

Biologische Krusten in basenreichen Sand-Ökosystemen des *Koelerion glaucae*-Vegetationskomplexes: taxonomische Struktur und Empfindlichkeit gegenüber mechanischen Störungen

– Tanja Hach, Burkhard Büdel, Angelika Schwabe –

Zusammenfassung

Im *Koelerion glaucae*-Vegetationskomplex der nördlichen Oberrheinebene konnten auf Arenosol-Standorten biologische Krusten identifiziert werden. Die basenreichen offenen Sande werden in den obersten Millimetern der Bodenschicht größerflächig mit Deckungen von 80 bis fast 90 % von diesen Krusten überzogen, wenn keine mechanischen Bodenstörungen auftreten. Es wurden bei der Analyse von 18 Krusten-Kleinflächen (je 5 x 5 cm) insgesamt 10 Taxa der *Cyanobacteria*, 9 Taxa der *Chlorophyta/Chrysophyta*, 3 Flechten- und 4 Moostaxa gefunden (mittlere Zahl der Taxa/Kleinfläche: 19,2), wobei vor allem *Nostoc*, *Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Zygonium* und Protonemata in den Proben dominant auftraten. Funktionelle Leistungen dieser Krusten liegen u. a. in der Festigung von Substrat und der Fixierung von Luftstickstoff (letzteres durch die im Gebiet dominant auftretenden Cyanobakterien). Da einige Gebiete seit 1999 mit Schafen beweidet werden, stellt sich die Frage, ob mechanische Störungen der Bodenoberfläche durch Tritt die Krusten zerstören und wenn, ob sie innerhalb eines Jahres regenerieren können. Um dies zu prüfen, wurde ein Experiment angelegt. Es war möglich, nach Anlage von systematisch verteilten 2 x 65 Flächen (je 20 x 20 cm) nicht nur den Faktor „künstliche“ mechanische Störung, sondern auch Störung durch Trittsiegel von Schaf und Esel zu untersuchen. Alle 65 Flächen wurden mit einer Grundaufnahme (Prozentskala) im August 2002 im Hinblick auf die makroskopisch sichtbaren Organismen und die Krustendeckung aufgenommen. Im Juli 2003 erfolgte dann die erneute Aufnahme nach im Herbst 2002 durchgeführter „künstlicher“ mechanischer Störung von 40 Flächen und Trittsiegel-Störung von 25 Flächen (13 Schaf, 12 Esel). Die Krusten regenerierten weder im Jahre 2003 noch bis Juli 2004. – Durch dieses Ergebnis entsteht eine ambivalente Situation: Auf der einen Seite ist ein Schutz der Krustendiversität vor den mechanischen Effekten der Weidetiere zumindest auf einigen Flächen notwendig. Auf der anderen Seite entstehen durch ein standortgemäßes Weidemanagement aus konsolidierten und oft ruderalisierten Rasen wiederum *Koelerion glaucae*-Fluren. Eine sehr extensive kurzzeitige Hütelhaltung auf Teilen der *Koelerion glaucae*-Flächen wird empfohlen.

Abstract: Biological crusts in base-rich sand ecosystems of the *Koelerion glaucae* vegetation complex: taxonomical structure and sensitivity towards mechanical disturbances

Biological crusts have been identified in arenosol stands of the *Koelerion glaucae* vegetation complex of the northern upper Rhine valley. If there are no mechanical disturbances, the upper millimeters of open sandy sites, which are rich in bases, are covered to a large extent (80–90 %) by such crusts. In the course of the analysis of 18 microplots (each 5 x 5 cm) altogether 10 taxa of *Cyanobacteria*, 9 of *Chlorophyta/Chrysophyta*, 3 of Lichenes and 4 of Bryophyta were identified (average number of taxa/microplot 19.2); especially *Nostoc*, *Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Zygonium* and protonemata were dominant in the samples. There are functional benefits of these crusts, e.g., substrate consolidation and N-fixation (the latter by the dominant *Cyanobacteria*). Some of the areas have been grazed by sheep since 1999, raising the question whether this causes irreversible mechanical destruction of the soil surface and if so, whether regeneration takes place within one year. To document the effects of mechanical disturbances an experimental design was established. It was possible to analyse not only the factor “artificial mechanical disturbance” but additionally the effects of disturbances by hoofprints (systematic design for all disturbance types in total: 2 x 65 plots, each 20 x 20 cm). All plot areas were sampled with respect to vascular plant species, macroscopically visible cryptogams and the cover values of biological crusts in

August 2002 using a percent scale. After artificial mechanical disturbance (40 plots) and hoofprint disturbance (13 sheep, 12 donkeys) in autumn 2002, a second analysis of the plots was performed in July 2003. – In the disturbed plots there was no crust regeneration in the year 2003 and even not until July 2004. As far as nature conservation is concerned, this result leads to an ambivalent situation. On one hand biological crusts need to be protected by excluding mechanical disturbances by livestock, but on the other hand dynamic processes associated with site-typical grazing management are necessary to invigorate *Koelerion glaucae* stands from ruderalized sandy grassland. Therefore in the case of intact *Koelerion glaucae* stands only very extensive grazing systems of parts of the areas are recommended.

Keywords: biological soil crusts, *Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Cyanobacteria*, disturbance, diversity, hoofprints, grazing impact.

1. Einführung

Bei den langjährigen Untersuchungen der Darmstädter geobotanischen Arbeitsgruppe in Sand-Ökosystemen der nördlichen Oberrheinebene zeigte sich, dass eine der unbeweideten Dauerflächen im *Koelerion glaucae*-Komplex ohne sichtbare Sanddynamik in 8 Jahren nur geringe Anzeichen für eine Sukzession zeigte. Wir machten die Entdeckung, dass dort offene biologische Krusten auftreten, die zumeist nur nach einer Regenperiode als dunkle Flächen gut sichtbar sind (Abb. 1a, b); sie könnten möglicherweise zur relativen Stabilität von Pionierstadien beitragen. Diese Krusten sind im Gebiet der Kalksande weit verbreitet. Der *Koelerion glaucae*-Vegetationskomplex ist typisch für basenreiche, offene Sande in subkontinental getönten Gebieten Mitteleuropas. Bezeichnende Pflanzengesellschaften sind das *Bromo-Phleetum arenarii* (erste Pionierstadien) und, in der Sukzession nachfolgend, das *Jurineo cyanoidis-Koelerietum glaucae* (SCHWABE et al. 2004a, b, SÜSS et al. 2004). Kleinflächig treten typische ruderalen Arten der Sande auf, so z. B. *Salsola kali* ssp. *tragus*, *Setaria viridis* (C4-Pflanzen) und *Corispermum leptopterum*. Bestände des *Koelerion glaucae* gehören zu den prioritären Lebensräumen der FFH-Richtlinie; *Jurinea cyanoides* ist eine Art des FFH-Anhangs (SSYMANK et al. 1998).

Biologische Krusten („biological soil crusts, cryptogamic, microbiotic, cryptobiotic or microphytic crusts“: BELNAP 2001a, BELNAP et al. 2001a) findet man weltweit u. a. in Sand-Ökosystemen, aber auch auf anderen Substraten (s. dazu den Sammelband BELNAP & LANGE 2001a). Der Schwerpunkt des Vorkommens liegt in semiariden/ariden Gebieten oder an edaphisch ariden Mikrostandorten (Karte bei BÜDEL 2001). Diese Standorte sind zumeist durch Temperatur- und Wasserstress gekennzeichnet (sowohl sehr heiße als auch kalte Klimate) und können durch diese Stress-Faktoren z. T. durch Phanerogamen nicht besiedelt werden. Sie zeichnen sich durch eine enge „Assoziation“ zwischen Bodenpartikeln, Cyanobakterien, eukaryontischen Algen, Pilzen, Flechten und Moosen (oft Moosprotone-mata) aus; die Organismen befinden sich in den obersten Millimetern des Bodens oder direkt an der Oberfläche. Die Bodenpartikel werden durch die Organismen aggregiert und z. T. regelrecht „verklebt“ (BELNAP et al. 2001b). Vielfach treten sie in den ariden Gebieten als offenbar langlebige Stadien auf und decken z. B. in Teilen der Negev-Wüste 85–90 % der Oberfläche (LANGE et al. 1992). Für humidere Standorte wird diskutiert, ob sie Wegbereiter einer Sukzession sein könnten. Parallel zur Phanerogamen-Sukzession stellte PLUIS (1994) in sauren niederländischen Binnendünengebieten einen Sukzessionsgradienten von Cyanobakterien (*Oscillatoria* spec.) über Pionierarten aus der Gruppe der Grünalgen (*Klebsormidium* spec., z. T. gefolgt von *Zygonium ericetorum*) fest.

