

Vegetationsdynamik an einem natürlichen See, dem Großen Heiligen Meer, in Nordwestdeutschland

Richard Pott

Abstract: Vegetation dynamics and successional processes are explained in a natural aquatic ecosystem, the natural lake „Heiliges Meer“ in North Western Germany. Here we find typical life in aquatic and amphibious habitats, and we learn to combine our work to understand the ecology of plant communities in natural lakes depending on their ability to sense and exploit the environment. Of the many variables which amphibious and aquatic plants experience, many factors, the vegetation history, the succession, the trophical status and the anthropozoogenic influences play a major role in determining the habitats of aquatic, amphibious and semiterrestrial plant communities of Potamogetonion-, Phragmition-, Salicion- and Alnion-alliances. The fundamental impact of natural radiation of *Phragmites*-species is explained by aspects of genetically diversity of common reed with microsatellites and RAPD analysis, as well as the natural impact of the muskrat *Ondatra zibethicus* in the last years.

1. Einleitung

Eingebettet in die pleistozäne Sandlandschaft Nordwestdeutschlands liegt das Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“, ein ungefähr 120 Hektar großes ehemaliges Heideland mit Waldresten, altem Kulturland, Wacholderbüschen, natürlichen Stillgewässern verschiedenen Alters und Vermoorungen unterschiedlicher Größe und Tiefe auf engstem Raum. Hier im Norden des Landkreises Steinfurt zwischen den Städten Ibbenbüren und Lingen an der Ems auf dem Gebiet der Gemeinden Hopsten und Recke an der Nordwestgrenze Nordrhein-Westfalens zu Niedersachsen befindet sich dieses älteste Naturschutzgebiet Nordwestdeutschlands seit den 1920er Jahren. Alle Gewässer dort sind aus Erdfällen, also Dolinen, hervorgegangen und unterscheiden sich altersbedingt sowohl hinsichtlich ihrer Entwicklung, ihrer Pflanzen- und Tierwelt, aber auch in ihrer Trophie.

Wissenschaftliches Arbeiten und optimale Labor- und Freilandstudien jeglicher Art ermöglicht im Gebiet seit 1935 die Biologische Station Heiliges Meer, namentlich als Außenstelle des Westfälischen Museums für Naturkunde in Münster, einer Einrichtung des Landschaftsverbandes Westfalen-Lippe (LWL).

Dieser Beitrag ist Herrn Heinz-Otto Rehage – dem langjährigen Leiter der Biologischen Station Heiliges Meer – zum 75. Geburtstag am 30. November 2009 mit großem Dank für jahrzehntelange Unterstützung und freundschaftliche Hilfe und mit allen guten Wünschen gewidmet.

2. Das Heilige Meer

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ ist den Ausläufern des Teutoburger Waldes nordwestlich vorgelagert (Abb. 1). Das Gebiet gehört bereits zur norddeutschen Tiefebene, im Grenzbereich zur sogenannten „Ibbenbürener Karbonscholle“ (Abb. 2). Hier befindet sich eine etwa 4,5 km lange und 1,5 km breite geologische Senkungszone, die sich in südwest-nordöstlicher Richtung vom Uffelner Moor zum Großen Heiligen Meer erstreckt. In dieser Senkungszone lagern kaum gefaltete Sand- und Tonsteine mit Konglomeraten und Kohleflözen des Karbon im tiefen Untergrund. Darüber liegen geschichtet Kalke, Mergel und Dolomite des Zechstein. Triassische Ablagerungen finden sich im Gebiet des sogenannten Uffelner Sattels und östlich davon. Die an dieser Stelle auftretenden Erdfälle haben ihre Ursache vor allem in Auswaschungen von Steinsalzkonkretionen des Mittleren Muschelkalk (Abb. 2 & 3). Darüber lagernde jurassische Ton- und Tonmergel des Lias und Dogger dichten nach oben hin die speziell vor Ort vorkommenden 200 bis 500 m mächtigen Münster-Mergel-Schichten des Malm ab. Letz-



Abb.1: Die Gewässerlandschaften im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ (aus Google Earth, Zugriff 18.1.2010).

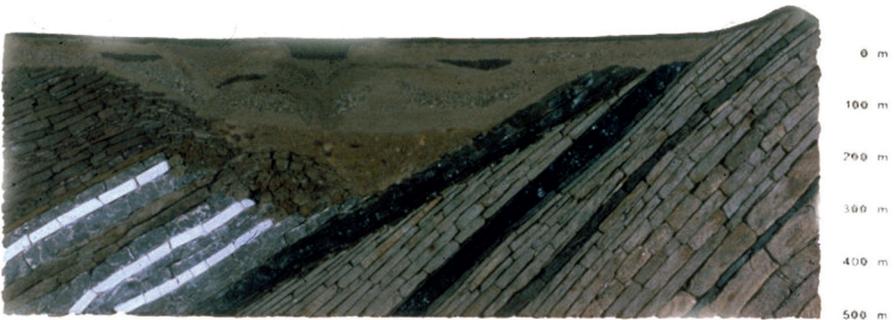


Abb. 2: Vereinfachtes geologisches Profil der Senkungszone im „Heiligen Feld“ am Rande der Ibbenbürener Karbonscholle. Gips- und Anhydritbänke (weiß) im tiefen Untergrund laugen aus; es entstehen Kavernen, das jeweilige Deckgebirge bricht ein und die mächtigen, aufliegenden pleistozänen Sande füllen wie in einer Eieruhr die Hohlräume auf. An der Erdoberfläche entstehen dolinenartige Erdfälle, die sich sofort mit Grundwasser füllen (Modell aus der Biol. Station „Heiliges Meer“, LWL).

tere bestehen hauptsächlich aus grauen bis grünlichen Tonen und Mergeln mit fingerdicken Bänken von Gipsen und Anhydriten (WEGNER 1913, THIERMANN 1975, BEYER 1969, PUST 1993). Grundlage für die Entstehung der Dolinen bilden vor allem in unteren Horizontabschnitten der speziellen Münders-Mergel auftretende, mehrere Meter mächtige Anhydrit-Schichten und Steinsalzbänke. Diese wiederum sind vor Ort überdeckt von 30 bis 80 m mächtigen quartären Sandschichten mit organogenen Einlagerungen (Abb. 4).

Wasserlösliche Gesteine in den Schichten solcher Münders-Mergel und der triassischen Steinsalze finden sich im Bereich der Senkungszone (Abb. 2) als Sulfate in Form der genannten Anhydrite (CaSO_4)

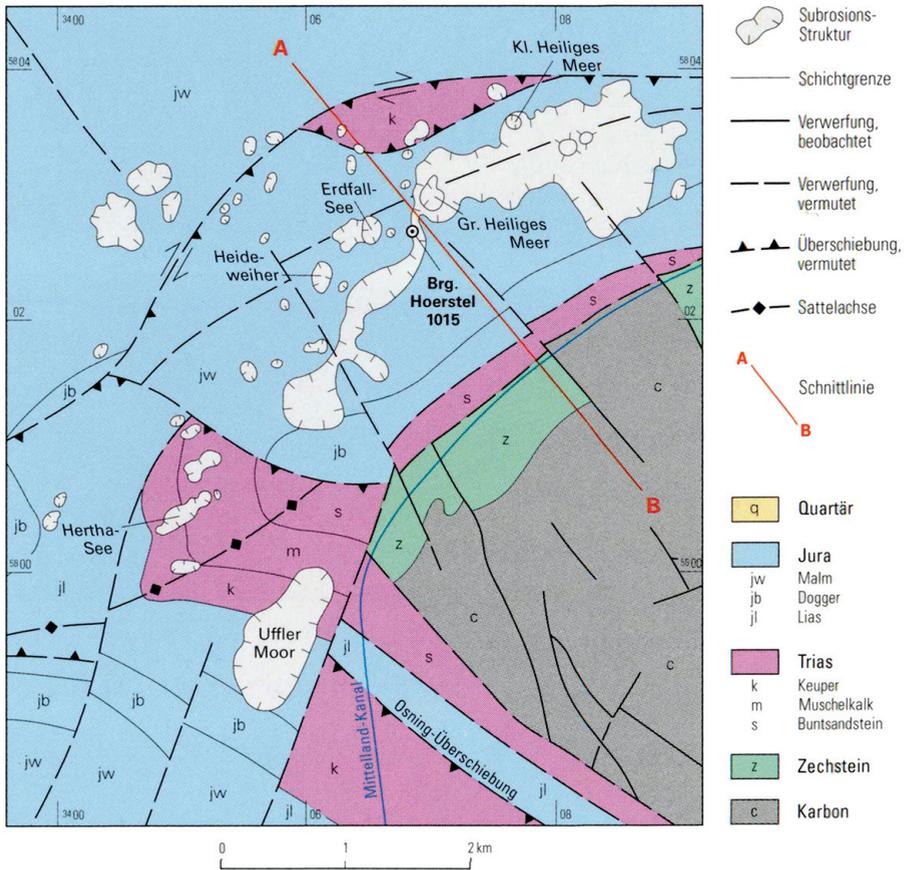


Abb. 3: Geologisch-tektonische Übersicht im „Heiligen Feld“ (verändert nach DÖLLING & STRITZKE 2009).

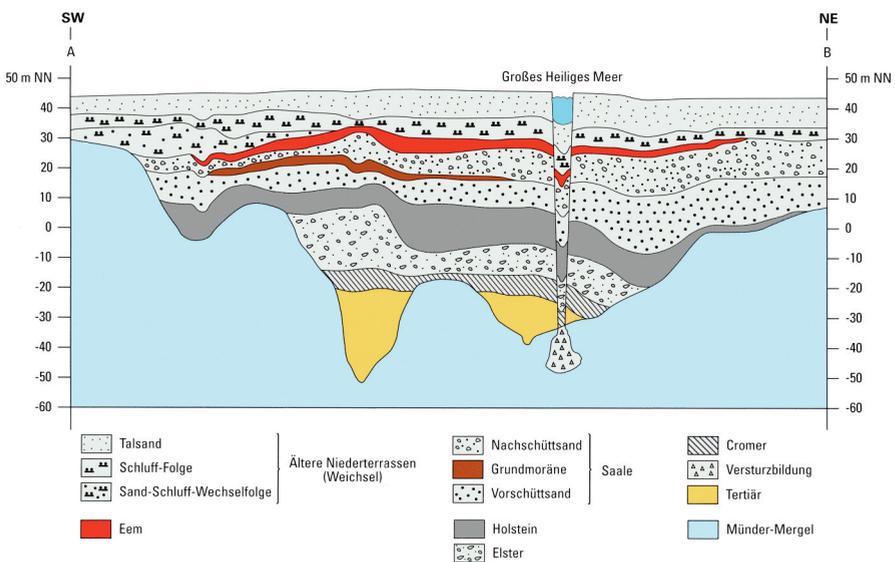


Abb. 4: Geologischer Schnitt im Subrosionsgebiet des „Heiligen Feldes“ (verändert nach DÖLLING & STRITZKE 2009).

und in hydratisierter Form als Gips ($\text{CaSO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$) sowie als Steinsalz (NaCl). Kalkgesteine und Dolomite spielen hier vordergründig keine Rolle. Durch das Grundwasser werden diese Salze gelöst und ausgewaschen. Es entstehen unterirdisch große Hohlräume, und wenn das Deckgebirge dem Druck der pleistozänen Sandschichten nicht mehr standhält, bricht dieses ein und der Sand rinnt – wie bei einer Eieruhr – in die neu entstandenen Kavernen. Dadurch entstehen an der Erdoberfläche zunächst flache, abflusslose Senken und letztendlich tiefe Dolinen als Einsturztrichter. Diese füllen sich sofort mit Grund- und Oberflächenwasser und ein neuer See ist entstanden. So haben sich alle Gewässer im Gebiet dieser Senkungszone im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ gebildet, zuletzt am 14. April 1913, als der heutige Erdfallsee plötzlich über 20 m tief einbrach (Abb. 5). Dass solche Auslaugungsprozesse noch heute anhalten, zeigen kleinere Erdfälle, beispielsweise 1934, 1958 und zuletzt 1980, wie dies auch LINDENSCHMIDT & REHAGE (1982) beschrieben haben.



Abb. 5: Am 14. April 1913 brach plötzlich die Erdoberfläche 20 m tief ein und der heutige Erdfallsee war entstanden. Der Einbruch erfolgte rasch ohne Verwerfungen und das Erdreich rutschte fahrlastig in die Tiefe (Fotoarchiv LWL Museum f. Naturkunde, Münster).



Abb. 6: Von *Lobelia dortmanna* und *Littorella uniflora* geprägte Strandlingsrasen in der oligotrophen Phase des Erdfallsees (Foto: Prof. Dr. E. Burrichter, 1958).

So gibt es heute nach der langen Zeit verschieden alter Erdfälle neben extrem nährstoffarmen, oligotrophen und dystrophen Gewässern im Naturschutzgebiet vielfältige Übergänge zu nährstoffschwachen, mesotrophen und nährstoffreichen, eutrophen Gewässertypen; es existieren sowohl perennierende als auch temporäre Stillgewässer, solche mit ombrotrophen Standortbedingungen, wo sich Hochmoorinitialen finden, die nahezu ausschließlich regenwassergespeist sind, und andere mit minerotrophen Standortbedingungen, die vom Grundwasser beeinflusst werden (Abb. 6 & 7). Diese Vielfalt unterschiedlicher Gewässerformen und -typen geht zunächst auf unterschiedliche Sukzessionsphasen ihrer Verlandung zurück; sie beruhen auf natürlichen Vorgängen und sind besonders vom Alter und der Größe der Gewässer bestimmt. Auf der anderen Seite treten als starke Modulatoren derartiger Gewässerentwicklungen standörtliche Faktoren der Umgebung hinzu, welche vor Ort in Form eines kleinräumigen Mosaiks aus Wald- und Heidelandschaften mit ihren jeweiligen Grund- und Sickerwasserzuflüssen einen differenzierten Einfluss auf den Stoffhaushalt der Gewässer nehmen.



Abb. 7: Von *Nymphaea alba* var. *minor*, *Eleocharis multicaulis* und *Carex filiformis* geprägte aquatische Vegetation im Erdfallsee, 1980.



