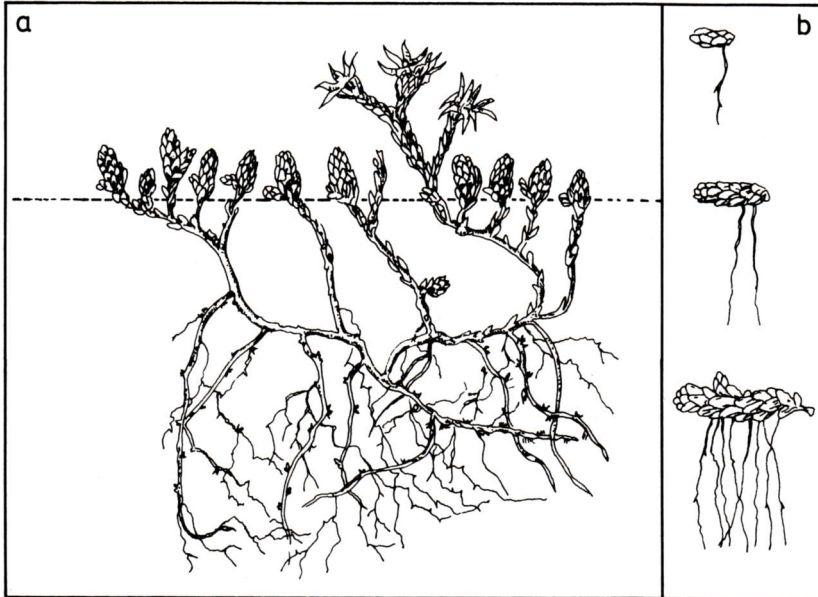


Abb. 13: Scharfer Mauerpfeffer (*Sedum acre*) auf Dünensand.

Durch Bildung von "Stockwerken" vermag die Pflanze frisch aufgewehten Sand zu durchwachsen (a); durch Wind sich lösende Sproßstücke können rasch einwurzeln (b). *Sedum acre* (Dickblattgewächse: Crassulaceae) besitzt mit dem diurnalen Säurerhythmus eine biochemische Anpassung an trocken-warme Standortbedingungen. (nach [3]).

Besonders eindrucksvoll ist der Jahresrhythmus vieler Graudünen-Pflanzengesellschaften. Im Herbst schon keimen Einjährige (Therophyten), so daß im Januar/Februar viele Bereiche von dem satten Grün der Keimlingsfluren überzogen sind. Um diese Jahreszeit wachsen auch die hier vorkommenden Moose und Flechten optimal und bilden rötlich-grüne und grünlich-graue Rasen. Das besonders kennzeichnende Sternmoos (*Tortula ruralis*) öffnet seine "Sternchen" (die obersten Bereiche der orthotrop¹⁵⁾ wachsenden Gametophyten) nur bei Feuchtigkeit. Im April schon haben Therophyten wie das Hungerblümchen (*Erophila verna*) oder verschiedene Hornkraut (*Cerastium*)-Arten geblüht und überdauern in der Zeit größter Trockenheit nur noch als Samen. Den üppigsten, sattgrünen Eindruck machen diese Sandtrockenrasen im Spätwinter und

15) senkrecht

frühen Frühjahr, im Sommer sind sie dürr, wenn auch blühende Arten, so z.B. das Sandglöckchen (*Jasione montana*), um diese Jahreszeit nicht fehlen.

Mit dem Alter der Düne nimmt auch die Festigkeit des Sandes zu und bietet nun zahlreichen Insektenarten einen Nistraum, die im Sand Röhren und Gänge anlegen. Hierzu gehören zahlreiche aculeate Hymenopteren-Arten (Stechimmen), wie Pompiliden (Wegwespen), Spheciden (Grabwespen) und apoide Hymenopteren (Wildbienen). Die Pompiliden jagen Spinnen und tragen sie zur Versorgung ihrer Brut in ihre Nisthöhle ein, die Spheciden u.a. Schmetterlings- und Blattwespenraupen oder Heuschrecken.

Die Wildbienen schließlich gehören mit Schmetterlingen (Lepidopteren), manchen Zweiflüglern (Dipteren) und manchen Käfern (Coleopteren) zur Gilde¹⁶⁾ der Blütenbesucher. Die zunehmende Vielgestaltigkeit des Pflanzenkleides spiegelt sich nicht nur in einer Vielzahl phytophager Tierarten, sondern auch in einer artenreicheren Blütenbesucher-Gemeinschaft wider, denn die Vor- und Weißdüne ist arm an entomophilen (insektenblütigen) Pflanzenarten. Besondere blütenbiologische Bedeutung haben z.B. die Mauerpfeffer (*Sedum acre*)-Teppiche und die Kratzbeere (*Rubus caesius*).

Zu den bereits im zeitigen Frühjahr fliegenden Wildbienen-Arten gehören die Sandbienen (z.B. *Andrena argentata*: Andrenidae), typische Bodennister, und ebenfalls die Seidenbienen (z.B. *Colletes cunicularius*: Colletidae). Da die Wildbienen ihre Brut mit Blütenpollen versorgen müssen, sind sie besonders eifrige Blütenbesucher. Die Hosenbiene *Dasygaster plumipes* (Sägehornbienen: Melittidae) bevorzugt hierbei als Nahrungsquelle Korbblütler, so z.B. das Doldige Habichtskraut (*Hieracium umbellatum*), die beiden oben genannten Arten besonders die Kätzchen von der Dünen-Kriechweide (*Salix repens*). Häufig werden von Wildbienen-Arten auch Nistbaustoffe verwendet: Die Küsten-Blattschneiderbiene (*Megachile maritima*: Megachilidae) kleidet ihre Brutzellen mit Blattstückchen aus, ebenso die Dünen-Mauerbiene (*Osmia maritima*: Megachilidae). Letztere gräbt ihr Nest besonders gern in südexponierten Abbruchkanten der durch Windaufriß beschädigten Graudünen (s. [17]). Die Fuchsrote Küstenhummel (*Bombus muscorum*: Apidae) legt ihr Nest an der Basis von Grashalmen an und verwendet hierfür Moos und Wurzelfasern. Auch diese Bienenarten haben Anpassungen an die Bedingungen eines Trockenstandortes, viele verbringen die heißeste Tageszeit in ihren Nisthöhlen.

Zur Gilde der Blütenbesucher gehören im Bereich der Dünen nur wenige Schmetterlingsarten; ein Grund liegt darin, daß Schmetterlinge mit ihren breiten, nicht allzu kräftigen Flügeln sich nur schwer dem starken Wind widersetzen können. Manche Arten treten dafür jedoch in großer Individuenzahl auf. Der häufigste Falter in den Dünen ist der Ockerbindige Samtfalter (*Hipparchia semele*, Augenfalter: Satyridae). Oft trifft man ihn an den gelben Blüten des Doldigen Habichtskrautes (*Hieracium umbellatum*) und an der Kratzbeere (*Rubus caesius*) beim Nektarsaugen an. Hält sich dieser Falter sitzend auf der Sandoberfläche auf, ist er nur schwer ausfindig zu machen. Die Vorderflügel werden zwischen die über den Rücken zusammenge-

16) bestimmter Lebensweise-Typ von Tieren

schlagenen Hinterflügel gelegt, deren Unterseite mit ihrem grauen Schuppenmuster kaum vom Sand absticht. Zu der Familie der Augenfalter gehört auch der Kleine Heufalter (*Coenonympha pamphilus*), der an lückigen Stellen u.a. das Sandglöckchen (*Jasione montana*) aufsucht. Ein weiterer in den Dünen häufiger Blütenbesucher ist der Hauhechel-Bläuling (*Polyommatus icarus*, Bläulinge: *Lycaenidae*). Er saugt oft an den Blüten des Hornklee (*Lotus corniculatus*), des Hasenklee (*Trifolium arvense*) oder der Kratzbeere (*Rubus caesius*) Nektar. Am Kleinen Sauerampfer fressen die Raupen des Feuerfalters (*Lycaena phlaeas*: *Lycaenidae*), eine durch seine goldrote Farbe besonders auffällige Schmetterlingsart.

Alle diese genannten Schmetterlingsarten sind auch im Binnenland charakteristische Bewohner von Trockenstandorten, so besonders von Halbtrockenrasen.

Neben dem hohen Anteil von Pflanzenarten in der Graudüne, die von blütenbesuchenden Insekten genutzt werden können, bietet nun auch der große Moos- und Flechtenreichtum zahlreichen darauf spezialisierten Insektenarten eine Nahrungsgrundlage. So lebt der nur 3-4 mm große Pillenkäfer *Simplocaria semistriata* (*Byrrhidae*) nur von Moosen (z.B. *Dicranum*, *Polytrichum*) und Flechten (*Cladonia*, *Cornicularia*).

Auch in der Graudüne leben zahlreiche Tierarten, die besonders gut an die zeitweise extrem hohen Temperaturen angepaßt sind, so z.B. der in den Dünen an Nord- und Ostsee typische Käfer *Crypticus quisquilius*. Diese Art gehört zur Familie der Schwarzkäfer (*Tenebrionidae*), die mit besonders vielen Arten die Wüstengebiete der Erde besiedelt. *Tenebrioniden* sind, da sie durch Oxidation Wasser aus dem eigenen Stoffwechsel beziehen können, besonders gut an Dauertrockenheit angepaßt.

Die größere Standortvielfalt in der Graudüne bedingt auch bereits das Vorkommen bestimmter Tierarten, die ein möglichst vielfältiges Mosaik verschiedenster Habitat-typen und Pflanzengesellschaften benötigen. Der kleinräumige Wechsel im Mikroklima bietet besonders bei extremer Hitze zahlreiche Ausweichmöglichkeiten. So zieht sich die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) bei Hitze und Trockenheit in die feuchten Dünenbereiche und Senken zurück. Die einzige unserer Amphibienarten, die trockene Dünen zeitweise besiedeln kann, ist die Kreuzkröte (*Bufo calamita*). Auch sie braucht ein bestimmtes Standortsmosaik und kommt nur dort vor, wo sie ein Laichgewässer (Süß- oder Brackwasser) in der Nähe vorfindet.

Besonders eindrucksvoll ist das Studium der auch im Bereich der Graudünen stetig auftretenden Windrisse. Diese werden durch sogenannte "Heilgesellschaften" ([8]) gleichsam "zugenäht". Bei stärkerer Sandzufuhr kann dies durch den Strandhafer geschehen, bei weniger starker Sandzufuhr vor allem durch Silbergras und Sandsegge (*Carex arenaria*). Die Sandsegge ist in der Lage - ausgehend von einem Individuum - 30 m lange Ausläufer zu bilden (nach [4]). Sie wurzelt bei tiefstehendem Grundwasser bis fast 2 m tief, hat aber auch oberflächennah ein dichtes Wurzelwerk, das Regenwasser

auffängt (s. Abb. 14). Die Abbruchkanten solcher Windrisse bilden natürliche Steilkanten, die Nisthabitate für eine Fülle von Hymenopteren bieten (s. S. 30).

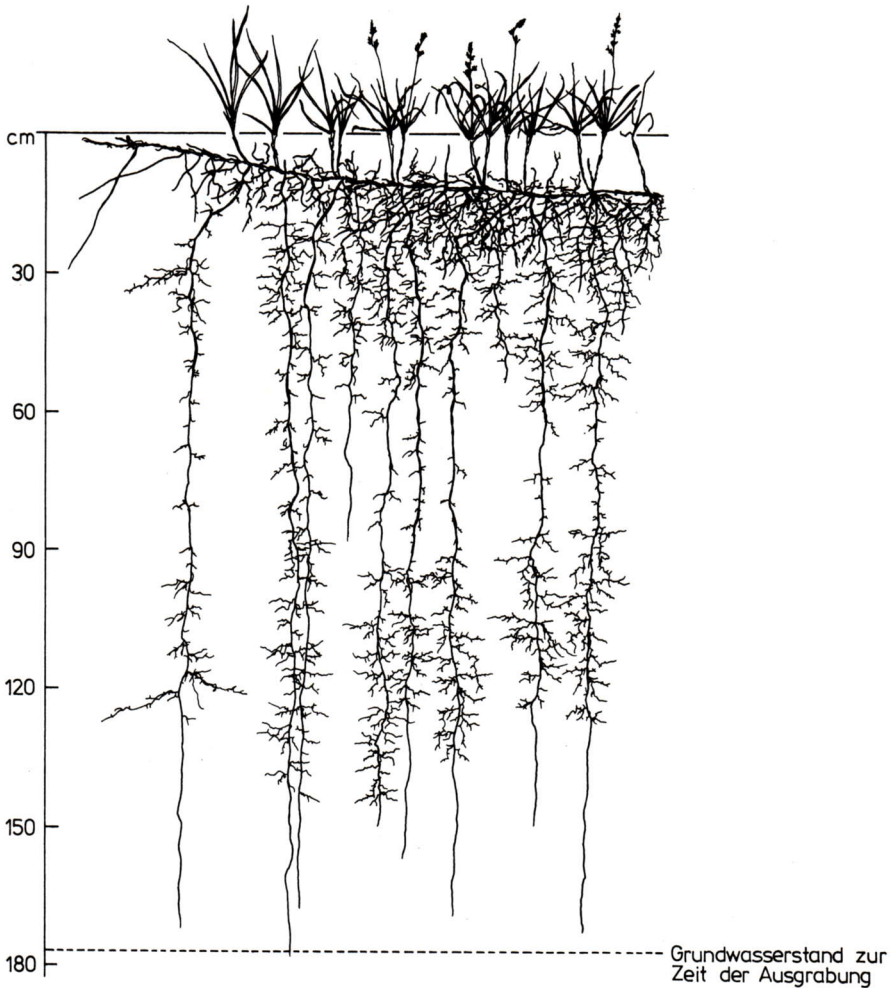


Abb. 14: Frische Windrisse in Graudünen und auch im Bereich der Sandheiden (s. Kap. 3.2) "heilen" durch Sandsegge (*Carex arenaria*), Silbergras (*Corynephorus canescens*) u.a. Pflanzen aus und werden von ihnen gleichsam "zugenäht". Die Sproß-Wurzel-Relation ist auf diesem Sandstandort stark zugunsten der Wurzel verschoben (im Bild: *Carex arenaria*) (nach [4], niederländischer Dünenstandort).

Schon im Bereich der alternden Weißdüne können, vor allem an den windgeschützteren Leeseiten, erste Gebüsche auftreten. Hier siedelt sich besonders der Sanddorn (*Hippophaë rhamnoides*) an. Die stärker entbasten Graudünen-Bereiche werden von Dünenweiden-Gestrüpp (*Salix repens*) und Kratzbeere (*Rubus caesius*) besiedelt. Sanddorn und Kriechweide sind recht schmalblättrig und haben weiße, dichtbehaarte Unterseiten als Anpassungen an Trockenheit. Der Sanddorn hat durch seine vitaminreichen Früchte große Bedeutung für verschiedene Vogelarten und wird auch durch diese ausgebreitet; VAN DIEREN ([81]) erwähnt Nebelkrähen (*Corvus corone cornix*), die die Früchte in den Wintermonaten fressen. Sanddorn-Gesträuche finden sich nur dort, wo der Sand noch relativ kalkreich ist. Für diese Kalkanreicherung können im Bereich der entbasten Graudüne z.B. auch die Muschelschalen-reichen Silbermöwen-Speiballen sorgen. Durch seine Symbiose mit Luftstickstoff-bindenden Strahlenpilzen (*Actinomycetes*), die sogenannte Rhizothamnien im Wurzelbereich bilden, ist der Sanddorn vom Nitrat- und Ammoniumgehalt des Substrates unabhängig. Sehr häufig wird *Hippophaë* von einem Schmetterling aus der Familie der Schads Spinner (*Lymantridae*) befallen: die schwarzbraunen Raupen des Goldafters (*Euproctis chrysorrhoea*) fressen in kurzer Zeit ganze Sträucher kahl. Der Hänfling (*Carduelis cannabina*) brütet oft im Sanddorn-Gebüsch, auch der Neuntöter (*Lanius collurio*) nutzt diesen Lebensraum als Jagdrevier (nach [19]).

1.216 Braundünen

Wenn die Bodenbildung noch stärker fortschreitet, bilden sich oligotrophe Braunerden, die der Düne eine braune Färbung verleihen (Braundünen). Diese Bereiche werden zumeist beweidet, und es haben sich hier großflächig Ersatz-Pflanzengesellschaften (vor allem *Calluna*-Heiden, s. Kap. 1.22) gebildet, die keine Glieder der natürlichen Dünensukzession sind. Natürliche Heiden mit Krähenbeere (*Empetrum nigrum*), Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare*), Kriechweide (*Salix repens*) u.a. kommen kleinflächig auch schon im Bereich der Graudünen (besonders an Nordhängen) vor.

Die Braundüne und auch schon Teile der Graudüne wären sicherlich unter natürlichen Bedingungen mit Dünengebüschen und Dünenwald überzogen. Für solche Dünenwälder gibt es im Bereich der deutschen Küste keinerlei Beispiele mehr. Es ist jedoch anzunehmen, daß die trockenen Standorte der weiterentwickelten Grau- und der gesamten Braundünen in der vom Menschen unbeeinflussten Naturlandschaft mit Stieleichen-(Birken-) Wäldern überzogen wären.

1.22 Trockene Calluna-Heiden des Flachlandes und damit verbundene offene Sandflur-Gemeinschaften

1.221 Entstehung und Allgemeines (s. dazu [18])

Die niederländisch-belgischen, nordwestdeutschen und jütischen Heideflächen waren jahrhundertlang für die Geest, die nährstoffarmen, sandreichen Ablagerungsgebiete der vorletzten Eiszeit, charakteristisch. Heute erlöschen sie mehr und mehr, weil u.a. veränderte Bewirtschaftungsmethoden des Menschen ihnen keinen Raum mehr geben.

Calluna-Heiden sind durch den Menschen geschaffene Biozönosen; sie können heute nur erhalten werden, wenn man ihre Ökologie genau kennt und eine entsprechende, sie fördernde Bewirtschaftungsweise anwendet. Die ursprüngliche Vegetation der hellgrauen, aschenfarbigen Sandböden Nordwestdeutschlands war ein bodensaurer Stieleichen-Birkenwald. Der Mensch hat sein Weidevieh in diese Wälder getrieben und sie nach und nach gerodet, so daß sich ursprünglich in den Eichenwäldchen wachsende, lichtliebende Pflanzenarten wie z.B. Calluna vulgaris nun ausbreiten konnten. Die Heide wurde von Schnucken beweidet, die durch ihren Verbiß den Austrieb junger Triebe und damit auch die Blüte förderten. Durch den selektiven Fraß der Heidschnucken konnten sich Pflanzenarten, die von diesen gemieden wurden, anreichern; dazu gehören die bewehrten Arten Wacholder (Juniperus communis) und Englischer Ginster (Genista anglica).

In der reich blühenden Heide betrieb der Mensch neben der Schäferei auch Imkerei. Honig war lange Zeit das einzige Süßmittel, das zur Verfügung stand. Die Schnucken-Beweidung förderte die Imkerei nicht nur durch die Erhöhung der Blütenmengen nach Verbiß, sondern die Schafe zerstörten auch die Spinnennetze, die der Honigbiene gefährlich sein konnten.

Nach einer Reihe von Jahren starb die Heide ab und bekam ein "struppiges" Aussehen. Sie wurde nun "geplaggt", d.h. man schälte die oberen Bodenschichten bis auf den Mineralboden ab und verwendete die Plaggen als Stalleinstreu. Mit Mist durchsetzt brachte der Heidebauer sie dann auf die Felder. Auch wurde die Heide, um sie zu verjüngen, häufig gebrannt. Beide Methoden zerstören die obersten Rohhumusschichten, wodurch eine Keimung von Calluna erst möglich gemacht wird. Brand fördert die Samenkeimung noch zusätzlich. Die Heide konnte sich nun in wenigen Jahren auf dem nackten Mineralboden gut verjüngen.

Parallel zu der Vegetationsentwicklung verlief auch eine Bodenentwicklung. Das typische Bodenprofil des Stieleichen-Birkenwaldes ist eine podsolige Braunerde. Durch Bildung einer Rohhumusdecke und stetigen Nährstoffentzug entwickelten sich unter

der Heide Podsol (Bleicherde)-Profile (s. Heft 1, S. 54 ff.) mit einem Auswaschungshorizont unter der Rohhumusdecke (Bleichsand) und einem Einwaschungshorizont mit Orterde oder steinhartem Ortstein in 20 bis 40 cm Tiefe. Hier wurden gelöste Sesquioxide (besonders Eisenoxide) und Humus ausgefällt.

1.222 Die Schlüsselart der Heide *Calluna vulgaris*: Vergesellschaftung, Entwicklungscyclus¹⁷⁾ und Bedeutung im Ökosystem

Die frühere Bewirtschaftungsweise hat sich genau auf den Lebenscyclus von *Calluna vulgaris* und der von ihr mit aufgebauten Pflanzengesellschaft, der Sandheide-Gesellschaft, eingespielt. Der Lebenscyclus der Sandheide-Gesellschaft und einige Aspekte der Biologie ihrer Arten seien im folgenden geschildert.