Man findet auf sauren Böden mehr eukaryontische Algen, auf kalkhaltigen oder salzhaltigen mehr Cyanobakterien (BELNAP et al. 2001a, b, ROSENTRÉTER & BELNAP 2001). Biologische Krusten stabilisieren den Boden und akkumulieren Stickstoff im Boden (BELNAP 2001b, BELNAP & LANGE 2001b). Bei flachen Krusten in warmen Gebieten wird zwar Wasser in den Organismen gebunden, die Infiltrationsrate allgemein in das Substrat wird aber verringert im Gegensatz zu rauen, strukturierten Krusten mit Mikrorelief in kälteren Klimaten (BELNAP et al. 2001a).

Werden die biologischen Krusten gestört, so reduziert sich die Deckung und Artenzahl der Kruste dramatisch, und es ist abhängig von Klima, Bodentyp und der Evapotranspiration, wie schnell und ob sich die gestörten Krusten wieder regenerieren (BELNAP & ELDRIDGE 2001). Über Regenerationszeiten von Krusten ist für viele Ökosystem-Typen nichts bekannt.

Für unser System, in dem nach unserem Wissen biologische Krusten noch nicht untersucht wurden, stellten sich die folgenden Fragen:

1. Welche Organismengruppen lassen sich in den Krusten nachweisen?
2. Wie empfindlich sind die Krusten gegenüber mechanischen Störungen, und regenerieren sie in kürzeren Zeitperioden?

Neben der Erarbeitung von Grundlagen spielt die zweite Frage im Zusammenhang mit dem Beweidungsmanagement der Gebiete eine große Rolle. Durch extensive Schaf-Beweidung werden zur Zeit ruderalisierte Sandrasen „redynamisiert“; d. h. konsolidiertere Rasen sollen sich durch regressive Prozesse in die aus Naturschutzsicht besonders wertvollen *Koelerion glaucae*-Fluren rückentwickeln. Um den Schutz der biologischen Krusten zu gewährleisten, sind Kenntnisse zur Besiedlungs- und Wiederbesiedlungsdynamik der Krusten-Organismen sehr wichtig.

2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen zu den biologischen Krusten wurden im Naturschutzgebiet „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz von Darmstadt“ (71 ha) durchgeführt (genaue Angaben zur Flächengeschichte s. ZEHM & ZIMMERMANN 2004). Die Fläche liegt im Bereich subkontinental und subatlantisch geprägter Sandstandorte der nördlichen Oberrheinebene (Jahresmitteltemperatur 9–10 °C, im Jahre 2003 10,5 °C). Die durchschnittliche Niederschlagsmenge beträgt 600–700 mm; im Jahr 2003 waren es nur 545 mm (Deutscher Wetterdienst, Station Mathildenhöhe/Darmstadt), im Untersuchungsgebiet wahrscheinlich noch weniger. Die Zahl der Sonnenstunden im Jahr lag nach Angaben des Deutschen Wetterdienstes für die Station Mathildenhöhe von 1992 bis 2002 im Mittel bei 1600, im Jahre 2003 waren es 2220. Charakteristisch für die südhessischen Sandgebiete ist eine Verzahnung von Pflanzenarten mit subkontinentaler (*Koeleria glauca*, *Stipa capillata* u. a.), submediterran-atlantischer (*Silene conica* u. a.) oder subatlantischer Verbreitung (*Corynephorus canescens* u. a.). Das Untersuchungsgebiet ist durch kalkreiche Sande (spät- und postglazial ausgewehtes Material von Rheinsanden aus den Kalkalpen) und bei stärkerer Konsolidierung durch oberflächennah versauerte Sande charakterisiert. Die Untersuchungen zu den biologischen Krusten beschränken sich auf basenreiche Arenosol-Standorte im *Koelerion glaucae*-Komplex im östlichen Teil des Gebietes (s. Vegetationskarte von PAETZ 1999, s. auch ZEHM & ZIMMERMANN 2004). Eine Stetigkeitstabelle zur Vegetation findet sich bei SCHWABE et al. (2004a), weitere Aufnahmen sind bei ZEHM (1997) wiedergegeben.

3. Material und Methoden

Zur Untersuchung der biologischen Krusten und ihrer Regenerierbarkeit wurden im August 2002 insgesamt 2 x 65 Flächenpaare von je 20 x 20 cm eingerichtet und aufgenommen (s. u.). Alle Flächen hatten eine hohe Krustendeckung von ca. 80 bis 90 %. Die Flächen wurden systematisch in durch Schafbeweidung ungestörten Bereichen des *Koelerion glaucae*-Komplexes zwischen Sandwegrändern und beweideten Flächen verteilt (Abb. 1 a) in unmittelbarer Nähe der bereits erwähnten Dauerfläche. Die einzelnen Flächenpaare liegen in der Regel benachbart mit einem Pufferstreifen von mindestens 5 cm. Das Konzept war, insgesamt die Hälfte der Flächen (65) experimentell zu stören und die andere Hälfte als Kontrollflächen zu behandeln. Durch eine nicht erwartete Störung durch ausgebrochene Schafe (Beeinträchtigung von 13 Flächen) und Esel (Beeinträchtigung von 12 Flächen) wurden insgesamt 25 der Flächen durch Trittsiegel gestört (23.9.02, 6.10.02, nach erfolgter Grundaufnahme). Dieser Effekt wurde als „Experiment der Natur“ (KÖRNER 2002) aufgegriffen, so dass es nun möglich war, 40 Flächen experimentell zu stören, 25 Flächen mit Trittsiegel-Störung zu untersuchen und jeweils 40 + 13 + 12 Vergleichsflächen zuzuordnen. Die experimentelle Störung erfolgte im Oktober 2002

durch Bodenabhebung bis in eine Tiefe von 1–1,5 cm. Nach der erfolgten Weidetier-Störung wurden die Flächen eingezäunt (Elektroknottennetz, ca. 100 cm Höhe, 10 cm x 10 cm Maschenweite), so dass im Verlauf des Experimentes keine weitere Weidetier-Störung auftrat.

Die Untersuchungsflächen wurden zu zwei Zeitpunkten im Hinblick auf makroskopisch sichtbare Organismen und Krustendeckung aufgenommen (vor der Störung im August 2002 und nach der Störung im Juli 2003). Die Aufnahmen erfolgten nach 1–3 Regentagen, um eine korrekte Schätzung der Krustendeckung zu erreichen. Die Aufnahme der makroskopisch sichtbaren Organismen wurde aufgrund ihrer geringen Deckung in 1 %-Schritten durchgeführt. Zusätzlich notierten wir die Deckung der akrokarpn Moose, offener Stellen und die Deckung der Phanerogamen in Prozent.

Die Untersuchungen erfolgten im „Jahrhundertssommer“ 2003 mit stark (sub)ariden Verhältnissen (s. dazu die Ordination der Klimadaten 1981–2003 bei ZEHM & ZIMMERMANN 2004).

Die 20 cm x 20 cm Proben der biologischen Krusten (auf den 40 mechanisch gestörten Flächen) wurden sorgfältig abgehoben, im Trockenschrank bei 35 °C unter ständiger Luftzufuhr 45 h getrocknet und anschließend in Pappkartons aufbewahrt. Für die Bestimmung der Organismen der biologischen Krusten wurden sechs „Kartons“ mit je 20 cm x 20 cm Proben untersucht, aus denen je 3 Teilproben (Σ 18) von 5 cm x 5 cm Größe mikroskopiert wurden. Bei den Krusten der sechs Kartons erfolgte eine Auswahl nach dem Zufallsprinzip, stratifiziert nach den Teilgebieten des systematischen Designs. Die Bestimmung der Organismen erfolgte nach ETTL & GÄRTNER (1995), GEITLER (1932), FRAHM & FREY (1992) und WIRTH (1995). Es war methodisch nicht möglich, genaue Deckungsschätzungen der Krustenorganismen durchzuführen; es wurden aber diejenigen Sippen mit einem Symbol (xx) in der Tab. 1 gekennzeichnet, die dominant auftraten. Die Nomenklatur der Cyanobakterien und der Mikroflora richtet sich nach GEITLER (1932), KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS (1999) und ETTL & GÄRTNER (l. c.), diejenige der Flechten nach WIRTH (1995), der Moose nach KOPERSKI et al. (2000), der Phanerogamen nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), die Syntaxa folgen OBERDORFER et al. (2001).

Die pH-Werte der obersten Boden-Millimeter wurden elektrometrisch an frischem Bodenmaterial in Calciumchlorid-Lösung gemessen (zunächst geschüttelt, nach 12 Stunden gemessen, Suspension aus 10 g Feinerde und 25 ml Lösung). Je 15 Einzelproben sind zu 2 Mischproben vereinigt worden. Ein Test auf Calciumcarbonat erfolgte mit 10 % HCl. Statistische Analysen wurden mit gemischten linearen Modellen (proc mixed, SAS 8.2) durchgeführt (s. LITTELL et al. 2000).