Abb. 8: Gagelgebüsche (*Myricetum galis*) und Birkenbruchwälder (*Betuletum pubescentis*) sind typisch für die Gehölzgesellschaften im Verlandungskomplex dys- bis mesotropher Gewässer (Erdfallsee, 1992).



Abb. 9: Weiden-Faulbaum-Gebüsche (*Frangulo-Salicetum*) und Erlenbruchwälder (*Carici elongatae-Alnetum*) sind typisch für die Gehölzgesellschaften im Verlandungskomplex eutropher Gewässer (Heiliges Meer, 1998).

Seit 1991 messen wir kontinuierlich neben Stofffrachten, über die trockenen und feuchten Depositionen, den Einfluss auf die Nährstoffsituation der Gewässer, aber auch die Wege der pflanzlichen Nähr- und Schadstoffe in die Seen; ferner werden die Grundbedingungen im Boden, im Grundwasser und im Oberflächenwasser erforscht, um die Interaktionen zwischen Pflanze, Boden, Wasser und Klima zu verstehen und um ein Langzeit-Monitoring in derartigen Gewässerökosystemen mit natürlichen, anthropogenen und vor allem landwirtschaftlich-industriellen Einflüssen zu dokumentieren (vgl. PUST 1993, POTT 2000, HERRMANN 2004, HERRMANN et al. 2005). Vegetationskundliche und hydrochemische Daten aus dem Großen Heiligen Meer, seinen Verlandungszonen und seinen Gehölzformationen, der Gagelgebüsche vom Typ des *Myricetum galis*, der Weiden-Faulbaum-Gebüsche (*Frangulo-Salicetum cinereae*) sowie der Birken- und Erlenbruchwälder (*Betuletum pubescentis*, *Carici elongatae-Alnetum glutinosae*) werden in diesem Aufsatz vergleichend vorgestellt (Abb. 8 & 9).

2.2. Geschichte des Großen Heiligen Meeres

Auf der Basis moderner paläoökologischer Untersuchungen mit sedimentchemischen Analysen, Absolutpollenanalysen, Diatomeenanalysen und ¹⁴C-Radiocarbonatierungen konnte das Alter des Großen Heiligen Meeres pollenstratigraphisch einigermaßen festgelegt werden: Es entstand als großer Erdfall während erster historischer Landnahmeprozesse in der Sachsenzeit zwischen 450 und 750 n. Chr. und hat somit ein Alter von etwa 1200 Jahren. Die Morphogenese dieses Sees zeigt Abb. 10.

Die pollenanalytischen Untersuchungen zur Entstehung dieses Erdfalls von Elke BARTH (2002) präzisieren ein Modell, das bereits der Münsteraner Geologe F. LOTZE (1956) für die Genese des Heiligen Meeres beschrieb: Demnach beginnt die spezielle Subrosionschronologie des Gewässers mit ersten flachen Sackungen spätestens um 7580 BP ± 101 (5681–5598 v. Chr.). Es gab zunächst offenbar nur die Bildung einer nachsackenden Flachschenke, deren Anfang vermutlich im Nordosten des heutigen Sees lag und welche sich im Unterschied zu den bisherigen Vorstellungen von F.-G. SCHROEDER (1956) jedoch sukzessiv auch auf den Bereich des späteren Erdfalltrichters ausdehnte. Bereits in einer früh-subatlantischen Senkungsphase existierte danach ein nährstoffreicher Weiher, auf dessen lokale Existenz Pediastron- und Pollenfunde von Wasserpflanzen hinweisen (Abb. 11). Heute hat der See einen Verlandungsbereich von etwa 13 ha und eine offene Wasserfläche – als Pelagial – von 7,3 ha. Er gilt als der größte natürliche See Westfalens!

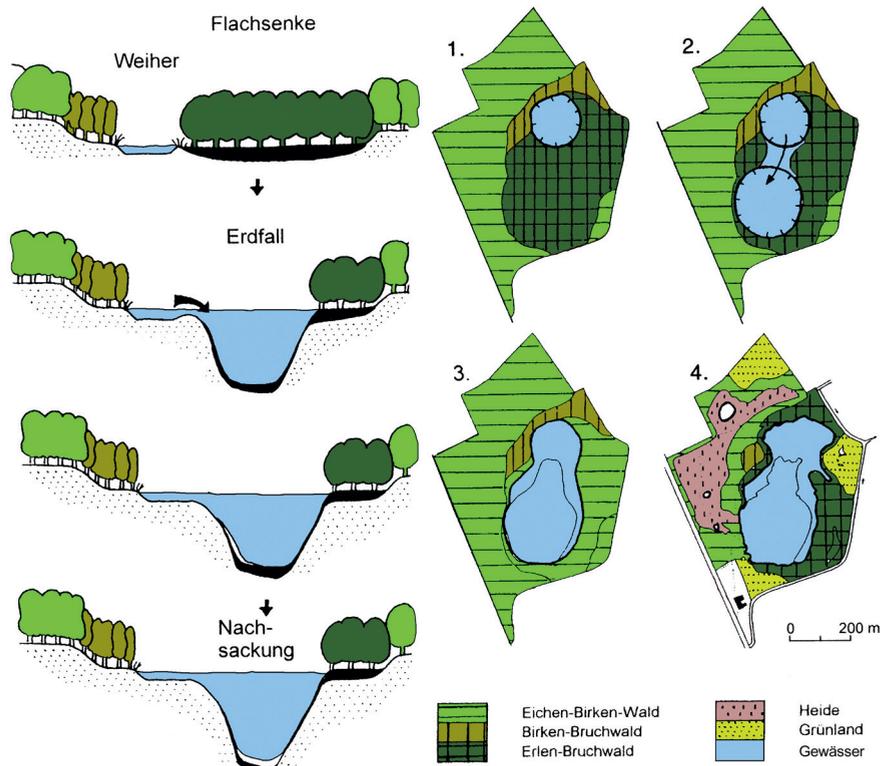


Abb. 10: Morphogenese des Großen Heiligen Meeres von einem Weiher mit Flachsente, über den Erdfallsee 1913 und Nachsackungen auf seine heutige Form. Die Vegetationsentwicklung in den 4 dargestellten Stadien war jeweils für den Trophiezustand des Sees essentiell (verändert nach BARTH & POTT 2000).

Der eigentliche Erdfall allerdings brach, wie erwähnt, erst in altsächsischer Zeit ein und schnitt dabei ein vormaliges Flachgewässer an. Über diesen Erdsturz hinaus muss die Morphogenese jedoch noch um eine mittelalterliche Senkungsphase ergänzt werden, die zu mehreren Nachsackungen und weiteren Gewässervertiefungen führte und so einen primär geogenen Faktor in der frühen Gewässerentwicklung des Heiligen Meeres herausstellt (BARTH & POTT 2000 sowie DÖLLING & LINDER 2009). Die nachfolgende mittelalterliche Subrosion kulminierte in einer kräftigen spätmittelalterlichen Senkung, welche sich anhand eines sedimentstratigraphischen Wechsels von Feindetritusmudde zu einer Mitteldetritusmudde sowie einer eingeschalteten lehm- und sandreichen Sedimentschicht belegen lässt. Sie hat die ökologischen Bedingungen der Wasseroberfläche des Heiligen Meeres nachhaltig beeinflusst und stabilisiert.

3. Entwicklung der Vegetation

Die Vegetation dieses neu entstandenen Erdfallgewässers war offenbar artenarm und hinsichtlich ihrer Biomasse sehr spärlich: Die seltenen, palynologischen und makrorestanalytischen Nachweise hydro- und helophytischer Wasserpflanzen charakterisieren ein nährstoffarmes Milieu, wie es von einem natürlichen Gewässer innerhalb der pleistozänen Sandlandschaften auch zu erwarten war. Im Pollenspektrum (Abb. 11) indizieren vereinzelte Elemente des heutigen Littorellion-Verbandes (*Myriophyllum alterniflorum*, *Littorella uniflora* und *Hydrocotyle vulgaris*) eine anspruchslose Pionierflora, wie man sie vermutlich entlang eines flachen, schmalen Ufersaums am Westufer im Kontakt zu den holozänen Flug- und Dünenstränden finden konnte.

Schon SCHROEDER (1956) verwies in diesem Zusammenhang auf die am Ostufer angrenzenden Niedermoororte, die dem Großen Heiligen Meer noch heute einen Sonderstatus unter den pleistozänen Gewässern verleihen und von Beginn an die aktuell sichtbaren polaren Verhältnisse an seinen Seeufern betonten und dessen Nährstoffsituation beein-

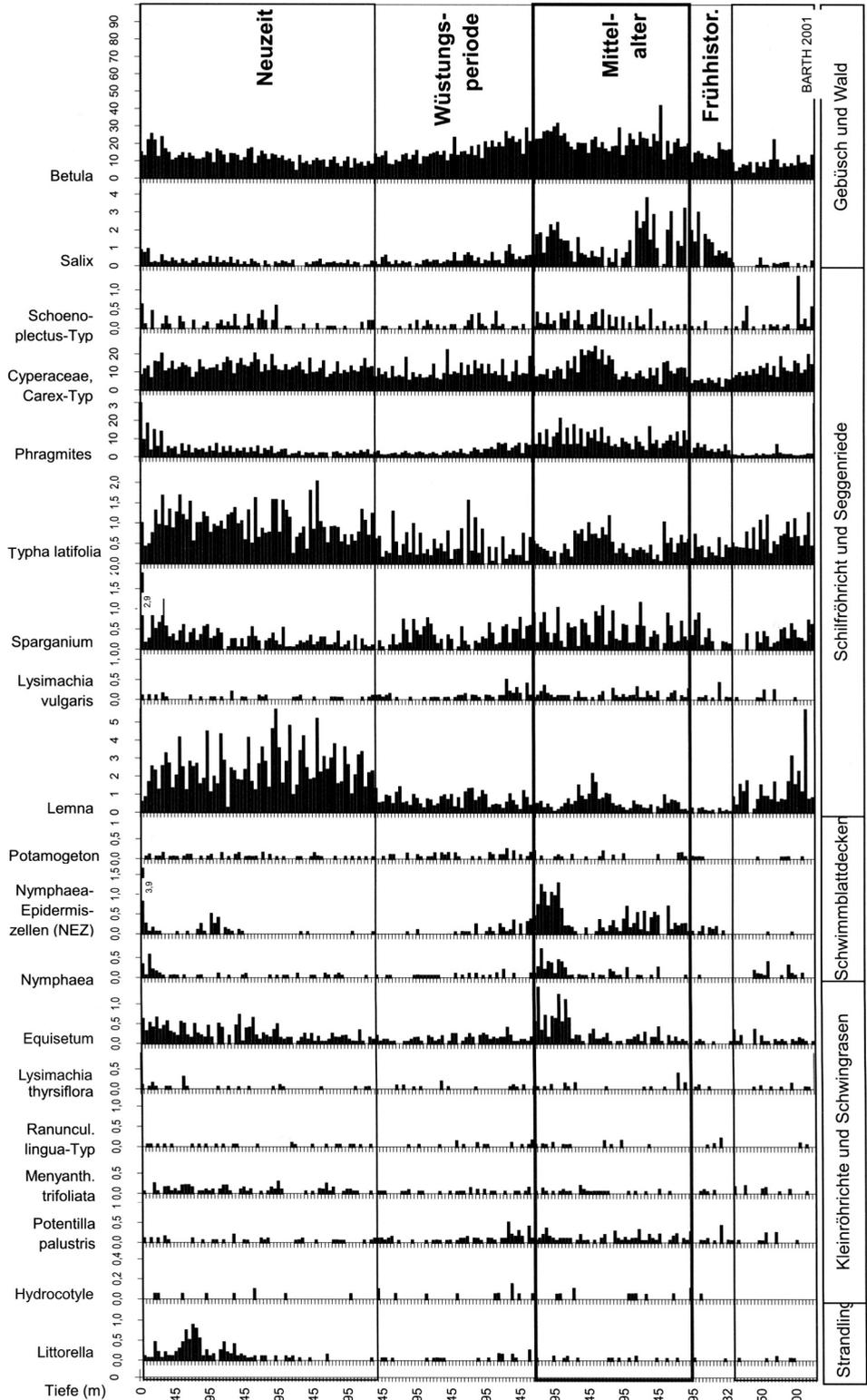


Abb. 11: Teilpollendiagramm mit der Sequenz von Strandlingsrasen, Kleintrüchlichen, Wasserpflanzen, Röhrichtelementen und Gehölzpollenspektren, welche die Verlandungsfolgen zeitlich seit dem Frühmittelalter bis heute darstellen (aus BARTH 2002).

flussten. Die sehr viel reicheren Bedingungen am östlichen Seerand finden ihren Ausdruck noch heute in den angrenzenden Erlenbruchwäldern mit ihren hohen Anteilen von *Thelypteris palustris* und *Iris pseudacorus* (Abb. 12): Infolge des eutrophierenden Einflusses im See verlief die Vegetationsentwicklung der Makrophyten bereits früh über Seerosendecken, Schilfröhrichte und Seggenriede zu Weidengebüschen und Erlenbruchwäldern, einer Verlandungssukzession, die einer eutraphenten Verlandungsserie im heutigen Sinne entsprach (POTT 1980, 1981, 1983). Dabei führten hohe Biomassenproduktion und schnelles Sedimentwachstum vermutlich schon im Verlauf der mittelalterlichen Seegenese zu einer weitgehenden Verlandung des großflächigen Litoralbereiches im nördlichen Seebandschnitt des Heiligen Meeres.