Calluna vulgaris ist ein Vertreter der Erikagewächse (Ericaceae). Viele Arten dieser Familie haben ein Anpassungssyndrom an windreiche, trockene und nährstoffarme Standorte. Die oft nadelförmigen Blätter (s. auch Abb. 15, 16) sind sklerenchymreich und mit einer dicken Cuticula versehen. Dies trifft z.B. für *Calluna*, die Glockenheide (*Erica tetralix*), oder auch für die jetzt einer eigenen, nahe verwandten Familie (Empetraceae) zugeordnete Krähenbeere (*Empetrum nigrum*) zu. Nach ihrer äußeren Ähnlichkeit stellen sie Beispiele für den sogenannten "ericoiden" Habitus¹⁸⁾ dar. Das Wachstum auch auf nährstoffarmen Standorten wird durch die Mycorrhiza (s. dazu Heft 2 b, S. 51) der Ericaceen erleichtert. Mit Hilfe der Wurzelpilze können Ionen schneller aufgenommen werden.

Die Sandheide-Gesellschaft besiedelt edaphisch trockene Standorte, die Dünenstandorten im Bereich des ruhenden Sandes recht ähnlich sind. Wenn Wasserstau im Boden eintritt, z.B. durch Ortsteinbildung, können Heidegewässer oder Feuchtheiden entstehen. Bei den trockenen *Calluna*-Heiden herrscht die Grobsandfraktion mit einem Korndurchmesser von mehr als 0,2 mm vor, so daß der Anteil der Grobporen und somit auch des Sickerwassers recht groß ist.

Calluna vulgaris kann Trockenperioden gut überstehen; sie ist als wintergrüne Art zudem in der Lage, auch im Winter Photosynthese durchzuführen. Andere Höhere Pflanzen, die auch in der Sandheide-Gesellschaft vorkommen, weisen ebenfalls

17) (nach [20]).

18) Habitus = Gesamtheit aller äußerlich erkennbaren Merkmale eines Organismus

zahlreiche Anpassungen an Trockenheit auf. Der Behaarte Ginster (*Genista pilosa*) besitzt z.B. kleine ovale Blättchen, die weißlich behaart sind (Reflexion) und vermag mit der Sproßachse zu assimilieren. Die meisten Gräser haben harte Borstenblätter, so z.B. der Schafschwingel (*Festuca ovina*) und das Borstgras (*Nardus stricta*)¹⁹⁾.

Viele Strauchflechten-Arten der Gattung *Cladonia* sind für die *Calluna*-Heiden charakteristisch. Als poikilohydre Pflanzen ertragen sie Trockenperioden gut. Wenn ihre völlig ausgetrockneten, glasartig brechenden "Ästchen" die Heide durchsetzen, können bei Tritt abspringende Thallusteilchen auf diese Weise sehr rasch und effektiv ausgebreitet werden. Auch Moose mit besonderen Anpassungen kommen hier vor, so z.B. das Heide-Widertonmoos (*Polytrichum piliferum*) mit stark reflektierenden Glashaaren.

Wenn *Calluna vulgaris* sich an einer abgeplaggtten oder gebrannten Stelle neu etabliert, dauert es zunächst etwa 2-3 Jahre, bis die Jungpflänzchen blühen (s. Schema). In der Pionierphase der Sandheide-Gesellschaft deckt das Heidekraut nur etwa 10 %. Der nackte Mineralboden wird außerdem von verschiedenen Strauchflechten-Arten besiedelt (*Cladonia mitis*, *uncialis*, *impexa* und viele andere). Nach etwa 6 bis 10 Jahren deckt das Heidekraut bis über 90 % des Bodens und blüht sehr üppig. Nur wenige Höhere Pflanzenarten können mit *Calluna* koexistieren. Diese Aufbau- und Reifephase der Heidekraut-Pflanze (s. Schema) ist Optimalphase der Pflanzengesellschaft und dauert etwa, bis *Calluna* 15 bis 20 Jahre alt ist (s. Abb. 15). Dann beginnt der Abbau der Optimalphase: Die *Calluna*-Pflanzen sterben vom Zentrum her ab, und es entstehen freie Flächen, wo Baumkeimlinge nun starten können oder sich kleine Grasflecken z.B. von der Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*) bilden.

19) Das Borstgras, dessen ursprüngliche Standorte in natürlich waldfreien Bereichen der Gebirge liegen, dürfte die borstlichen Blätter als Anpassung an Wassermangel durch Frosttrocknis (s. Heft 2 b, S. 32) und austrocknende Winde erworben haben.

Schema: Entstehung und historische Bewirtschaftung der trockenen Calluna-Heiden Nordwestdeutschlands bis zur Einführung des Kunstdüngers

Lebensrhythmus von *Calluna vulgaris*

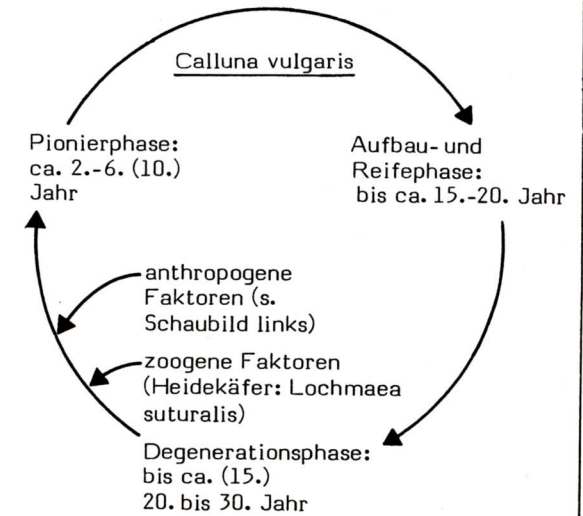
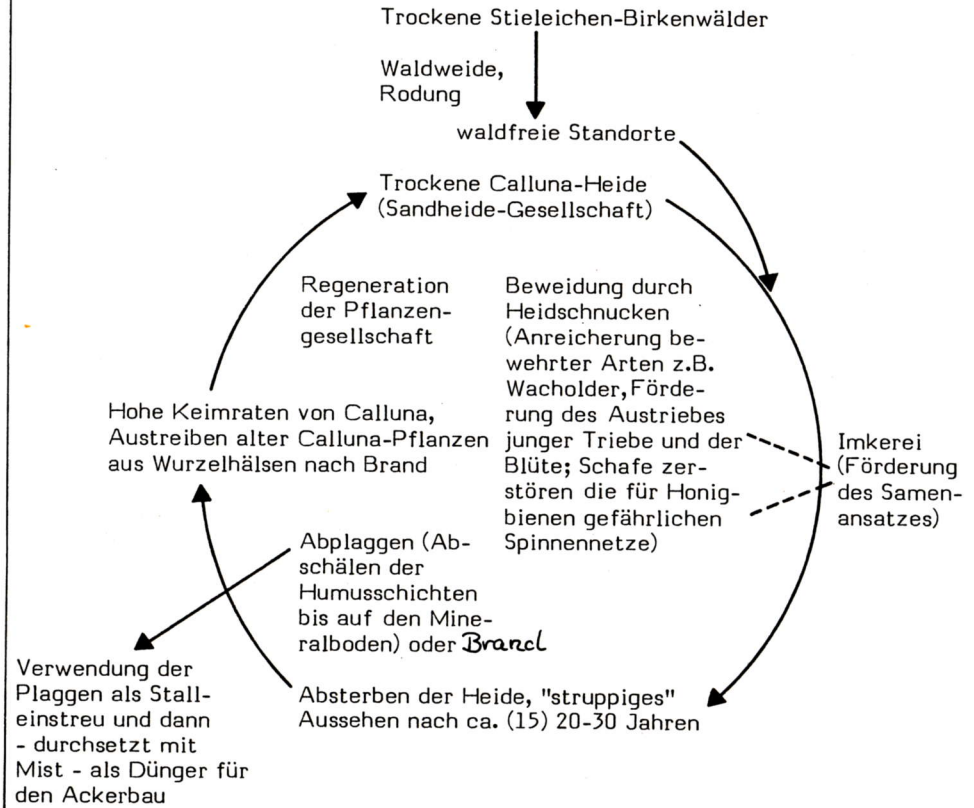




Abb. 15: Struktur der Optimalphase einer Calluna-Heide (u.a. nach [20], verändert).

- 1 Heidekraut (*Calluna vulgaris*)
- 2 Pillen-Segge (*Carex pilulifera*)
- 3 Strauchflechte (z.B. *Cladonia mitis*)
- 4 Schlafmoos (*Hypnum cupressiforme* var. *ericetorum*)
- 5 Gabelzahnmoos (*Dicranum scoparium*)
- 6 Schafschwingel (*Festuca ovina*)
- 7 Behaarter Ginster (*Genista pilosa*)

Um die Sandheide-Gesellschaft zu erhalten, muß nun wiederum die Optimalphase herbeigeführt werden; hier sind als geeignete und kostengünstige Bewirtschaftungsmethoden vor allem kleinflächiges Brennen im Februar/März²⁰⁾ und extensive Wanderbeweidung mit Heidschnucken möglich.

Die verschieden alten Calluna-Bestände bilden ein vielfältiges und reich strukturiertes Mosaik. Dennoch muß dieses Muster nicht unbedingt auf den endogenen Entwicklungszyklus von Calluna selbst zurückzuführen sein. Auch der 5 mm große Heidekäfer (*Lochmaea suturalis*, Blattkäfer: *Chrysomelidae*), dessen Larven und Imagines ausschließlich an der Besenheide phytophag (hier monophag²¹⁾) leben, kann Pflanzen, häufig sogar ganze Bestände, zum Absterben bringen; zumeist werden jedoch bereits überalterte Heideflecken befallen ([21]). Im Laufe von 5 bis 10 Jahren sind die durch

- 20) Zu diesem Zeitpunkt werden tierische Bewohner noch nicht so stark geschädigt; die Kleinflächigkeit ermöglicht zudem eine Neubesiedlung durch Tiere von außerhalb.
- 21) im strengsten Sinne: nur von einer Pflanzenart als Fraßpflanze lebend

Lochmaea-Fraß verursachten Lücken, in denen sich zunächst Gräser und Flechten angesiedelt hatten, durch Samen-Verjüngung von *Calluna* wieder geschlossen. Erst durch die Entwicklung von Streu entstehen für die Eientwicklung des Käfers günstige feucht-humose Bedingungen, so daß es erst in älteren *Calluna*-Beständen zu einem neuen *Lochmaea*-Ausbruch kommen kann.

Neben *Lochmaea suturalis* leben auch zahlreiche andere Tierarten direkt oder indirekt von *Calluna vulgaris* (s. Abb. 16). Viele von ihnen sind ebenfalls eng an diese Pflanzenart gebunden (monophag), auch wenn ihr Einfluß auf die Heide-Biozönose für uns nicht so sichtbar ist wie bei *Lochmaea*. Die Gilde der Blütenbesucher ist sehr reichhaltig vertreten; einer Fülle von Hautflüglern bietet das Heidekraut Nektar und Pollen und verschiedene Schmetterlingsarten saugen hier Nektar (s. Abb. 16).

1.223 Beispiele für Tiergemeinschaften und Tierarten im Vegetationskomplex der Heide

Die Basenarmut des Heidebodens und die Huminsäure-reiche Streu der Ericaceen bedingen eine eigene Bodenfauna, die an den hohen Säuregehalt angepaßt ist. Als Streuzersetzer fungieren 2-10 mm große, weißliche Enchytraeiden; sie sind mit den Regenwürmern verwandt, die auf sandigen Heideböden fehlen. Schnecken (Gastropoda), die für den Aufbau ihres Gehäuses Kalk benötigen, Doppelfüßler (Diplopoda) und Asseln (Isopoda) fehlen völlig in Sandheide-Gesellschaften oder treten stark zurück. Letzteres gilt für die Asseln, von denen als Vertreter u.a. nur die Kellerassel (*Porcellio scaber*) und die Kugelassel (*Armadillidium vulgare*) gelegentlich zu beobachten sind.

Häufiger finden sich Springschwänze (Collembolen), wobei im Bereich der *Calluna*-Streu besonders Vertreter der Unterordnung der Symphypleonen mit kugeligem Körperbau (z.B. *Sminthurus viridis*, s. Abb. 17; *Deuterostminthurus bilineatus*) vorkommen, in den Flechtenrasen hingegen Vertreter der Arthropleonen mit langgestrecktem Körperbau (*Pseudisotoma sensibilis*; *Isotoma viridis*, s. Abb. 17); s. dazu [22].

Heidekraut (*Calluna vulgaris*)

Blüte

Nektarquelle

- zahlreiche Schmetterlingsarten, u.a.
- Hauhechel-Bläuling (*Polyommatus icarus*, Bläulinge: *Lycaenidae*)
 - Feuerfalter (*Lycaena phlaeas*: *Lycaenidae*)
 - Ochsenauge (*Maniola jurtina*, Augenfalter: *Satyridae*)
 - Ockerbindiger Samtfalter (*Hipparchia semele*: *Satyridae*)
 - Gemeines Blutströpfchen (*Zygaena filipendulae*, Widderchen: *Zygaenidae*)
 - Brombeerspinner (*Macrothylacia rubi*, Glücken: *Lasiocampidae*)
 - *Agrotis strigula* (Eulenfalter: *Noctuidae*)
 - Heidekrauteulchen *Anarta myrtilli* (*Noctuidae*)

Nektar- und Pollenquelle

- zahlreiche Bienen- und Hummelarten, u.a.
- Erdhummel (*Bombus terrestris*)
 - Steinhummel (*Bombus lapidarius*)
 - Ackerhummel (*Bombus agrorum*)
 - *Bombus lucorum*
 - Sandbienen (*Andrena*)
 - Furchenbienen (*Halictus/Lasioglossum*)

Frucht

- Larven von *Micrelus ericae* (Rüsselkäfer: *Curculionidae*)

Blätter

- Käferarten (*Coleoptera*), u.a.
- *Lochmaea suturalis* (Blattkäfer: *Chrysomelidae*)
 - *Neliocarus lateralis* (Rüsselkäfer: *Curculionidae*)
 - *Micrelus ericae* (*Curculionidae*)
 - *Strophosomus fulvicornis* (*Curculionidae*)
 - *Amalus haemorrhous* (*Curculionidae*)

- Schmetterlingslarven (*Lepidoptera*), u.a.
- Heidespanner (*Ematurga atomaria*, Spanner: *Geometridae*, s. Abb. 38)
 - Bindenspanner (*Ortholita mucronata*: *Geometridae*)
 - Kleines Nachtpfauenaugen (*Eudonia pavonia*, Pfauenspinner: *Saturniidae*)
 - Brombeerspinner (*Macrothylacia rubi*, Glücken: *Lasiocampidae*)
 - Heidekrauteulchen (*Anarta myrtilli*, Eulen: *Noctuidae*)

Nahrung für Phytophage



Nahrungshabitat für Zoophage

z.B. Spinnen (*Araneae*)

Netzbauer

- *Araneus quadratus* (Radnetzspinnen: *Araneidae*)
- *Araneus redii* (*Araneidae*)
- *Araneus adiantum* (*Araneidae*)
- *Singa albiovittata* (*Araneidae*)
- *Linyphia pusilla* (Baldachinspinnen: *Linyphiidae*)
- *Dictyna arundinacea* (Kräuselspinnen: *Dictynidae*)
- *Tetragnatha extensa* (Kieiferspinnen: *Tetragnathidae*)
- Arten der Familie der Krabbenspinnen (*Thomisidae*)

Pflanzensaft

- Wanzen (*Heteroptera*)
- *Orthotylus ericetorum* (Weichwanzen: *Miridae*)
 - *Stygnocoris pygmaeus* (Bodenwanzen: *Lygaeidae*)
 - *Stygnocoris pedestris* (*Lygaeidae*)
 - *Nabis ferus f. ericetorum* (Sichelwanzen: *Nabidae*)

Gleichflügler (Homoptera)

- a) Zikaden (*Cicadina*)
- *Dicraneura aureola* (Zergzikaden: *Jassidae*)
 - *Erythroneura rubrovittata* (*Jassidae*)
 - *Ulopa reticulata* (*Ulopodidae*)

b) Blattflöhe (Psyllina)

- *Rhinocola ericae* (*Psyllidae*)

Sproß und Wurzel

- *Calosirus spec.* (Rüsselkäfer: *Curculionidae*)

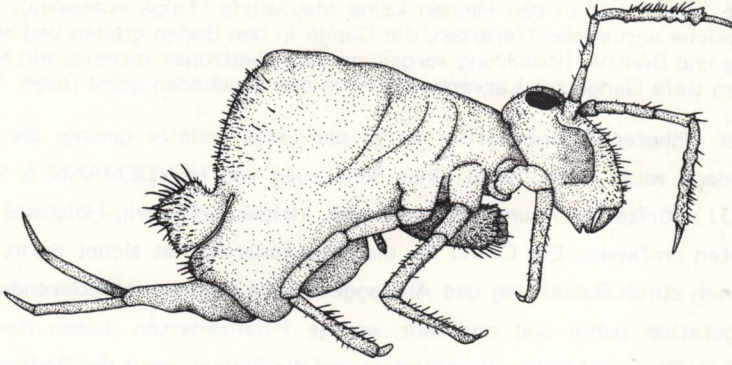
Streuzersetzer

- *Porcellio scaber* (Assele: *Isopoda*)
- *Armadillidium vulgare* (*Isopoda*)
- Collembolen (Springschwänze)
- Hornmilben (*Oribatei*)

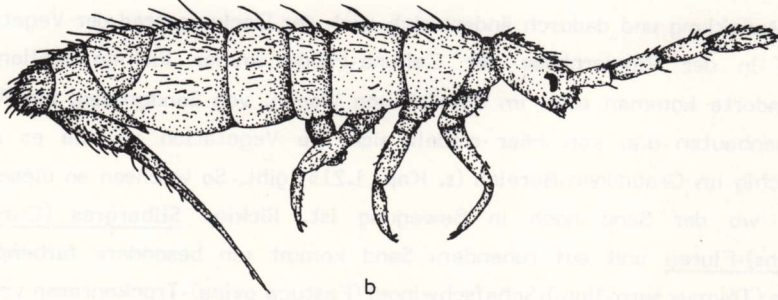
Lauerjäger

- *Philodromus histrio* (Laufspinnen: *Philodromidae*)

- ferner Vertreter folgender Familien:
- Haubennetzspinnen (*Theridiidae*)
 - Springspinnen (*Salticidae*)



a



b

Abb. 17: Collembolen (Springschwänze), die als Streuzersetzer in der Sandheide-Gesellschaft leben

a) *Sminthurus viridis* (bis 3 mm); Vorkommen besonders in der Calluna-Streu

b) *Isotoma viridis* (3 mm); Vorkommen besonders in Flechtenrasen

(nach [16]).

← Abb. 16: Bedeutung des Heidekrautes (*Calluna vulgaris*) als Nahrungs- und Lebensraum für verschiedene Tierarten (Original von Kratochwil) (u.a. nach [69], [23], eigenen Beobachtungen).

Sehr zahlreich sind im Boden auch Hornmilben (Oribatei). Da Regenwürmer im Sandboden als Nahrung fehlen und der lockere Sand für die Anlage größere Laufrohre ungünstig ist, finden wir in den Heiden keine Maulwürfe (*Talpa europaea*). Dennoch gibt es zahlreiche wirbellose Tierarten, die Gänge in den Boden graben und so für eine Durchlüftung und Bodenauflockerung sorgen, so z.B. *Geotrupes vernalis*, ein Mistkäfer, der bis zu 1 m tiefe Gänge zur Larvenaufzucht in den Sandboden gräbt (nach [23]).

Die Zahl der Höheren Pflanzenarten ist in der Heide relativ gering; die Zahl der Tierarten jedoch recht hoch. Nach einer Schätzung von HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH ([23]) dürfte die Fauna der trockenen Heiden Schleswig-Holsteins ungefähr 2 500 Tierarten umfassen. Ein Grund für die Pflanzenarmut ist sicher darin zu sehen, daß der Mensch durch Beweidung und Abplaggen einen starken selektierenden Einfluß auf die Vegetation nahm und nur sehr wenige Pflanzenarten diesen Bedingungen gewachsen sind. Die edaphischen Verhältnisse und die Wasserarmut des Bodens kommen hinzu.

Worin ist der Grund für diesen Tierarten-Reichtum zu sehen?

Im Bereich der Calluna-Heiden wechseln oft kleinflächig die verschiedenen Stadien der Heideentwicklung und dadurch ändert sich auch der Deckungsgrad der Vegetation. So gibt es in der Pionierphase der Calluna-Heide immer lückige Stellen. Offene Sandstandorte kommen auch im Bereich von Wegen, von Sandgruben, am Rande von Kaninchenbauten u.a. vor. Hier siedelt sich die Vegetation an, die es z.T. auch kleinflächig im Graudünen-Bereich (s. Kap. 1.215) gibt. So wachsen an diesen offenen Stellen, wo der Sand noch in Bewegung ist, lückige Silbergras (*Corynephorus canescens*)-Fluren und auf ruhendem Sand kommt ein besonders farbenprächtiger Thymian (*Thymus serpyllum*)-Schafschwingel (*Festuca ovina*)-Trockenrasen vor.

Gerade dieses vielfältige Standortsmosaik bedingt eine Fülle unterschiedlicher Kleinhabitats und Kleinstrukturen für Tiere und erklärt zusammen mit dem hier vorherrschenden, für thermophile wirbellose Tierarten besonders günstigen, Mikro- und Mesoklima einen für die nördlichen gemäßigten Breiten großen Tierarten-Reichtum. Hinzu kommt die durch milde atlantische Winter bedingte lange Vegetationsperiode.