Ergebnisse

3.1. Taxonomische Struktur der Krusten und Diversität (Tab. 1, Abb. 1 a–h)

Auf den ersten Blick war zu erkennen, dass Moosprotonemata, Steinchen, Sandkörner, Algen und Cyanobakterien eng miteinander verbunden sind, während die Flechten eher locker dem Substrat aufliegen oder vereinzelt in dieses hineinragen. Neben den Moosen sind vor allem *Collema* spec. (zumeist *Collema tenax*) und große Lager von *Nostoc commune* makroskopisch sichtbar (Abb. 1 b). Die hier entwickelten Krusten lassen sich als „Cyanobacterial crusts“ sensu BELNAP et al. (2001a), die charakteristisch für basenreiche Standorte sind, bezeichnen. Dem entspricht auch der gemessene pH-Wert von 7,1 (6 Proben mit minimaler Schwankung) und das anhaltende Aufbrausen beim Calciumcarbonat-Test (mindestens 5 % Calciumcarbonat-Gehalt). Kleinste Calciumcarbonat-Teilchen sind mit bloßem Auge erkennbar. BERGMANN (2004) ermittelte in benachbarten *Koelerion glaucae*-Flächen im Oberboden (0–10 cm) pH-Werte um 7,5 und CaCO₃-Werte von 7–18 % (letztere gemessen mit pulverisiertem Feinboden unter Essigsäure-Zugabe und nachfolgender pH-Messung). Die verschiedensten Organismen wurden bis in eine Tiefe von 5 mm gefunden, konzentrierten sich jedoch auf die oberen 3 mm. Es zeigte sich, dass die dunkelsten Stellen der Krusten am reichsten an Organismen waren, während hellerer Sand wenige Cyanobakterien, Grünalgen und auch wenig Protonemata enthielt. Diejenigen Mikroflächen der biologischen Krusten, die eine hohe Moosdeckung aufweisen, enthalten weniger Cyanobakterien und eukaryontische Algen als Stellen mit geringer Moosdeckung, dafür sind dort reichlich Chloro- und Caulonema vorhanden und sie erscheinen eher schwarz, während Stellen mit weniger Protonemata eher grau gefärbt sind.

Organismen wie *Microcoleus* (Abb. 1 c, d), *Lyngbya* und *Zygonium* (Abb. 1 e) fanden sich in allen Bereichen der Krusten, während coccale Cyanobakterien und coccale Grünalgen nur in den stark verklebten Bereichen der Kruste zu finden waren, die sich meist an oder nahe der Substratoberfläche befanden. *Nostoc* (Abb. 1 f) wurde überall hauptsächlich an der Oberfläche, aber auch in Bodenvertiefungen bis ca. 1 mm gefunden. Kieselalgen wuchsen fast ausschließlich zwischen den Moosen, während *Lyngbya* auch häufig unter größeren Steinchen in großen Mengen auftrat.

Neben intakten Organismen fanden sich viele Zellbruchstücke, unterschiedliche Formen und verschiedene Entwicklungsstadien der Organismen. In den untersuchten Proben wurden auch tierische Organismen wie Vertreter der Gattung *Paramecium*, die z. T. in hohen Individuenzahlen auftraten, sowie Nematoden gefunden.

Es dominierten Cyanobakterien mengenmäßig und in der Anzahl der nachgewiesenen Taxa (Tab. 1). Moosprotonemata (*Caulonema* und *Chloronema*) waren in allen untersuchten Flächen vorhanden und in fast allen Proben dominant vertreten.

Zu den Taxa/Gruppen, die in allen 18 Teilproben vorkamen, zählen *Microcoleus*, *Nostoc*, *Oscillatoria* (Abb. 1 g), *Synechococcus*, *Chlorococcum*, *Zygonium*, *Tortella inclinata*, *Tortula ruraliformis* sowie Moos-Protonemata. Keines der genannten Taxa kam in allen Teilproben dominant vor. Weitere Organismen, die häufig in den Teilproben zu finden waren, sind *Lyngbya*, *Klebsormidium* (beide in 94 % aller Teilproben), *Chroococcus*, *Gloeocapsa* (Abb. 1 h), *Gloeobotrys*, *Collema* (alle in 89 %), *Tolypothrix* (78 %) und *Anabaena* (67 %). *Chlamydomonas*, *Chlorella* und *Ceratodon purpureus* kamen in 50 % der Teilproben vor.

Insgesamt konnten 10 Taxa von Cyanobakterien, mindestens 9 Taxa eukaryontischer Algen, 3 Flechten- und 4 Moostaxa nachgewiesen werden. Die 10 Cyanobakterien-Gattungen gehören zum Großteil in die Ordnungen der *Nostocales* und *Oscillatoriales*. Nur drei Gattungen werden zu den *Chroococcales* gezählt. So konnten nur bei wenigen Gattungen die Arten bestimmt werden. Es kommen mindestens zwei verschiedene *Microcoleus*-Arten vor. Bei *Nostoc* konnten grüne und braune Lager identifiziert und auch zwei Arten (*N. commune*, *N. microscopium*) bestimmt werden. Die Gattung *Synechococcus* ist wahrscheinlich mit der Art *S. aeruginosus* in den Krusten vertreten und *Gloeocapsa* mit *G. compacta*. Die Organismen der *Bacillariophyceae* (alle *Pennales*) gehören mindestens zu drei Arten (W. ULLRICH, pers. Mitt.).

Die Gallertflechten der Gattung *Collema* konnten aufgrund ihres Entwicklungszustandes nicht alle bestimmt werden; *Collema tenax* wurde jedoch häufig im Gebiet nachgewiesen (R. CEZANNE, n. p.). *Cetraria aculeata* und *Cladonia furcata* s.l. waren selten vertreten (in einer bzw. zwei Teilproben) und von sehr schütterem Wuchs. Die vier nachgewiesenen Moosarten deckten z. T. mehrere Prozent der Flächen (*Tortella inclinata*: bis 4 % Deckung, *Tortula ruraliformis*: bis 3 % Deckung). *Bryum argenteum* war das einzige Moos, das nur in geringen Mengen (Deckung < 1 %) vorkam.

Die mittlere Zahl der in Tab. 1 aufgeführten Taxa liegt pro Aufnahmefläche bei 19,2 (Amplitude: 10–22) (ohne Chloro-/Caulonema), bei Berücksichtigung weiterer Artendifferenzierungen (s. o.) aber weitaus höher.

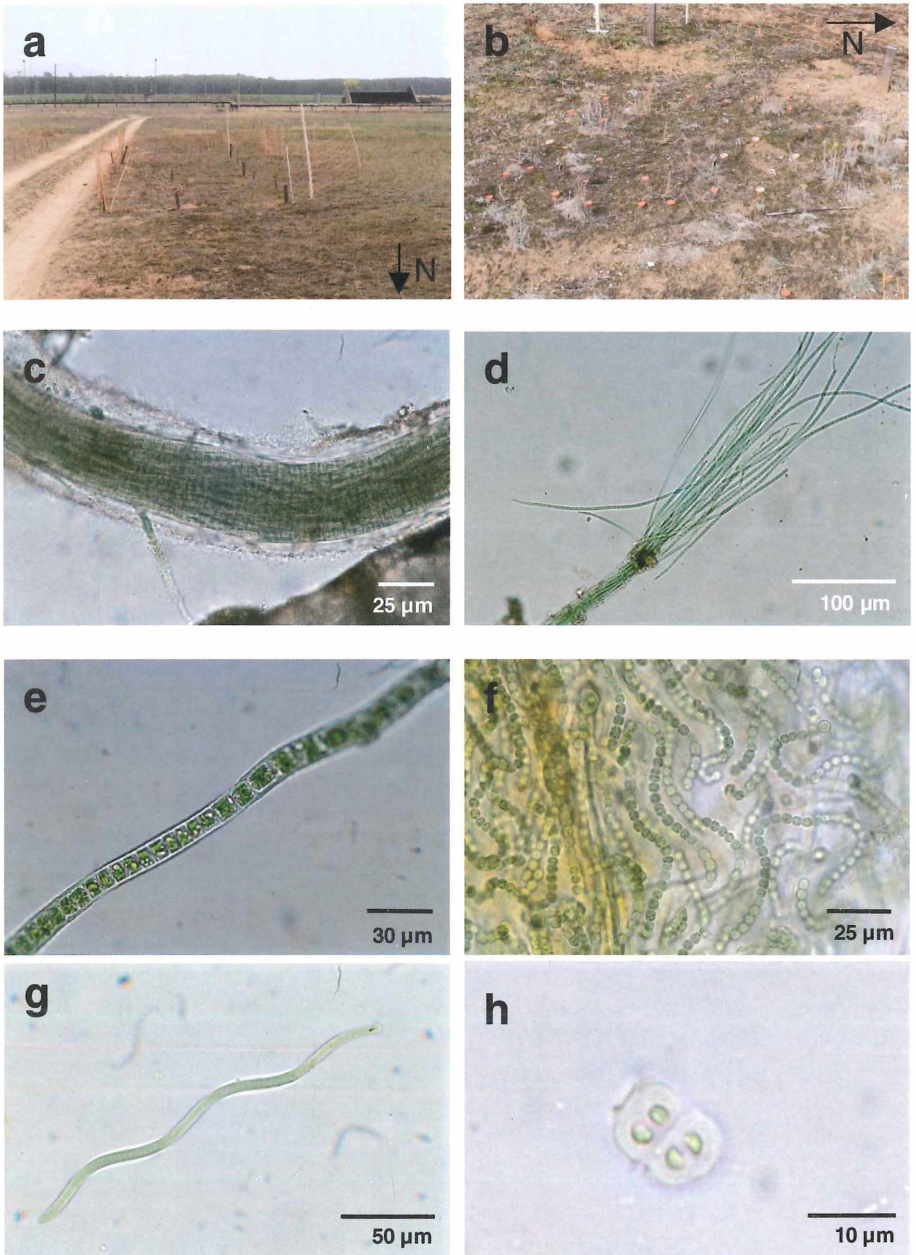
3.2. Effekte von natürlichen und künstlichen Störungen auf die biologischen Krusten und die Phanerogamen-Gemeinschaft