Ein markanter Einschnitt im Pollenspektrum prägte die nachfolgende Phase der spätmittelalterlichen Vegetations- und Nährstoffentwicklung des Sees und kennzeichnet damit eine deutliche Wende in dessen Genese: Dabei verweist der deutliche Rückgang der Pollenanteile von Helophyten parallel zu einer Massenausbreitung der Hydrophyten und Verlandungspioniere, insbesondere von *Nymphaea* und *Equisetum*, auf eine Regressionsphase. Ganz offensichtlich hat die spätmittelalterliche Nachsackung des Erdfalls eine Gewässervertiefung und Oligotrophierung bewirkt. Diese führte einerseits zu einer weiten Ausdehnung von Seerosendecken und Schachtelhalmsümpfen auf Kosten der zuvor verbreiteten Sumpf- und Bruchvegetation. Sicherlich ist auch die Lichtung der Erlenbruchwälder, die mit der Ausbreitung heliophiler Elemente einhergeht, in diesem Sinne primär auf subsionsbedingte Standortvernässungen zurückzuführen. Erst sekundär mögen die anthropogenen Auswirkungen spätmittelalterlicher Wald- und Streuwiesennutzungen zum Tragen kommen, die gleichermaßen eine Waldöffnung verursachten. Damals waren sogar die Ufer des Sees für lange Zeit waldfrei (Abb. 13 & 14). Neben einer solchen regressiven Verschiebung der Verlandungsformationen zeichnete sich eine nachfolgende Oligotrophierung des Sees auch in einem veränderten Artenspektrum der Röhrichte und der Gehölzvegetation ab. So litten die eutraphenten Röhrichtelemente *Typha latifolia*, *T. angustifolia* und *Sparganium* sp. sowie die Wasserlinsendecken große Einbußen. Die hochwüchsigen Röhrichte wurden nunmehr für lange Zeit nur noch von *Phragmites aust-*



Abb. 12: *Iris pseudacorus*-Fazies im Erlenbruchwald am Großen Heiligen Meer (1998).

ralis dominiert. Daneben breiteten sich krautige Arten mesotropher Standorte (*Hydrocotyle vulgaris*, *Potentilla palustris*) aus, die sich vermutlich in den lockeren Schilfbeständen ansiedelten bzw. sie in vorgelagerten Kleinröhrichten begleiteten, so wie es heute noch an manchen Stellen in Röhrichten generell zu sehen ist (POTT 1985). In derartigen Verlandungsserien folgten mesotrophente Gagelgebüsche und birkenreiche Bruchwälder, die im Spätmittelalter ihre optimale Ausbreitung erfuhren.

In nachfolgenden Phasen mit mehr oder weniger kontinuierlicher, progressiver Vegetationsentwicklung regenerierten die Erlenbruchwälder des Großen Heiligen Meeres sukzessiv und der Waldgürtel schloss sich um das Gewässer (Abb. 15). Dies spricht für das vorläufige Ende der Subrosionsprozesse und für eine Stabilisation der hydrologischen Bedingungen. Auch die anwachsende Pollensummenkurve aller Hydro- und Helophyten auf über 10 % zeichnet die Gesamttendenz einer mehr oder weniger kontinuierlichen Nährstoff-



Abb. 13: Weitflächige *Carex*- und *Sparganium*-Röhrichte bekleiden die Flachufer, Gagel- und Weiden-Faulbaum-Gebüsche im Hintergrund; Aufnahme aus dem Jahre 1928 (Fotoarchiv LWL Museum f. Naturkunde, Münster).



Abb. 14: Von *Carex* (im Vordergrund) und *Equisetum* sowie *Phragmites* (im Mittelgrund) aufgebaute Röhrichte am Großen Heiligen Meer im Jahre 1935 (Fotoarchiv LWL Museum f. Naturkunde, Münster).

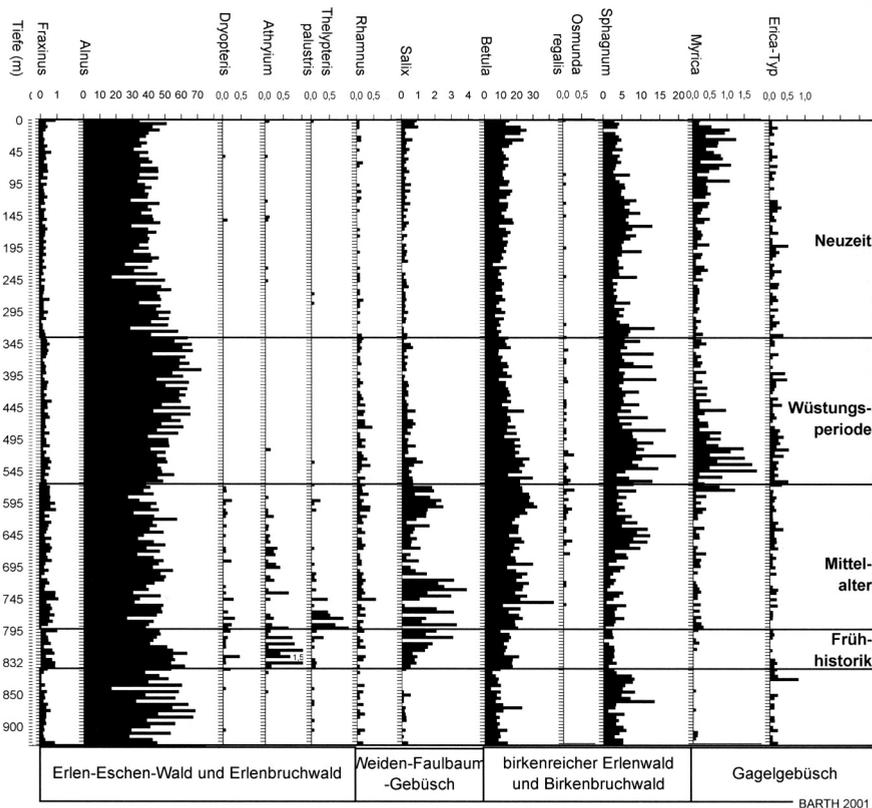


Abb. 15: Pollendiagramm mit Spektren von Gehölzelementen der Weiden-Faulbaum-Gebüsche, der Gagelgebüsch sowie des Birken- und Erlenbruchwaldes am „Großen Heiligen Meer“ (aus BARTH 2002).

zunahme nach. Der Anstieg der Pollentypenzahl entspricht einer zunehmenden Artenvielfalt, wobei jedoch kein Artenwechsel stattgefunden hat, sondern vielmehr sind wohl alle Arten, die sich zuvor in ihrem vereinzelt Auftreten abwechselten, nun parallel und zugleich vorgekommen. Die zunehmende Biomassenkumulation spiegelt neben der rapiden Nährstoffzunahme vor allem einen Übergriff der Eutrophierung auf das tiefe Seebecken der Großen Heiligen Meere wider. In der Verlandungsserie der Makrophyten zeigt sich dies insbesondere durch die Massenvermehrung von *Nymphaea alba* – wahrscheinlich *Nymphaea alba* var. *minor* (Abb. 11). Während diese in der vorangegangenen langen Periode des Mittelalters und der Frühen Neuzeit vermutlich nur spärlich als Begleitarten innerhalb der Schwimmblattzone vorkamen, bildeten sich nun mächtige Schwimmblattdecken aus. Die Arten der Schwimmblattzone konnten damals offenbar trotz steigenden Nährstoffangebots nur den schmalen Ufersaum des Erdfalltrichters erobern, so dass deren Pollenwerte dementsprechend sehr viel niedriger ausfallen als noch während der spätmittelalterlichen Verlandung des Flachsees. Nach und nach entwickelten sich jetzt die Vegetationsgürtel der eutraphenten Verlandungsserie heraus, die das Große Heilige Meer noch immer charakterisieren (POTT et al. 1996, 1998). Dabei folgten den oligotrphen Einheiten mit *Myriophyllum alterniflorum* und *Littorella uniflora* neue Wasserpflanzenbestände mit Wasserhahnenfuß (*Ranunculus*), die von einer meso-eutraphenten Vegetation mit submersen Beständen von *Myriophyllum spicatum* und *M. verticillatum* sowie emersen Schwimmblattdecken aus *Nymphaea alba* und *Polygonum amphibium* abgelöst wurden (BARTH 2002). Weitere Hydrophyten waren *Nuphar lutea*, *Potamogeton* (vermutlich *P. natans*) und *Lemna trisulca*. Ferner schlossen sich in der Verlandungsserie hochwüchsige Schilfröhrichte und meso-eutraphente Großseggenriede an. Bei den *Phragmites*-Röhrichtern handelte es sich vermutlich um optimal ausgebildete, d. h. artenreiche Scirpo-*Phragmites*-Bestände mit eutraphenten Arten (*Spartanium*, *Typha*, *Iris*, *Alisma*) wie auch mit mesotrphen Elementen (*Menyanthes*, *Potentilla palustris*, *Lysimachia thyr-*

siflora). Im Detail vollzog sich die anthropogen geförderte Eutrophierung des Großen Heiligen Meeres bzw. dessen Vegetationsentwicklung in mehreren Schüben, die sich unmittelbar mit der Siedlungsgeschichte, also mit der lokalen Wirtschaftsintensivierung, dem Ausbau der Entwässerungsgrabensysteme und der anthropogenen Standortdiversifizierung korrelieren lassen.

Bezüglich der Verlandungsreihen und der Vergesellschaftungen von Wasserpflanzen und Röhrichtarten kann insgesamt festgestellt werden, dass bereits im Mittelalter dieselben Arten und Vergesellschaftungen anzutreffen waren, wie sie heute noch beschrieben werden. So existierte bereits eine Artenvergesellschaftung, die dem heutigen Myriophyllo-Nupharetum entsprach aus *Nuphar*, *Nymphaea* und *Polygonum amphibium* mit vereinzelt *Myriophyllum spicatum*. In der Zusammenschau der gesamten Gewässergeneese kommen die Arten des heutigen Myriophyllo-Nupharetum immer dann zur optimalen Ausbreitung, wenn auch die dem Phragmition und dem Frangulo-Salicetum vergleichbare Vegetation optimal ausgebildet ist. Auch dies spricht zumindest seit dem Mittelalter für ein Zusammenspiel der Wasserpflanzen und Röhrichtgesellschaften innerhalb der Verlandungsserie, wie man das noch heute beobachten kann (POTT 1980, 1995).

So wurden die waldbestockten Gewässerufer vor allem durch die rasche Ausbildung eines Gebüschmantels aus Weiden charakterisiert. Dieses Weidengebüsch vom Typ des Frangulo-Salicetum *cinerea* erreichte schnell seine größte Ausdehnung, bevor es in der Sukzession von Erlenbruchwäldern als auch anthropogen durch Rodung eingeengt wurde. Es umgab in dieser frühen Gewässerphase als mehr oder weniger geschlossener Gürtel wohl den gesamten See, war vermutlich aber an den flachen Ost- und Nordufern, d. h. im Kontakt zu den Erlenbruchwäldern am stärksten ausgeprägt (Abb. 15). Das Gebüsch, an dem auch *Frangula alnus* beteiligt war, wurde sicherlich von *Salix cinerea* dominiert und glich dem heutigen Weiden-Faulbaum-Gebüsch (Frangulo-Salicetum) an den Ufern dys-mesotropher Gewässer. Dieses Weidengebüsch bildete nur den Vorwald zu den autochthonen Erlenwäldern, wie sie auch vor der Entstehung des Erdfallgewässers am Standort stockten und nun sukzessive regenerierten. Erlenbruchwälder stockten primär über den Niedermoortorfen der Meerbecke-Niederung am Nordost- und Nordufer des Sees. Im Unterschied zu heute waren im Unterwuchs dieser damaligen Erlenbruchwälder deutlich mehr Farne vertreten. Vor allem reichliche Nachweise des Sumpffarnes *Thelypteris palustris*, den RUNGE (1991) noch am Ostufer des Sees registrierte, charakterisierten diese Wälder als nährstoffreich und nass. Ferner prägten Röhrichte und Seggenriede den Unterwuchs solcher lichten Wälder und bildeten vermutlich bereits einen



Abb. 16: Verlandungssukzession und Schwimmblattzone mit dem Myriophyllo-Nupharetum, mit Röhrichtern vom Typ des Scirpo-Phragmition und kulissenhaft aufgebauter Gehölzvegetation aus Weidengebüsch (Frangulo-Salicetum *cinerea*) und Erlenbruchwald (*Carici elongatae-Alnetum*) im Jahre 1990 (weitere Abbildungen siehe POTT 1999).

schmalen Saum um das nordöstliche Flachgewässer. Insgesamt glichen diese Bruchwälder daher weitgehend der typischen, schlenkenreichen Ausbildung des heutigen *Carric elongatae*-Alnetum. Auf anmoorigen Substraten über Bruchwaldtorf finden sich am Westufer und Nordufer des Sees schmale Waldstreifen mit Birkenbruch vom Typ des *Betuletum pubescentis*, dem Gagelgebüsche (*Myricetum galis*) vorgelagert sind. Diese Verschiedenartigkeit der Verlandungsformationen, speziell der Gehölzgesellschaften, ist ein Spezifikum des Großen Heiligen Meeres (Abb. 16).

Die Birkenbruch- und Erlenbruchwälder auf den seebürtigen Torfen und den angrenzenden Niedermoorsubstraten verliehen dem Großen Heiligen Meer von jeher einen Sonderstatus unter den pleistozänen Gewässern und betonten von Beginn seiner Genese an die polaren Verhältnisse und die Vegetationsdifferenzierung an den verschiedenen Seeufern. HAGEMANN et al. (2000) weisen in diesem Zusammenhang auf die Nährstoffversorgung der Schwimmblattdecken über das reduzierte, phosphatreiche Interstitialwasser hin, das in ihren Untersuchungen bis zur 5-fachen Nährstoffkonzentration des Freiwassers, einen erhöhten Basengehalt und pH-Werten um den Neutralpunkt enthielt (Abb. 17).