Die trockenwarmen Bedingungen begünstigen das Vorkommen vieler wirbelloser Tierarten, die erst bei einer bestimmten Temperatur ihre Aktivität voll entfalten können. So ist unter den Poikilothermen der Lebensformtyp des schnell laufenden Jägers nur in Gebieten mit zeitweise hohen Temperaturen und starker Sonneneinstrahlung vertreten. Dies gilt z.B. für die in Heide-Vegetationskomplexen häufige Wolfsspinne *Pardosa monticola* (Lycosidae) oder den Sandlaufkäfer *Cicindela hybrida* (Cicindelidae). Viele im Boden nistende Hautflügler-Arten brauchen für ihre Larvalzeit genügend Trockenheit: Unter den Bienen sind es die Sandbienen (Gattung *Andrena*, s. Abb. 18), Seidenbienen (*Colletes*), Furchenbienen (*Halictus/Lasioglossum*),

Hosenbienen (*Dasygaster*) und andere. Sie sammeln alle Pollen und Nektar und versorgen damit ihre in Niströhren des Bodens lebenden Larven.

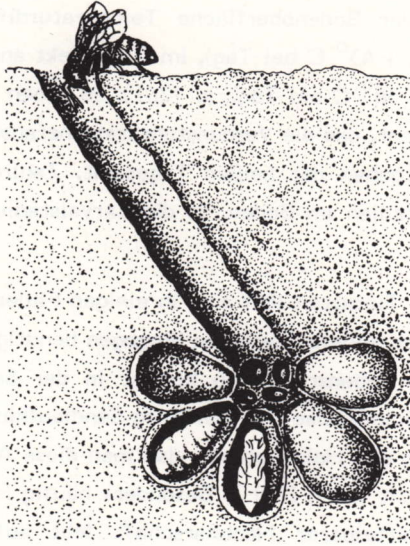


Abb. 18: Erdnest einer Sandbiene (*Andrena*): Weibchen am Nest im Sandboden; geschlossene und geöffnete Zellen mit Larve und Puppe (nach [24]).

Ebenfalls endogäisch (in Erdnestern im Boden) leben die Larven zahlreicher Wespenarten. Im Gegensatz zu den Bienen tragen die Grabwespen (*Sphecidae*) als Larvenfutter bestimmte Insekten ein: die Arten der Gattung *Ammophila* (z.B. *A. sabulosa*) unbehaarte Raupen von Schmetterlingen (Spanner: *Geometridae*, Eulen: *Noctuidae*), Arten der Grabwespen-Gattung *Oxybelus* oder die gold-schwarze Heide-Grabwespe (*Mellinus arvensis*, s. Abb. 19) Fliegen; die Sandknotenwespe (*Cerceris arenaria*) Rüsselkäfer (*Curculionidae*). Ähnliches gilt auch für die Wegwespen (*Pompilidae*), die im Zickzackflug die Bodenoberfläche nach Spinnen absuchen. Während die Larvalstadien der Vertreter der genannten Wespenfamilien mit tierischem Eiweiß versorgt werden, ernähren sich die Adulttiere von Blütennektar.



Abb. 19: Heide-Grabwespe (*Mellinus arvensis*, Weibchen, 12-16 mm), ein häufiger Erdnister von Heiden und Sandfluren (nach [25]).

Auch die Sandrasen-Fauna ist durch Arten gekennzeichnet, die über zahlreiche Sonderanpassungen an Hitze und Trockenheit verfügen. In Silbergrasfluren wurden im Mai in 5 cm Höhe über der Bodenoberfläche Temperaturdifferenzen von 35⁰ C gemessen (+ 8⁰ C bei Nacht, + 43⁰ C bei Tag), im Juli direkt an der Bodenoberfläche 26⁰ C (+ 12⁰ C bei Nacht, + 38⁰ C bei Tag), s. [26]). So haben manche Spinnenarten ein stark verdicktes Integument, das die Verdunstungsrate herabsetzt. Viele Kleinspinnen sind nachtaktiv und entgehen der heißen Tageszeit. Zahlreiche Arten leben in trockenheitsempfindlichen Stadien im Boden, so die Larvalstadien vieler Hymenopteren-Arten.

Der Lebensraum bestimmter Tierarten läßt sich in einigen Fällen besonders gut durch den Vegetationstyp abgrenzen, andere Tierarten hingegen benötigen gerade das Mosaik verschiedener Standorte als Lebensraum. So kommt in der Sandheide-Gesellschaft unter den Sandlaufkäfern (Cicindelidae) nur der Berg-Sandlaufkäfer (*Cicindela silvatica*) vor. Er ist so typisch für alle Heidegebiete, daß man diese Art sogar als "Leitart" dieses Vegetationstyps einstuft (nach [22]). Besonders häufig ist er an abgeplagten Stellen zu finden. In unmittelbarer Nachbarschaft lebt auf offenem Sand der Silbergrasflur *Cicindela hybrida*, an buschbestandenen Wegen und Übergängen zum lichten Wald *Cicindela campestris*.

Zu den charakteristischen tierischen Bewohnern der Silbergrasflur gehören die Keulenschrecke (*Myrmeleotettix maculatus*) und die Ödlandschrecke (*Oedipoda caerulea*), Feldheuschrecken: Acrididae); im Schafschwingel-Thymian-Rasen kommt die Feldheuschrecke (*Chorthippus mollis*) vor (nach [27]). Vielfach entwickelt sich aus einer Silbergrasflur im Laufe der Zeit ein Schafschwingel-Thymian-Rasen. Gleichzeitig geht hiermit ein Wechsel der Heuschreckenarten einher. Weiterhin trennt auch *Stauroderus bicolor*, eine andere Feldheuschreckenart, beide Pflanzengesellschaften; sie kommt nur im Schafschwingel-Thymian-Rasen vor, nicht jedoch in der Silbergrasflur.

Ein Standortsmosaik benötigen dagegen viele Hymenopteren-Arten, denn Nist- und Nahrungshabitat liegen oft in verschiedenen Vegetationseinheiten. Während der Nistplatz häufig auf mehr oder weniger vegetationsfreien, oft aber auch an Sandabbruchkanten angelegt wird, dienen als Nahrungshabitate blütenreiche Stellen, so z.B. Flecken des Sandglöckchens (*Jasione montana*) oder Thymian-Polster (*Thymus serpyllum*) am Rande der Silbergrasflur; in der Sandheide-Gesellschaft sind es Stellen mit viel blühendem Heidekraut (*Calluna vulgaris*).

Kennzeichnende Strukturelemente der nordwestdeutschen Heidelandschaft sind Findlinge, in der vorletzten Eiszeit aus Skandinavien durch das Eis verfrachtete und abgerundete Gesteinsblöcke. Sie haben eine große kulturgeschichtliche Bedeutung,

denn sie wurden als Baumaterial vor- und frühgeschichtlicher Gräber und Kultstätten verwendet. Aber auch in biologischer Hinsicht sind sie interessant, z.B. als Lebensstätte für Gesteinsflechten oder als Bruthabitat einer Bauchsammlerbiene: Die Harzbiene (*Anthidiellum strigatum*) heftet oft an einspringende Winkel oder Einhöhungen ihre Nester an. Ihren Namen "Harzbiene" trägt sie zu Recht, denn sie verwendet zum Nistbau Kiefernharz. Bis maximal 8 ovale, etwa 8 mm lange Brutzellen baut sie nebeneinander an den Stein.

1.23 Trockene Bergheiden und Borstgrasrasen der Mittelgebirge

1.231 Einführung

In denjenigen deutschen Mittelgebirgen, die aus sauer verwitternden Gesteinen aufgebaut sind, gibt es - entsprechend den Flachlandheiden - von Borstgras, Zwergsträuchern, aber auch Besenginster-Gebüsch beherrschte Vegetationseinheiten. Dies findet man z.B. im Rheinischen Schiefergebirge und Schwarzwald. Sie überziehen flachgründige Standorte, die oft südexponiert sind und in der Regel nicht gedüngt werden. Ganz entsprechend den *Calluna*-Heiden des Flachlandes gibt es auch hier historische Bewirtschaftungsweisen, auf die bestimmte Typen solcher Bergheiden und Borstgrasrasen zurückzuführen sind; es handelt sich um anthropogene (durch den Menschen geschaffene) Lebensgemeinschaften. Im folgenden sollen für ein Mittelgebirge, den Schwarzwald, zwei Typen solcher Lebensgemeinschaften dargestellt werden. Beide Typen werden extensiv, d.h. mit geringer Vieh-Besatzzahl, beweidet; man bezeichnet sie im Schwarzwald als "Weidfelder" (s. dazu [28]).

1.232 Besenginster (*Sarothamnus scoparius*)-Weidfelder

Die Heimat des Beseginsters (s. Abb. 20) und seiner Verwandten liegt im westlichen Mediterrangebiet. Auf der Iberischen Halbinsel gibt es allein 12 *Sarothamnus*-Arten. Die ökologischen Eigenschaften des Beseginsters lassen sich aus der Herkunft aus diesem sommertrockenen, wintermilden Gebiet deuten. Er ist frostempfindlich, und er weist eine ganze Reihe von Trockenheitsanpassungen auf. Dank seiner über 50 cm langen Pfahlwurzel kann der Besenginster auch tieferliegende Wasservorräte erreichen.



Abb. 20: Besenginster (*Sarothamnus scoparius*)-Zweig
(nach [29]).

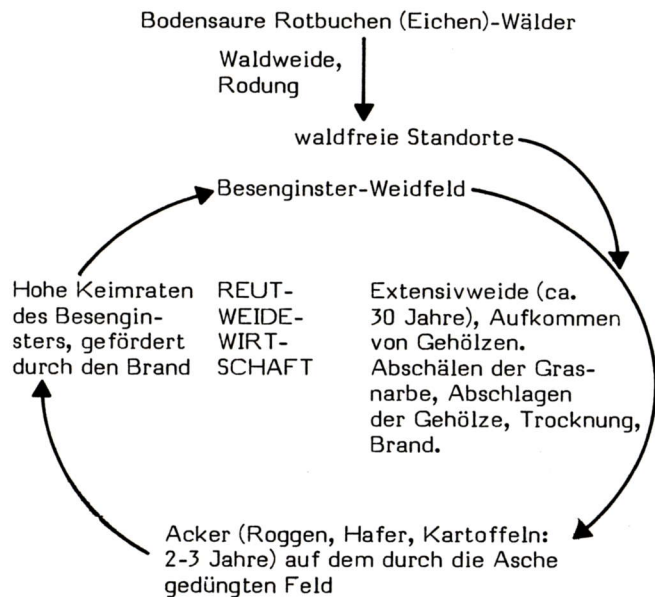
Sarothamnus scoparius ist ein lichtdurchlässiger Rutenstrauch mit reduzierten Blättern - die Sproßachse übernimmt zusätzlich die Photosynthese. Die Keimung der Samen wird durch Feuer gefördert, eine Eigenschaft, die sicherlich bei natürlichen Bränden, wie sie für die ariden Sommer in der mediterranen Heimat nicht ungewöhnlich sind, herausselektiert wurde. Die physiologischen Ursachen der Keimungsförderung durch Brand sind unbekannt; entweder dürfte die Erweichung der Samenschale durch Substanzen der Brandasche oder Platzen infolge hoher Temperatur eine Rolle spielen.

Der Besenginster ist im Schwarzwald auf Gebiete beschränkt, die ehemals einer Weide- oder Wald-/Feldbau-Wechselwirtschaft unterlagen mit eingeschobenem Brand (s. Schema). Diese sogenannte Reutbergwirtschaft ist auch aus anderen Mittelgebirgen bekannt, so z.B. aus dem Rheinischen Schiefergebirge. Nach etwa 30 Jahren Weide- oder Waldnutzung wurde - im Falle der Weidenutzung - die vorher abgezogene, getrocknete Grasnarbe zusammen mit Besenginstergesträuch, im Falle der Waldnutzung das nach Abtrieb des Waldes (z.B. Eichen: *Quercus petraea* oder Eßkastanien: *Castanea sativa*) verbleibende Reisig verbrannt und die Asche über die Fläche verteilt. Dies war der kärgliche Dünger, der 2-3 Jahre Feldbau, in der Regel Roggen, Hafer, Kartoffeln, ermöglichte. Danach begann der Reutweide- oder Reutwald-Cyclus von vorn (s. Schema).

Die Reutweiden überzogen sich schon während der Ackerbau-Phase mit Tausenden von Besenginster-Keimlingen, die im Boden geruht hatten und durch den Brand "schlagartig" keimten. Sie bildeten nach drei Jahren schon blühende Gebüsche, die wieder neu aussamten. Durch die Reutweide-Bewirtschaftung degradierten die Standorte mehr und mehr. Sie wurden immer flachgründiger und somit auch trockener. Der Besenginster trug ein wenig zur Nährstoffanreicherung durch seine Wurzelsymbiose mit Stickstoff-fixierenden Bakterien bei (s. Heft 2 b, S. 48).

Durch die Beweidung entstand ein Nebeneinander der von Rindern verschmähten Besenginster-Büsche und von Borstgrasrasen mit Borstgras (*Nardus stricta*) und Heidekraut (*Calluna vulgaris*), in denen auch Lückenzeiger, die wir aus Dünen- und Heidegebieten kennen, vorkommen, so z.B. Bauernsenf (*Teesdalia nudicaulis*), Mehrjähriger Knäuel (*Scleranthus perennis*), Ferkelkraut (*Hypochoeris radicata*) und Sandglöckchen (*Jasione montana*).

Schema: Entstehung und historische Bewirtschaftung der Besenginster (*Sarothamnus scoparius*)-Weidfelder im Schwarzwald bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts



Lebensrhythmus von *Sarothamnus scoparius*



Warme, flachgründige Standorte werden von Thymian-Polstern (*Thymus pulegioides*) überzogen, die das Vieh wegen der ätherischen Öle verschmäht. Solche Thymian-Rasen sind auch besonders charakteristisch für eingestreute Ameisen-Erdhügel, die von der Gelben Wiesenameise (*Lasius flavus*) und anderen Ameisen-Arten (z.B. *Formica sanguinea*) stammen. Für *Thymus pulegioides* ist Myrmekochorie²²⁾ nachgewiesen; so ist gewährleistet, daß auch ein neu entstandener Ameisenhügel frisch mit Thymian-Samen "beimpft" wird. Dem Thymian sagt auch der wärmebegünstigte, lückige Standort zu. *Lasius flavus* ernährt sich u.a. auch von den zuckerhaltigen Ausscheidungen verschiedener Wurzel- und Blattläuse. Die Ameisen betrillern eine Blattlaus mit ihren Fühlern, worauf diese ein Honigtröpfchen ausscheidet. Bei manchen Blattlaus-Arten ist die Afteröffnung geradezu becherförmig ausgebildet, so daß die Ameise möglichst leicht das Zuckertröpfchen aufnehmen kann. Die von den Wurzelläusen abgelegten Eier werden im Ameisen-Erdhügel von *Lasius flavus* geschützt aufbewahrt. Im Frühjahr tragen sie die geschlüpften Blattläuse an ihre Nährpflanzen. Zwischen beiden, Ameise und Blattlaus, herrscht also eine Symbiose: die Blattlaus liefert der Ameise Zuckersaft, die Ameise der Blattlaus Schutz und den Transport an die Nahrungspflanze. Zuweilen tragen die Ameisen (z.B. *Lasius flavus*, *Myrmica scabrinodis*) auch Bläulingsraupen (z.B. die des Schwarzgefleckten Bläulings *Maculinea arion*, Bläulinge: *Lycaenidae*) in das Nest, deren aus einer Hinterleibsspalte austretendes Sekret sie aufnehmen. Die Raupen, die zuvor auf dem Ameisen-Erdhügel von den Blättern des Thymian lebten, ernähren sich nun im Ameisenhügel räuberisch von Ameisenlarven und -puppen (Myrmekophagie).

Eine bei uns vom Aussterben bedrohte Vogelart südexponierter, steiler Besenginster-Weiden ist die vorwiegend südeuropäisch verbreitete Zippammer (*Emberiza cia*), die auch z.B. in Weinbergen des Rheinischen Schiefergebirges vorkommt (s. Abb. 21). Ihre Vorliebe für warme Standorte zeigt sich z.B. darin, daß die Zippammer die größten Brutdichten an trockenheißen Südhängen des Vinschgau (Südtirol) in dem hier vorkommenden Trockenwald/-rasen Komplex erreicht (nach [30]). Die Zippammer braucht ein Mosaik von warmen Felsstandorten, Gebüsch, die ihrem Schutzbedürfnis dienen, und als Nahrungsraum im mittleren Schwarzwald das Besenginster-Weidfeld. Sie baut ihr Nest an warme Stellen z.B. unter Grasbüschel an Felsstandorten.

Einer Fülle weiterer Vogelarten sagt das Mosaik Besenginster-Gebüsche, einzeln stehende Bäume (zumeist Birken: *Betula pendula*) und Borstgrasrasen zu, so z.B. dem Baumpieper (*Anthus trivialis*) und der Goldammer (*Emberiza citrinella*). In dichteren Besenginster-Gebüsch finden sich Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und Gartengrasmücke (*Sylvia borin*).

22) Ausbreitung von Diasporen (=Ausbreitungsmittel der Pflanzen, z.B. Samen oder Früchte) durch Ameisen.



Abb. 21: Zippammer (*Emberiza cia*) (nach [25]).

In schneereichen Wintern sind die dünnen Pflriemen und die Rinde des Besenginsters oft die letzte Nahrungsquelle für Hasen und Rehe. Auch als Versteck für Säugetiere spielen die Besenginster-Dickichte eine Rolle. Damit im Zusammenhang dürfte die Häufigkeit mehrerer Zecken-Arten (z.B. *Ixodes ricinus*) in den Besenginster-Büschen zu sehen sein.

Insgesamt wird der Besenginster von mindestens 27 Schmetterlingsraupen-Arten als Larvalpflanze genutzt, drei Arten werden nur für den Besenginster angegeben, darunter die stark gefährdete Spanner-Art *Bichroma famula* (Geometridae).

1.233 Flügelginster (*Genista sagittalis*)-Weidfelder

Die Extensivweide-Gebiete des Schwarzwaldes, in denen keine Reutweide-Wirtschaft üblich war, werden von der Flügelginster-Weide als charakteristischer Lebensgemeinschaft bis zu einer Meereshöhe von ca. 1 200 m ü.M. bestimmt. Der Flügelginster (s. Abb. 22) ist ein am Boden kriechender Schmetterlingsblütler, der im Vergleich zum Besenginster nicht landschaftsprägend ist. Wie der Besenginster besitzt er Luftstickstoff-fixierende Knöllchenbakterien. Der Flügelginster hat mit seiner ausgeprägten

Blattreduktion und der flügelartig verbreiterten Sprossachse, die ebenfalls photosynthetisch aktiv ist, xeromorphe Merkmale. Wenn man die Pflanze hingegen im feuchten Raum mit schwachem Licht heranzieht, sind die Sprosse kaum geflügelt. Eine lange Hauptwurzel (bis 40 cm) ermöglicht die Erschließung auch tieferer Wasservorräte. Mit seiner eigenartigen Wuchsform ist *Genista sagittalis* gut zur vegetativen Fortpflanzung befähigt, indem die Pflanze ihre Legtriebe horizontal (plagiotrop²³⁾) dem Erdboden anlegt (s. Abb. 22). Diese können sich dann bewurzeln. So bilden sich im Laufe der Jahre durch seitliche Expansion kleine Polster, deren harte, z.T. verholzte Legtriebe vom Vieh gemieden werden und sich so auf Weiden anreichern.

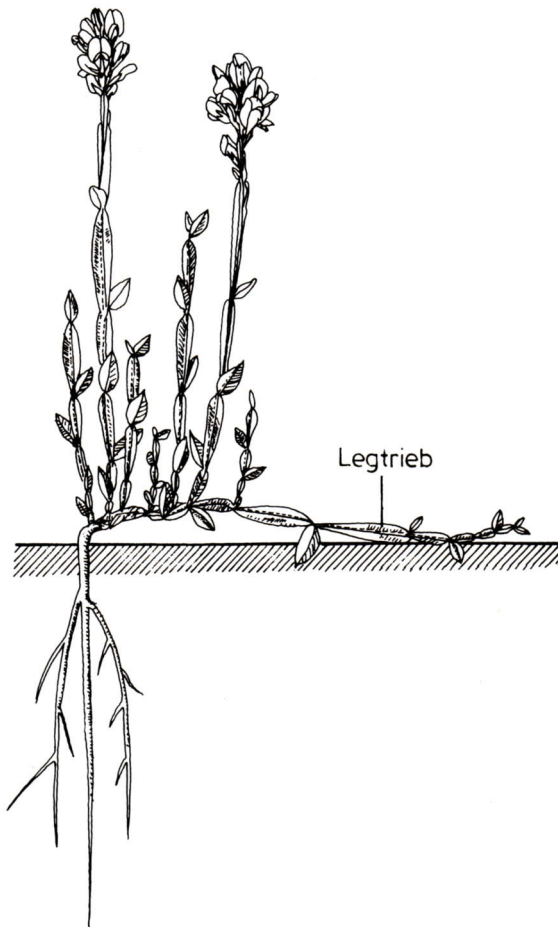


Abb. 22: Flügelginster (*Genista sagittalis*) (nach [2]und[31]).

23) im Gegensatz zu "orthotrop", s. Fußnote 15).