Wir beschränken uns im Folgenden vor allem auf die Ergebnisse, die in der Stetigkeitstabelle dargestellt sind (Tab. 2). Weitergehende Analysen mit Ordinationen (DCA) ergaben entsprechende Resultate (HACH 2004). Zur Dokumentation der sehr langsamen Entwicklungsprozesse in solchen Krustenflächen geben wir die Ergebnisse der Dauerflächen-Untersuchung wieder (Tab. 3). Die floristische Struktur der Phanerogamen änderte sich hier in 8 Vegetationsperioden nicht; die Deckung der Cyanophyteen-Kruste hat sich zugunsten der Deckung von *Tortula ruraliformis* verringert. Bedingt durch die große Fläche von 25 m² erfasst die Dauerfläche einen Ausschnitt des *Koelerion glaucae*-Komplexes mit Cyanophyteen-Kruste, *Bromo-Phleetum* und fragmentarischem *Jurineo-Koelerietum* (ohne *Jurinea*).

Tabelle 1: Stetigkeitstabelle der in biologischen Krusten im Gebiet „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz von Darmstadt“ nachgewiesenen Organismen (xx = dominantes Vorkommen).

Zahl der Taxa: ohne Chloro-/Caulonema. Eine Spalte bezieht sich jeweils auf eine 5 x 5 cm-Fläche.

Probennr:	1. 1	1. 2	1. 3	2. 1	2. 2	2. 3	3. 1	3. 2	3. 3	4. 1	4. 2	4. 3	5. 1	5. 2	5. 3	6. 1	6. 2	6. 3
Zahl nachgew. Taxa	10	16	17	19	15	18	19	22	17	20	21	22	20	20	20	21	19	19
Cyanobacteria:																		
<i>Anabaena</i>	x	.	.	x	.	x	x	x	.	x	x	x	.	x	x	x	.	x
<i>Calothrix</i>	x	x	.	x	.	x	x	x	.	x
<i>Chroococcus</i>	.	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Gloeocapsa</i>	.	x	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Microcoleus</i>	xx	x	x	xx	x	x	x	xx	x	x	x	xx	xx	x	x	xx	x	x
<i>Nostoc</i>	xx	xx	xx	xx	xx	x	xx	xx	x	x	x	x	xx	x	xx	xx	xx	xx
<i>Oscillatoria</i>	x	xx	x	xx	x	xx	x	x	x	x	xx	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lyngbya</i>	.	x	x	x	xx	x	xx	x	xx	x	x	x	x	x	x	xx	xx	xx
<i>Synechococcus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Tolypothrix</i>	.	x	.	.	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Chlorophyta/ Chrysophyta:																		
Bacillariophyceae	.	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Chlamydomonas</i>	.	.	x	x	.	.	x	x	x	x	x	x	x	.
<i>Chlorella</i>	.	.	x	x	.	.	.	x	x	x	x	x	x	x
<i>Chlorococcum</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Coccomyxa</i>	.	x	.	x	.	.	x	x	x
<i>Gloeobotrys</i>	.	x	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Klebsormidium</i>	.	x	x	x	x	x	x	x	xx	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Xanthonema</i>	.	.	x	x	x	.	x	.	x	.	.	.
<i>Zygonium ericetorum</i>	x	xx	x	xx	x	xx	xx	xx	xx	xx	xx	x	xx	x	x	x	x	x
Bryophyta:																		
<i>Bryum argenteum</i>	x	x	.	.	.	x	x	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	x	x	x	x	x	.	x	.	x	x	x
<i>Tortella inclinata</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	xx	xx	x	x	x	x	xx	xx	xx
<i>Tortula ruraliformis</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Chloronema/ Caulonema	xx	xx	xx	xx	x	xx	x	xx	x	xx	x	x	x	x	x	xx	xx	xx
Lichenes:																		
<i>Cetraria aculeata</i>	x
<i>Cladonia furcata</i> agg.	.	.	x	x
<i>Collema tenax/ sp.</i>	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	.	x



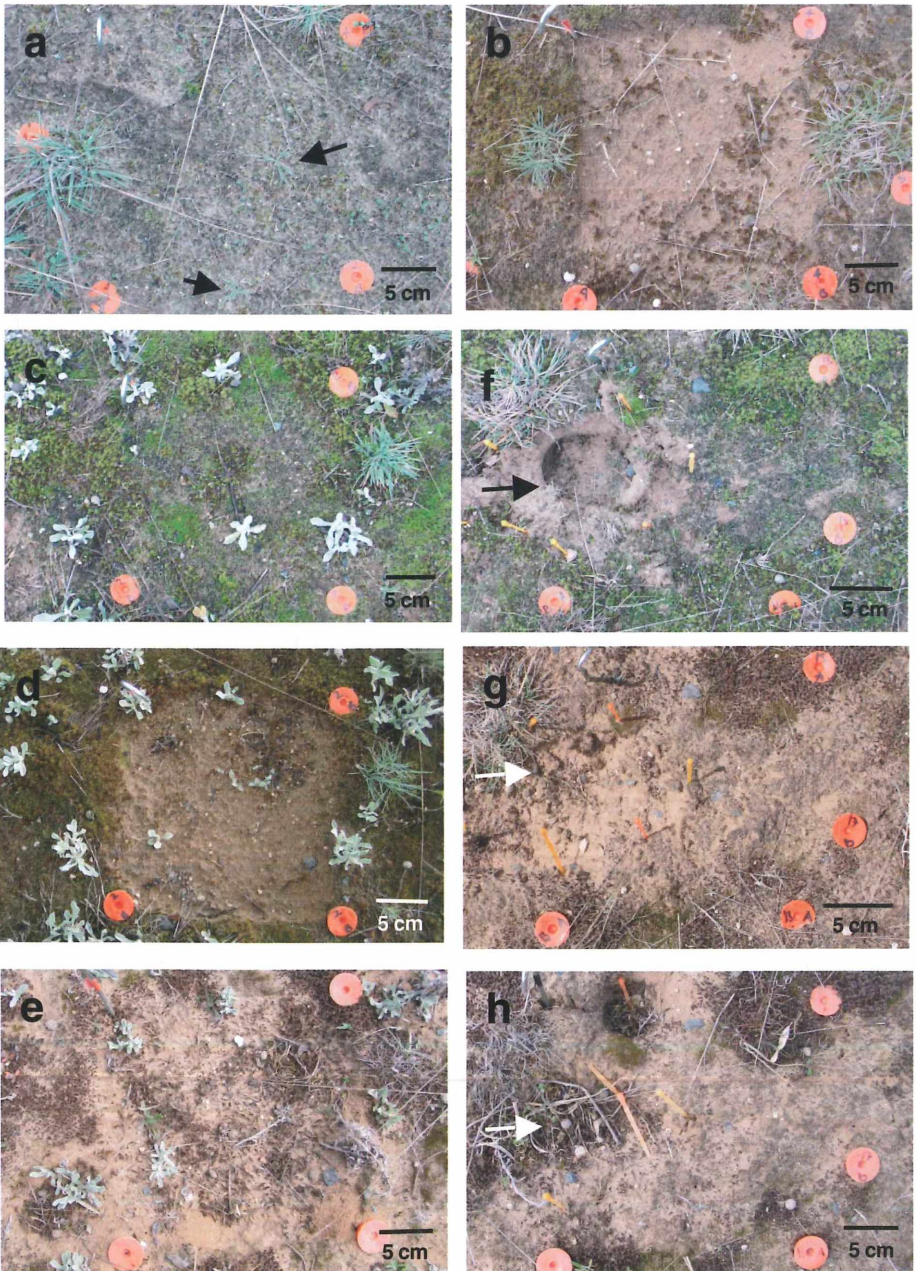


Abbildung 2: a Eine Untersuchungsfläche im Jahr 2002 vor der Störung, Pfeile: *Koeleria glauca* (31.10.02).
 b Dieselbe Fläche nach mechanischer Störung, deutlich ist die Wiederbesiedlung durch *Tortula ruraliformis* erkennbar (21.5.03).
 c Eine Untersuchungsfläche mit *Helichrysum arenarium* im Jahr 2002 vor der Störung (31.10.02).
 d Dieselbe Fläche nach mechanischer Störung, deutlich ist der Wurzelausschlag von *Helichrysum arenarium* erkennbar (21.5.03).
 e Dieselbe Fläche wie c im Jahr 2004, neben der Wiederbesiedlung durch *H. arenarium* und *Tortula ruraliformis* etablieren sich auch neue Phanerogamen-Individuen (z. B. *Psyllium arenarium*) (21.4.04).
 f Untersuchungsfläche, frisch durch Eseltritt (Pfeil) gestört (31.10.02).