Während längerer Frostperioden in den Wintern 1996/97 sowie 2009/10 froren die Gewässer im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ zu; auch die Wasserflächen im Schlenkenbereich der Bruchwälder vereisten während dieser Zeit. Nach Schneefall konnte jeweils beobachtet werden, dass sich auf einer über 30 cm starken Eisschicht des Großen Heiligen Meeres starke Schneelager gebildet hatten, die auch die westlichen Uferbereiche einschließlich des Birkenbruchs bedeckten. Die Schneebedeckung des im Südosten gele-

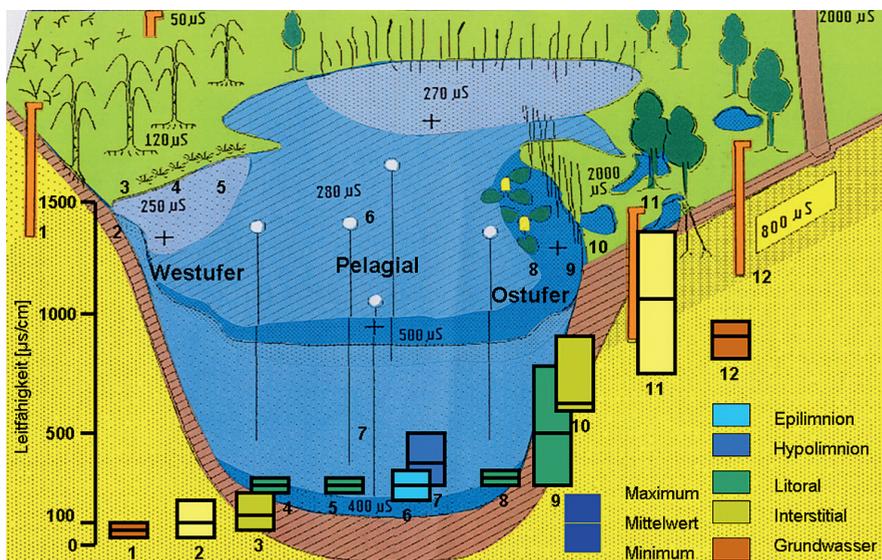


Abb. 17: Bipolarität des Großen Heiligen Meeres hinsichtlich seiner trophischen Situation: Die elektrolytische Leitfähigkeit ist ein Summenparameter des Ionengehaltes im Seewasser und im angrenzenden Grundwasser; diese wird gemessen in μS (Mikrosiemens pro Zentimeterquadrat, als elektrische Spannung). Im See gibt es große Unterschiede im Epilimnion, im Hypolimnion und im Litoral von West- und Ostufer zwischen 120 μS und bis zu 2000 μS . Auch das Grundwasser zeigt an den Messpegeln solche starken Differenzen.

genen Erlenbruchs war jedoch auffällig lückig; sie fehlte weitgehend im Schlenkenbereich und war großflächigen Eisschichten gewichen. Die Stubbenbereiche der Schwarzerlen (*Alnus glutinosa*) waren weitgehend schneebedeckt, während vom Fuße der Stubben Eisschichtungen ausgingen, die keine Schneebedeckung aufwiesen (Abb. 18). An der Stubbenbasis einiger Schwarzerlen waren die Schnee- und Eisschichten z. T. sogar schon von der Krautschicht durchbrochen (Abb. 19). Im Eis der Schlenken bis zum Ufer des Großen Heiligen Meeres war darüber hinaus eine deutliche Schichtung zu erkennen: Zwischen den teilweise nur wenige Millimeter dicken Eisschichten war Wasser eingelagert und die gesamte zusammengesetzte Eisschicht zeigte an einigen Stellen weniger als 5 cm Mäch-

tigkeit. An wenigen Dünnstellen der Eisschicht kam es spontan zu Grundwasseraustritten. Das Grundwasser überflutete weite Bereiche der vereisten Schlenken, gefror an der Oberfläche und führte so zur Bildung einer neuen dünnen Eisschicht. Dies zeigt, dass das Wasser unterhalb der Eisschicht unter Druck stand und dass Öffnungen im Eis zum Druckausgleich führten.



Abb. 18: Erlenbruchwald am Ostufer des Großen Heiligen Meeres. Die Stubben der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) sind deutlich schneebedeckt, während der Schlenkenbereich zwischen den Stubben eine weitgehend schneefreie Eisschicht aufweist, die ausgehend von den Stubben kaskadenartig gegliedert ist.



Abb. 19: Durch Auftauprozesse teilweise freigelegte Grundwasserröhre im Eis des Erlenbruchwaldes am Ostufer des Großen Heiligen Meeres. Die Grundwasserröhre geht von einem Schwarzerlenstubben aus, wo Grundwasser aus der Tiefe aufsteigt und an die Erdoberfläche gelangt. Hier überflutet das Grundwasser weite Bereiche der aus vielen Schichten zusammengesetzten Eisschicht innerhalb der Schlenken und fließt entsprechend dem Gefälle in Richtung des Großen Heiligen Meeres ab. Das relativ warme Grundwasser löst die Oberfläche des Eises an und es kommt zur Vertiefung und Kanalisierung des Gerinnes innerhalb der Eisschicht. Durch Überfrierungen kommt es zur Bildung einer neuen oberen Eisschicht im Schlenkenbereich und zur Überdeckung des Gerinnes, das nun innerhalb einer Röhre in der Eisschicht abfließt. Im Anschnitt der Eiströhre sind die einzelnen Primärschichten der zusammengesetzten Eisschicht gut zu erkennen (aus Pust et al. 1997).

Am Fuße der Schwarzerlenstubben ließen sich ebenfalls spontane Wasseraustritte sowie von dort ausgehende auch zum Ufer des Großen Heiligen Meeres horizontal verzweigende Röhren im Eis beobachten, die wassergefüllt waren und die unter Druck standen (Abb. 19). Trotz niedriger Außentemperaturen von etwa $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ besaß das nach Öffnen aus den Eisröhren ausströmende Wasser und das der Erlenstubben eine Temperatur von bis zu $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$; die elektrolytische Leitfähigkeit lag zwischen 500 und über $1000\text{ }\mu\text{S}/\text{cm}$. Es konnte sich nur um Wasser aus größerer Tiefe handeln, da sämtliches Sickerwasser gefroren war. Auch das Wasser des Großen Heiligen Meeres schied aus, da nach längerer Frostperiode und Winterstagnation das Wasser des Sees eine maximale Temperatur von $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ aufwies. Eisenockerablagerungen innerhalb der Eisröhren und durch Eisenocker rötlich gefärbte Eischichten an Stellen, wo von der Meerbecke her stark eisenhaltiges Grundwasser ansteht, verdeutlichen, dass hier aus der Stubbenbasis der Schwarzerle reduziertes eisenhaltiges Grundwasser aufsteigt und an der Oberfläche einen Druckausgleich erfährt. Während des Abfließvorgangs kommt es durch Anschmelzen des Eisuntergrundes zur Rinnenbildung mit Furkationen, aus denen bei längerer Frosteinwirkung und Überfrierung die zu beobachtenden Eisröhren entstehen. Beim Kontakt dieses eisenreichen Grundwassers mit dem Sauerstoff der Atmosphäre kommt es zur Ausfällung von Eisenocker und zu roten Eisverfärbungen. Der Gefrierprozess führt zu einer Umverteilung der Ionen zwischen Eis und Flüssigphase, weshalb nach dem Öffnen der Eisröhren zunächst sehr hohe elektrische Leitfähigkeiten bis über $1000\text{ }\mu\text{S}/\text{cm}$, nach einer Abflusszeit von wenigen Minuten jedoch, bei nachströmendem Grundwasser, deutlich niedrigere Werte gemessen wurden. Auch während der warmen Jahreszeit sind hier im Schlenkenbereich stets mächtige Eisenockerablagerungen zu beobachten. Die elektrolytische Leitfähigkeit der Bodenlösung erreicht hier durch Akkumulation Werte von bis zu $3000\text{ }\mu\text{S}/\text{cm}$ durch erhöhte Schwermetall- und Sulfatgehalte. Eiskaskaden und Eisröhren mit einer weißen Färbung konnten darüber hinaus im Eis im Bereich der Schwarzerlenstubben beobachtet werden. Auch hier trat gespanntes Grundwasser unter Druck aus. Dieses Grundwasser enthält weniger Eisen und Sulfat. Die elektrolytische Leitfähigkeit der Bodenlösung liegt dort auch während der warmen Jahreszeit meist unter $1000\text{ }\mu\text{S}/\text{cm}$.

Die Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) vermag mit ihrem mehrere Meter in die Tiefe reichenden Vertikalwurzelwerk die flacheren Bruchwaldtorfschichten zu durchwachsen und in das Grundwasser des sandigen Aquifers vorzudringen; die Sauerstoffversorgung der im weitgehend anaeroben Grundwasser befindlichen Wurzeln erfolgt dabei über Lentizellen (KÖSTLER et al. 1968). Auch die Reste des Wurzelwerks bereits abgestorbener Erlen können dem gespannten Grundwasser eine erleichterte Vertikalpassage zur Erdoberfläche gegenüber dem weitgehend stark zersetzten und undurchlässigeren Bruchwaldtorf gestatten. Die Schwarzerle ist mit ihrem tiefreichenden Wurzelwerk in der Lage, die für sie günstigen Standortbedingungen des bewegten Grundwassers (ELLENBERG 1996) und den damit verbundenen Basennachschub zu stabilisieren.

Die Moorbirke (*Betula pubescens*) vermag ihre Wurzeln nicht in der Weise wie die Schwarzerle mit Sauerstoff zu versorgen; sie besitzt im Birkenbruch daher flache, tellerförmige

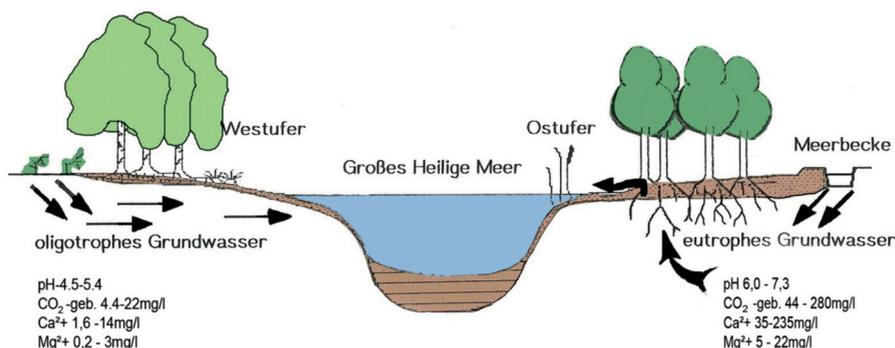


Abb. 20: Trophe-Differenzierungen hinsichtlich der Bipolarität am See (vgl. auch Abb. 17) im Winter 1996/97, als wir den Austrag eutrophen Grundwassers über die Erlen an die vereiste Oberfläche messen konnten; unter Birkenbruch war nur oligotrophes Grundwasser zu messen.

Wurzelwerke, die ihr Wachstum in die Tiefe nach Erreichen der sauerstofffreien Zone einstellen (KÖSTLER et al. 1968). Sie ist an basenreichen Standorten der Erle konkurrenzmäßig unterlegen, vermag sich aber auf basenarmen Standorten durchzusetzen. Grundwasseraustritte im *Betuletum pubescentis* am Westufer des Großen Heiligen Meeres konnten während der Frostperioden nicht beobachtet werden. Der Boden war hier bis in den Sandkörper durchgefroren. Auch wenn es in der warmen Jahreszeit zu Grundwasseraustritten kommen sollte, ist an diesem Standort nicht mit einer guten Basenversorgung durch das Grundwasser zu rechnen, da im Westen des Großen Heiligen Meeres von angrenzenden Heideflächen stammendes, schwach saures oligotrophes Grundwasser ansteht, dessen Leitfähigkeit unter 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ liegt (PUST 1993, POTT et al. 1996). Das Beispiel in Abb. 20 verdeutlicht aber auch, dass es die Moorbirke mit ihren Tellerwurzeln vermeidet, den Grundwasserzustrom über das Wurzelwerk unnötig zu erhöhen und die für sie günstigen Standortbedingungen zu destabilisieren.

Die Trophie-Differenzierungen, welche die Ufervegetation am Großen Heiligen Meer widerspiegelt, besitzen mit einem *Betuletum pubescentis* am Westufer und einem *Carrici elongatae*-*Alnetum iridetosum* am Ostufer eine beachtliche Dimension. Besonders erstaunlich ist, dass die Torfmächtigkeit im Birkenbruch nur sehr gering ist. Es muss jedoch berücksichtigt werden, dass diesen Standortdifferenzierungen nicht eine natürliche Sukzession zugrunde liegt, sondern dass sich hier historische Landnutzungen durch den Menschen heute noch bemerkbar machen. Jahrhunderte andauernde Heide- und Grünlandwirtschaft haben die Landschafts- und Vegetationsstruktur des Schutzgebietes und auch seine Grundwasserlandschaft nachhaltig geprägt (POTT et al. 1996). Bis in das letzte Jahrhundert waren die Ufer des Großen Heiligen Meeres abgeholzt, weshalb über längere Auswaschungsphasen Böden und Grundwasser nährstoffarm wurden (SCHWAR 1900).

4. Formierung neuer Röhrichte

Unsere sedimentstratigraphischen Untersuchungen bestätigen anhand zahlreicher Halm- und Rhizomfunde eine wüstungszeitliche Ausbreitung des Schilfes (*Phragmites australis*) im Mittelalter. Populationsbiologisch wird hier somit die vegetative Ausbreitung erfasst, in

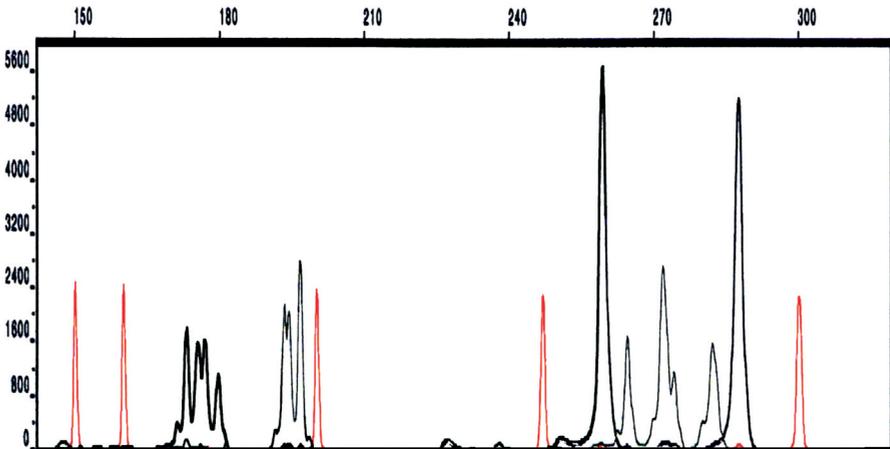


Abb. 21: Elektropherogram eines Multiplex-Laufes in einer Fragment-Analyse: Vier Loci wurden von einer Probe amplifiziert. Passend zum polyploiden Status von *Phragmites* konnten mehr als zwei Allele nachgewiesen werden und durch die maximale Anzahl von vier Allelen in diesem Individuum wurde es als tetraploid eingestuft. Von links nach rechts: Locus GT18 (Schwarz, Allelgrößen: 173, 175, 177, 179 bp), Locus GT9 (Schwarz, Allelgrößen: 193, 194, 196 bp), Locus GT16 (Schwarz, Allelgrößen: 260, 288 bp) und Locus GT4 (Schwarz, Allelgrößen: 264, 272, 274, 282bp). Rote Peaks repräsentieren einen internen Standard. Die ersten Allele auf Locus GT9 (193 bp) sind ein „stotter Peak“. Absolute Allelgrößen aus Fragment-Analysen weichen normalerweise von den realen Allelgrößen aus Sequenzanalysen ab (aus NOLTE 2002).

deren Zuge das seewärts vordringende Schilfröhricht einen ausgedehnten Polykormon ausbildet. Im Pollendiagramm macht sich diese Ausbreitung nicht unmittelbar bemerkbar (Abb. 11). Ursächlich spielte sicherlich nach wie vor die Nährstoffarmut des Gewässers eine Rolle, unter der *Phragmites australis* an der Grenze seines Existenzminimums gedieh, so dass Schilfblüte und Pollenreife offenbar noch gehemmt waren.