Eine Reihe anderer Arten, die als Trockenheits- und Magerkeitszeiger gelten können, gehört in die Flügelginster-Gesellschaft, so z.B. die Silberdistel (*Carlina acaulis*), die als bewehrte Art dem Weidevieh trotzt und deren Blütenstände nur bei Sonne geöffnet sind; die mit einem dichten, reflektierenden Haarpelz überzogenen Pflanzen Katzenpfötchen (*Antennaria dioica*) und Kleines Habichtskraut (*Hieracium pilosella*); der wärmeliebende Arznei-Thymian (*Thymus pulegioides*); *Calluna vulgaris* und als weiterer Vertreter der Ericaceae z.B. die Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), die mit ihren ledrigen, wintergrünen Blättern und dem fast 30 cm tief gehenden Wurzelsystem an sommerlichen und winterlichen Wasserstreß (letzterer durch Frostrocknis) angepaßt ist. Kennzeichnende Grasarten sind Horstrotschwengel (*Festuca rubra* ssp. *commutata*), Borstgras (*Nardus stricta*) und Rotes Straußgras (*Agrostis tenuis*). Eine besondere Rarität der Flügelginster-Weiden ist das wärmeliebende, vom Aussterben bedrohte Holunder-Knabenkraut (*Dactylorhiza sambucina*).

Ebenso wie die Besenginster-Weidfelder kommen auch in der Flügelginster-Gesellschaft und dem mit ihr verbundenen Vegetationsmosaik verschiedene charakteristische Vogelarten vor. Auch hier brütet die Zippammer noch an wenigen Stellen. Fast ebene Flügelginster-Weiden im Granit-Gebiet des Schwarzwaldes, die lückige Stellen aufweisen, stellen einen günstigen Lebensraum für die Heidelerche (*Lullula arborea*) dar (s. Abb. 23). Sie nimmt dort, wo der Granit verwittert, Sandbäder. Ihr Nest verbirgt sie z.B. unter Heidekraut-BüscheIn.

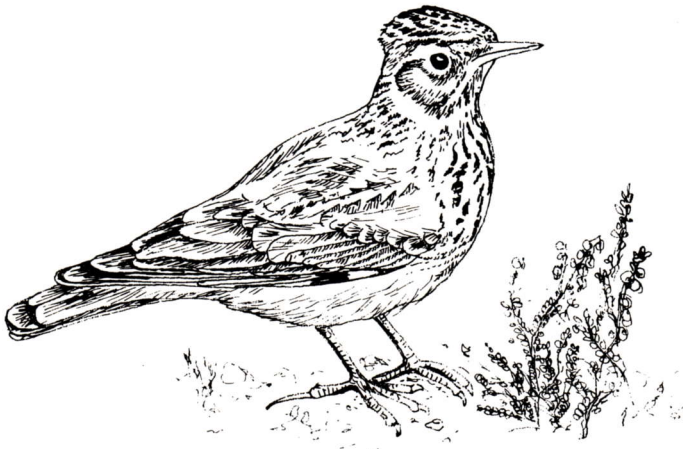


Abb. 23: Heidelerche (*Lullula arborea*) (nach [16]).

Die Heidelerche kommt auch in Tiefland-Callunaheiden, besonders wenn diese mit Baum- oder Gebüschgruppen durchsetzt sind, vor. Sie trägt ihren stimmungsvollen, lullenden Gesang oft von Bäumen aus, aber auch im Fluge oder am Boden vor und ernährt sich von Insekten und Sämereien.

An offenen Stellen der Flügelginster-Weide, insbesondere auf anstehenden Gneis- oder Granitblöcken, die die Weide durchsetzen, kann man selten die Glatt- oder Schlingnatter (*Coronella austriaca*) beobachten, die hier Sonnenbäder nimmt und z.B. Zauneidechsen (*Lacerta agilis*) auflauert.

Flügelginster-Weiden sind besonders reich an Schmetterlingen. Hier werden die Blütenstände der Schwarzen Flockenblume (*Centaurea nigra*), der Arnika (*Arnica montana*) u.a. vom Kleinen Fuchs (*Aglais urticae*, Edelfalter: Nymphalidae), Tagpfauenauge (*Inachis io*: Nymphalidae) und anderen Faltern besucht. An *Centaurea nigra* beobachtet man ferner z.B. das Schachbrett (*Melanargia galathea*, Augenfalter: Satyridae).

Die Larven des Dukatenfalters (*Heodes virgaureae*, Bläulinge: Lycaenidae) leben in Flügelginster-Weiden; ihre Futterpflanzen sind z.B. die Späte Goldrute (*Solidago virgaurea*) und der an lückigen, trockenen Stellen häufige Kleine Ampfer (*Rumex acetosella*). Thymian-Arten (hier *Thymus pulegioides*) sind die Futterpflanzen der Larven des Graublauen Bläulings (*Philotes baton*: Lycaenidae). Die Raupen vom Brombeerzipfelfalter (*Callophrys rubi*: Lycaenidae) ernähren sich von Besenginster oder Flügelginster (s. dazu [32]).

Ähnlich wie bei den Calluna-Heiden gibt es auch bei den anthropogenen Besenginster- und Flügelginster-Weiden eine Fülle von Bewirtschaftungsproblemen, wenn man diese Lebensgemeinschaften unter Verzicht auf die kostenaufwendigen historischen Wirtschaftsweisen erhält. Auf extensive Rinderbeweidung kann jedoch bei der Pflege nicht ganz verzichtet werden, weil gerade die Fraß-Selektivität des Weideviehs die Pflanzengesellschaft in ihrer Artenzusammensetzung bestimmt.

1.24 Die Steppenheide

An Felsköpfen der Schwäbischen oder Fränkischen Alb z.B. findet sich ein sehr bezeichnender Komplex von Lebensgemeinschaften (s. Abb. 24), den es auch in der vom Menschen nicht beeinflussten Urlandschaft schon gegeben haben muß. Dieser Komplex aus Felsgrusfluren, Trockenrasen, Staudenfluren, Gebüsch und Trockenwald wird nach GRADMANN ([33]) als Steppenheide bezeichnet und besiedelt im Falle der Alb

Kalkfelsen, kommt jedoch auch mit anderer Artenzusammensetzung auf sauer verwitternden Gesteinen vor, wenn die Standorte warm und trocken sind.

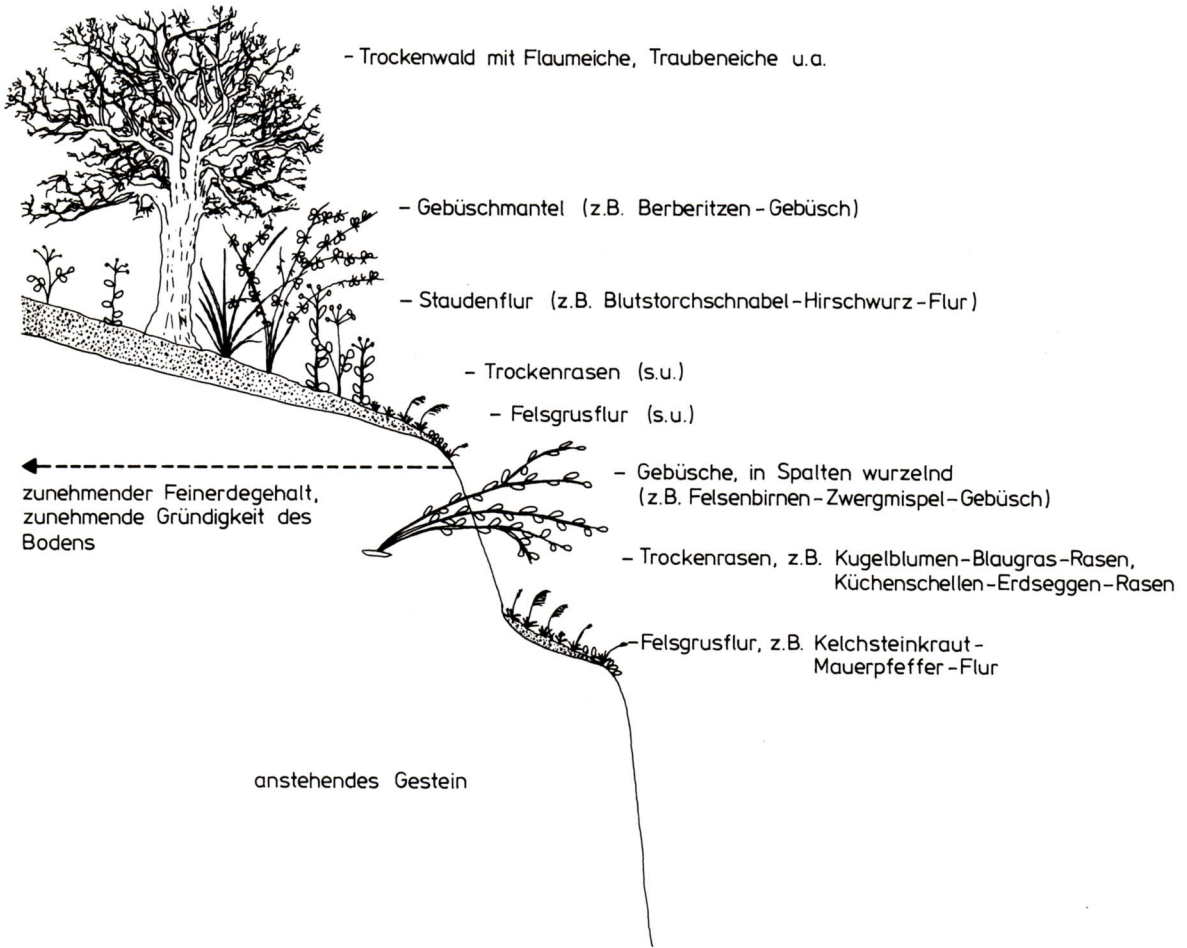


Abb. 24: Das Steppenheide-Mosaik: Schematisierte Übersichtszeichnung (Original).

1.241 Felsgrusfluren und Trockenrasen

Die flachgründigsten Standorte, wo der Fels nur etwas grusig zerfallen ist, und sich kaum Feinerde gebildet hat, werden von Felsgrus-Gesellschaften überzogen. Zu ihren Bewohnern gehören z.B. verschiedene Mauerpfeffer-Arten (*Sedum album*, *S. sexangulare*, *S. acre*: Crassulaceae), die mit dem diurnalen Säurerhythmus (s. Beiheft 6, S. 143 ff., Heft 2 b, S. 11 ff.), an die trockenheißen Bedingungen angepaßt sind. Die mehrjährigen *Sedum*-Arten können flachgründige Felssimse und Felsköpfe durch vegetative Bildung von Polstern und Teppichen überdecken.

Felsgrusfluren sind reich an Einjährigen (Therophyten) und Trockenheits-angepaßten Moosen und Flechten. Die Therophyten, z.B. das charakteristische Kelch-Steinkraut (*Alyssum alyssoides*), das Stengelumfassende Herzschötchen (*Thlaspi perfoliatum*) oder der Dreifinger-Steinbrech (*Saxifraga tridactylites*) haben im späten Frühjahr ihre Vegetationsperiode schon beendet und überdauern als Samen.

Ein charakteristisches Moos ist z.B. das Kissenmoos (*Grimmia pulvinata*), das als poikilohydrer Organismus austrocknen kann und zudem lange, reflektierende Glashaare besitzt.

Im heißen Hochsommer vermag der Berglauch (*Allium montanum*) zu blühen, eine kontinental bis nach Sibirien und in die Mandschurei verbreitete Art, die an Sommer-trockenheit mit dünnen, grasartigen Blättern, die etwas sukkulent sind und immer aufrecht stehen, angepaßt ist.

Als kennzeichnende Pflanzengesellschaft besiedelt die Kelchsteinkraut (*Alyssum alyssoides*)-Mauerpfeffer (*Sedum album*)-Flur diese Standorte in der Schwäbischen und Fränkischen Alb.

Wenn sich ein klein wenig mehr Feinerde angesammelt hat, der Standort aber immer noch Feinerde-arm ist, können Volltrockenrasen die Felsgrusfluren ablösen. In der Schwäbischen Alb enthalten diese Trockenrasen eine Reihe von Arten, die als Ausstrahlungen der Alpen zu deuten sind, z.B. das Blaugras (*Sesleria varia*); die hier vorkommende Pflanzengesellschaft heißt Kugelblumen (*Globularia punctata*)-Blaugras (*Sesleria varia*)-Trockenrasen. In der Fränkischen Alb kommt der Küchenschellen (*Pulsatilla vulgaris*)-Erdseggen (*Carex humilis*)-Trockenrasen vor.

Das Blaugras vermag nicht nur in feinerdearmen Trockenrasen und Spalten zu wachsen, sondern besiedelt z.B. auch Schutthalden, wo es tief wurzeln und Schutt stauen kann. Es gehört zu den Tunika-Gräsern, die von einem Kranz alter Blattscheiden umschlossen werden; dies wird als Schutz vor zu starker Austrocknung interpretiert. Die Pflanze blüht schon im März und hat zur Haupt-Trockenzeit bereits gefruchtet. Die gefalteten

Blätter können sich bei Trockenheit zusammenlegen und die Spaltöffnungen geschützt in sich bergen, so daß nur die glänzende und reflektierende Unterseite zu sehen ist.

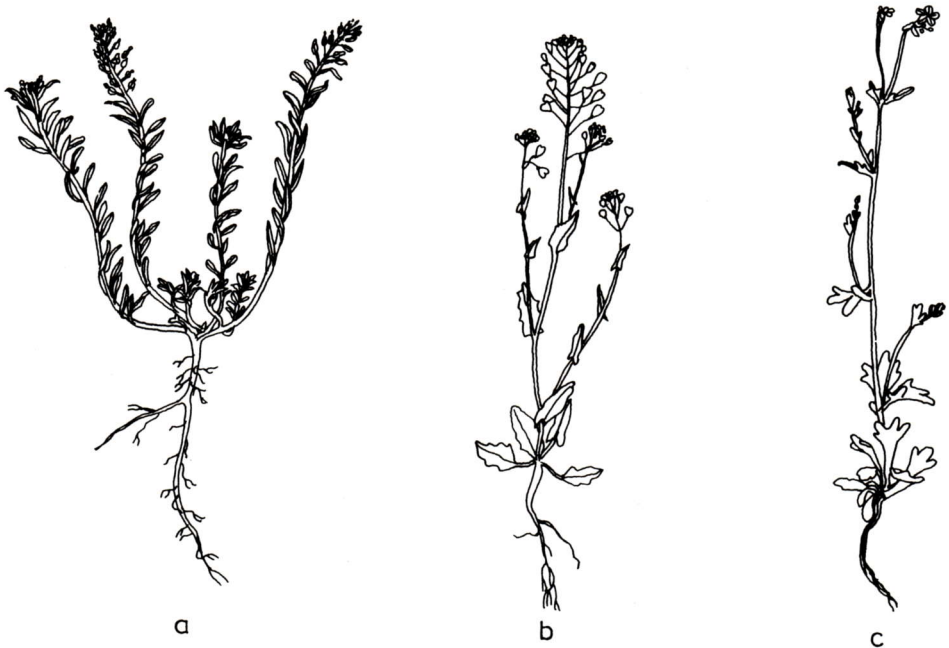


Abb. 25: Kennzeichnende einjährige Pflanzen (Therophyten) in der Steppenheide, die ihre Vegetationsperiode früh im Jahr abschließen

- a) Kelch-Steinkraut (*Alyssum alyssoides*)
 - b) Stengelumfassendes Herzschildchen (*Thlaspi perfoliatum*)
 - c) Dreifinger-Steinbrech (*Saxifraga tridactylites*)
- (nach [2]).

Eine ähnliche Wuchsform und einen ebenso frühen Blühtermin wie das Blaugras hat auch die Erdsegge (*Carex humilis*). Ihre alten Blattscheiden bilden eine dicke Strohtunika.

Volltrockenrasen-Standorte sind in besonderem Maße trockenheiß, so konnten am Badberg im Kaiserstuhl Bodentemperaturen von fast 70^o C gemessen werden (nach [50]).

1.242 Staudenfluren, Gebüsch und Trockenwälder

Auf feinerdereicheren Standorten können sich im Bereich der Steppenheide wärmeliebende Staudenfluren entwickeln, die sehr blumenbunt sind. Besonders fallen die intensiven Blütenfarben des Blutroten Storchschnabels (*Geranium sanguineum*: violettrot), des Sichelblättrigen Hasenohrs (*Bupleurum falcatum*: gelb), des Haarstrang-Hirschwurzes (*Peucedanum cervaria*: weiß) und der Herbstaster (*Aster amellus*: violett) auf. Die meisten dieser Pflanzenarten blühen erst im Spätjahr, im Gegensatz zu den Arten der Trockenrasen. Sie sind besonders reich an ätherischen Ölen und oft schon am Geruch erkennbar. *Geranium sanguineum* besitzt als Anpassung an die Trockenheit ein besonderes Wasserspeichergewebe in der Wurzel (Wurzelsukkulenz).



Abb. 26: Kennzeichnende Arten der wärmeliebenden Staudenfluren:

- a) Blutroter Storchschnabel (*Geranium sanguineum*)
- b) Sichelblättriges Hasenohr (*Bupleurum falcatum*)
- c) Herbstaster (*Aster amellus*)

(nach [2]).

In tiefreichenden Spalten oder an feinerdereicheren Standorten als die der Staudenhal- den können bereits Sträucher leben, so die Felsenbirne (*Amelanchier vulgaris*) und die Zwergmispel (*Cotoneaster integerrimus*). Die verwandte Filzige Zwergmispel (*Cotoneaster tomentosus*), die gelegentlich auch vorkommen kann, hat weißfilzige, reflektierende Blätter. Dies gilt auch für den Wolligen Schneeball (*Viburnum lantana*), dem sogar als submediterraneaner Art die im Winter schützenden Knospenschuppen fehlen, und ebenso für die Mehlbeere (*Sorbus aria*).

Wenn schließlich eine gewisse Gründigkeit des Bodens erreicht ist, kann sich ein wärmeliebender Trockenwald einstellen, der entweder von der vorwiegend im Submedi- terrangebiet verbreiteten Flaumeiche (*Quercus pubescens*) oder/und der Traubeneiche (*Quercus petraea*) bestimmt wird. An dieser Trockengrenze des Waldes wachsen im vorderen Bereich jedoch oft nur krummschäftige, niedrigwüchsige Kampfformen; Elsbeere (*Sorbus torminalis*) und Mehlbeere (*Sorbus aria*) können beigemischt sein. Dieser Trockenwald ist so licht, daß Gebüsch und auch Staudenfluren ihn zumeist durchsetzen.

1.243 Zur Vegetations- und Faunengeschichte

Es fällt auf, daß in der Steppenheide eine Reihe von Arten zu finden ist, deren Verbreitungsschwerpunkt im kontinentalen²⁴⁾, insbesondere im pannonisch-ponti- schen²⁵⁾ Raum liegt. Dazu gehören das bizarre Federgras (*Stipa*, verschiedene Arten), ein charakteristisches Gras osteuropäisch-asiatischer Steppen (s. Abb. 27), die Steppen- Wolfsmilch (*Euphorbia seguierana*) oder die Wohlriechende Skabiose (*Scabiosa canes- cens*). Andere Arten hingegen haben eine vorwiegend (sub)mediterrane Verbreitung wie z.B. die Kugelblume (*Globularia punctata*), der Edel-Gamander (*Teucrium chamaedrys*) oder das Zwerg-Sonnenröschen (*Fumana procumbens*). Beide Hauptverbreitungsgebiete werden durch sehr heiße, aride Sommer geprägt; die kontinentalen Winter sind jedoch streng, die (sub)mediterranen mild. Die erwähnten Pflanzen haben oft ein zersplitter- tes Arealbild, so daß eine Ansiedlung unter heutigen Verhältnissen mit den natürlichen Ausbreitungsmitteln der Pflanzen nicht denkbar ist (disjunkte Areale), s. dazu Abb. 27. Der Schlüssel für die punktartige Verbreitung solcher Arten an mitteleuropäischen Trockenstandorten muß daher in der Vegetationsgeschichte begründet liegen.

24) Tier- und Pflanzenarten mit einem Verbreitungsschwerpunkt über den ungarischen Raum hinaus nach Osten bis an die Grenze der zentralasiatischen Trockengebiete (eurasiatische Steppen und Halbwüsten)

25) ungarischer Raum und Randgebiete des Schwarzen Meeres

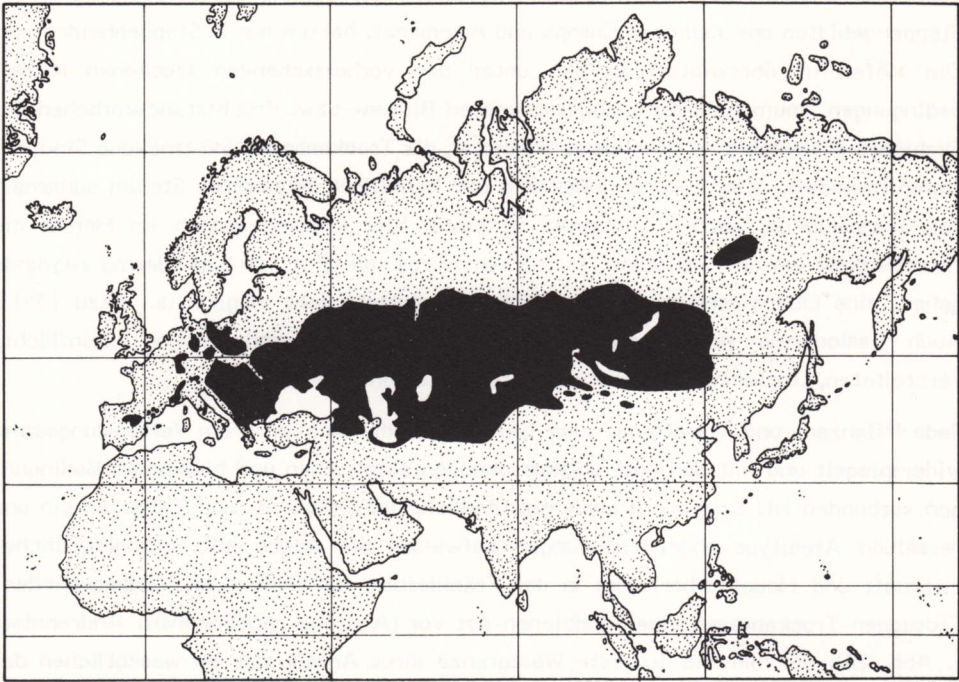


Abb. 27: Areal des Haar-Federgrases (*Stipa capillata* s.l.). Das Areal ist in Mittel- und SW-Europa zersplittert (disjunkt), s. Text.
(nach [34]).