Die Stetigkeitstabelle (Tab. 2) ist in drei Hauptgruppen aufgeteilt: zunächst werden 6 Spalten (1u–6u) aus dem Jahre 2002 mit den ungestörten Flächen wiedergegeben (2 x 40, 2 x 13, 2 x 12); es folgen 3 Stetigkeitsspalten (7u–9u) mit ungestörten Vergleichsflächen aus dem Jahre 2003 (1 x 40, 1 x 13, 1 x 12) und 3 Stetigkeitsspalten (10g–12g) mit den 3 Störfaktoren: mechanisch (10 g), Schaf (11g), Esel (12 g) (1 x 40, 1 x 13, 1 x 12). Die Flächengröße ist jeweils 20 x 20 cm; die prozentuale Deckung des Trittsiegels ist in den Spalten 11 g, 12 g angegeben. In der Abb. 2 werden mechanische Störung (a–e) und Trittsiegel-Störung (f–h) an Beispielen dargestellt.

Die Tab. 2 zeigt, dass sich innerhalb eines Jahres sowohl bei künstlicher als auch bei natürlicher Störung durch Trittsiegel die Krusten nicht wieder regenerieren konnten. Eine weitere Kontrolle im Juli 2004 belegte, dass auch nach 2 Jahren keine Regeneration eingetreten ist.

In der Tabelle 2 lassen sich 4 Gruppen herausarbeiten, die in Hinblick auf den Faktor Störung bzw. den „Normalsommer“ 2002 versus den „Jahrhundertsommer“ 2003 differenzieren oder nicht differenzieren:

Gruppe 1: *Phleum arenarium*, *Myosotis stricta*, *Bromus tectorum*.

Die drei einjährigen Arten zeigen deutliche Schwerpunkte in den ungestörten Flächen, hierbei fanden sich *Myosotis stricta*-Keimlinge nur in *Tortula ruraliformis*-Flecken.

Gruppe 2: *Setaria viridis*, *Chenopodium album*, *Corispermum leptopterum*, pleurokarpe Moose, *Cladonia furcata* s.l.

Die Art der permanenten Samenbank *Chenopodium album* ist die einzige, die ausschließlich auf den gestörten Flächen auftritt. *Setaria viridis* erreicht die höchste Stetigkeit in Schaf-Trittsiegeln; alle Keimpflanzen von *Setaria* entwickelten sich im Übergangsbereich Trittsiegel und ungestörte Fläche. *Corispermum* erreicht zwar die höchste Stetigkeit auf gestörten Flächen (Keimung nur im Bereich der Trittsiegel), ist aber im Jahre 2003 auch auf ungestörten Flächen vertreten, wo die Art im Jahre 2002 fehlte. Auch auf der Dauerfläche (Tab. 3) erreicht die Art den höchsten Wert 2003. Die beiden pleurokarpen Moose und *Cladonia furcata* s.l. sind wahrscheinlich angeweht worden; es ist fraglich, ob ihr Auftreten Bestand hat.

Keine der Phanerogamen-Zielarten des *Koelerion glaucae* wurde durch die Störung gefördert.

Gruppe 3: Diese Gruppe lässt keine größeren Unterschiede zwischen gestörten und ungestörten Flächen erkennen. Es sind sowohl einjährige Arten vertreten als auch solche, die nach der Oberflächen-Störung wieder austreiben konnten (*Koeleria*-Sippen, *Helichrysum*, *Carex hirta*).

Gruppe 4: Dieses ist eine Indikatorgruppe für den temporären Artenverlust im Extrem-sommer 2003, die hauptsächlich aus typischen Therophyten der Sandstandorte besteht (Ausnahme *Conyza*). Dieser Verlust ist auch bei allen anderen Untersuchungen der Phanerogamen-Vegetation im Jahre 2003 festgestellt worden (SCHWABE et al. 2004a, b).

Die Krustendeckung aller ungestörten Flächen betrug 2002 vor der Störung durchschnittlich 82,5 % ($\pm 0,9$), während im Jahr 2003 die intakten Krustenflächen eine durchschnittliche Deckung von 75,8 % ($\pm 1,9$) aufwiesen (**p = 0,002).

Die Moosdeckung der akrokarpn Moose in den biologischen Krusten veränderte sich im Untersuchungszeitraum, wie auch mit der Störung, so dass der Störungstyp und das Jahr hoch signifikante Unterschiede ergeben. Die Deckung der akrokarpn Moose nahm im Vergleich 2002 und 2003 von durchschnittlich 4,7 ($\pm 0,3$) auf 6,2 % ($\pm 0,5$) zu, was auf den intakten Flächen einem hoch signifikanten Unterschied entspricht. Die mechanisch gestörten Flächen zeigten eine Wiederbesiedlung durch Moose, vor allem durch *Tortula ruraliformis*.

g Dieselbe Fläche wie f im Jahr 2003, das Trittsiegel (Pfeil) ist immer noch deutlich erkennbar (21.5.03).

h Dieselbe Fläche wie f im Jahr 2004, das Trittsiegel ist nun mit *Tortula ruraliformis* und einigen Phanerogamen (*Arenaria serpyllifolia*) besiedelt (Pfeil). Es erfolgte keine Regeneration der Cyanobakterien-Kruste (21.4.04).

Tabelle 2: Stetigkeitstabelle der Phanerogamen- und Moos-Vegetation der ungestörten und gestörten Sandflächen. Die ersten 6 Spalten geben die ungestörten (u) Flächen im Jahr 2002 wieder, im Jahre 2003 sind zunächst die ungestörten Vergleichsflächen (u) angegeben, dann die gestörten Flächen. Unterstrichen: Aufkommen im Übergangsbereich Trittsiegel – ungestörte Fläche. Weitere Erläuterungen im Text.

	1u		2u		3u		4u		5u		6u		7u		8u		9u		10g		11g		12g		
	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2002	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2003	
Spalte	40	40	13	13	13	12	12	12	12	12	12	40	40	13	13	12	40	40	13	12	12	12	12		
Zahl d. Flächen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
nie gestört																									
später gestört: künstl.																									
später gestört: Schaf																									
später gestört: Esel																									
künstliche Störung																									
Huftritt Schaf																									
Huftritt Esel																									
Standortfehler																									
mittl. Krustendeckung %	80,9	2,0	81,6	1,4	80,2	1,9	86,0	1,9	83,2	2,2	80,4	2,9	74,0	2,4	83,1	1,6	74,0	5,2	0	60,0	7,0	55,4	5,1		
mittl. Krustendeckung Tritt %																									
Anteil Trittsiegel an Fläche %																									
Deckung akrok. Moose %	4,2	0,5	4,9	0,5	0,5	0,2	1,7	0,2	6,6	1,1	6,3	0,9	5,8	0,4	3,9	0,6	9,8	1,6	2,1	0,3	6,4	0,7	9,9	1,3	
offene Stellen %	16,8	1,9	16,3	1,5	11,1	1,9	12,8	2,0	15,4	2,3	17,9	3,1	23,1	2,6	11,5	1,8	23,8	4,8	97,3	0,3	33,9	6,5	40,3	5,8	
mittl. Artenz. Phanerogamen	8,2	0,4	7,7	0,4	6,8	0,6	7,5	0,9	7,8	0,1	6,9	0,5	3,4	0,2	3,2	0,4	3,3	0,4	1,7	0,1	2,5	0,3	2,0	0,3	
mittl. Artenz. Kryptogamen	1,8	0,1	2,0	0,1	1,5	0,2	1,5	0,1	2,0	0,6	2,2	0,1	2,0	0,1	2,3	0,2	2,0	0,0	1,4	0,2	2,4	0,1	2,0	0,2	
mittl. Artenz. gesamt	10,0	0,4	9,7	0,4	8,4	0,7	9,1	0,8	9,8	0,0	9,1	0,5	5,3	0,3	5,5	0,4	5,3	0,4	3,1	0,1	4,9	0,3	4,0	0,3	
Gruppe 1																									
<i>Phleum arenarium</i>	45	50	31	46	58	50	50	58	50	58	50	15	15	17	17	17	17	17	3					6	
<i>Myosotis stricta</i>	60	63	69	46	50	58	50	58	50	58	50	40	23	25	25	25	25	25		15				6	
<i>Bromus tectorum</i>	40	35	8	8	17	33	17	33	17	33	17	10	8	17	17	17	17	17						6	
Gruppe 2																									
<i>Setaria viridis</i>	20	10	8	8	17	33	17	33	17	33	17	35	23	58	58	58	58	58	13		46			6	
<i>Chenopodium album</i>	3		15			3
<i>Cortispermum leptopterum</i>	30	31	33	33	33	33	33	20		46			3	
<i>Hypnum lacunosum</i>	.	10	15	.	.	8	.	8	.	8	.	23	46	28		15			3	
<i>Brachytrichum albicans</i>	5	8	5		8			2	
<i>Cladonia furcata s.l.</i>	3	.	.	23	.	8	.	8	.	8	.	3	15	3		31			2	
Gruppe 3																									
<i>Tortula ruraliformis</i>	95	100	92	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	93		100			6	
<i>Vulpia myuros</i>	88	83	85	92	92	83	92	83	92	83	83	33	62	50	50	50	50	50	5		15			6	
<i>Tortella inclinata</i>	85	88	46	31	100	100	100	100	100	100	100	65	62	100	100	100	100	100	10		92			6	
<i>Koeleria glauca</i>	78	68	38	69	38	33	33	33	33	33	33	75	46	50	50	50	50	50	50		62			6	
<i>Conyephorus canescens</i>	53	40	46	46	50	67	50	67	50	67	50	30	54	17	17	17	17	17	10		23			6	
<i>Silene conica</i>	35	43	38	54	42	50	42	50	42	50	42	3	8	8	8	8	8	8	5		8			6	
<i>Helichysum arenarium</i>	13	5	8	8	17	8	17	8	17	8	17	15	15	17	17	17	17	17	8		15			6	
<i>Salsola kali ssp. fragus</i>	8	23	54	54	25	.	25	.	25	.	.	15	31	17	17	17	17	17	25		15			5	
<i>Carex hirta</i>	5	3	8	.	8	17	8	17	8	17	8	8	15	8	8	8	8	8	15		.			5	