Am neu entstandenen, nordwestlichen Weiherteil des Großen Heiligen Meeres breiteten sich, auf die *Equisetum*-Gesellschaft und die *Potentilla palustris*-reichen Kleinröhrichte folgend, *Menyanthes*-Sümpfe und schließlich großflächige *Myrica gale*-Gebüsche aus (Abb. 13 & 14), so wie wir es noch 1929 und 1935 dokumentiert finden. Das Verlandungsgebüsch des *Myricetum galis* gehört bis heute zum Verlandungskomplex und charakterisiert dys- bis mesotrophe Uferabschnitte am Übergang zu Bruchwäldern oder Feuchtheiden.

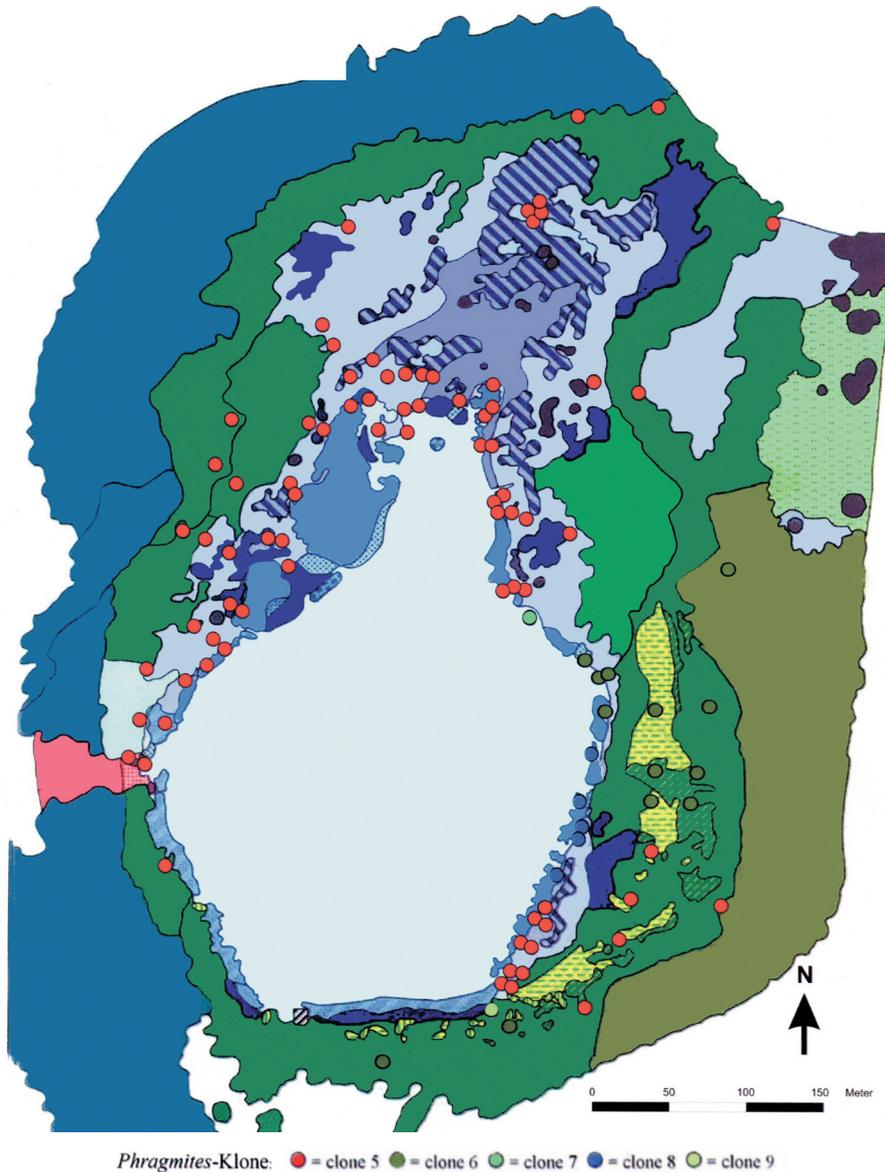


Abb. 22: Klonale Differenzierung der Schilfpopulation am Großen Heiligen Meer; insgesamt fünf verschiedene Typen bauen das heutige Röhricht auf bzw. sind als Sukzessionsrelikte im Erlenbruchwald zu differenzieren. Die Vegetationskarte stammt von HAGEMANN et al. (2000), die *Phragmites*-Klone wurden von NOLTE (2002) analysiert und dokumentiert.

Mit molekulargenetischen Analysen hat Viola NOLTE (2002) in ihrer Diplomarbeit die klonale Zusammensetzung und die genetische Diversität dieser Schilfbestände in den Röhrichten des Heiligen Meer-Gebietes untersucht. Wir hatten uns gefragt, welche genetischen Variationen solche als „hochklonal“ eingestufte Röhrichtpflanze im Gebiet zeigt. Man geht im allgemeinen davon aus, dass in natürlichen Ökosystemen die klonale Diversität mit zunehmendem Alter – hier der Röhrichte – abnimmt (KÜHL & NEUHAUS 1993). Deshalb bieten sich die verschiedenen alten Gewässer im Gebiet natürlich auch hier für derartige Fragestellungen an. Dabei wollten wir herausfinden, welche Grenzen für vegetative und sexuelle Ausbreitungen konkret bei *Phragmites* bestehen. Da die natürlichen Seen im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ die gleiche standörtliche Umgebung haben und die Gewässer sich nur nach ihrem individuellem Alter unterscheiden, haben wir für eine genetische Identifikation der *Phragmites*-Populationen zuerst verschiedene PCR-Analysen für ein „RAPD-fingerprinting“ durchgeführt (Random Amplified Polymorphic DNA, nach WELSH & MC CLELLAND 1990 sowie WILLIAMS et al. 1990). Mit sogenannten „Microsatelliten-Primern“ wurde danach die klonale Diversität bestimmt (HABERL & TAUTZ 1999, SALTONSTALL 2002).

Für das Naturschutzgebiet insgesamt konnten wir an den großen Gewässern für die dortigen *Phragmites*-Populationen folgendes feststellen: Das Schilf hat offenbar einen allopolyploiden Ursprung (CLEVERING & LISSNER 1999). So gibt es auch im Gebiet gemischte tetra- und hexaploide Schilfbestände, welche eine molekulargenetische Analyse erschweren können. Um phylogenetische Aussagen machen zu können, haben wir nach SAITON & NEI (1987) eventuelle Mutationsraten arithmetisch berechnet und zeitlich kalibriert, wie es auch RODERIC et al. (1998) vorschlagen.

In diesem Aufsatz sollen nur erste Ergebnisse vorgestellt werden, weitere Veröffentlichungen zu diesem neuen Thema der „Molekularen Geobotanik“ werden folgen. Insgesamt vier „Locus-Genotypen“ in *Phragmites* konnten im gesamten Naturschutzgebiet an insgesamt 279 Proben festgestellt werden. Im Experiment wiederholbare „4-Peak-Verteilungen“ zeigen sich an 267 Proben, die tetraploid sind, während sich am neuen Erdfallsee vom 14. April 1913 nur 12 Proben identifizieren lassen, die offenbar hexaploid sind (Abb. 21 & 22). So zeigen sich schon die Unterschiede beim jungen Erdfallsee und beim 1200 Jahre alten Großen Heiligen Meer. Ein neues Gewässer als „Pionier-Habitat“ zeigt uns nun in dieser Frage die groben Kolonisationseffekte: Diese speziellen neuen Lebensbedingungen eines „neuen Gewässers“ in einer „terrestrischen Umgebung“ sind ein neues, kurzes „window of opportunity“ (POTT & HÜPPE 2007), also ein Zeitfenster für Ansiedlung und erfolgreiche Reproduktion. Die Samen der Pionierpflanzen besitzen offensichtlich multiple Allele. Dies bewirkt aufgrund ihres polyploiden Gen-Stamms eine hohe genetische Variabilität in solchen, jungen Schilf-Pionierpopulationen. Einmal angesiedelt, vermehren sich diese pionierhaften Genotypen mit klonalem, vegetativem Wuchs. Das sieht man an der Population vom Erdfallsee von 1913 mit seiner vergleichsweise hohen genetischen Diversität. Offenbar werden mit zunehmendem Alter und zunehmender Stabilität der Population hoch heterozygotische, klonale Genlinien fixiert, so dass wir in der 1200-jährigen Schilfpopulation am Großen Heiligen Meer heute eine „stationäre“ Genstruktur vorfinden, wobei die klonale Selektion einen inzwischen angepassten Genotyp hervorgebracht hat, der eine breite ökologische Amplitude hinsichtlich der Trophie erträgt (Abb. 22). Die Ernährungsbedingungen dienen hier vielleicht als „selektive Kraft“; eine Hypothese die noch zu untersuchen ist. Das ist auch enorm wichtig für den Naturschutz, wie es auch BJÖRK (1967), BRIX (1999) und MORITZ (2002) formulieren.

Diese von *Phragmites* dominierten Röhrichte am Ufer des Großen Heiligen Meeres unterliegen seit ihrer Entstehung und Etablierung also ständigen natürlichen und neuerdings auch anthropozogenen Veränderungen. Letztere haben große, direkt beobachtbare Verdichtungen in Artmächtigkeit, terrestrischer Zusammensetzung und flächenhafter Verbreitung in den vergangenen Jahren erfahren, das wollen wir nachfolgend sehen.

5. Schilfrückgang durch den Bisam

Der Bisam (*Ondrata zibethicus*), in den 1960er Jahren ins Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ eingewandert, ernährt sich vorwiegend vegetarisch von Wasserpflanzen. Im Laufe der letzten Jahrzehnte wurden Veränderungen in der Ufervegetation, vor allem in der

Röhrichtzone, dominiert durch *Phragmites australis*, festgestellt. Auch der Rückgang einiger Pflanzenarten, wie *Schoenoplectus lacustris*, konnte beobachtet werden. Der Bisam wurde über einen längeren Zeitraum beobachtet, konnte aber vor allem abends in der Dämmerung vor Ort vom Boot aus gesichtet werden. Über die Größe der Population am Großen Heiligen Meer ist nichts bekannt, nach eigenen Einschätzungen muss es sich aber zum Untersuchungszeitpunkt um mindestens zwei Familien mit Jungtieren gehandelt haben (HELM 2008a, b). Die Lebensweise des Bisams ist semiaquatisch, morphologisch ist er an das Leben am und im Wasser angepasst. Durch spezielle Lippenwülste kann die Mundhöhle fest verschlossen werden, während das Tier unter Wasser an Pflanzen nagt. Der Gehörgang wie auch die Nase, können durch anatomische Anpassungen unter Wasser verschlossen werden (STEINIGER 1975).

Die schnelle Ausbreitung innerhalb weniger Jahrzehnte über ganz Westeuropa wurde durch die hohe Fortpflanzungsrate und die Flexibilität gegenüber Lebensraum und Nahrung begünstigt. Der Bisam hat mindestens zwei Mal jährlich drei bis fünf Jungtiere im Jahr. In Jahren mit milderen Wintern wurden jedoch auch schon in unseren Breiten trüchtige Weibchen und Jungtiere gesichtet. Die Verbreitung erfolgt entlang von Wasserstraßen, obwohl auch Landüberwanderungen beobachtet wurden (SCHRÖPFER 1966).

Die häufigsten Fraßpflanzen des Bisams sind laut AKKERMANN (1974, 1975), die auch am Großen Heiligen Meer vorkommenden Arten *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, verschiedene *Carex*-Arten, *Iris pseudacorus*, *Salix cinerea* und *Juncus effusus*.

Wenn Bisame zu häufig werden, ist ihr Einfluss auf die Vegetation enorm. Dass der Bisam zum Verschwinden ganzer Pflanzenbestände in kürzester Zeit beitragen kann und gerade die Schilfzone so stark beschädigt, dass sie für andere Arten nicht mehr als Lebensraum nutzbar ist, wurde bereits mehrfach nachgewiesen (u. a. DANELL 1977, RUNGE 1991).

In Beobachtungen, Versuchen und Kotuntersuchungen konnten über 50 Pflanzenarten, hauptsächlich Wasserpflanzen, festgestellt werden, die der Bisam verzehrt. Aber auch zahlreiche Kulturpflanzen werden verbissen, beispielsweise Mais oder Rüben. Die Zusammensetzung der Futterpflanzen ist je nach geografischer Lage und Art der Gewässer sehr unterschiedlich. In Fraßversuchen wurde festgestellt, dass Bisame das Neue bevorzugen und die sonst dämmerungs- und nachtaktiven Tiere mit neuem Futter sogar am Tag aus ihren Behausungen herauszulocken waren (STEINIGER 1975). Als Hauptfraßpflanzen zählen nach STEINIGER (1975) jedoch *Phragmites australis* (auch zum Burgenbau genutzt), *Typha latifolia* und *T. angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Juncus* sp. und *Glyceria maxima*. AKKERMANN (1975) bemerkt aber, dass sich die Auswahl des Futters nach dem Angebot an Nahrungspflanzen und deren Erreichbarkeit richtet. Eine häufig vorkommende Pflanzenart ist also auch häufiger Bestandteil der Nahrung. Außerdem kommt es zu einem sehr selektiven Fraß an den verschiedenen Pflanzenteilen, vor allem saftige und nährstoffreiche Abschnitte werden bevorzugt. Dazu zählen meist die basalen Stängelabschnitte, Rhizome, weiße Sprossknospen und junge Blätter (Abb. 23 & 24). Auch *Nymphaea alba* und *Nuphar lutea* sind von einem starken Rhizomfraß betroffen. Der Bisam wühlt die Rhizome am Seegrund auf, holt sie an die Wasseroberfläche und nagt an ihnen. Die Blätter von *Nymphaea* und *Nuphar* werden wohl nur teilweise verzehrt, jedoch häufig in den Burgen verbaut. Solch sehr selektiver Fraß führt beispielsweise beim Schilf dazu, dass auf einen Teil Nahrung zwei Teile nicht gefressene, also nur verbissene Vegetation kommen. Teilweise wird der pflanzliche Abfall zum Burgenbau verwendet, häufig sieht man aber abgeissene Pflanzenteile auf der Wasseroberfläche schwimmen.