Die Vegetationsentwicklung nach der letzten Eiszeit (Würmeiszeit in Süddeutschland), d.h. in den letzten 18 000 Jahren, konnte durch Pollenanalysen²⁶⁾ in Mooren sehr genau erschlossen werden. Es gab je einen Klima-Zeitraum, der Steppenpflanzen winterkalter Gebiete oder submediterranen Pflanzen eine Lebensmöglichkeit gab: dies war die spätglaziale Kältesteppenperiode (Tundrenzeit) bis etwa 8000 v.Chr. für die Steppenpflanzen und die postglaziale Wärmezeit mit sehr lichten Eichenmischwäldern von 6000 bis 1000 v.Chr. für die submediterranen Pflanzen. Die in diesen Klimaperioden weiter verbreiteten Pflanzen haben sich dann auf konkurrenzarme Reliktstandorte, z.B. trockenheiße Felsköpfe, zurückgezogen; so lassen sich ihre zersplitterten Areale deuten.

26) Bei der Pollenanalyse werden Bohrprofile aus Mooren auf ihren Pollengehalt und die Art des Pollens hin untersucht. Das Ziel ist eine zeitliche Datierung der Profilabschnitte in Bezug zum Auftreten Pollen-liefernder Pflanzenarten.

Ähnliches gilt auch für zahlreiche Tierarten dieses Lebensraumes. So kommt der Pochkäfer *Lasioderma redtenbacheri* (Anobiidae), der seine Hauptverbreitung in den Steppengebieten des südlichen Europa und Asiens hat, bei uns nur in Steppenheiden vor. Die Käferbrut überwintert in den unter den vorherrschenden trockenen Klimabedingungen "mumifizierten", abgetrockneten Blüten- bzw. Fruchtstandskörbchen der Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*), die Trockenrasen und trockene Staudenfluren besiedelt. Aber auch an edaphisch und klimatisch feuchteren Stellen außerhalb der Steppenheide wächst *Centaurea scabiosa*; hier knicken jedoch im Herbst die Fruchtstände um und verfaulen. In solchen würde die Brut von *Lasioderma* zugrunde gehen, eine Überwinterung ist an solchen Standorten nicht möglich (s. dazu [35]). Auch *Lasioderma redtenbacheri* ist somit ein Relikt und nur an kleinflächig verbreiteten, trockenheitsbegünstigten Standorten anzutreffen.

Jede Pflanzen- und Tierart hat eine Geschichte, die sich in ihrem Verbreitungsareal widerspiegelt und mit den dort vorherrschenden abiotischen und biotischen Bedingungen verbunden ist. So wird es auch verständlich, daß Pflanzen- und Tierarten ein und desselben Arealtyps engere Bindungen aufweisen als solche mit unterschiedlicher Herkunft und Hauptverbreitung: In der Fränkischen Alb kommt im Küchenschellen-Erdseggen-Trockenrasen eine Sandbienen-Art vor (*Andrena ratisbonensis*: Andrenidae, s. Abb. 28), die hier die äußerste Westgrenze ihres Areals, das im wesentlichen das südlich-kontinentale Europa umfaßt, erreicht hat. Die Weibchen - selbst ungefähr Honigbienen-groß - bauen, wie es für Sandbienen charakteristisch ist, Erdnester (s. Abb. 18). In die dort befindlichen Brutzellen werden Nektar und Pollen eingetragen, zuletzt in jede Zelle ein Ei abgelegt und schließlich die Niströhre an der Bodenoberfläche wieder verschlossen. Die Larven sind somit bis zu ihrer Verpuppung im Boden reichlich mit Nahrung versorgt. Als Pollen- und Nektarlieferant dient der Sandbiene der Regensburger Geißklee (*Cytisus ratisbonensis*, s. Abb. 28), eine Art, die in der Steppenheide im Übergangsbereich Trockenrasen - Staudenflur - Trockenwald vorkommt und die ebenfalls südlich-kontinental verbreitet ist. Man kann sie, da sie hauptsächlich in den Ländern um das Schwarze Meer vorkommt, auch als ein pontisches Element bezeichnen. Biene und Nahrungspflanze gehören somit demselben Geoelement an.

Andrena ratisbonensis ist jedoch nicht der einzige Nutznießer von *Cytisus ratisbonensis*. Auch die Larven des Orangeroten Heufalters (*Colias myrmidone*, Weißlinge: Pieridae, s. Abb. 28) leben fast ausschließlich von dieser Pflanze. Wiederum handelt es sich um ein Steppentier, ebenfalls ein südlich-kontinentales Element, das hier in Mitteleuropa seine Arealgrenze erreicht hat und nur in solchen Steppenheiden überleben kann (s. dazu [36]).

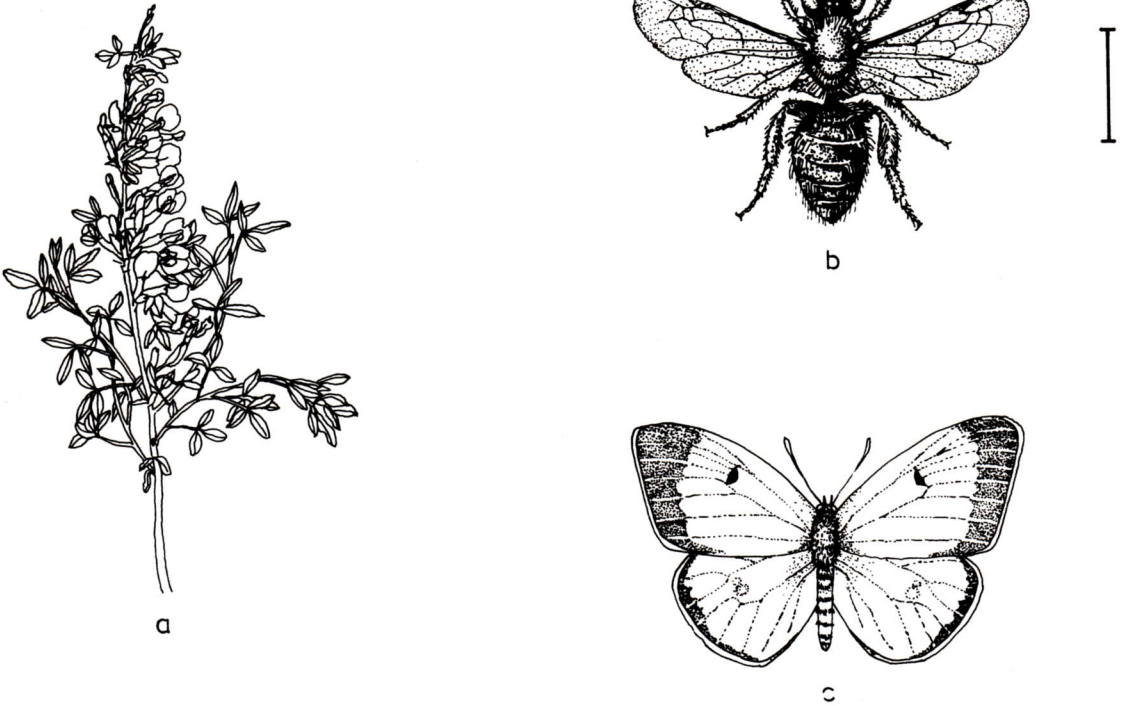


Abb. 28: Kontinental verbreitete Pflanzen- und Tierarten in der Steppenheide der Fränkischen Alb

- a) Regensburger Geißklee (*Cytisus ratisbonensis*)
- b) Regensburger Sandbiene (*Andrena ratisbonensis*)
- c) Orangeroter Heufalter (*Colias myrmidone*) (natürliche Größe)

b) und c) sind Blütenbesucher von a).

(nach [16]).

1.244 Das Mosaik der Steppenheide

Die geschilderten Pflanzengesellschaften bilden ein Mosaik, das die abgestufte Gründigkeit des Bodens widerspiegelt. Es stellt eine kleinräumige Verzahnung dar, ein Trockenstandorts-Mosaik, das aber keiner Sukzession unterworfen ist, da die Standorte von hoher zeitlicher Konstanz sind.

Gerade diese kleinräumige Vielfalt, das Ineinandergreifen verschiedener Habitatstrukturen und das Vorkommen einer Vielzahl verschiedener Pflanzenarten führen zu einem großen Reichtum an Tierarten. Jede Pflanzenart hat ihren eigenen Kreis phytophager Insekten, von denen wiederum eine Vielzahl räuberischer oder parasitischer Tiere lebt.

In einer besonderen Artenfülle sind die Schmetterlinge im Steppenheide-Komplex vertreten (s. Abb. 29): Hier kommt der außerhalb des Alpenraumes seltene Apollofalter (*Parnassius apollo*, Ritterfalter: Papilionidae) vor, dessen Larven an *Sedum*-Arten der Felsgrusfluren leben. Die Adulttiere suchen häufig Kardengewächse (Dipsacaceae) der Staudenfluren zur Nektaraufnahme auf, so u.a. die Wohlriechende Skabiose (*Scabiosa canescens*). Ferner finden wir hier den Segelfalter (*Iphiclidus podalirius*: Papilionidae). Er ist unsere größte Tagfalterart mit einer Flügelspannweite von bis zu 8 cm. Dieser Schmetterling besticht besonders durch seinen Segelflug, wobei er die Windverhältnisse des Felshanges geschickt ausnutzt. Seine Raupen leben vorwiegend an der Schlehe (*Prunus spinosa*).

Arten- und individuenreich sind besonders zwei Schmetterlingsfamilien im Steppenheide-Komplex: die Bläulinge (Lycaenidae) und die Widderchen (Zygaenidae). Erstere saugen mit Vorliebe an Pflanzen der Staudenflur Nektar: am Gewöhnlichen Dost (*Origanum vulgare*) oder an der Kalkaster (*Aster amellus*). Als Larval-Futterpflanze dient dem Himmelblauen Bläuling (*Lysandra bellargus*, s. Abb. 29) und dem Silbergrünen Bläuling (*Lysandra coridon*) u.a. die Kronwicke (*Coronilla varia*), die ebenfalls in der Staudenflur wächst, oder der im Trockenrasen vorkommende Hufeisenklee (*Hippocrepis comosa*). Sehr häufig können sowohl Pflanzenarten der Staudenflur als auch solche des Trockenrasens als Raupen-Futterpflanze fungieren. So fressen die Larven des Dunkelbraunen Bläulings (*Aricia agestis*) am Blutroten Storchschnabel (*Geranium sanguineum*) der Staudenflur und am Gewöhnlichen Sonnenröschen (*Helianthemum nummularium*) des Trockenrasens.

Manche Arten, z.B. *Lysandra coridon*, benötigen als Warte und zum Aufwärmen bei kühler Tageszeit zusätzliche Habitatelemente und -strukturen, so Felsansprengsel oder anstehendes Gestein im Bereich der Felsgrusflur.

Die Zygaeniden werden aufgrund der roten Punkte auf den blauschwarz glänzenden Flügeln auch Blutströpfchen genannt. In Steppenheiden häufige Arten sind etwa das Randflecken-Widderchen (*Zygaena fausta*), das Steppenwiesen-Widderchen (*Zygaena angelicae*) oder das Flußtal-Widderchen (*Zygaena transalpina*, s. Abb. 29). Die blauen und rotvioletten Blütenstände von *Centaurea scabiosa* und *Scabiosa*-Arten dienen ihnen als besonders begehrte Nektarquellen, aber auch als "Rendez-vous"-Plätze zur Partnerfindung und Übernachtungsplätze.

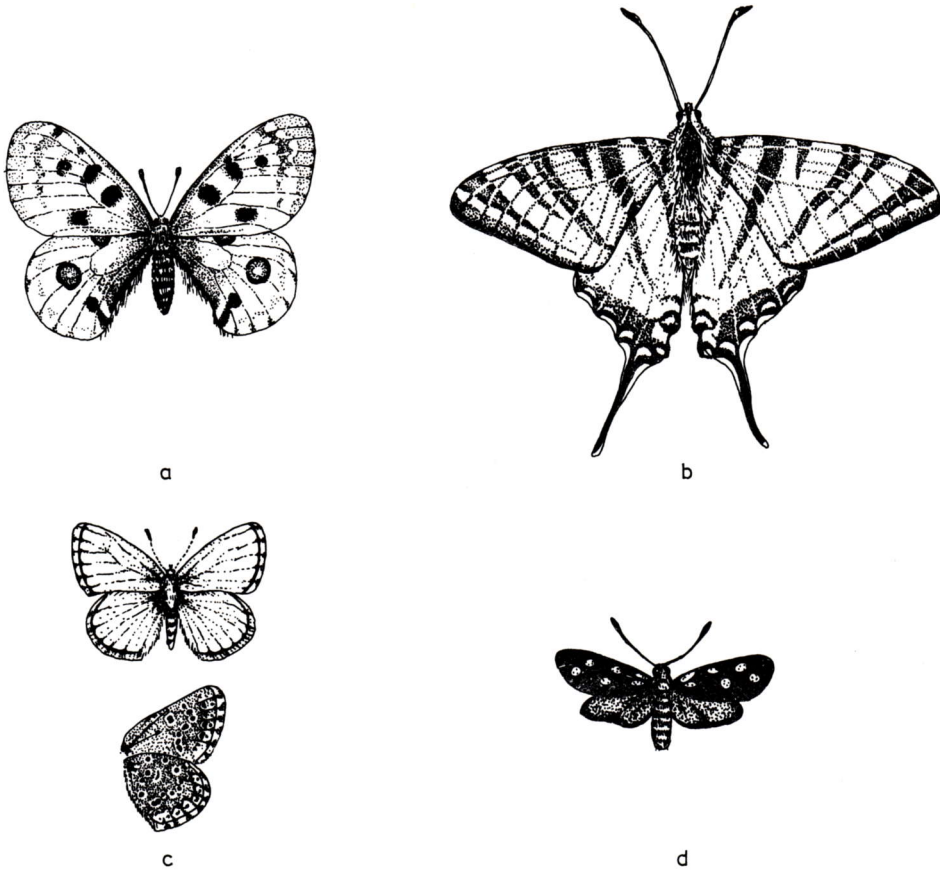


Abb. 29: Schmetterlinge, die im Steppenheide-Mosaik vorkommen:

- a) Apolofalter (*Parnassio apollo*)
- b) Segelfalter (*Iphiclides podalirius*) in Segelstellung
- c) Himmelblauer Bläuling (*Lysandra bellargus*), untere Abbildung Flügelunterseite
- d) Flußtal-Widderchen (*Zygaena transalpina*)

(nach [16]).

Der rhythmische Wechsel in der Blühfolge der verschiedenen Pflanzenarten gewährleistet den vielen Schmetterlingen, aber auch zahlreichen anderen Blütenbesuchern wie Bienen-, Fliegen- und Käferarten ein über das ganze Jahr hin vorhandenes Nahrungsangebot. Die Arten- und Individuenzahl der Wildbienen ist im Frühling und Frühsommer besonders groß. Neben den solitär lebenden Sandbienen der Gattung *Andrena*, unter denen viele Arten sehr enge Nahrungspräferenzen für ganz bestimmte Pflanzengattun-

gen und -familien haben, gibt es hier auch zahlreiche sozial lebende Bienenarten, z.B. Furchenbienen (*Halictus/Lasioglossum*). Da diese in hoher Individuenzahl vorkommen und für ihre Brut große Mengen an Pollen und Nektar benötigen, sind sie nicht auf bestimmte Nahrungsquellen spezialisiert; sie nutzen viele Pflanzenarten der Staudenflur als Nektar- und Pollenspender. Die kleinstandörtliche Vielfalt an freien lückigen Stellen im Steppenheide-Komplex begünstigt das Vorkommen dieser bodennistenden Hymenopteren. Viele der Arten stellen ganz spezifische Ansprüche an die Bodenbeschaffenheit; manche nisten nur in den bei Trockenheit sehr hart werdenden Bodenpartien.

Neben den Bodennistern gibt es jedoch auch zahlreiche Hautflügler-(Hymenopteren) Arten, die einen anderen Nisthabitat haben: die Maskenbienen (*Prosopis*) nisten in altem Holz und in hohlen Pflanzenstengeln, die Mauerbienen *Osmia bicolor*, *O. aurulenta* und *O. rufohirta* in leeren Schneckenschalen der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) oder der Garten- und Hain-Schnirkelschnecke (*Cepaea hortensis*, *C. nemoralis*; nach [37]). Andere *Osmia*-Arten (*Osmia villosa*, *O. inermis*) bauen aus zerkaute Blüten- und Laubblättern, die sie mit ihrem Speichel verkleben, zementharte Nester, die an Felsblöcken, an Steinen oder in Spalten befestigt werden. Besonders große und harte Zellbauten stellt die Mörtelbiene (*Chalicodoma muraria*) her.

Auch einige Schneckenarten sind typische Steppenheide-Bewohner, so z.B. die Schnirkelschnecke (*Euomphalia strigella*) oder die Schließmundschnecke (*Clausilia parvula*), nach [71]. Ihr Gehäuse bewahrt sie vor allzu großem Wasserverlust und auch die Öffnung wird sorgfältig verkittet, wenn die Temperaturen besonders stark ansteigen. Darüberhinaus sorgen helle Gehäusefarben für eine hohe Reflexion der aufprallenden Sonnenstrahlen. An heißen Tagen klettern manche Schneckenarten, so die ausgesprochen xerotherme Heideschnecke (*Helicella ericetorum*) oder die Porzellanschnecke (*Zebrina detrita*) an Grashalmen hoch. Sie entgehen dadurch den besonders hohen Temperaturen der direkten Bodenoberfläche.

Kleinräumig wechselnde Bodenbeschaffenheit, Exposition und Vegetationsstruktur führen zu größeren mikroklimatischen Unterschieden, die sich z.B. auch in der inselhaften Verbreitung zahlreicher xerophiler Geradflügler (Orthoptera) widerspiegeln, so daß man das folgende standörtlich gestaffelte Verteilungsmuster für Heuschrecken (*Saltatoria*) entwerfen kann (nach [72]):

Standortstyp	charakteristische Heuschrecken
extrem xerotherme Böden	- Schönschrecke (<i>Calliptamus italicus</i> , Feldheuschrecken: Acrididae)
	- Rotflügelige Ödlandschrecke (<i>Oedipoda germanica</i> : Acrididae)
xerotherme Böden ohne hohe Vegetation	- Blauflügelige Ödlandschrecke (<i>Oedipoda caerulescens</i> : Acrididae)
	- Gefleckte Keulenschrecke (<i>Myrmeleotettix maculatus</i> : Acrididae)
xerotherme Böden mit Gebüsch	- Zartschrecke (<i>Leptophyes albivittata</i> , Sichel-schrecken: Phaneropteridae)
	- Gemeine Sichelschrecke (<i>Phaneroptera falcata</i> : Phaneropteridae)
xerotherme Böden mit Baumschatten	- <i>Platycleis denticulata</i> (Singschrecken: Tettigoniidae)
	- <i>Chorthippus vagans</i> (Acrididae)
Steppenheide-Wald	- Waldgrille (<i>Nemobius sylvestris</i> , Grillen: Gryllidae)
	- Buschschrecke (<i>Pholidoptera griseoaptera</i> : Acrididae)

1.245 Die "Steppenheide-Theorie" von GRADMANN

Robert GRADMANN (1865-1950), der in seinem grundlegenden Werk aus dem Jahre 1898 "Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb" die Steppenheide beschrieben hat, erkannte gleichzeitig, daß die Landschaften, in denen Steppenheiden vorkommen, zu den ältesten Siedlungsgebieten gehören, die schon von den Neolithikern besiedelt wurden (s. Abb. 30); so erhielt diese zunächst vegetationskundliche Entdeckung auch eine siedlungsgeographische Bedeutung und regte die Diskussion der beteiligten Wissenschaftsbereiche für viele Jahrzehnte an.

GRADMANN brachte die frühe Besiedlung mit der von ihm angenommenen Waldfreiheit dieser Wärmegebiete im Neolithikum in Zusammenhang. Er stellte die Hypothese auf, daß die Besiedlung vor der postglazialen Wiederbewaldung stattfand, so daß die ersten Siedler hier nicht roden mußten.

Inzwischen läßt sich die Waldgeschichte dank pollenanalytischer Untersuchungsmethoden so genau rekonstruieren, daß heute nur für ganz feinerdearme Bereiche, Moore und wenige andere Standorte, natürliche Waldfreiheit angenommen werden kann. Zur Besiedlungszeit durch die Jungsteinzeit-Menschen waren die Wärmegebiete, in denen heute Steppenheiden vorkommen, mit lichten Eichen-reichen Wäldern bestockt, die sich durch Waldweide und Viehverbiß des Baum-Jungwuchses fast von selbst roden ließen. Ähnliches gilt auch für die Altsiedlungsgebiete in Norddeutschland (s. Kap.

1.22). An dem gedanklichen Kern der Steppenheide-Theorie, der der damaligen Zeit weit voraus war, hat sich jedoch kaum etwas geändert; sie ist lediglich modifiziert worden, und die große wissenschaftliche Leistung von GRADMANN bleibt unbestritten.