Gruppe 4	100	98	100	100	100	100	100	100	100	100	6
<i>Sedum acre</i>											
<i>Erophila verna</i>	38	30	31	33	33	33	8				6
<i>Cerastium semidecandrum</i>	58	45	31	38	58	33					6
<i>Medicago minima</i>	53	53	31	23	50	33					6
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	85	85	62	38	100	92					6
<i>Veronica praecox</i>	8	10	31	38	8	8					5
<i>Saxifraga tri-dactylites</i>	8	8	8	8	8	8					1
<i>Veronica verna</i>	8	3	23		8						4
<i>Conyza canadensis</i>	8	8			8						4
<i>Rumex acetosella</i>	3	5									2
Sonstige											
<i>Euphorbia cyparissias</i>	5	5						5			2
<i>Koeleria macrantha</i>	3	3						13			2
<i>Psyllium arenarium</i>			15					8		8	1
<i>Alyssum alyssoides</i>											2
<i>Senecio vernalis</i>					8						1
<i>Petrorhagia prolifera</i>	5								17		1

mis (Abb. 2 b). Deren kontinuierliche Zunahme zeigte sich auch auf der Dauerfläche im Laufe von 8 Vegetationsperioden (Tab. 3). Die Trittsiegel wurden z.T. direkt von *Tortula* besiedelt, ohne ein vorheriges Krustenstadium (Zustand 2004, s. Abb. 2 h).

Die Offenbodenstellen der intakten Krustenflächen nahmen von 16 % (± 0,9) im Jahr 2002 auf 21 % (± 2) im Jahr 2003 zu.

Die mittlere Artenzahl der Phanerogamen war im Jahr 2003 hoch signifikant (***) p < 0,0001) geringer als 2002 (3,3 ± 0,2 gegenüber 7,7 ± 0,18), wobei die Unterschiede der Störungstypen schwach signifikant (* p = 0,0416) waren. Die geringste Anzahl an Phanerogamen-Arten fand man durchschnittlich mit 1,7 (± 0,2) auf den mechanisch gestörten Flächen, während die durch Schafe gestörten Flächen eine Artenzahl von 2,5 (± 0,3) und die durch Esel gestörten eine Artenzahl von 2,0 (± 0,3) zeigten. Somit war die mittlere Artenzahl der intakten Krustenflächen 2003 hoch signifikant (***) p < 0,0001) höher als die der mechanisch gestörten Flächen, nicht aber gegenüber den von Schafen (p = 0,0997) und Eseln gestörten (* p = 0,0289) Flächen. Es zeigen sich schwach signifikant (*p = 0,0223) höhere Artenzahlen auf von Schafen gestörten Flächen im Vergleich mit mechanisch gestörten. Das Zentrum der Trittsiegel wurde insgesamt nur von 5 Arten besiedelt: auf den Schaftritt-Flächen waren es *Silene conica* und *Corispermum leptopterum* (beide je 1 Fläche), bei Esel-Trittsiegeln: *Vulpia myuros* (1 Fläche), *Silene conica*, *Setaria viridis*, *Chenopodium album* (je 1 Fläche) sowie *Corispermum leptopterum* (2 Flächen).

4. Diskussion

4.1. Taxonomische Struktur der Krusten und Diversität (Tab. 1)

BÜDEL (2001) gibt für Europa 18 Gattungen der Cyanobakterien, 26 der Grünalgen, 34 der Flechten und 14 der Moose an, die bisher in biologischen Krusten nachgewiesen wurden.

Der Grund für die Dominanz von Cyanobakterien dürfte in dem basenreichen Substrat liegen, das nach ROSENTERER & BELNAP (2001) Cyanobakterien fördert, während auf sauren Böden Grünalgen dominieren. Die nach den Angaben von BÜDEL (2001) kosmopolitisch verbreiteten Taxa *Microcoleus* und *Nostoc* wurden im Untersuchungsgebiet häufig dominant gefunden.

Tabelle 3: Entwicklung einer Dauerfläche mit ausgeprägtem Anteil biologischer Krusten im Bereich des *Koelerion glaucae* 1997–2004. Die Fläche liegt neben den Krusten-Untersuchungsflächen der Tab. 1, 2. K = Aufnahme von S. Kraft, S = Aufnahme von A. Schwabe.

Jahr	97	98	99	00	01	02	03	04
Autor	K	K	K	K	S	S	S	S
Flächengröße [m ²]	25	25	25	25	25	25	25	25
Krautschicht [%]	15	25	30	35	35	35	40	25
Moose, Deckung [%]	<1	3	3	25	25	30	30	40
offener Boden, davon								
ca. 90 % biol. Kruste [%]	85	75	70	50	50	40	40	40
Artenzahl	17	21	27	20	25	21	23	24
Ch, d Koelerion glaucae-Komplex								
<i>Tortula ruraliformis</i>	1.2	2m.3	2m.3	2b.3	3.3	3.3	3.3	3.3
<i>Corynephorus canescens</i>	2a.2	2a.2	2a.2	2a.2	2a.2	2m.2	2m.2	1.2
<i>Phleum arenarium</i>	2m.1	2m.1	2m.1	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1
<i>Koeleria glauca</i>	1.2	2m.2	2m.2	2a.2	2b.2	2b.2	2b.2	2m.2
<i>Silene conica</i>	+	+	1.2	1.2	1.1	2m.1	1.1	1.1
<i>Festuca duvalii</i>	.	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
Sonstige Koelerio-Corynephoretea-Arten								
<i>Helichrysum arenarium</i>	+	1.2	1.2	.	1.2	1.2	1.2	2m.2
<i>Vulpia myuros</i>	.	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	2m.2
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	2m.2	1.2	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2
<i>Petrorhagia prolifera</i>	+	.	+	1.2	2m.1	1.1	.	+
<i>Medicago minima</i>	.	+	+	1.2	+2	+2	.	1.2
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+	1.2	+	.	.	1.2	.	+
<i>Rumex acetosella</i>	+	1.2	1.2	.	+2	.	1.2	.
<i>Carex praecox</i>	1.2	1.2	+
<i>Poa bulbosa</i>	.	.	1.2	1.2
<i>Echium vulgare</i>	.	.	r	.	.	.	+	.
<i>Bromus tectorum</i>	+	+	.	.
<i>Myosotis stricta</i>	+	.
C4-Pflanzen								
<i>Salsola kali</i> ssp. <i>tragus</i>	+	1.2	+	+	+	.	1.1	1.1
<i>Setaria viridis</i>	.	.	1.2	.	.	.	1.2	+
Sonstige								
<i>Carex hirta</i>	+	+	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
<i>Koeleria gracilis</i>	1.2	1.2	2m.2	1.2	2m.2	2m.2	2m.2	1.2
<i>Sedum acre</i>	2m.2	2a.3	2a.3	2a.2	2b.2	2m.2	.	1.2
<i>Psyllium arenarium</i>	1.2	1.2	+	.	+	+	1.1	1.1
<i>Oenothera biennis</i> agg.	.	+	+	+	+	+	+	.
<i>Euphorbia cyparissias</i>	.	.	+	1.2	1.1	1.1	1.1	+
<i>Conyza canadensis</i>	2m.1	1.2	1.2	1.2	1.1	.	.	.
<i>Asparagus officinalis</i>	+	.	r	1.2	1.1	1.1	.	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	.	.	2a.3	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2
<i>Ononis repens</i>	.	+	+	+
<i>Corispermum leptopterum</i>	+	.	2m.1	1.1
<i>Silene otites</i>	+	+
<i>Melilotus albus</i>	r ^o	.	.	.
<i>Chenopodium album</i>	+	.
<i>Senecio vernalis</i>	+

Vor allem die Cyanobakterien sorgen für eine Stabilisierung der biologischen Kruste, wobei besonders die Gattung *Microcoleus* zu nennen ist. *Microcoleus*-Arten besitzen Trichome, die von Scheiden umgeben sind; diese Scheiden können Sandkörner „umspinnen“ und miteinander verknüpfen (s. Fig. 15.3 bei BELNAP 2001a).