Am Großen Heiligen Meer ist ein gezielter Verbiss der Knospen von *Nuphar lutea* zu beobachten. Diese sind sehr nektarreich und scheinen zur bevorzugten Nahrung des Bisams zu gehören. Die Schilffläche am Großen Heiligen Meer nahm von 2000 bis 2005 deutlich ab (Abb. 25): Zum einen erfolgte eine Verlandung von der Landseite her, so sind angrenzende Bruchwaldparzellen immer weiter in die (ehemalige) Schilfzone vorgedrungen. Zum anderen kam es auch seewärts zu einem Rückgang des Schilfs, dafür hat sich in diesen Bereichen vor allem die Schwimmblattzone weiter ausgebreitet. Vgl. hierzu Abb. 26: Auf dem linken Bild wird die Ausdehnung des Schilfs von 1969 auf der Luftbildkarte von 2005



Abb. 23: Herausgerissener und umgekippter Bult von *Phragmites australis* (aus HELM 2008a).



Abb. 24: Vom Bisam verbissener, ausgefranster Schilfrand am Nordufer des Sees (aus HELM 2008a).

projiziert, auf dem rechten Bild ist in dunklerer Farbe die Ausdehnung des Schilfs von 2005 zum Vergleich eingezeichnet.

Deutliche Unterschiede lassen sich auch beim Baumbesatz in der Schilfzone feststellen (Abb. 27). Das liegt jedoch daran, dass im nordöstlichen Teil des Schilfgürtels ein Bereich, der 2000 noch als dicht mit Bäumen bestandenes Schilf zu erkennen ist, im Jahr 2005 nur noch als Bruchwald bzw. Gebüsch zu klassifizieren ist. Das Kronendach der Bäume ist deckend (geworden) und somit kann dieser Bereich nicht mehr als Bestandteil des Röhrichts gelten. Zusammengefasst ist die Schilffläche also zurückgegangen, der Anteil des Bruchwaldes hat zugenommen. Ebenso zugenommen haben der Baumbesatz im Schilf und der Anteil der Seefläche, der von Schwimmblattpflanzen bedeckt ist. Das lässt darauf schließen, dass die Röhrichtzone insgesamt trockener geworden ist und sich der *Phragmites*-Bestand gelichtet hat, sonst wäre so ein hoher Baumbesatz nicht vorhanden. Von der Bruchwaldseite her kommt es zu einem Baumbesatz, aber auch in Ufernähe sind immer mehr kleine Bäume zu erkennen.

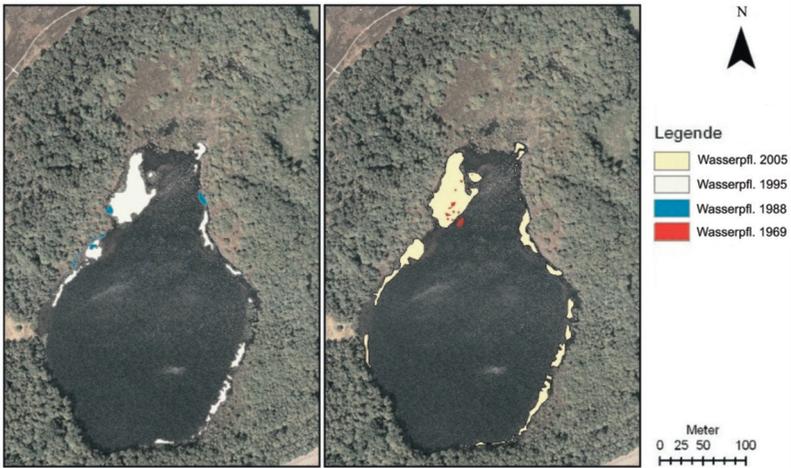


Abb. 25: Offene Wasserflächen im Schilfröhricht im Jahre 2002 (links) und im Jahre 2005 (rechts). Insgesamt wird der starke Rückgang der *Phragmites*-dominierten Flächen deutlich (aus HELM 2008a).

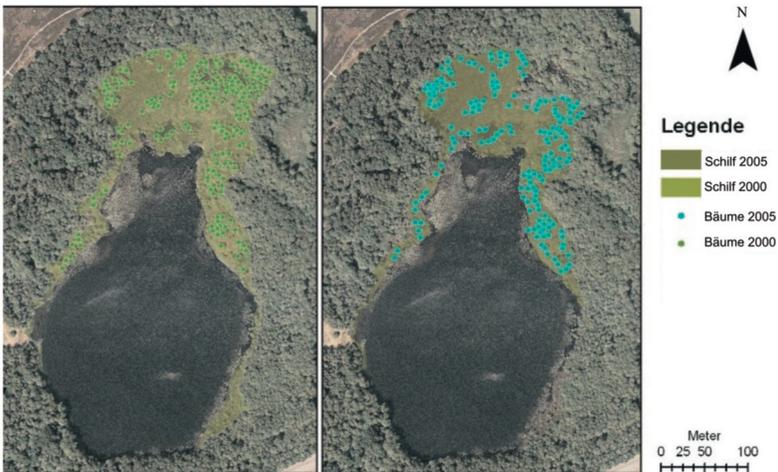


Abb. 26: Zunahme der Wasserpflanzendecken, links im Zeitraum zwischen 1988 und 1995, rechts die Zunahme von 1969 bis 2005 (aus HELM 2008a).

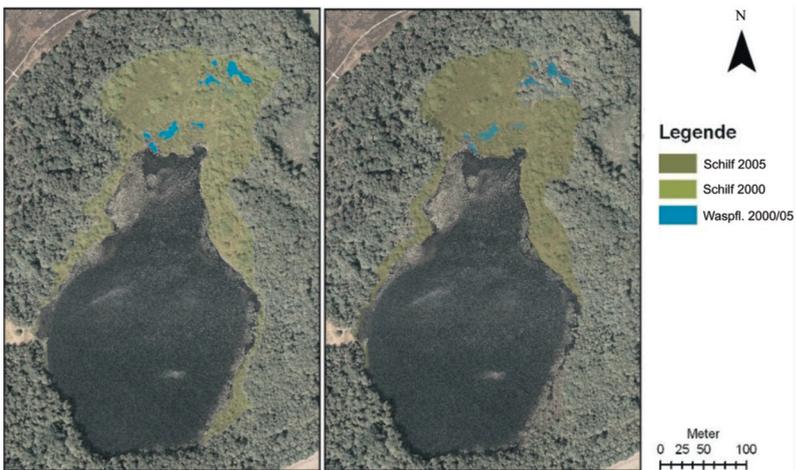


Abb. 27: Veränderung im Schilfröhricht und im Baumbesatz zwischen den Jahren 2000 (links) und 2005 (rechts), (aus HELM 2008a)

Seit den 1930er Jahren wurde die Vegetationsentwicklung im Gebiet und vor allem am Großen Heiligen Meer außergewöhnlich gut dokumentiert (GRAEBNER 1930, KOPPE 1931, RUNGE 1974, PUST 1993, HAGEMANN et al. 2000). Hierbei wurden hauptsächlich die Nährstoffdynamik der Gewässer und das damit verbundene Arten- beziehungsweise Pflanzengesellschaftsinventar der auftretenden Vegetation untersucht. Fortwährende Nährstoffakkumulation durch autochthonen und allochthonen Nährstoffeintrag, besonders in eutrophen Seen, führt zu einer allmählichen Verlandung und zu einer kontinuierlichen Änderung in der Vegetationszusammensetzung. Aus diesen Prozessen und der zusätzlich durch Bodenfaktoren gegebenen Nährstoffsituation ergeben sich die gewässertypischen Verlandungsabfolgen. Den auftretenden Pflanzengesellschaften ist hierbei ein hohes Maß an Indikatoreigenschaften für spezielle Trophiebedingungen zuzuschreiben, wobei einzelne Arten durchaus eine weite ökologische Amplitude aufweisen und an unterschiedlichen Standorten auftreten können (POTT 1996, 1998, POTT & HÜPPE 2001). Die Gewässervegetation reagiert dabei sehr kurzfristig auf den Wandel wichtiger Parameter. Daher ist es sinnvoll, Beobachtungen und Monitoring-Maßnahmen zeitlich hoch auflösend durchzuführen, um ein möglichst lückenloses Gesamtbild dieser Veränderungen nachzuzeichnen. Diese Arbeit soll an die vorangegangenen Untersuchungen anknüpfen, vor allem an die Dissertation von Bernd HAGEMANN (2000), indem weitere Veränderungen der Flora dokumentiert und mögliche Tendenzen auf die weitere Entwicklung der Vegetation am Großen Heiligen Meer gegeben werden.

Die neuen Vegetationskarten wurden im Jahre 2009 auf der Basis eines Ausschnitts der Luftbildkarte vom Landesvermessungsamt Nordrhein-Westfalen (1:1000, Bildnummer: 3611/17, Großes Heiliges Meer, 28.05.2005) erstellt und mit CoreDRAW digitalisiert. Orientierung und Flächenmarkierungen während der Kartierung wurden durch GPS-Geräte gestützt, wobei Wegpunkte bei markanten, im Luftbild und Gelände leicht zu ortenden Stellen gesetzt und Vegetationsaufnahmeflächen gekennzeichnet wurden. Das Scirpo-Phragmitetum ist im Verlandungsbereich am Großen Heiligen Meer am weiträumigsten im Norden und Nordosten des Gewässers ausgeprägt. Am südlichen Gewässerrand fehlt das Schilfröhricht wegen der Steilufer fast vollständig, nur im Südosten befindet sich ein etwa 80 m langer und bis zu 15 m breiter Bestand, der jedoch partiell stark verbuscht ist. Insgesamt hat das Schilfröhricht des Großen Heiligen Meeres in den letzten Jahren durch Bisamfraß deutlich an Fläche verloren, wie wir im vergangenen Kapitel gesehen haben. Die von HAGEMANN et al. (2000) beschriebenen artenärmeren Bestände am Westufer sind nur noch fragmentarisch vorhanden. Sie wurden sowohl am Westufer als auch großflächig in den anderen Bereichen durch ein Mosaik aus Frangulo-Salicetum mit Scirpo-Phragmitetum ersetzt, das eine voranschreitende Verlandung anzeigt. Besonders am Nordufer zeigt sich eine sehr starke Überformung des Schilfröhrichts, bei der ein verstärkter Jungbaum-Aufwuchs von *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea* und *Betula pubescens* stattfindet (Abb. 28).

Auch von der Seeseite haben sich die Röhrichtflächen deutlich verkleinert, wie auf der Karte (Abb. 28) zu erkennen ist. Überdies ist eine starke Fragmentierung der Schilfbestände an der seewärts zugewandten Seite vor allem am Nord- und Nordwestufer zu beobachten. Auffällig ist, dass nur noch wenige Populationen freistehend in Wasser auftreten und vor allem im Norden des Gewässers hauptsächlich Bereiche mit festem Boden bewachsen werden. Ausnahmen bilden Bestände am Südost- sowie am Westufer, der „Mesotrophen Stelle“ vorgelagert (Abb. 28, rote Kartierungseinheit aus dem Jahr 2000). Hier bildet das Schilf nicht sehr dicht stehende, lockere Vorkommen, die überwiegend von Elementen anderer Gesellschaften wie dem Eleocharitetum acicularis und dem Myriophyllo-Nupharetum durchwachsen werden.

Am Nordufer des Gewässers kommt die typische Ausprägung des Scirpo-Phragmitetum mit *Typha angustifolia* in recht artenreicher Ausprägung vor. Neben den Kennarten *Phragmites australis* und *Typha angustifolia* gibt es in recht hoher Artmächtigkeit *Mentha aquatica*, *Solanum dulcamara*, *Lysimachia thyrsoiflora* und *Peucedanum palustre* als helophytische Begleiter, wobei *Solanum dulcamara* als Stickstoffzeiger gestörte Phragmitetea-Gesellschaften anzeigt. Die Bestandsdichten vom Schmalblättrigen Rohrkolben haben indessen stark abgenommen und die von HAGEMANN et al. (2000) kartierte *Typha*-Fazies ist nicht mehr vorhanden. Stattdessen findet sich *Typha angustifolia* nur noch mit

Deckungsgraden bis 5 % Gesamtdeckung im Röhricht. Weitere, in den letzten Jahren stark zurückgegangene Arten sind *Schoenoplectus lacustris* und *Carex rostrata*, von denen nur noch vereinzelt Individuen angetroffen wurden.

Den Verlandungsprozess leitet normalerweise das Potamogetonetum lucentis ein, wobei ihm in größeren Tiefen bei guter Durchlichtung des Wasserkörpers Characeae-Rasen vorgelagert sein können. Im See kommt diese Pflanzengesellschaft jedoch nur sporadisch vor und *Myriophyllum*-Bestände bilden den größten Teil der tieferen submersen Vegetation. In den letzten Jahren konnten Regenerationen und sogar großflächige Ausweitungen dieser Bestände beobachtet werden, nachdem sie Ende der 1980er Jahre vor allem am Ostufer fast verschwunden waren. Als Grund für den Rückgang wurde damals Pestizidbelastung durch Stoffeinträge aus dem Umfeld verantwortlich gemacht (PUST 1993). Bestände von *Myriophyllum verticillatum*, wie sie vor zehn Jahren von HAGEMANN et al. (2000) kartiert worden sind, konnten 2009 nicht aufgefunden werden. Dies kann darauf zurückzuführen sein, dass die Pflanzen nicht jedes Jahr zur Blüte und an die Oberfläche gelangen. Vegetativ sind sie außerdem in größeren Tiefen nur schwer von *Myriophyllum spicatum* zu unterscheiden.