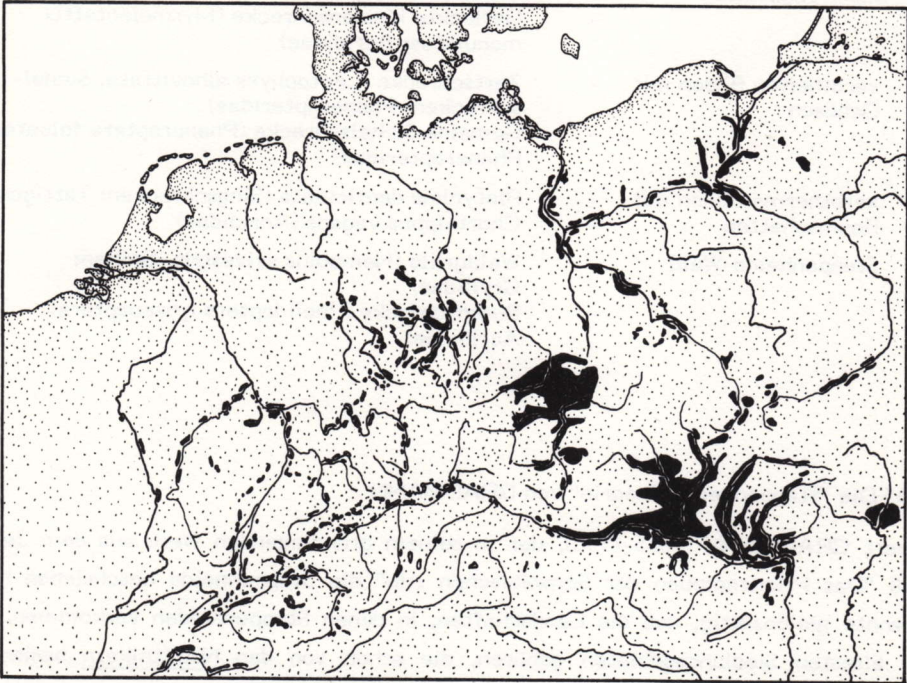


Abb. 30: Verbreitung von Steppenheide-Gebieten in Mitteleuropa (nach [38]).

1.25 Halbtrockenrasen

1.251 Einführung

Trockene Standorte auf basisch verwitterndem Substrat, die als Wiese oder Weide genutzt und nicht oder wenig gedüngt werden, tragen als charakteristische Vegetation Halbtrockenrasen. Im Vergleich zu den Volltrockenrasen (s. Kap. 1.241) sind sie nicht so flachgründig und so arm an Feinerde; sie würden sich bei Aufhören der Bewirtschaftung mit Wald bestocken. Die ursprüngliche Vegetation der heutigen Halbtrockenrasen bildeten wärmeliebende Eichen-Rotbuchen-Wälder oder auch Rot-

buchenwälder, in anderen Fällen vielleicht auch wärmeliebende Hainbuchenwälder. Ausgedehnte Halbtrockenrasen-Gebiete sind in Landschaften zu finden, in denen es auch Steppenheiden gibt. Es handelt sich also um Altsiedlungsgebiete, in denen der Mensch schon seit Tausenden von Jahren wirtschaftet (s. Kap. 1.245 und Abb. 30). Als Beispiele seien die Schwäbische Alb erwähnt und der vorwiegend aus vulkanischem Gestein aufgebaute, Löß-überwehte Kaiserstuhl in der Oberrheinebene.

1.252 Zur Bewirtschaftung und Vegetation von Halbtrockenrasen: Ausgewählte Beispiele

In der Schwäbischen Alb ist durch jahrhundertlang durchgeführte Schafbeweidung eine Halbtrockenrasen-Landschaft entstanden, die durch einzelne oder in Gruppen zusammenstehende Wacholder (*Juniperus communis*)-Sträucher geprägt wird. Diese beweideten Halbtrockenrasen spiegeln in ihrer Pflanzenarten-Zusammensetzung die selektiven Fraßgewohnheiten der Schafe wider. Es haben sich Pflanzenarten angereichert, die von den Tieren gemieden werden, so z.B. der Wacholder mit seinen stechend spitzen Nadeln, einzelne Schlehen (*Prunus spinosa*)- und Weißdorn (*Crataegus spec.*)-Sträucher mit Sproßdornen, im Rasen selbst Enzian-Arten (z.B. *Gentiana germanica*), die durch ihren Alkaloid- und Bitterstoffgehalt nicht gefressen werden, oder auch bewehrte Arten wie Stengellose Kratzdistel (*Cirsium acaule*), Silberdistel (*Carlina acaulis*) und Hauhechel (*Ononis spinosa*). Die für gemähte Halbtrockenrasen charakteristische Aufrechte Trespe (*Bromus erectus*) ist nicht weidefest und tritt in diesen Trockenrasen zurück. Dafür reichern sich Trockenheit-ertragende, harte, nur in jungem Zustand gefressene Gräser an wie Schafschwingel (*Festuca ovina* agg.), Pyramiden-Schillergras (*Koeleria pyramidata*) und Fiederzwenke (*Brachypodium pinnatum*). Der Rasen macht einen lückigen Eindruck und niedrigwüchsige Lückenzeiger wie das Kleine Habichtskraut (*Hieracium pilosella*) und das Gewöhnliche Sonnenröschen (*Helianthemum nummularium*) können hier bei vollem Lichtgenuß höhere Deckung erreichen. Die charakteristische Pflanzengesellschaft dieser beweideten Halbtrockenrasen der Alb ist der Enzian-Halbtrockenrasen.

Demgegenüber unterscheiden sich gemähte Halbtrockenrasen in ihrer Artenzusammensetzung durch die Dominanz von Gräsern, die nach der Mahd (zumeist ab Juli) rasch wieder austreiben können. Besonders charakteristisch ist die Aufrechte Trespe (*Bromus erectus*). Die kennzeichnenden Arten der gemähten Halbtrockenrasen, z.B. Wundklee (*Anthyllis vulneraria*), Hufeisenklee (*Hippocrepis comosa*), Karthäuser-Nelke (*Dianthus carthusianorum*, s. Abb. 35), Pyramiden-Orchis (*Anacamptis pyramidalis*) und Hummel-Ragwurz (*Ophrys fuciflora*) haben ihre Blüte und Fruchtbildung schon abgeschlossen, wenn die Mahd erfolgt. Nur diejenigen Arten konnten sich in dieser anthropogenen

Pflanzengesellschaft zusammenfinden, die der Mahd entweder in ihrer Phänologie ausweichen oder die sehr regenerationsfähig sind. Letzteres trifft vor allem für Gräser zu, deren Vegetationspunkt geschützt im Bereich der Basis der Blattscheiden liegt und nicht so ungeschützt wie bei den dicotylen Kräutern, wo er bei der Mahd geköpft wird. Eine dritte Artengruppe, die die Mahd überstehen kann, wird von niederwüchsigen Pflanzen wie Sonnenröschen (*Helianthemum nummularium*, s. Abb. 34) oder Kreuzblume (*Polygala comosa*) gebildet, die so dicht dem Erdboden anliegen, daß nicht alle Vegetationspunkte geschädigt werden.

Es stellt sich die Frage, an welchen Standorten diese Arten in der vom Menschen unberührten Landschaft lebten und leben.

Die charakteristischen Pflanzenarten der Halbtrockenrasen haben ihre Hauptverbreitung im Submediterrangebiet. In einem Kaiserstühler Halbtrockenrasen konnte fast die Hälfte aller dort vorkommenden Arten diesem Florenelement zugeordnet werden, s. Abb. 31. Diese Pflanzen wanderten größtenteils in der postglazialen Wärmezeit (s. Kap. 1.243) bei uns ein und haben an trockenen Felsstandorten: in Steppenheide-Komplexen, die natürlich waldfrei sind, überdauern können. Von dort sind sie dann, als der Mensch mit seiner rodenden Tätigkeit begann, auf bewirtschaftete Trockenstandorte übergegangen. Der Vegetationscyclus im Frühjahr dürfte im Zusammenhang mit dem submediterranen Klima in ihrem Hauptverbreitungsgebiet zu sehen sein. Die meisten Arten im submediterranen und mediterranen Bereich und auch in Trockengebieten der Südalpen haben ihre Blüh- und Fruchtphase vor der Haupt-Trockenzeit im Sommer. In der Zeit der Sommersruhe können die Bodentemperaturen in Trockenrasen z.B. in den Südalpen über 14 Tage lang jeweils Werte von 60^o C bis 70^o C erreichen, wobei kein Niederschlag fällt (nach [30]).

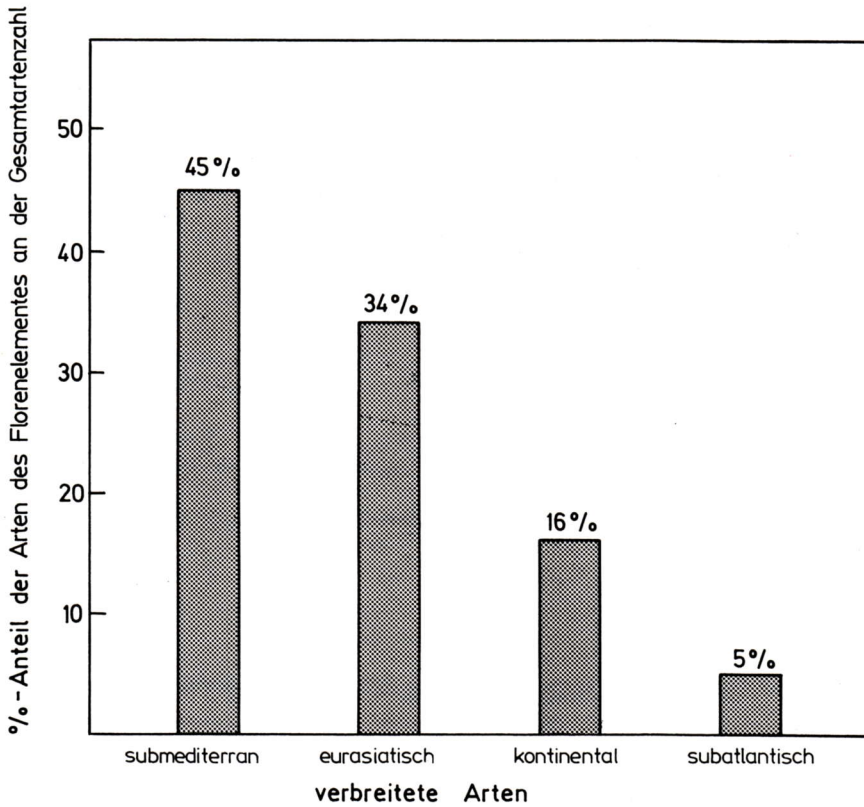


Abb. 31: Prozentuale Verteilung der in einem versäumten Halbtrockenrasen (s. Kap. 3.54) des Kaiserstuhls vorkommenden Pflanzenarten nach ihrer Zugehörigkeit zu einzelnen Florengeländen (nach [39]).

Auch in den mitteleuropäischen Halbtrockenrasen blühen die vorwiegend submediterran verbreiteten Pflanzenarten Ende Mai/Anfang Juni und schließen ihren Entwicklungszyklus bereits vor der Mahd ab (s. Abb. 32), so daß sie damit eine Voraussetzung für ein Überleben in gemähten Halbtrockenrasen aufwiesen.

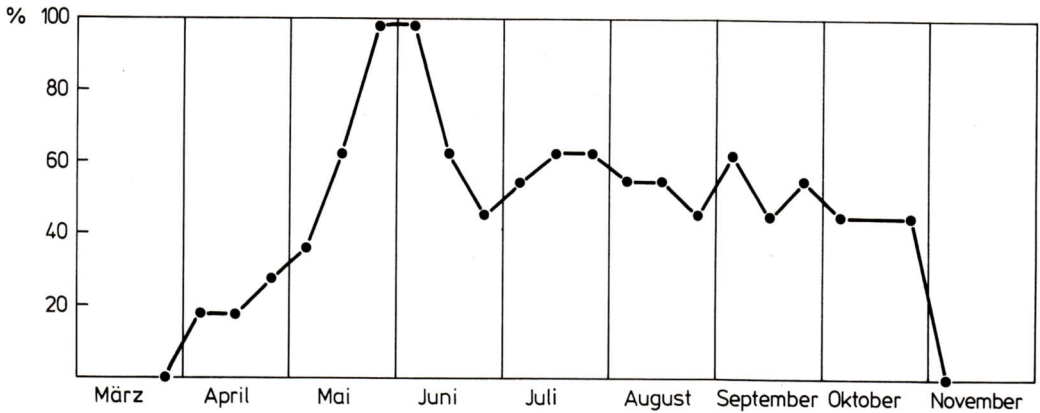


Abb. 32: Das phänologische Verhalten der submediterranen Pflanzenarten eines Kaiserstühler Halbtrockenrasens.
Die höchste Zahl blühender submediterraner Pflanzenarten wurde Ende Mai /Anfang Juni erreicht (N = 15 = 100 %)
(nach [39]).

Wenn man den Wasser- und Nährstoffhaushalt der Halbtrockenrasen betrachtet, kann man z.B. im Kaiserstuhl eine Reihe aufstellen von sehr trockenen Beständen zu frischeren Ausbildungen. Die allertrockensten Bestände werden neben den eigentlichen Halbtrockenrasen-Arten durch eine Artengruppe gekennzeichnet, die ihren Schwerpunkt in den Volltrockenrasen hat (s. Kap. 1.241). Dazu zählt z.B. die Kugelblume (*Globularia punctata*), die Erdsegge (*Carex humilis*), und auch die Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris*) wächst hier besonders üppig.

Die frischeren Bestände zeigen Verwandtschaft mit den Wirtschaftswiesen und sind z.B. im Kaiserstuhl reich an Wilder Möhre (*Daucus carota*), Arznei-Schlüsselblume (*Primula veris*) und auch schon an Düngezeigern wie Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) oder Rotklee (*Trifolium pratense*).

Der auffallende Reichtum der Halbtrockenrasen an Schmetterlingsblütlern (Fabaceae) ist im Zusammenhang mit ihrer Nährstoffarmut zu sehen. Für Schmetterlingsblütler ist Stickstoff durch ihre Symbiose mit Knöllchenbakterien (s. Heft 2 b, 1.31) kein Mangelfaktor; sie sind daher an nährstoffärmeren Standorten im Konkurrenzvorteil, und manche Arten werden bei Düngung leicht überwachsen (z.B. Hufeisenklee: *Hippocrepis comosa*).

Beim Vergleich von Halbtrockenrasen und gedüngten frischeren Wirtschaftswiesen zeigt sich, daß wegen der Trockenheit der Standorte im ersten Fall die Sproß-

Wurzel-Relation zugunsten der Wurzel verschoben ist und somit viel heterotrophes Gewebe ernährt werden muß (s. Abb. 33). Zusammen mit der fehlenden Düngierzufuhr bedingt dies eine Langsamwüchsigkeit von Halbtrockenrasen, die so im Vergleich zu den meist dreischürigen²⁷⁾ Fettwiesen in der Regel nur einschürig sind.

1.253 Einige Tierarten-Gilden und Tierarten des Halbtrockenrasens unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bindung an die Vegetation

Halbtrockenrasen gehören zweifelsohne mit zu den Tierarten-reichsten Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Dies gilt in besonderem Umfang für Insekten und Spinnen. Viele dieser Arten kommen zwar auch in der Steppenheide vor und haben dort sogar ihre natürlichen Standorte, konnten sich aber später in den vom Menschen durch Rodung, Beweidung und Mahd geschaffenen Halbtrockenrasen großflächig ausbreiten.

In einem Kaiserstühler Halbtrockenrasen wurden auf einer nur 0,4 ha großen Fläche allein 132 Bienenarten und 56 tagfliegende Schmetterlingsarten, die als Blütenbesucher das dortige Blumenangebot aufsuchten, nachgewiesen - das ist für die Bienen 1/4 der in ganz Deutschland bekannten Arten (nach [39]), s. dazu als Beispiele die Abb. 34 und 35.

27) ein-, zwei-, dreischürig = Zahl der möglichen Mahdtermine

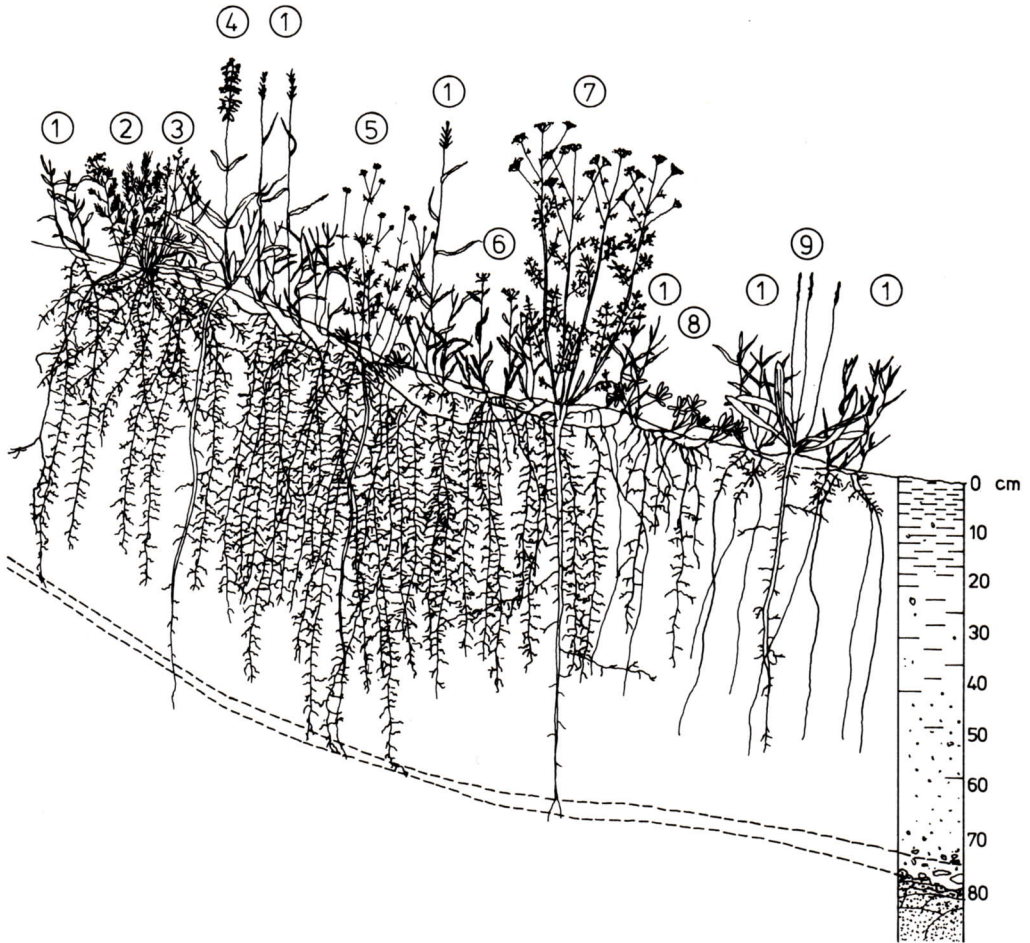


Abb. 33: Wurzelprofil eines Halbtrockenrasens mit Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*) bei Halle /Saale

- ① Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*)
- ② Zypressen-Wolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*)
- ③ Schafschwingel (*Festuca ovina*)
- ④ Wiesen-Salbei (*Salvia pratensis*)
- ⑤ Wohlriechende Skabiose (*Scabiosa canescens*)
- ⑥ Schafgarbe (*Achillea millefolium*)
- ⑦ Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*)
- ⑧ Weißes Fingerkraut (*Potentilla alba*)
- ⑨ Spitzwegerich (*Plantago lanceolata*)

(nach [40]).