In den Proben wurde *Nostoc* vorwiegend an der Oberfläche gefunden, wo die Sippe auch große makroskopisch sichtbare Lager ausbildete, während *Microcoleus* bis in ca. 5 mm Tiefe gefunden wurde. Diese Ergebnisse decken sich mit denen von BELNAP et al. (2001b), die *Nostoc* und *Scytonema* als kleine, wenig mobile Organismen beschreiben, die meist an der Bodenoberfläche zu finden sind (versehen mit UV-schützenden Pigmenten), während größere Sippen wie *Microcoleus* bei Trockenheit weiter unten im Substrat anzutreffen sind. Die wenig beweglichen coccalen Organismen wie *Gloeocapsa*, *Chroococcus* u. a. fanden sich in dicken Schleimklumpen nahe der Oberfläche und beweglichere Organismen wie *Oscillatoria* und *Lyngbya* fast überall im Substrat.

Zu den N-fixierenden Cyanobakterien gehören neben *Nostoc* und *Anabaena* auch *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Scytonema* u. a. (HARPER & MARBLE 1988, ROGERS & GALLON 1988, BELNAP 1996, BÜDEL 2001). *Anabaena*, *Calothrix*, *Nostoc* und *Scytonema* besitzen Heterocysten, während alle anderen mit Hilfe von assoziierten Bakterien Stickstoff fixieren können. Ebenso fixiert die Gallertflechte *Collema*, die *Nostoc* als Phycobiont besitzt, Stickstoff aus der Luft. *Nostoc* findet sich in Form größerer Lager auf dem Boden (aber auch in den verschiedensten Größen im Substrat), wodurch der Boden oft dunkel überzogen und bei näherem Hinsehen mit kleinen Kugeln übersät ist. *Nostoc* ist im Untersuchungsgebiet wahrscheinlich in den Krusten der quantitativ bedeutendste Stickstoffakkumulierer; hierzu liegen allerdings keine Untersuchungen vor. N-Indikatoren unter den Phanerogamen treten an diesem trocken-heißen Standort nur in geringem Umfang auf (vor allem *Salsola kali* ssp. *tragus* und *Corispermum leptopterum*).

Die Diversität der vorkommenden Taxa ist insgesamt erstaunlich, zumal wenn berücksichtigt wird, dass sich die Spalten der Tab. 1 auf jeweils 5 x 5 cm Kleinstflächen beziehen. Die mittlere Sippenzahl von 19,2 liegt nicht deutlich unter der Phanerogamen-Diversität der Dauerfläche in Tab. 3 (Amplitude in den Untersuchungsjahren: 16–26 auf 25 m²).

4.2. Effekte von natürlichen und künstlichen Störungen auf die biologischen Krusten und die Phanerogamen-Gemeinschaft

Die Frage, ob biologische Krusten die Keimung von Phanerogamen begünstigen, wird kontrovers diskutiert. Es konnte in Trockengebieten der USA gezeigt werden, dass der dortige „Invader“ *Bromus tectorum* an der Keimung gehindert wird (BELNAP et al. 2001b). Nach unseren Befunden differenziert die bei uns indigene Art *Bromus tectorum* die krustenreichen Vergleichsflächen im Trockenjahr 2003. Die Art ist in unserem Gebiet in der Diasporen-Bank vertreten (KROLUPPER & SCHWABE 1998). Zur Prüfung der Frage der möglichen Förderung oder Hinderung der Keimung haben wir ein weiteres Experiment mit *Silene conica* durchgeführt (HACH et al., in Vorb.). Es gibt Hinweise auf eine Keimungsförderung für manche Phanerogamen, insbesondere solche mit kleinen Samen (BELNAP et al. 2001a). HARPER & BELNAP (2001) konnten zeigen, dass sich die Nährstoffaufnahme der Pflanzen durch die Krusten vor allem für die kurzlebigen Kräuter mit kurzen, feinen Wurzeln erhöht, während die tiefer wurzelnden Arten weniger beeinflusst wurden.

Die einzige auf den gestörten Flächen differenzierende Art *Chenopodium album* lässt sich insgesamt im Gebiet als Störungszeiger einstufen. *Setaria viridis* erfuhr als Wärmekeimer und C4-Pflanze im Jahre 2003 optimale Bedingungen.

Der Extremsommer 2003 zeigte auf, dass nur wenige Phanerogamen in der Lage waren, unter ariden Bedingungen auf die Störungen zu reagieren. Insbesondere waren dies Hitze-stress-tolerante Chenopodiaceen (*Corispermum*, *Chenopodium*) und C4-Pflanzen (*Setaria viridis*). Bei den übrigen Therophyten haben sich die Artenzahlen auch auf den Vergleichsflächen extrem reduziert.

Die Cyanophyceen-Krusten der Vergleichsflächen haben demgegenüber nur wenige Prozent abgenommen. Rechnet man die erhöhte Deckung akrokerper Moose im Jahre 2003 ein, ist die Kryptogamen- und Cyanophyceen-Gemeinschaft in ihrer Deckung konstant geblieben. Nach JACOBS et al. (1999) ist Tau in Wüsten der wichtigste Feuchtigkeitslieferant und liefert dort 0,1–0,2 mm pro Nacht. Dies könnte in dem „Extremommer“ 2003 im Untersuchungsgebiet ebenfalls ein wichtiger Faktor gewesen sein. Nach Untersuchungen von BELNAP & GILLETTE (1998), BELNAP et al. (2001a) und ELDRIDGE & LEYS (2003) sind intakte Krusten in geringerem Ausmaß durch Wind erodierbar als Krusten-freie Bereiche. Die Wiederbesiedlung offener Sandflächen durch Krustenorganismen kann somit auch durch stetigen Sandflug retardiert werden. Die Wiederbesiedlung von Trittsiegeln durch Moose ohne ein Krustenstadium könnte darauf hindeuten, dass dieser Kleinstandort evtl. nicht extrem genug für eine längerfristige Etablierung von Cyanophyceen-Krusten ist. Die Etablierung von Keimlingen insbesondere im Übergangsbereich Trittsiegel und Kontaktvegetation entspricht den Ergebnissen von STAMMEL & KIEHL (2004) in Kalk-Niedermooren.

Somit zeigten sich gerade im ariden Sommer 2003 die unterschiedlichen Reaktionstypen der Krustenorganismen und der Phanerogamen in besonderer Weise: „Crustal organisms read environmental factors differently from and on separate time scales than do vascular plants“ (MCCUNE & ANTOS 1982, BELNAP et al. 2001b).

Sehr viele Studien in vier Kontinenten haben gezeigt, dass Beweidung zu einer starken Störung von Krusten führen kann (BELNAP et al. 2001b). Einige der Krustenorganismen haben jedoch eine gewisse Toleranz gegenüber Schafbeweidung, so z. B. *Collema coccophorum* an Schaf-Tränken in Australien (ROGERS & LANGE 1971). Wie wir zeigen konnten, erhalten sich jedoch bei einem einmaligen Tritt-Einfluss Kleinstbereiche der Kruste, insbesondere bei den Esel-Trittsiegeln (s. Tabellenkopf Tab. 2).

Ausblick

Der erstaunliche Reichtum an Taxa in den biologischen Krusten, ihre Bedeutung für funktionelle Aspekte wie Erosionsminderung, N-Fixierung und mögliche Bedeutung als „Keimbeet“ ist faszinierend. In basenreichen Sandökosystemen ergibt sich durch die Empfindlichkeit der Krusten gegenüber intensivem Viehtritt eine ambivalente Situation: Auf der einen Seite ist für die Erhaltung von größerflächig ausgebildeten biologischen Krusten ein Schutz vor den mechanischen Effekten der Weidetiere zumindest auf einigen Flächen notwendig. Auf der anderen Seite entstehen durch ein gutes Weidemanagement aus konsolidierten und oft ruderalisierten Rasen wiederum *Koelerion glaucae*-Fluren, die bei noch vorhandener Ruderalisierung (z. B. mit *Cynodon dactylon*) durch Beweidung erhalten werden. Bei gut entwickelten Krusten kann die Beweidung für einige Jahre ausgesetzt werden, wie unsere Dauerfläche (Tab. 3) zeigt. Wenn die *Koelerion glaucae*-Flächen nicht ruderalisiert sind, wird nur eine sehr extensive Hüttehaltung auf Teilen der Flächen empfohlen. Im Falle stärkerer Ruderalisierung (z. B. mit *Cynodon dactylon*) muss allerdings eine Beweidung stattfinden.