Anschließend an den *Myriophyllum*-Gürtel befindet sich in großen Teilen des Heiligen Meeres ein *Myriophyllo-Nupharetum* (Abb. 16). Das Arteninventar dieser Gesellschaft schwankt je nach Standort und Dichte der Seerosendecke. Einige Bestände sind durch Dominanzbestände aus *Nymphaea alba* und *Nuphar lutea* gekennzeichnet, andere, weniger dichte Vorkommen werden von zahlreicher Submersvegetation begleitet. Auffällig ist das fast vollständige Verschwinden der Fazies von *Polygonum amphibium* f. *natans* innerhalb der vergangenen 10 Jahre. Im Jahr 2009 konnten nur vereinzelte Individuen dieser Art im Süden des Gewässers aufgefunden werden. Diese Entwicklung könnte dem seit 1960 erwiesenen Einfluss des Bisams zuzuschreiben sein. Die Tiere üben durch selektiven Fraß einen starken Einfluss auf die Artenzusammensetzung aus (vgl. auch REICHHOLF 1975, SMIRNOV & TRETJAKOV 1998), wie wir gesehen haben.

Das Fehlen der Assoziationscharakterarten *Schoenoplectus lacustris* ist eventuell ebenso auf den Fraß des Bisam zurückzuführen, da diese Art in vergangener Zeit durchaus stetig vorkam. Genauso beruht das rasante Zurückgehen der *Typha angustifolia*-Fazies am Nordufer vermutlich auf diesen zoogenen Einfluss. Es konnte ferner beobachtet werden, wie diese Pflanzen am Grund abgenagt waren und die oberen stärker cellulosehaltigen Überreste zurückgelassen wurden. Zurzeit findet sich *Typha angustifolia* nur noch in geringer Deckung an uferfernen Standorten. Ähnlich verhält es sich mit *Menyanthes trifoliata*. Diese Pflanze kam früher auch am Nordufer vielfach vor und konnte 2009 in größeren Beständen nur noch uferfern in stark verkrauteten Scirpo-Phragmitetum-Beständen gefunden werden. Das einzige erwähnenswerte Vorkommen, welches heute noch in Gewässerkontakt steht, befindet sich am zentralen Westufer. Der seewärts voranschreitende Schilfrückgang schafft offenbar auch neue Siedlungsflächen, die von aquatischer und amphibischer Pioniervegetation besiedelt werden können.

Dort auftretende Arten sind *Potamogeton obtusifolius*, *Potamogeton berchtoldii*, *Eleocharis acicularis*, *Vallisneria spiralis*, *Ranunculus circinatus*, *Myriophyllum alterniflorum* und Vertreter der Characeae. In diesem Zusammenhang konnte ein häufiges Vorkommen von Armleuchteralgen auf den abgestorbenen Rhizom-Bulten von *Phragmites australis* beobachtet werden. Dies sind ungewöhnliche Standorte für diese Algen, da sie eigentlich in große Tiefen von nährstoffarmen und kalkhaltigen Gewässern vorstoßen. Armleuchteralgen können bei geringer Konkurrenz durch Höhere Pflanzen, aber auch als Pioniere neue Flächen besiedeln, da sie sich durch ihre Oosporen rasch vegetativ vermehren.

An solchen neu entstandenen Standorten war ebenso ein vermehrtes Auftreten der pionierhaften *Potamogeton obtusifolius*-Gesellschaft neu. Diese Bestände finden sich am zentralen Ostufer und im Norden über einer mächtigen Gytja-Schicht, die nährstoffreiche Standorte kennzeichnet. Zunächst hatten wir vermutet, dass das Herbizid Atrazin, welches langlebig nach Austrag auf Maisäcker und nach Passage in das Grundwasser im Wasserkörper des Großen Heiligen Meeres inzwischen angekommen sein könnte, für diese Massenvermehrung verantwortlich sein könnte. Hydrochemische Analysen und Suche nach Atrazin im Oktober/November 2009 waren aber negativ. Es müssen also andere Gründe für die neuerliche Massenausbreitung von *Myriophyllum* und *Potamogeton* im

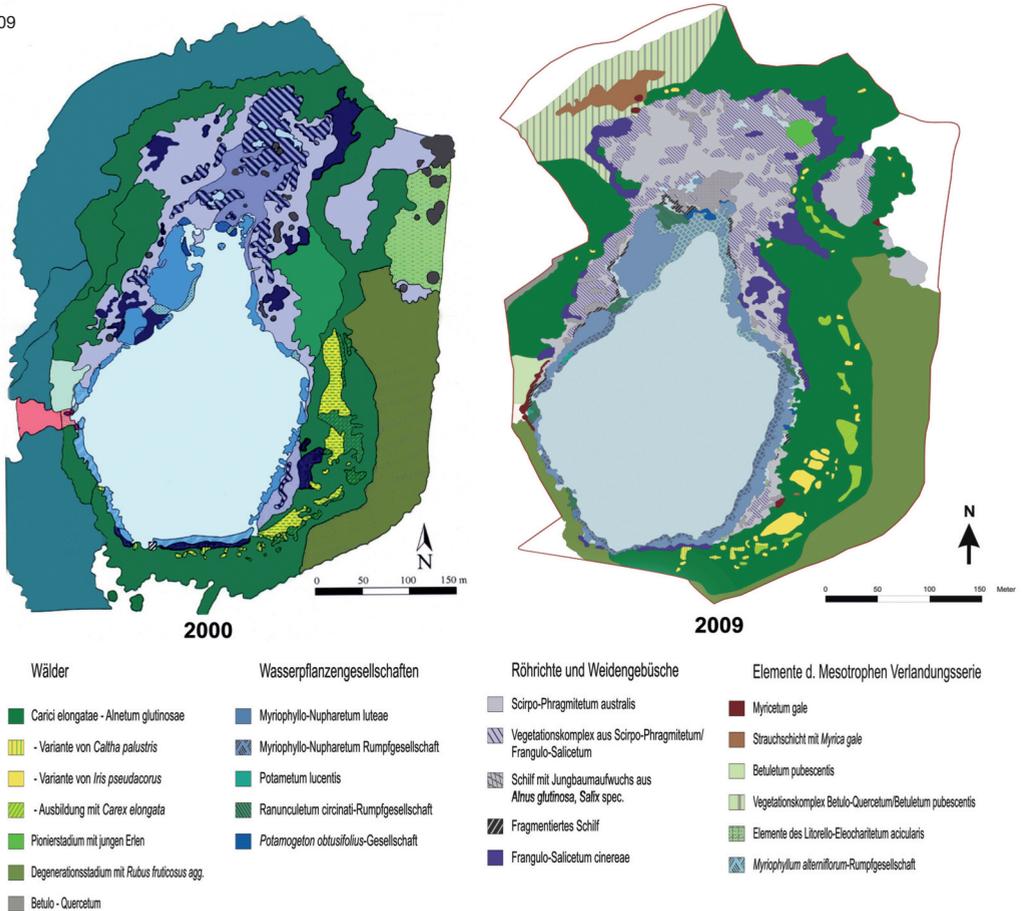


Abb. 28: Vergleich der Vegetationskarten des Großen Heiligen Meeres zwischen den Jahren 2000 (aus HAGEMANN et al. 2000) und 2009 (nach BLANKE 2009, KOTOWSKA 2009).

Jahre 2009 vorliegen. Vielleicht sind es auch nur saisonale Zyklen im Aufwuchs dieser Pflanzen; das werden die kommenden Jahre zeigen.

Ob sich diese Bestände als natürliche Dauergesellschaften etablieren können, oder allmählich von anderen Gesellschaften abgelöst werden, bleibt abzuwarten. Ähnlich verhält es sich mit der offenbar ephemeren *Ranunculus circinatus*-Rumpfgesellschaft, die derzeit großflächige Bereiche im Norden und Nordosten des Gewässers bedeckt.

Neben den Arten der eutrophen Verlandungsserie treten vor allem am Westufer des Sees mit *Betula pubescens* und *Myrica gale* Elemente der mesotrophen Verlandungsserie auf; hier unterliegt das Große Heilige Meer sauerstoffreichem, oligotrophen Grundwassereinfluss durch die im Westen gelegenen Heideflächen. Zudem stößt der See dort an die nährstoffarmen und bodensauren Flug- und Dünenande des Heiligen Feldes. Die neu kartierten Pflanzengesellschaften des Myricetum galis zeugen von lokal mesotrophen Bedingungen auch am sonst weitestgehend als eutroph charakterisierbaren Westufer. Das vorige Kapitel hat bereits veranschaulicht, dass im Vergleich zu HAGEMANN et al. (2000) deutliche Veränderungen der Vegetation stattgefunden haben. So konnten sich bereits bestehende Weidengebüsche ausbreiten, an einigen Stellen entstanden zuvor noch nicht dagewesene Gebüschgürtel, die nun dem Erlenbruchwald vorgelagert sind. Die Gründe hierfür sind darin zu sehen, dass *Salix cinerea* und *Salix aurita* im Zuge der Sukzession als Pioniergehölze an vormals nicht besiedelbaren Standorten inzwischen geeignete Bedingungen vorfinden.

Während RUNGE (1991) berichtet, dass sich laut Aufnahmen von 1949, 1956, 1961 und 1989 die Vegetation des Carici elongatae-Ainetum glutinosae am Großen Heiligen Meer wenig verändert hat, so konnten auch hier deutliche Entwicklungen beobachtet wer-

den: Während sich an den Beständen von *Caltha palustris* und *Carex elongata* eher weniger verändert zu haben scheint, ist am Westufer ein enormer Rückgang der Ausprägung des Erlenbruchwaldes mit *Iris pseudacorus* zu verzeichnen. Der von HAGEMANN et al. (2000) als größter zusammenhängender Bestand kartierte *Iris*-Gürtel ist nahezu gänzlich verschwunden, die größten *Iris*-Bestände konzentrieren sich nun am Süd-West-Ufer. Diese sind jedoch teilweise in viele kleine Einzelflächen zersprengt. Der unterste größere *Iris*-Bestand hat sich zudem deutlich vom Ufer entfernt. Aufgrund der Tatsache, dass in dieser Arbeit keine hydrochemischen und den Wasserstand betreffenden Untersuchungen durchgeführt wurden, lässt sich über die Ursache des Rückgangs nur spekulieren. Es kann vermutet werden, dass aufgrund der Weiterentwicklung des Erlenbruchwaldes eine Schließung des Kronendachs stattgefunden hat, welche der Sumpf-Schwertillie als Licht- bzw. Halbschattenpflanze weniger geeignete Bedingungen bietet. Hier werden neue Untersuchungen die notwendige Klärung herbeiführen.

7. Natürliche und naturnahe Dynamik

Bisherige Vorstellungen von der Verlandungssukzession am Heiligen Meer gehen einerseits von der soziologisch-hydrochemischen Betrachtung gegenwärtiger Verlandungsserien, andererseits von einem Vergleich der Vegetationskomplexe und Planktonzönosen unterschiedlicher Gewässer aus. Darüber hinaus existieren paläoökologische Untersuchungen, welche die zeitliche Dimension in der Entwicklung des Stillwasser-Ökosystems erfassen. Daraus schließt man, dass die Seegenese langfristig durch eine kontinuierliche Eutrophierung, also zunehmende Nährstoffakkumulation und Ablösung oligotraphenter von meso- und eutraphenten Lebensgemeinschaften gekennzeichnet ist (TERLUTTER 1995, POTT et al. 1998, POTT 2000, POTT & REMY 2008).

Grundsätzlich lässt sich aus den vorgestellten Ergebnissen unserer Untersuchungen die Gesamttendenz einer kontinuierlichen Eutrophierung bestätigen, die im Rahmen der natürlichen Sukzession von nährstoffarmen und nährstoffreichen Gewässern führt. Demnach muss die Nährstoffakkumulation bzw. zunehmende Nährstoffnutzung zunächst generell als natürlich angesehen werden. Der natürliche Nährstoffeintrag kann allogener Natur, also geologisch bedingt sein, oder eine paläoklimatische oder geographische Ursache haben. So wurde der Mineral- und Nährstoffhaushalt des Großen Heiligen Meeres zum einen durch den subrosionskorrelierten Eintrag basenreicher, mesozoischer Tiefengrundwasser, zum anderen durch eine Nährstoff-Infiltration aus angrenzenden Niedermooren beeinflusst. Zumeist aber ist die Nährstoffakkumulation primär autogen und wird durch sukzessive Steigerungen der autochthonen, pflanzlichen Primärproduktion hervorgerufen, die mit zyklischen Nährstoffverlagerungen vom Profundal in die trophogene Zone einhergeht. In jedem Fall geht eine solche natürliche Eutrophierung sowohl mit einer Zunahme der Biomasse als auch der Artenvielfalt einher.

Sowohl chronologische Reihen der Makrophytenentwicklung als auch zeitliche Folgen planktischer Lebensgemeinschaften des Großen Heiligen Meeres verdeutlichen, dass die natürliche Eutrophierung stets vom Pelagial ins Litoral fortschritt: So folgten den planktischen *Eunotia-Pinnularia*-Gesellschaften in der Diatomeensukzession die epiphytischen *Gomphonema*-Aufwuchszönosen des Litorals und den *Cyclotella*- und *Aulacoseira*-Blüten die litoralen *Achnanthes*-Gesellschaften (BARTH 2002). Noch deutlicher baute sich die progressive Verlandungsserie der Höheren Vegetation sowohl im Mittelalter als auch in der Neuzeit ausgehend von den aquatischen Schwimmblattdecken über die Röhrichte und Seggenriede zum semiterrestrisch wachsenden Gehölzgürtel aus, wobei der emersen Vegetation der Neuzeit noch die submers lebenden *Myriophyllum*-Unterwasserrassen vorangestellt waren.