Blütenbesucherspektrum des Sonnenröschens
Helianthemum nummularium (Bienenblume)

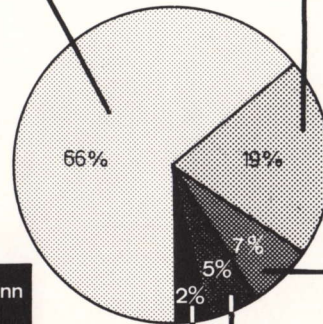


- Furchenbienen (Halictus/Lasioglossum): 9 Arten
- Hummeln (Bombus): 4 Arten
- Mauerbienen (Osmia): 4 Arten
- Sandbienen (Andrena): 3 Arten
- Düsterbienen (Stelis): 1 Art

Bienen im weiteren Sinn
 (apoide Hymenopteren)

- Grabwespen (Sphecidae)
- Faltenwespen (Vespidae)

Wespen im weiteren Sinn
 (nicht apoide Hymenopteren)



Zweiflügler
 (Diptera)

Schwebfliegen (Syrphidae)

Käfer
 (Coleoptera)

- Scheinbockkäfer (Oedemeridae)
- Blattkäfer (Chrysomelidae)
- Bockkäfer (Cerambycidae)
- Prachtkäfer (Buprestidae)

Schmetterlinge
 (Lepidoptera)

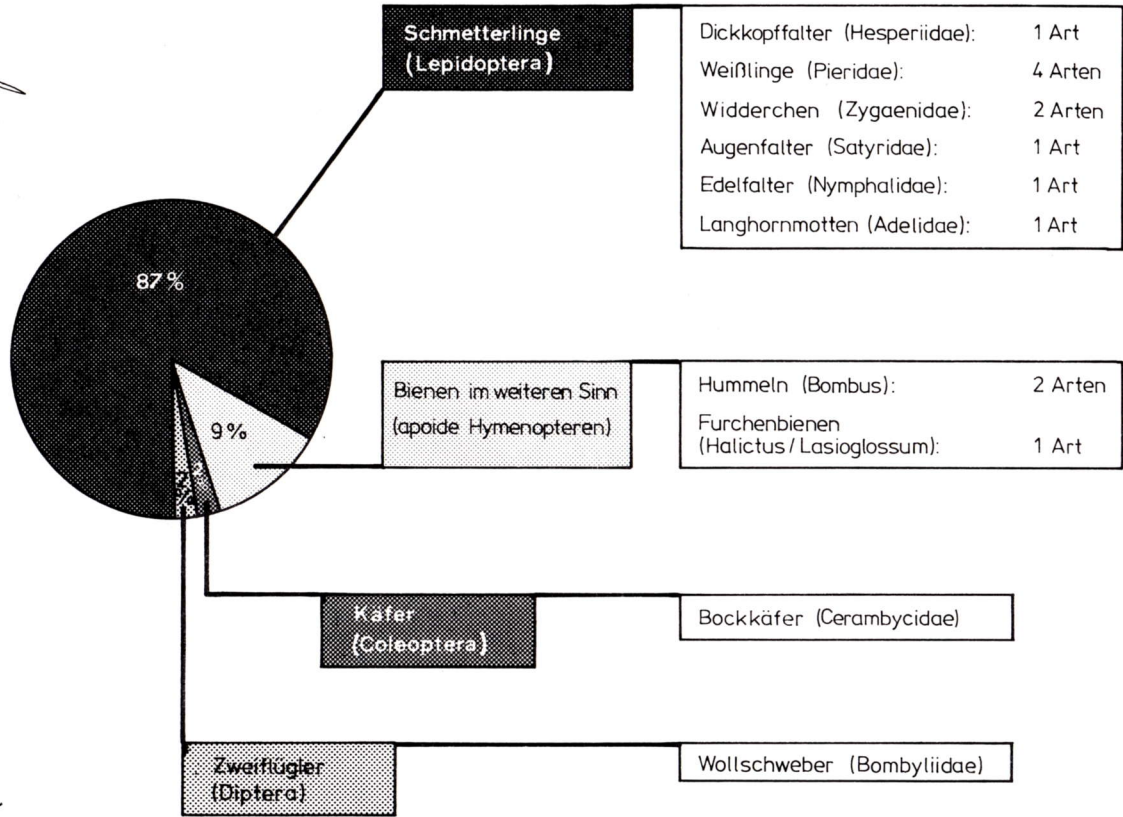
- Bläulinge (Lycaenidae)
- Dickkopffalter (Hesperiidae)
- Augenfalter (Satyridae)
- Weißlinge (Pieridae)

Abb. 34: Prozentualer Anteil der am Blütenbesuch beteiligten Insektengruppen am Beispiel einer Bienenblume (*Helianthemum nummularium*) (Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl 1979/1980)
(nach [39], Pflanzendarstellung nach [41]).
(s. S. 73).

Abb. 35: Prozentualer Anteil der am Blütenbesuch beteiligten Insektengruppen am Beispiel einer Schmetterlingsblume (*Dianthus carthusianorum*) (Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl 1979/1980) →
(nach [39], Pflanzendarstellung nach [41]).



**Blütenbesucherspektrum der Karthäuser-Nelke
Dianthus carthusianorum (Schmetterlingsblume)**



Der Reichtum an solchen phytophagen, in diesem Falle von Nektar und Pollen sich ernährenden Insektenarten hat im wesentlichen zwei Gründe: Zum einen ist die Anzahl verschiedener Pflanzenarten außerordentlich groß (auf 100 m² oft bis zu 70 Arten), zum anderen sind die trockenwarmen mikro- und mesoklimatischen Bedingungen für die meisten Bienen- und Schmetterlingsarten günstig. Gleiches gilt auch für andere phytophage Insektengruppen, z.B. Heuschrecken (*Saltatoria*²⁸⁾), Wanzen (*Heteroptera*²⁹⁾ und Zikaden²⁹⁾.

Zahlreiche dieser phytophagen Arten sind Nahrungsspezialisten; sie ernähren sich z.T. nur von einer Pflanzenart (monophag) oder nur wenigen, häufig nah verwandten Pflanzenarten (oligophag).

Unter den Pflanzensaft-saugenden Wanzen finden wir z.B. *Criocoris nigricornis* (Weichwanzen: *Miridae*) nur auf dem Blaugrünen Labkraut (*Galium glaucum*) oder auf dem Hügelmeister (*Asperula cynanchica*), *Piezodorus lituratus* (Baumwanzen: *Pentatomidae*) nur auf Ginster-Arten (z.B. Färber-Ginster: *Genista tinctoria*), *Dictyla echii* (Netzwanzen: *Tingidae*) nur auf dem Natternkopf (*Echium vulgare*).

Auch unter den Blütenbesuchern gibt es deutliche Präferenzen; man spricht hier von Stenanthie. Besonders ausgeprägt ist dieses stenanthie Verhalten innerhalb der Familie der Sandbienen (*Andrenidae*).

Ein Nahrungsspezialist dieser Gruppe wurde bereits vorgestellt: die Regensburger Sandbiene (*Andrena ratisbonensis*, s. Kap. 1.243). So besucht die Trugbiene *Panurgus calcaratus* vorwiegend gelbe Korbblütler (z.B. das Bitterkraut: *Picris hieracioides*) oder verschiedene Habichtskräuter (*Hieracium*), die Sandbiene *Andrena hattorfiana* fast ausschließlich die Acker-Witwenblume (*Knautia arvensis*), *A. lathyri* Platterbsen (*Lathyrus*)-Arten, *A. fulvago*, *A. denticulata* und *A. humilis* suchen - ähnlich *Panurgus calcaratus* - *Hieracium*-Arten auf.

Auch die vielen Schmetterlingsarten besuchen nicht wahllos das Blumenangebot. Da die einzelnen Falterarten unterschiedliche Rüssellängen besitzen, können sie nur an den Blüten Nektar saugen, deren Kronröhrentiefe auf ihre Rüssellänge "zugeschnitten" ist.

So findet man den Brombeerzipfelfalter (*Callophrys rubi*, Bläulinge: *Lycaenidae*) mit einer Rüssellänge von nur 5,5 mm³⁰⁾ sehr häufig an den leicht erreichbaren Nektardrüsen der Zypressen-Wolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*), den Zitronenfalter (*Gonepteryx rhamni*, Weißlinge: *Pieridae*) hingegen mit einer Rüssellänge von 17 mm³⁰⁾ häufig an der tiefkronigen Arznei-Schlüsselblume (*Primula veris*), das Gemeine Blutströpfchen (*Zygaena filipendulae*, Widderchen: *Zygaenidae*) mit einem ebenfalls recht langen Rüssel von 11 mm³⁰⁾ an den tiefkronigen Einzelblüten der Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*) oder der Acker-Witwenblume (*Knautia arvensis*).

28) [42]

29) [43]

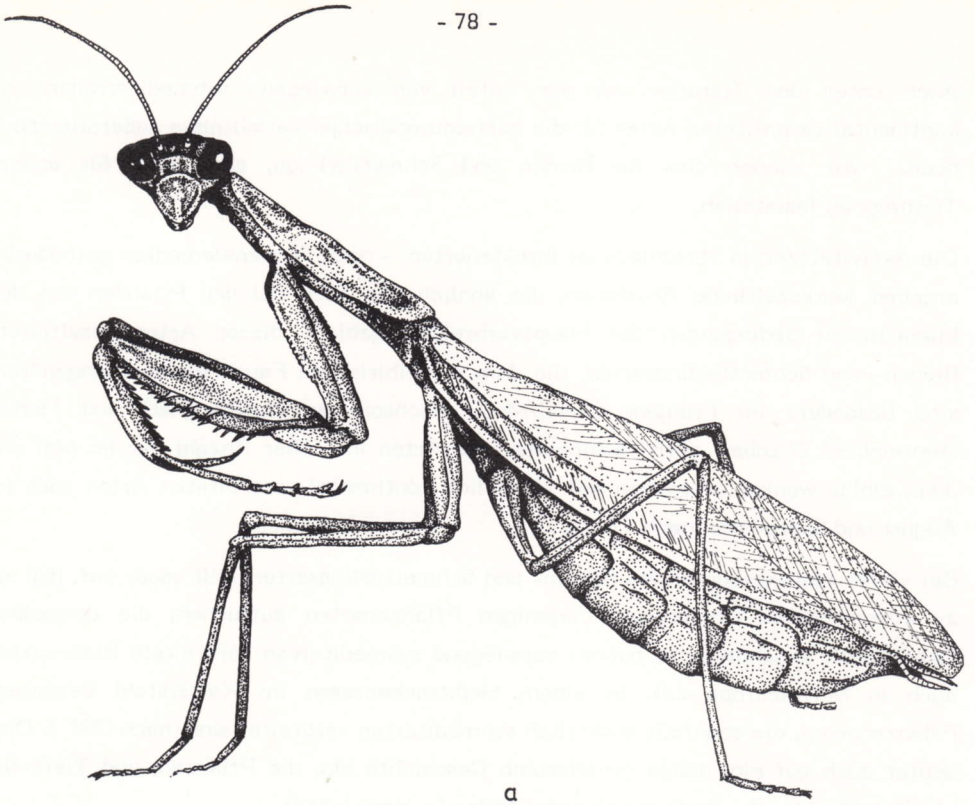
30) [44].

Auch unter den Tierarten ist der Anteil von vorwiegend submediterranen und kontinental verbreiteten Arten für die mitteleuropäischen Verhältnisse außerordentlich hoch. Wir können dies für Bienen und Schmetterlinge, aber auch für andere Tiergruppen feststellen.

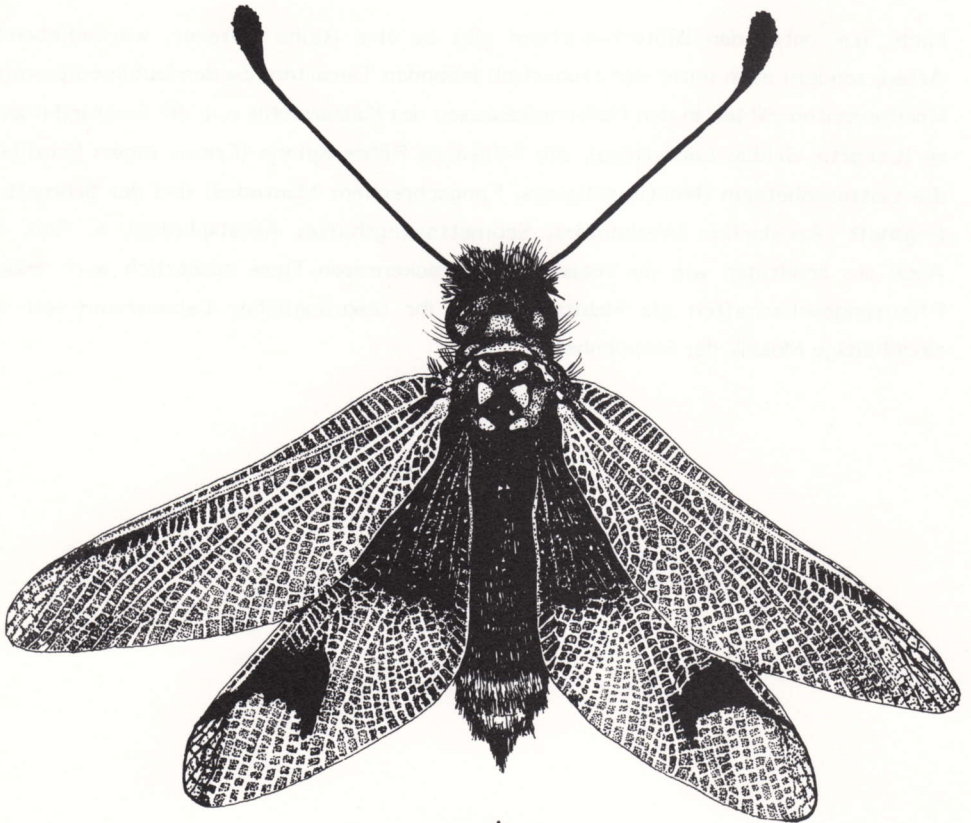
Die Aktivitätszeiten verschiedener Insektenarten - nach Faunenelementen gesondert - ergeben jahreszeitliche Rhythmen, die ähnlich wie auch bei den Pflanzen aus den klimatischen Bedingungen der Hauptverbreitungsgebiete dieser Arten resultieren: Bienen- und Schmetterlingsarten, die dem eurosibirischen Faunenelement angehören, sind besonders im Frühjahr (April/Mai), Hochsommer (Juli/August) und Herbst (September/ Oktober) aktiv, submediterrane Arten in großer Anzahl nur im Mai und Juni, einige wenige zusammen mit zusätzlich kontinental verbreiteten Arten auch im August und September (nach [39]).

Bei vielen blütenbesuchenden Bienen- und Schmetterlingsarten fällt sogar auf, daß sie zu einem großen Prozentsatz diejenigen Pflanzenarten aufsuchen, die demselben Geoelement angehören. So nutzen vorwiegend submediterran verbreitete Bienenarten auch in Mitteleuropa z.B. in einem Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl bevorzugt Pflanzenarten, die ebenfalls zusätzlich submediterran verbreitet sind (nach [39]). Dies deutet auch auf eine lange gemeinsame Geschichte hin, die Pflanzen- und Tierarten gleicher Hauptverbreitung miteinander teilen (s. Kap. 1.243).

Nicht nur unter den Blütenbesuchern gibt es eine Reihe seltener, wärmeliebender Arten, sondern auch unter den räuberisch lebenden Tierarten. Zu den (sub)mediterranen Kostbarkeiten zählen in den Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls u.a. die Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*: Lacertidae), die Schwarze Röhrenspinne (*Eresus niger*: Eresidae), die Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*, Fangschrecken: Mantodea) und der Schmetterlingshaft (*Ascalaphus libelluloides*, Schmetterlingshafte: Ascalaphidae), s. Abb. 36. Auch sie benötigen wie die meisten Halbtrockenrasen-Tiere zusätzlich auch andere Pflanzengesellschaften als Habitate, denn ihr ursprünglicher Lebensraum war das reichhaltige Mosaik der Steppenheide.



a



b

Im Kaiserstuhl werden inzwischen die meisten Halbtrockenrasen nicht mehr gemäht; sie liegen z.T. schon seit fast 40 Jahren brach. Da es sich um Ersatz-Pflanzengesellschaften handelt (s. Kap. 1.251), ist zu postulieren, daß diese Flächen einer Sukzession unterliegen werden, die letztlich wieder zum Wald führt. Tatsächlich änderten sich diese Bestände inzwischen; viele der Halbtrockenrasen-Arten sind zwar (noch) geblieben, es haben sich aber neue Pflanzenarten hinzugesellt, und zwar solche der wärmeliebenden Staudenhalden, die auch in der Steppenheide auf etwas tiefergründigen Standorten als die Volltrockenrasen vorkommen (s. Kap. 1.242 und Abb. 24). Diese Pflanzen markieren in der Entwicklung vom Rasen zum Wald den ersten Schritt. Sie finden sich in der Kulturlandschaft, die bewirtschaftet wird, im Grenzbereich zwischen Wald und Freiland als Saum und können von daher nun auch in brachliegende Flächen vorstoßen. Man spricht deshalb auch von einer "Versaumung". Zu diesen Arten gehören Blutroter Storchschnabel (*Geranium sanguineum*), Hirschwurz (*Peucedanum cervaria*), Herbst-Aster (*Aster amellus*) u.a. Diese Saumpflanzen haben zumeist eine vorwiegend (sub)kontinentale Verbreitung und erreichen ihr Blühmaximum im Sommer und Herbst (s. Abb. 37); daher sind sie schnittempfindlich und können auf gemähten Wiesen nicht existieren.

Die Versaumung der Kaiserstühler Halbtrockenrasen hat zu einer bemerkenswerten Diversitätssteigerung innerhalb der Phytozönose geführt. Zu den Rasen-Pflanzenarten, die ihren Blühzeit-Schwerpunkt in der ersten Jahreshälfte (bis Ende Juli) haben, sind zahlreiche Saum-Pflanzenarten mit einem Blühzeit-Schwerpunkt in der zweiten Jahreshälfte hinzugekommen (s. Abb. 37).

- ← Abb. 36: Zwei wärmeliebende Insektenarten mit vorwiegend submediterraner Verbreitung, die in Halbtrockenrasen räuberisch leben.
- a) Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*, Fangschrecken: Mantodea)
 - b) Schmetterlingshaft (*Ascalaphus libelluloides*: Ascalaphidae)
- (nach [16]).

longicornis

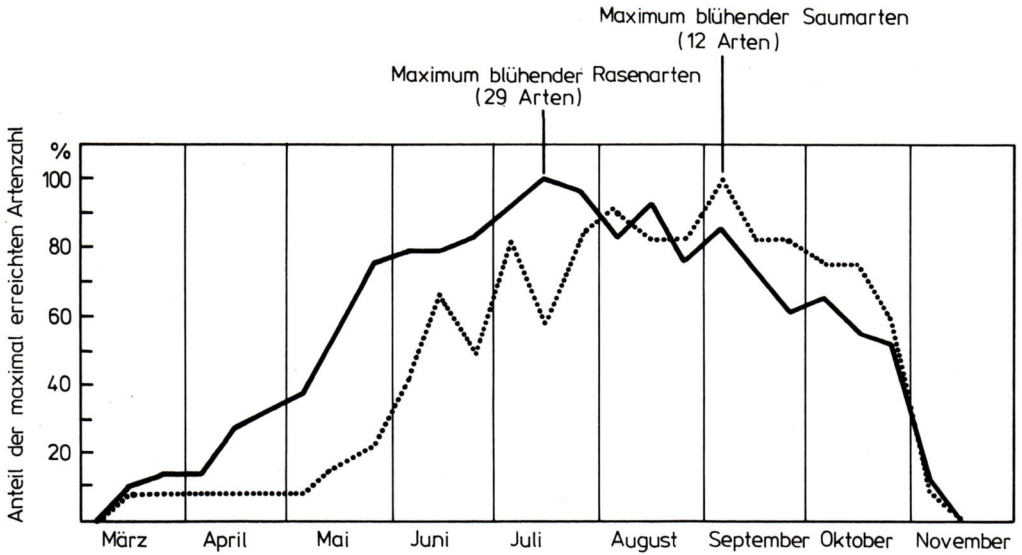


Abb. 37: Phänologisches Verhalten der Rasen-Pflanzenarten (—) und Saumpflanzenarten (.....); Durchschnitt der Jahre 1979/1980 (Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl) (nach [39]).

Für die blütenbesuchenden Insekten stellt das Versaumungsstadium eine beachtliche zeitliche Erweiterung und auch eine wesentliche mengenmäßige Erhöhung ihrer Nahrungsressourcen dar. Allein 40 Wildbienen-Arten und 21 Schmetterlingsarten können diese Saum-Pflanzenarten zusätzlich nutzen (nach [45]). Eine deutliche Veränderung in der Artenzusammensetzung tritt zumindest für Wildbienen und Schmetterlinge nach 40 Jahren nicht ein.

Die zeitliche und mengenmäßige Erweiterung des Nahrungsangebotes kommt in besonderem Maße sozialen Bienenarten wie Hummeln (*Bombus*) und Furchenbienen (*Halictus/Lasioglossum*), aber auch einigen Schmetterlingsarten zugute, so z.B. dem Heufalter (*Colias australis*, Weißlinge: Pieridae), dem Ochsenauge (*Maniola jurtina*, Augenfalter: Satyridae) und den beiden Bläulingen (Lycaenidae) Himmelblauer Bläuling (*Lysandra bellargus*) und Hauhechel-Bläuling (*Polyommatus icarus*). Auch für andere blütenbesuchende Insektengruppen stellen die Saum-Pflanzenarten eine wichtige Nahrungsquelle dar.

1.3 Gefährdung von Biozöosen der Trockenstandorte

Fast alle von uns behandelten Lebensgemeinschaften der Trockenstandorte sind entweder in ihrer Existenz bedroht (qualitative und quantitative Gefährdung) oder in ihrer jetzigen Pflanzen- und Tierartenzusammensetzung (qualitative Gefährdung). Als kaum gefährdet können lediglich einige sehr unzugängliche, Felsen-reiche Steppenheide-Komplexe gelten, die durch den Menschen nicht nutzbar sind, wenn auch hier eine Störung durch Bergsteiger z.B. nicht ausgeschlossen ist.

Obwohl dem Thema Natur- und Landschaftsschutz ein eigenes Heft in dieser Reihe gewidmet ist (Heft 12), sollen wenige Punkte hier schon aufgegriffen werden, die zeigen, daß sinnvoller Natur- und Landschaftsschutz nur bei genauer Kenntnis der zu schützenden Lebensgemeinschaften möglich ist und daß insbesondere bei Biozöosen, die Pflege benötigen, eine wissenschaftliche Grundlage da sein muß.

Pflanzen und Tiere von Trockenstandorten können als besonders gefährdet gelten: so zeigt eine Zusammenstellung (nach [46]), daß von 822 gefährdeten Gefäßpflanzenarten in Deutschland 218 ihren Verbreitungsschwerpunkt in Trockenrasen und wärmeliebenden Gebüschern haben. 37 in Zwergstrauchheiden und Borstgrasrasen, d.h. fast ein Drittel dieser Pflanzen, ist den von uns behandelten Lebensgemeinschaften zuzuordnen.

Ähnliches gilt noch in höherem Maße für viele Tiergruppen, so z.B. für Tagfalter: von 96 gefährdeten Arten haben mindestens 55 ihren Hauptlebensraum an Trockenstandorten (nach [47]).