Danksagung

Prof. Dr. Drs. h.c. O. Lange (Würzburg) bestärkte uns (T.H. und A.S.) in einem frühen Stadium der Beobachtungen, die Krusten näher zu untersuchen. S. Dojani (Kaiserslautern) half bei Bestimmungen von Cyanobakterien und eukaryontischen Algen. Prof. Dr. Ullrich-Eberius (Darmstadt) ermöglichte uns die Anfertigung von Makrofotos. Prof. Dr. Ullrich (Darmstadt) gab uns Hinweise zu den auftretenden Pennales, R. Cezanne (Darmstadt) zur Verbreitung von *Collema tenax* im *Koelerion glaucae*. Dr. C. Storm (Darmstadt) beriet uns in statistischen Fragen. C. Eichberg und A. Zehm (Darmstadt) unterstützen uns bei der Anlage und Betreuung der Experimente. Allen sei sehr herzlich gedankt. Für die Genehmigung zur Durchführung der Arbeiten im NSG „Ehemaliger Euler-Flugplatz von Darmstadt“ danken wir dem Regierungspräsidium Darmstadt.

Literatur

- BELNAP, J. (1996): Soil surface disturbance in cold deserts: effects on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen soil crust. – *Biology and Fertility of Soils* 23: 362–367.
- (2001a): Comparative structure of physical and biological soil crusts. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: 177–191. Springer, Heidelberg.
- (2001b): Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: 241–261. Springer, Heidelberg.
- & ELDRIDGE, D. (2001): Disturbance and recovery of biological soil crusts. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: 363–383. Springer, Heidelberg.
- & GILLETTE, D.A. (1998): Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: the influences of crust development, soil texture, and disturbance. – *Journal of Arid Environments* 39: 133–142.
- , KALTENECKER, J.H., ROSENRETER R., WILLIAMS, J., LEONARD, S. & ELDRIDGE, D. (2001a): *Biological Soil Crusts: Ecology and Management* – Technical Reference No. 1730-2. U.S. Department of the Interior, Denver (Colorado): 118 pp.
- & LANGE, O.L. (Edit.) (2001a): *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*. – Springer, Heidelberg: 503 pp.
- , – (2001b): Preface. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: V–IX. Springer, Heidelberg.
- , PRASSE, R. & HARPER, K.T. (2001b): Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: 281 – 300. Springer, Heidelberg.
- BERGMANN, S. (2004): Zum Nährstoffhaushalt in Sandökosystemen der nördlichen Oberrheinebene: Sukzession, Ruderalisierungsprozesse und Effekte von Schafbeweidung. – Diss., TU Darmstadt, FB Biologie: 220 S. + Anhang.
- BÜDEL, B. (2001): Synopsis: Comparative biogeography of soil-crust biota. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: 141–152. Springer, Heidelberg.
- ELDRIDGE, D.J. & LEYS J.F. (2003): Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. – *Journal of Arid Environments* 53(4): 457–466.
- ETTL, H. & GÄRTNER, G. (1995): Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtentalgen. – Gustav Fischer, Stuttgart u. a.
- FRAHM, J.-P. & FREY, W. (1992): *Moosflora*. 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- GEITLER, L. (1932): *Cyanophyceae*. – Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 14. Band. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- HACH, T. (2004): Effekte von Störungen auf die Vegetation von primär basenreichen Sandökosystemen. – Diplomarbeit, TU Darmstadt, FB Biologie: 155 S. + Anhang.
- HARPER, K.T. & BELNAP, J. (2001): The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. – *Journal of Arid Environments* 47: 347–357.
- HARPER, K.T. & MARBLE, J.R. (1988): A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. – In: TUELLER, P.T. (Edit.) *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*: 135–169. Kluwer, Dordrecht.
- JACOBS, A.F.G., HEUSINKVELD, B.G. & BERKOWICZ, S.M. (1999): Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. – *Journal of Arid Environments* 42: 211–222.
- KÖRNER, C. (2002): Ökologie. – In: SITTE, P. et al.: *Strasburger. Lehrbuch der Botanik*. 35. Aufl.: 889–1043. Spektrum, Heidelberg.
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. (1999): *Cyanoprokaryota*, 1. Teil. Chroococcales. – Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1. Gustav Fischer, Stuttgart u. a.
- KOPERSKI, M.; SAUER, M.; BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schr.R. f. Vegetationskunde*. 34: 519 S.
- KROLUPPER, N. & SCHWABE, A. (1998): Ökologische Untersuchungen im Darmstadt-Dieburger Sandgebiet (Süd Hessen): Allgemeines und Ergebnisse zum Diasporen-Reservoir und Niederschlag. – *Botanik und Naturschutz in Hessen* 10: 9–39.

- LANGE, O.L., KIDRON, G.J., BÜDEL, B., MEYER, A., KILIAN, E. & ABELIOVICH, A. (1992): Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the „biological soil crusts“ covering sand dunes in the western Negev Desert. – *Functional Ecology* 6: 519–527.
- LITTELL, R. C., MILLIKEN, G. A., STROUP, W. W. & WOLFINGER, R. D. (2000): SAS System for Mixed Models. – Cary NJ (SAS Institute): 633 S.
- MCCUNE, B. & ANTOS, J.A. (1982): Epiphyte communities of the Swan Valley, Montana. – *The Bryologist* 85: 1–12.
- OBERDORFER, E. unter Mitarb. von SCHWABE, A. & MÜLLER, T. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. 8. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- PAETZ, U. (1999): Das Vegetationsmosaik des NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ unter Berücksichtigung der Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*)-Brutgebiete. – Diplomarbeit TU Darmstadt, FB Biologie: 55 S. + Anhang.
- PLUIS, J.L.A. (1994): Algal crust formation in the inland dune area, laarder Wasmear, the Netherlands. – *Vegetatio* 113: 41–51.
- ROGERS, R.W. & LANGE, R.T. (1971): Lichen populations on arid soil crusts around sheep watering places in South Australia. – *Oikos* 22: 93–100.
- ROGERS, L. & GALLON, J. (1988): Biochemistry of the algae and cyanobacteria. – Clarendon Press, Oxford.
- ROSENTERETER, R. & BELNAP, J. (2001): Biological soil crusts of North America. – In: BELNAP, J. & LANGE, O.L. (Edit.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*: 31–50. Springer, Heidelberg.
- SCHWABE, A., ZEHEM, A., NOBIS, M., STORM, C. & KRATOCHWIL, A. (2004a): Auswirkungen von Schaf-Erdebeweidung auf die Vegetation primär basenreicher Sand-Ökosysteme. – In: SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A.: *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz?* NNA-Ber. 17 (1): 39–53. Norddeutsche Naturschutzakademie Schneverdingen.
- , –, EICHBERG, C., STROH, M. & KRATOCHWIL, A. (2004b): Extensive Beweidungssysteme als Mittel zur Erhaltung und Restitution von Sand-Ökosystemen und ihre naturschutzfachliche Bedeutung. – *Schr.R. f. Landschaftspf. u. Natursch.* 78: 63–92.
- SSYMANK, A., HANDKE, U., RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E. (1998): Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. – *Schriftenreihe Landschaftspf. Naturschutz* 53: 1–560.
- STAMMEL, B. & KIEHL, K. (2004): Do hoof prints actually serve as regeneration niche for plant species in fens? – *Phytocoenologia* 34(2): 271–286.
- SÜSS, K., STORM, C., ZEHEM, A. & SCHWABE, A. (2004): Succession in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L.? – *Plant Biology* 6: 465–476.
- WIRTH, V. (1995): Flechtenflora. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.
- ZEHEM, A. (1997): Zur Koinzidenz von Sandvegetation, ihrer Struktur und Heuschrecken-Zönosen (Orthoptera) in der hessischen Oberrheinebene. – *Tuexenia* 17: 193–222.
- & ZIMMERMANN, K., (2004): Sandgebiete in der hessischen Oberrheinebene: Untersuchungsflächen und Untersuchungsansatz des BMBF-Projektes „Sand-Ökosysteme im Binnenland“ – In: SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A.: *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz?* NNA-Ber. 17 (1): 15–26. Norddeutsche Naturschutzakademie Schneverdingen.

Dipl.-Biol. Tanja Hach, Prof. Dr. Angelika Schwabe
Technische Universität Darmstadt, FB Biologie, Vegetationsökologie,
Schnittspahnstr. 4, D-64287 Darmstadt
E-mail: schwabe@bio.tu-darmstadt.de

Prof. Dr. Burkhard Büdel
Universität Kaiserslautern, FB Biologie, Allgemeine Botanik,
Erwin-Schrödinger-Str. 13, D-67663 Kaiserslautern
E-mail: buedel@rhrk.uni-kl.de