Bezüglich der Verlandungsreihen und der Vergesellschaftungen konnte festgestellt werden, dass bereits im Mittelalter dieselben Arten und Pflanzenvergesellschaftungen anzutreffen waren, wie sie heute noch beschrieben werden. So existierte bereits im Mittelalter eine Artenvergesellschaftung, die dem heutigen *Myriophyllum*-Nupharetum entsprach und sich aus den Arten *Nymphaea* und *Polygonum amphibium* mit vereinzelt *Myriophyllum spicatum*-Exemplaren zusammensetzte. Im Überblick der gesamten Gewässergenese kommen die Arten des heutigen *Myriophyllo*-Nupharetum immer dann zur optimalen Ausbreitung, wenn auch die dem Phragmition und dem Frangulo-Sali-

cetum vergleichbaren Vegetationseinheiten optimal ausgebildet sind. Auch dies spricht zumindest seit dem Mittelalter für ein Zusammenspiel von Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften und Gesellschaften innerhalb der Verlandungsserie, die der heutigen gleicht. In diesem Zusammenhang rechtfertigt die Synthese der Einzelanalysen unter Einbezug sedimentchemischer Daten ein übereinstimmendes Gesamtbild von der Genese des Großen Heiligen Meeres aus paläoökologischer Sicht. Darüber hinaus ergänzten solche paläoökologischen Ergebnisse die heutigen Kenntnisse über die standörtlichen Ansprüche und Einnichungen der Arten vor dem Hintergrund ihrer langfristigen Gewässersukzession.

8. Zusammenfassung

Für ein natürliches aquatisches Ökosystem, den natürlichen See Heiliges Meer in NW-Deutschland, werden Vegetationsdynamik und Sukzessionsprozesse erläutert. Hier finden wir typisches Leben aquatischer und amphibischer Habitats und wir lernen unsere Arbeit zu kombinieren, um die Ökologie von Pflanzengesellschaften in natürlichen Seen, in Abhängigkeit ihrer Fähigkeit, die Umwelt wahrzunehmen und zu erschließen, zu verstehen. Von den vielen Faktoren, denen amphibische und aquatische Pflanzen ausgesetzt sind, spielen Vegetationsgeschichte, Sukzession, der Trophie-Grad und die anthropozogenen Einflüsse eine Hauptrolle bei Bestimmung der Habitats aquatischer, amphibischer und semiterrestrischer Pflanzengesellschaften der Potamogetonion-, Phragmition-, Salicion- und Alnion-Verbindungen. Der fundamentale Einfluss der natürlichen Radiation von *Phragmites*-Arten wird erklärt anhand von Untersuchungen der genetischen Diversität des Gewöhnlichen Schilfs mit Mikrosatelliten und RAPD-Analysen, als auch durch den Einfluss des Bisams *Ondatra zibethicus* in den letzten Jahren.

8. Literatur

- AKKERMANN, R. (1974): Getreidefraß des Bisams, *Ondatra zibethicus*. – *Natur und Heimat* **34**: 103–104.
- AKKERMANN, R. (1975): Untersuchungen zur Ökologie und Populationsdynamik des Bisams (*Ondatra zibethicus* L.). II: Nahrung und Nahrungsaufnahme. – *Zeitschrift für Angewandte Zoologie* **62**: 173–218.
- BARTH, E. (2002): Vegetations- und Nährstoffentwicklung eines nordwestdeutschen Stillgewässers unter dem Einfluss von Landschafts- und Siedlungsgeschichte. Paläoökologische Untersuchungen an dem Erdfallsee „Großes Heiliges Meer“. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **64**(2/3): 1–216.
- BARTH, E. & R. POTT (2000): Vegetationsgeschichtliche und paläoökologische Untersuchungen zur Trophie-Entwicklung in Stillgewässern der pleistozänen Sandlandschaft Nordwestdeutschlands. – In: R. POTT (Hrsg.): Ökosystemanalyse des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt). *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **62**(Beiheft): 15–40.
- BEYER, H. (1969): Die Gewässer des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“, ihre Entstehung und Erhaltung. – *Naturkunde in Westfalen* **5**: 123–126.
- BJÖRK, S. (1967): Ecological investigations in *Phragmites communis*: Studies in theoretic and applied limnology. – *Folia Limnologica Scandinavica* **14**: 1–248.
- BLANKE, J. (2009): Vegetationsvergleich der Gehölzgesellschaften am „Großen Heiligen Meer“. – Unpubl. Bachelorarbeit. Institut für Geobotanik Leibniz Universität Hannover, Hannover. 36 S.
- BRIX, H. (1999): Genetic diversity, ecophysiology and growth dynamics of reed (*Phragmites australis*). – *Aquatic Botany* **64**: 179–184.
- CLEVERING, O. A. & J. LISSNER (1999): Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. – *Aquatic Botany* **64**: 185–208.
- DANELL, K. (1977): Short-term plant successions following the colonization of a northern Swedish lake by the muskrat, *Ondatra zibethica*. – *Journal of Applied Ecology* **14**: 933–947.
- DÖLLING, M. & B. LINDER (2009): Die Entwicklung eines quartärgeologischen 3D-Modells im Subrosionsgebiet des „Heiligen Feldes“ (nördliches Münsterland, Nordrhein-Westfalen). – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **71**(4): 23–42.
- DÖLLING, M. & R. STRITZKE (2009): Geowissenschaftliche Untersuchungen im Subrosionsgebiet des „Heiligen Feldes“ (nördliches Münsterland, Nordwestdeutschland). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* **72**: 31–69.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas und der Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart. 1096 S.
- GRAEBNER, P. (1930): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ bei Hopsten. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde* **1**: 137–150.

- HABERL, M. & D. TAUTZ (1999): Comparative allele sizing can produce inaccurate allele size differences for microsatellites. – *Molecular Ecology* **8**: 1347–1349.
- HAGEMANN, B. (2000): Bedeutung der Vegetation für die Trophiedifferenzierung von Stillgewässern. Dargestellt am Beispiel des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt/Nordrhein-Westfalen). – Dissertation. Institut für Geobotanik, Universität Hannover, Hannover. 169 S.
- HAGEMANN, B., R. POTT & J. PUST (2000): Bedeutung der Vegetation für Stillgewässer-Ökosysteme, Trophiedifferenzierung und Trophieentwicklung im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt, Nordrhein-Westfalen). Ökosystemanalyse des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt). Interaktionen zwischen Still- und Fließgewässern, Grundwasser und Vegetation sowie Landnutzung und Naturschutz. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **62**(Beiheft): 173–272.
- HELM, S. (2008a): Schilfrückgang durch den Bisam (*Onodatra zibethicus*) am Großen Heiligen Meer? – Unveröff. Diplomarbeit. Institut für Landschaftsökologie der Universität Münster, Münster. 62 S.
- HELM, S. (2008b): Schilfrückgang am Großen Heiligen Meer (Kr. Steinfurt, NRW) unter dem Einfluss des Bisams (*Onodatra zibethicus*). – *Natur und Heimat* **68**(4): 97–108.
- HERRMANN, M. (2004): Einfluss der Vegetation auf die Beschaffenheit des oberflächennahen Grundwassers im Bereich von Heide, Wald und landwirtschaftlichen Nutzflächen. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **66**(2): 1–166.
- HERRMANN, M., J. PUST & R. POTT (2005): Leaching of nitrate and ammonium in heathland and forest ecosystems in Northern Germany under the influence of enhanced nitrogen deposition. – *Plant and Soil* **273**: 129–137.
- KOPPE, F. (1931): Die Moosflora des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ bei Hopsten. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde **2**: 103–120.
- KOTOWSKA, M. (2009): Vegetationsvergleich der Wasserpflanzen- und Röhrichtgesellschaften am „Großen Heiligen Meer“. – Unveröff. Bachelorarbeit. Institut für Geobotanik Leibniz Universität Hannover, Hannover. 41 S.
- KÖSTLER, J. N., E. BRÜCKNER & H. BIBELRIETHER (1968): Die Wurzeln der Waldbäume – Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. – Parey, Hamburg & Berlin. 284 S.
- KÜHL, H. D. NEUHAUS (1993): The genetic variability of *Phragmites australis* investigated by random amplified polymorphic DNA. – *Limnologie aktuell* **5**: 9–18.
- LINDENSCHMIDT, M. & REHAGE, H. O. (1982): Ein neuer Erdfall in Hörstel, Kreis Steinfurt aus dem Jahre 1980. – *Natur und Heimat* **42**: 47–51.
- LOTZE, F. (1956): Zur Geologie der Senkungszone des Heiligen Meeres (Kreis Tecklenburg). – Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen **18**(1): 1–36.
- MORITZ, C. (2002): Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. – *Systematic Botany* **51**: 238–254.
- NOLTE, V. (2002): Population dynamics and genetic diversity of common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel) in the nature reserve „Heiliges Meer“: a mikrosatellite and RAPD analysis. – Unveröff. Diplomarbeit. Institut für Geobotanik, Universität Hannover, Hannover. 83 S.
- POTT, R. (1980): Die Wasser- und Sumpflvegetation eutropher Gewässer in der Westfälischen Bucht. Pflanzensoziologische und hydrochemische Untersuchungen. – Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen **42**(2): 1–156.
- POTT, R. (1981): Ökologie und Indikatorwert von Wasserpflanzengesellschaften. – LÖLF-Mitteilungen, Sonderheft Landestagungen 1980: 57–64.
- POTT, R. (1982): *Littorelletea*-Gesellschaften in der Westfälischen Bucht. – *Tuexenia* **2**: 31–45.
- POTT, R. (1983): Die Vegetationsabfolgen unterschiedlicher Gewässertypen Nordwestdeutschlands und ihre Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt des Wassers. – *Phytocoenologia* **11**: 407–430.
- POTT, R. (1985): Zur Synökologie nordwestdeutscher Röhrichtgesellschaften. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **13**: 111–119.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart. 615 S.
- POTT, R. (1996): Seltene und schützenswerte Biotoptypen Deutschlands und angrenzender Regionen. Biotopkomplexe, Biotoptypen, Biotopstrukturen und deren Pflanzengesellschaften. – Ulmer, Stuttgart. 448 S.
- POTT, R. (1998): Stickstoffbelastungen der Gewässerlandschaft im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt) und Möglichkeiten landesplanerischer Gegensteuerung. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **60**(2): 1–127.
- POTT, R. (1999): Nordwestdeutsches Tiefland von Ems und Weser. Exkursionsführer Kulturlandschaften. – Ulmer, Stuttgart. 256 S.
- POTT, R. (2000): Ökosystemanalyse des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt). – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **62**(Beiheft): 1–397.
- POTT, R. & J. HÜPPE (2001): Flussauen- und Vegetationsentwicklung an der mittleren Ems. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **63**(2): 1–119.

- POTT, R. & J. HÜPPE (2007): Spezielle Geobotanik. Pflanze – Klima – Boden. – Springer, Berlin [u. a.], 330 S.,
- POTT, R., J. PUST & K. HOFFMANN (1996): Trophiedifferenzierung von Stillgewässern im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ und deren Auswirkungen auf die Vegetation Erste Ergebnisse. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **58**(2): 1–60.
- POTT, R., J. PUST & B. HAGEMANN (1998): Methodische Standards bei der vegetationsökologischen Analyse von Stillgewässern – dargestellt am Großen Heiligen Meer in den Untersuchungsjahren von 1992–1997. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **60**(2): 53–110.
- POTT, R. & D. REMY (2008): Ökosysteme Mitteleuropas. Gewässer des Binnenlandes. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart. 255 S.
- PUST, J. (1993): Erste Ergebnisse zur Untersuchung der Grundwasserverhältnisse im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt). – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **55**(2): 1–80.
- PUST, J., B. HAGEMANN & R. POTT (1997): Winterliche Grundwasserdynamik und deren Beeinflussung durch die Ufervegetation am Beispiel des Erlenbruchwaldes am Großen Heiligen Meer, Kr. Steinfurt. – Natur und Heimat **57**: 53–63.
- REICHHOLF, J. (1975): Zur Nahrungsökologie der Bisamratte (*Ondatra zibethica*, Rodentia, Micritinae) am unteren Inn. – Faunistisch-Ökologische Mitteilungen **5**: 1–9.
- RODERIC, D., M. PAGE & E.C. HOLMES (1998): Molecular evolution – a phylogenetic approach. – Blackwell Science, Oxford.
- RUNGE, F. (1974): Schwankungen der Vegetation nordwestdeutscher Heideweiher. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen **37**: 421–428.
- RUNGE, F. (1991): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ und ihre Änderungen in den letzten 90 Jahren. – Natur und Heimat **51**(Beiheft): 1–89.
- SALTONSTALL, K. (2002): Phylogeography of *Phragmites australis* in North America: A historical perspective on a cryptic invasion. – Ph.D. thesis. Yale University, New Haven.
- SAITON, N. & M. NEI (1987): The neighbor-joining method: A new method for reconstruction phylogenetic trees. – Molecular Biology and Evolution **4**: 406–424.
- SCHROEDER, F.-G. (1956): Zur Vegetationsgeschichte des Heiligen Meeres bei Hopsten (Westfalen). – Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen **18**(2): 1–38.
- SCHRÖPFER, R. (1966): Die Säugetierfauna im Gebiet des Heiligen Meeres. – Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen **28**(1): 1–23.
- SCHWAR, A. (1900): Das Heilige Meer bei Hopsten. – Jahresbericht des Westfälischen Provinzial-Vereins für Wissenschaft und Kunst **28**: 74–75.
- SMIRNOV, V. V. & K. TRETYAKOV (1998): Changes in aquatic plant communities on the island of Vallam due to invasion by the muskrat *Ondatra zibethicus* L. (Rodentia, Mammalia). – Biodiversity and Conservation **7**: 673–690.
- STEINIGER, B. (1975): Beiträge zum Verhalten und zur Soziologie des Bisams (*Ondatra zibethicus* L.). – Zeitschrift für Tierpsychologie **41**: 55–79.
- TERLUTTER, H. (1995): Das Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“. – Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster. 144 S.
- THIERMANN, A. (1975): Zur Geologie der Erdfälle des „Heiligen Feldes“ im Tecklenburger Land/Westfalen. – Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Hamburg **44**: 517–530.
- WEGNER, T. (1913): Der Erdfall bei Hopsten vom 14. April 1913. – Petermanns Geographische Mitteilungen **59**: 69–70.
- WELSH, J. & M. McCLELLAND (1990): Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. – Nucleic Acids Research **18**: 7213–7219.
- WILLIAMS, J. G. K., A. R. KUBELIK, K. J. LIVAK, A. RAFALSKI & S. V. TINGEY (1990): DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Research **18**: 6531–6535.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Richard Pott
 Institut für Geobotanik
 Leibniz-Universität Hannover
 Nienburger Str.17
 D-30167 Hannover
 E-Mail: pott@geobotanik.uni-hannover.de