Meeresdünen

Meeresdünen bedürfen als wichtige Glieder des Küstenschutzes und als Refugien sehr spezifischer Pflanzen- und Tiergemeinschaften strengen Schutzes, wobei Küstenschutz und Biozöosen zu einem Konnex miteinander verwoben sind. Küstendünen sind zwar nicht in ihrer Existenz bedroht, jedoch in ihrer qualitativen Pflanzen- und Tierartenzusammensetzung. Neben Schäden, die durch Betreten der Dünen³¹⁾ durch Touristen entstehen, sind es vor allem die ursprünglich auf den Friesischen Inseln nicht heimischen Kaninchen, die durch ihre starke Vermehrung die Graudünen-Bereiche in ihrer Artenzusammensetzung geändert haben: Die Klein gras-Bestände schwinden mehr und mehr, weil die Kaninchen offene Stellen schaffen und so den ruhenden Sand immer wieder aufreißen. Zudem ändern sie durch ihre Äsung die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft.

31) Dies spielt z.B. für manche röhrenbewohnenden Insekten eine lebensbedrohende Rolle, so daß der in Kap. 1.213 beschriebene Küsten-Sandlaufkäfer (*Cicindela maritima*) durch Trittschäden vom Aussterben bedroht ist.

Ein weiterer Punkt ist die Anpflanzung nicht einheimischer Holzarten, die sich zumeist störend auf die Lebensgemeinschaft auswirkt. Die häufig gepflanzte Kartoffelrose (*Rosa rugosa*), die in südostasiatischen Dünen zu Hause ist, ist zwar nicht eigentlich standortsfremd, doch hat sie z.B. blütenökologisch nur geringe Bedeutung, ganz im Gegensatz z.B. zu der einheimischen Kratzbeere (*Rubus caesius*).

Da es sich bei Dünen um natürliche Lebensgemeinschaften handelt, spielen Pflegemaßnahmen aus biologischer Sicht keine große Rolle, es sei denn für die Sicherungsarbeiten des Küstenschutzes oder um z.B. das Kaninchenproblem zu bekämpfen.

Heiden und Borstgrasrasen

Tieflandheiden gibt es in Deutschland praktisch nur noch in Naturschutzgebieten und auch dort nur kleinflächig (z.B. in der Lüneburger Heide); sie sind somit in ihrer Existenz hochgradig gefährdet. Tausende Hektar von Heideflächen in den Geestgebieten Nord- und Nordwestdeutschlands fielen Kiefernforsten oder Äckern zum Opfer.

Als anthropogene Lebensgemeinschaften bedürfen Heiden der Pflege, die nur nach genauer Kenntnis ihrer Geschichte und Ökologie möglich ist. Die notwendigen Pflegemaßnahmen ergeben sich aus unserer schematischen Darstellung (s. S.37). Bei den heute noch vorhandenen Restbeständen erübrigt sich eine Bewertung; jede Heidefläche ist inzwischen schützenswert. In einer monotonisierten Landschaft mit Kiefernforsten, Kartoffel- und Getreideäckern bietet sie eine vor allem besonders Tierarten-reiche Lebensgemeinschaft. Unter diesen Tierarten findet sich auch ein Parasiten-Komplex, der für die biologische Schädlingsbekämpfung in angrenzenden Monokulturen sehr wichtig sein kann.

So parasitiert z.B. eine Schlupfwespe (*Ichneumon nigritarius*: Ichneumonidae) den Forstschädling Kiefernspanner (*Bupalus piniarius*: Geometridae). Die Schlupfwespe braucht für ihre erste Generation jedoch einen Zwischenwirt; dies kann der Heidekrautspanner (*Ematurga atomaria*: Geometridae) sein (s. Abb. 38).

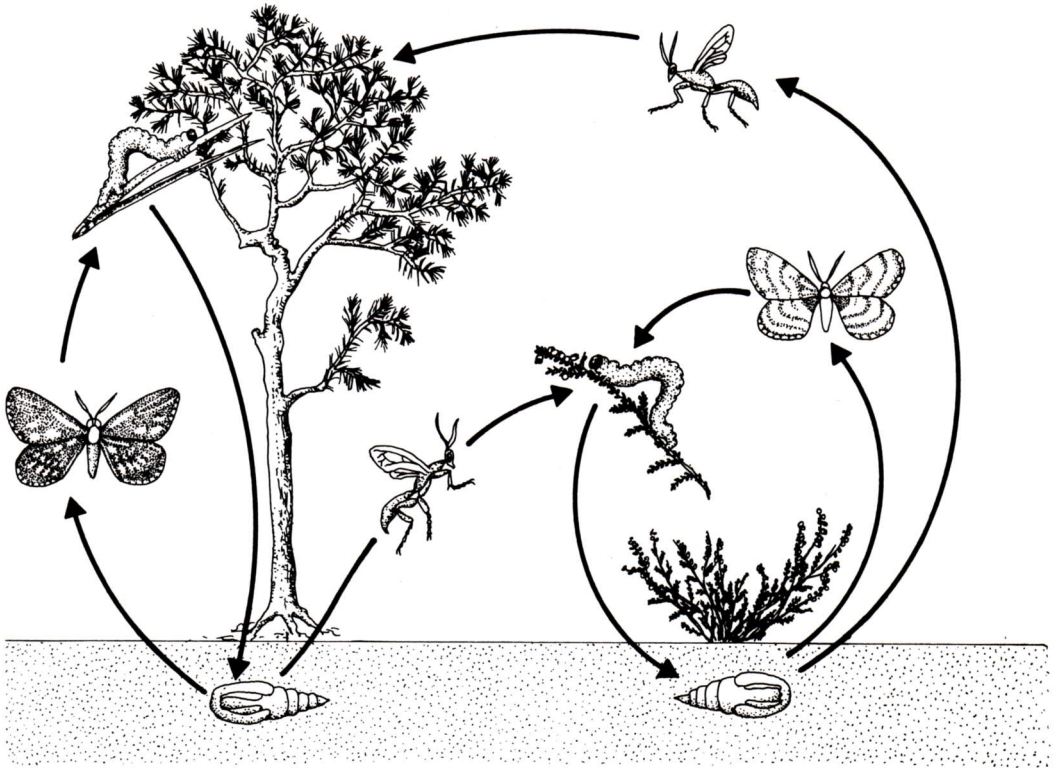


Abb. 38: Die Bedeutung von kleinflächig wechselnden, "intakten" Lebensgemeinschaften am Beispiel eines Parasit-Wirt-Wechselspiels: Schlupfwespe-Heidekrautspanner-Kiefernspanner (s. Text) (nach [48]).

Dieses Beispiel zeigt eine grundsätzliche Bedeutung von "intakten" Lebensgemeinschaften auf, die einen "eisernen Bestand" von Parasiten haben und deren Nahrungspflanzen oder Beutetiere bereitstellen (nach [48]).

Bergheiden sind in vielen deutschen Mittelgebirgen Aufforstungen und Intensivierungen der Grünlandwirtschaft zum Opfer gefallen. Ihre Restbestände verlangen als gefährdete Lebensgemeinschaften strengen Schutz, der hier wiederum auf wissenschaftlicher Grundlage erarbeitete Pflegekonzepte voraussetzt.

Sowohl Tiefland- als auch Bergheiden sind nicht nur als gefährdete Biozöosen schützenswert, sondern auch als kulturhistorische Dokumente heute nicht mehr durchgeführter, altertümlicher Wirtschaftsweisen und als Lebensgemeinschaften von besonderer landschaftsästhetischer Bedeutung.

Halbtrockenrasen

Auch diese sind in ihrer Existenz bedroht, sei es durch Aufforstungen oder Intensivierungen. Jeder Halbtrockenrasen ist bei Düngung in eine trockene Fettwiese oder -weide umwandelbar, deren Artenbestand gegenüber dem Halbtrockenrasen verarmt ist zugunsten von weit verbreiteten Düngezeigern.

Auch die Umwandlung in Rebäcker ist in vielen Gebieten ein Gefährdungsfaktor.

Beweidete und gemähte Halbtrockenrasen müssen in der Regel nach speziell aufgestellten Plänen (Besatzdichte, Mähtermin u.a.) gepflegt werden, so daß keine qualitative Verschiebung des Pflanzenarten-Bestandes eintritt. Nur so hält sich langfristig auch die hier besonders artenreiche Blütenbesucher-Insektengemeinschaft. In manchen gemähten Halbtrockenrasen kann eine Pflege mehrere Jahrzehnte unterbleiben, nicht jedoch in beweideten Flächen, wo durch die inselartig vorkommenden Gehölzgruppen eine Verbuschung rasch eintritt. In länger brachliegenden, ehemals gemähten Halbtrockenrasen stellen sich Stauden ein, die spät im Jahr blühen und so das Nahrungsspektrum für blütenbesuchende Insekten erweitern. Vorbedingung dafür ist eine nicht zu starke Verfilzung des Rasens, die ein Überleben von Halbtrockenrasen-Arten zuläßt.

Glossar

acidoklin	lat. acidus = sauer, gr. klino = hinneigen
Aestivation	lat. aestivare = den Sommer verbringen
Albedo	lat. albedo = weiÙe Farbe
anthropogen	gr. anthropos = Mensch, gr. genos = Abstammung
arid	lat. aridus = trocken
autökologisch	gr. autos = derselbe, gr. oikos = Haus, gr. logos = Lehre
azonal	gr. a = Un..., nicht, gr. zone = Gürtel
Bonität	lat. bonitas = Güte
detritophag	lat. detritus = das Zerreiben, gr. phagos = Fresser
devastierend	lat. devastare = verwüsten
Deviation	lat. deviare = abweichen
Diapause	gr. diapauo = dazwischen ruhen lassen
Dormanz	lat. dormire = schlafen
dystroph	gr. dys = MiÙ..., schlecht, gr. trophe = Nahrung
edaphisch	gr. edaphos = Boden
euryök	gr. eurys = breit, ausgedehnt, gr. oikos = Haus
Geophyt	gr. ge = Erde, gr. phyton = Pflanze
heliophil	gr. helios = Sonne, gr. philos = Freund, liebend
Hibernation	lat. hibernatio = Winterschlaf
homoiohydriŝch	gr. homoios = ähnlid, gr. hydor = Wasser
humid	lat. humidus = feucht
Hydrophyt	gr. hydor = Wasser, gr. phyton = Pflanze
Hygrophyt	gr. hygros = feucht, gr. phyton = Pflanze
kollin	lat. collis = Hügel
Konvergenz	lat. convergere = sich hinneigen
Makroklima	gr. makros = Groß..., gr. klima = Neigung
melioriert	lat. melioratio = Verbesserung
Migration	lat. migratio = Wanderung
Mikroklima	gr. mikros = klein, gr. klima = Neigung
monophag	gr. monos = allein, gr. phagos = Fresser
montan	lat. montanus = gebirgig
Myrmekochorie	gr. myrmex = Ameise, gr. choreo = sich verbreiten
Myrmekophogie	gr. myrmex = Ameise, gr. phagos = Fresser
Neolithikum	gr. neos = jung, neu, gr. lithos = Stein
Ökoton	gr. oikos = Haus
ombrogen	gr. ombros = Regen, gr. genos = Abstammung

organogen	gr. organon = Gerät, gr. genos = Abstammung
phänologisch	gr. phainomenon = Erscheinungsbild, gr. logos = Lehre
phytophag	gr. phyton = Pflanze, gr. phagos = Fresser
poikilohydrisch	gr. poikilos = wechselhaft, gr. hydor = Wasser
poikilotherm	gr. poikilos = wechselhaft, gr. thermos = warm
planar	lat. planum = Ebene
Präferendum	lat. præferre = vorziehen
Saprophag	gr. sapos = faul, gr. phagos = Fresser
soligen	lat. solum = Boden, gr. genos = Abstammung
stenök	gr. stenos = schmal, gr. oikos = Haus
submontan	lat. sub = unterhalb, lat. montanus = gebirgig
synökologisch	gr. syn = mit, zusammen, gr. oikos = Haus, gr. logos = Lehre
Therophyt	gr. theros = Sommer, gr. phyton = Pflanze
topogen	gr. topos = Ort, gr. genos = Abstammung
trophogen	gr. trophe = Nahrung, gr. genos = Abstammung
tropholytisch	gr. trophe = Nahrung, gr. lytikos = mit der Auflösung zusammenhängend
Tropophyt	gr. tropos = Drehung, Richtung, gr. phyton = Pflanze
Xerophyt	gr. xeros = trocken, gr. phyton = Pflanze
xero-thermophil	gr. xeros = trocken, gr. thermos = warm, gr. philos = liebend
zonal	gr. zone = Gürtel
Zoophag	gr. zoon = Tier, gr. phagos = Fresser

Quellennachweis

- 1: Larcher, W.:
Ökologie der Pflanzen, 320 S.
Stuttgart 1973.
- 2: Rothmaler, W.:
Exkursionsflora III. Atlas der Gefäßpflanzen, 568 S.
4. Aufl. Berlin (Ost) 1968.
- 3: Warming, E. & Graebner:
Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 3. Aufl., 988 S.
Berlin 1918.
- 4: Kutschera, L. & Lichtenegger, E.:
Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen, Band 1, 516 S.
Stuttgart, New York 1982.
- 5: Scali, V.:
Imaginal diapause and gonadal maturation of *Maniola jurtina*
(Lepidoptera: Satyridae) from Tuscany.
J. Anim. Ecol. 40: 467 - 472, 1971.
- 6: Heublein, D.:
Die Frage der kleinräumigen Kongruenz von Zootaxozönosen und Vegetationszonierungen. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgemein. N.F. 22: 145 - 167.
Göttingen 1980.
- 7: Steubing, L. & Schwantes, H.O.:
Ökologische Botanik, 285 S.
Heidelberg 1981.
- 8: Dieren, J.W. van:
Organogene Dünenbildung, 304 S.
Den Haag 1934.
- 9: Fukarek, F.:
Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte, 321 S.
Pflanzensoziologie 12. Jena 1961.

- 10: Thienemann, A.:
Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35: 267-285.
Stuttgart 1939.
- 11: Wiemann, P. & Domke, W.:
Pflanzengesellschaften der ostfriesischen Insel Spiekeroog. Mitt. Staatsinst.
Allg. Bot. Hamburg 12: 191-353.
Hamburg 1967.
- 12: Krogerus, R.:
Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an
den Küsten Finnlands. Acta Zool. Fenn. 12: 1-308.
Helsinki 1932.
- 13: Bochmann, G. v.:
Die Spinnenfauna der Strandhaferdünen an den deutschen Küsten. Kieler
Meeresforsch. 3: 38-69.
Kiel 1940.
- 14: Burmeister, F.:
Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systemati-
scher Grundlage. I. Band: Adephaga, 307 S.
Krefeld 1939.
- 15: Warming, E.:
Dansk plantevaekst. 2. Klitterne, 372 S.
København 1909.
- 16: Helfrich, Ch.:
Original.
- 17: Haeseler, V.:
Zur Bionomie der Küstendünen bewohnenden Biene *Osmia maritima* FRIESE
(Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Zool. Jb. Syst. 109: 117-144. 1982.
- 18: Tüxen, R.:
Die Lüneburger Heide. Werden und Vergehen der nordwestdeutschen Heide-
landschaft. In: Kelle, A. (Hrsg.) Neuzzeitliche Biologie: 9-56.
Hannover 1968.

- 19: Peitzmeier, J.:
Die Brutvogelfauna der Nordseeinsel Borkum. Ihre Entwicklung in den letzten 100 Jahren. Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster 23 (2): 1-39.
Münster 1961.
- 20: Gimingham, C.H.:
Ecology of Heathlands, 266 S.
London 1972.
- 21: Smidt, J.T. de:
Interaction of *Calluna vulgaris* and the heather beetle (*Lochmaea suturalis*).
In: Tüxen, R. (Hrsg.) Vegetation und Fauna. Ber. Sympos. Int. Vereinig. Veg.
kunde Rinteln, 179-186.
Vaduz 1976.
- 22: Rabeler, W.:
Die Tiergesellschaft der trockenen *Calluna*-heiden in Nordwestdeutschland.
24.-28. J. ber. Naturhistor. Ges. Hann.: 357-375.
Hannover 1947.
- 23: Heydemann, B. & Müller-Karch, J.:
Biologischer Atlas Schleswig-Holstein. Lebensgemeinschaften des Landes,
263 S.
Neumünster 1980.
- 24: Gauckler, K.:
Die Wildbienenfauna der Nürnberger Gärten (*Apoidea* in hortis Norimbergae).
Mitt. Naturhistor. Ges. Nürnberg 1970: 1-12.
Nürnberg 1971.
- 25: Stresemann, E.:
Exkursionsfauna von Deutschland. 4 Bände.
Berlin (Ost) 1967 ff.
- 26: Schjdtz-Christensen, B.:
Biology and population studies of Carabidae of the Corynephorretum. Nat.
Jutlandica 11: 1-173.
1965

- 27: Rabeler, W.:
Zur Ökologie und Systematik von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. Mitt. flor. soz. Arbeitsgem. N.F. 5: 184-192. Stolzenau/ Weser 1955.
- 28: Schwabe-Braun, A.:
Eine pflanzensoziologische Modelluntersuchung als Grundlage für Naturschutz und Planung. Weidfeld-Vegetation im Schwarzwald: Geschichte der Nutzung-Gesellschaften und ihre Komplexe. Bewertung für den Naturschutz. Urbs et Regio 18, 212 S.
Kassel 1980.
- 29: Ulbrich, E.:
Der Besenginster. Naturschätze der Heimat, Reihe A., 125 S.
Freiburg i.Br. 1920.
- 30: Köllemann, Ch.:
Die Trockenvegetation im Vinschgau. Jb. Ver. Schutz Bergwelt 46: 1-21.
München 1981.
- 31: Schaffner, W.:
Untersuchungen zur Wuchsform und Sproßgestalt des Flügelginsters *Cytisus sagittalis* (L.) Koch. Bot. Jb. 88 (4): 469-514.
Stuttgart 1968.
- 32: Zinnert, K.-D.:
Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Oberrheinebene und im Südschwarzwald vorkommenden Satyriden und Lycaeniden (Lepidoptera). Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg 56: 77-141.
Freiburg i.Br. 1966.
- 33: Gradmann, R.:
Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 1. Band, 470 S.
Stuttgart 1898.
- 34: Meusel, H., Jäger, E. & Weinert, E.:
Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1.
Jena 1965.

- 35: Tischler, W.:
Einführung in die Ökologie. 2. Aufl., 306 S.
Stuttgart, New York 1979.
- 36: Gauckler, K.:
Regensburger Sandbiene, Regensburger Heufalter und Regensburger Geiß-
klee in ihrem süddeutschen Lebensraum. Denkschr. Regensburg. Bot. Ges.
25, N.F. 19: 26-34.
Regensburg 1962.
- 37: Bischoff, H.:
Biologie der Hymenopteren, 598 S.
Berlin 1927.
- 38: Litzelmann, E.:
Pflanzenwanderungen im Klimawechsel der Nacheiszeit. Schr. Dt. Naturk.
ver. N.F. 7., 48 S., 112 Tafeln.
Oehringen 1938.
- 39: Kratochwil, A.:
Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halb-
trockenrasens im Kaiserstuhl: Aspekte der Co-Phänologie, der Biogeographie
und der Co-Evolution. Ein Beitrag zur Blütenökologie auf pflanzen-
soziologischer Grundlage., 597 S.
Diss. Universität Freiburg 1983.
- 40: Mahn, E.-G.:
Über die Vegetations- und Standortsverhältnisse einiger Porphyrkuppen bei
Halle. Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg 6 (1): 177-207.
Halle/ Saale 1957.
- 41: Hess, H.E., Landolt, E. & Hirzel, R.:
Flora der Schweiz. 3 Bände.
Basel und Stuttgart 1967 ff.
- 42: Hempel, W. & Schiemenz, H.:
Ökologische Untersuchungen der Heuschreckenfauna (Saltatoria) einiger
xerothermer Biotope im Gebiet von Meißen. Arch. Natursch. Landschafts-
forsch. 3 (2): 117-138.
1963.

- 43: Schwoerbel, W.:
Die Wanzen und Zikaden des Spitzberges bei Tübingen, eine faunistisch-
ökologische Untersuchung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 45: 462-560.
1957.
- 44: Steffny, H.:
Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden
Schmetterlingen am Schönberg bei Freiburg. Dipl.-Arb. Univ. Freiburg i.Br.
1982, 180 S.
- 45: Kratochwil, A.:
Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera,
Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) in einem versauerten Halbtrockenrasen im
Kaiserstuhl (Südbaden). Ein Beitrag zur Erhaltung brachgefallener Wiesen als
Lizenz-Biotope gefährdeter Tierarten. Beih. Veröff. Naturschutz Land-
schaftspfl. Bad.-Württ. 34.
Karlsruhe 1983.
- 46: Sukopp, H., Trautmann, W. & Korneck, D.:
Auswertung der Roten Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen in der
Bundesrepublik Deutschland für den Arten- und Biotopschutz. Schriftenr.
Vegetationsk. 12, 138 S.
Bonn-Bad Godesberg 1978.
- 47: Blab, J. & Kudrna, O.:
Hilfsprogramm für Schmetterlinge. Naturschutz aktuell, 135 S.
Greven 1982.
- 48: Wilmanns, O.:
Ökologische Pflanzensoziologie. 2. Aufl., 351 S.
Heidelberg 1978.
- 49: JUCN (Internat. Union f. Conserv. of Nature and Nat. Resources):
Feuchtgebiete: Definition und Kriterien, Natur und Landschaft 48, 10, S.
291.
1973.

