

Zur Ausbreitung des Rankenden Lerchensporns Ceratocapnos claviculata (L.) Liden

Jürgen Lethmate, Kira Ebke & William Pollmann¹

Kurzfassung: Die Ausbreitung des Rankenden Lerchensporns (Ceratocapnos claviculata) ist Gegenstand anhaltender Diskussion. Eingestuft als euatlantische Art hat C. claviculata sein Areal inzwischen bis ins zentraleuropäische Florengebiet östl. 14° E hinaus erweitert, obwohl er als myrmekochore Art ein schlechter Kolonisator sein müsste. Die bisherigen Nachweise werden zusammengefasst und durch neue Datenerhebungen aktualisiert. Auf der Grundlage von Kartierungen in MTB-Viertelquadranten erweitern 66 Neufunde das Verbreitungsgebiet der Art in Westfalen. Im Riesenbecker Osning, einem neuen kollinen Wuchsgebiet von C. claviculata, werden Massenausbreitung der Art und ihr pflanzensoziologischer Anschluss dokumentiert. Biologische Merkmale des Rankenden Lerchensporns werden in Form eines Lebenszyklus-Diagrammes beschrieben. Wenngleich spezifische abiotische Faktoren für C. claviculata generalisiert werden können, bleibt die Frage der großräumigen Arealerweiterung ungeklärt. Die Lebensstrategie von C. claviculata ("einjähriger Pendler") lässt keine Anpassung an Fernausbreitung erkennen. Nach gegenwärtigen Befunden ist C. claviculata ein Epökophyt, für dessen Fernausbreitung eine "Hemerochorie-Hypothese" formuliert wird. Gleichzeitig werden weitere Annahmen der Arealerweiterung wie die "Milde Winter"- und die "Stickstoff-Hypothese" diskutiert.

Abstract: In Central Europe, the expansion of the distribution area of *Ceratocapnos claviculata* is subject of continued discussion. Classified as an euatlantic species and despite being a rather bad colonizator due to myrmecochor seed distribution, *C. claviculata* has reached in Central Europe a distribution east of 14° E. In this study, previously known localities of *Ceratocapnos* in northwestern Germany are briefly summarized and 66 new finds recently discovered in Westphalia (northwestern Germany) are added. *C. claviculata* has been found in the colline Riesenbecker Osning since 1998. The present study documents the expansion of the distribution area in Westphalia and the syntaxonomical role of *C. claviculata*. Additionally, biological characteristics of this species are described in terms of its life cycle. Although specific abiotic factors can be generalized (e.g. light, nitrogen, organic layer), the reasons for the expansion are doubtful. As an annual shuttle species, the life strategy of *C. claviculata* does not indicate any adaptations to wide expansion. On current knowledge, *Ceratocapnos* is regarded as an epecophyte, whereby hemerochory may be responsible for its wide expansion ("hemerochory hypothesis"). In addition, the "mild winter hypothesis" and the "nitrogen hypothesis" are also discussed as factors in promoting the area extension of *Ceratocapnos* in northwestern Germany.

Keywords: Ceratocapnos claviculata, annual shuttle species, epecophyte, nitrophilous vegetation, phytogeography, hemerochory hypothesis.

Autoren:

Prof. Dr. Jürgen Lethmate, Institut für Didaktik der Geographie, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Robert-Koch-Str. 26, D-48149 Münster; lethmat@uni-muenster.de Kira Ebke, Marthastr. 3, 32130 Enger; kiraregina@gmx.de Dr. William Pollmann, Institut für Landschaftsökologie, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Robert-Koch-Str. 28, D-48149 Münster; pollmaw@uni-muenster.de

¹⁾ Present Address: University of Colorado, Department of Geography, Boulder, CO 80309-0260, U.S.A; pollmann@colorado.edu

1 Einleitung

Anthropogene Vegetationsveränderungen sind heute keine Ausnahme mehr, stellen Anthropochoren inzwischen doch 5-25% der Arten eines Gebietes (Starfinger 1990). Zur Erläuterung des Ausbreitungserfolges muss nicht auf Neophyten verwiesen werden, enthält doch die einheimische Flora etliche Beispiele aktueller Arealerweiterungen (Weber 2001). Viel zitiertes Beispiel ist seit den ersten Indizien einer Ausbreitung der Rankende (= Kletternde) Lerchensporn Ceratocapnos claviculata (L.) Liden (= Corydalis claviculata (L.) DC). Pflanzengeographisch noch in jüngsten Arbeiten (z.B. Heinken 1998) als euatlantisch eingestuft, belegen Funde eine Arealerweiterung von Ceratocapnos claviculata bis zur Ostseeküste Mecklenburg-Vorpommerns im Norden (Meyer & Voigtländer 1996), Fürstenwalde im Osten (Benkert u.a. 1995) und in das Allgäu im Süden (Oberdorfer 2001). Das Vorkommen im Osten wird keinesfalls als kümmerlich und konkurrenzschwach, sondern als wettbewerbsstark und mit weiterer Arealausdehnung in östliche Richtung beschrieben.

Vor dem Hintergrund zahlreicher Neufunde von C. claviculata geht es nicht darum, diese in eine flächendeckende Verbreitung über das gesamte Areal zu generalisieren (Seybold 2001); vielmehr sollen Neufunde in üblicher Rasterkartierung mit ihrer Vergesellschaftung, also ihrem soziologischen Anschluss dokumentiert und um konkrete Standortbeobachtungen ergänzt werden, um Hinweise auf die mögliche(n) Ursache(n) der Arealerweiterung zu geben. Für C. claviculata spitzt sich die Frage zu: Ein euatlantisches Geoelement breitet sich "mit bemerkenswertem Durchsetzungsvermögen" (Benkert u.a. 1995: 354) in der subkontinentalen Klimaregion aus.

Pott (1990) hat als erster vermutet, dass die Ausbreitung von Ceratocapnos clavicula-

mit kurzfristig hohen, zusätzlichen Luftstickstoffangeboten zusammenhängt. Pott & Hüppe (1991) werten die Art als "Eutrophierungsphänomen" der Vegetationsund Landschaftsveränderung und postulieren als Grund für die Massenausbreitung des Rankenden Lerchensporns das Zusammenwirken aerosolierter Stickstoffdeposition und milder Winter (zuletzt Pott 1995). Meyer & Voigtländer (1996) sowie Heinken (1998) halten die Fernausbreitung der Art für ungeklärt, Benkert u.a. (1995) favorisieren die Stickstoff-Hypothese. Für Buttler (1986), der die Art in Hessen und Thüringen nachweist, ist C. claviculata eine Adventivart, die vom Menschen verschleppt und in anthropogenen Biotopen angesiedelt ist und ein nur begrenztes expansives Potential besitzt.

Ziel dieser Arbeit ist, (1) die letzte Rasterkarte von *Ceratocapnos claviculata* für Westfalen (Lienenbecker 1994) zu aktualisieren, (2) die Ausbreitung und den soziologischen Anschluss der Art im Riesenbecker Osning (nordwestlicher Teutoburger Wald) zu dokumentieren, (3) den Lebenszyklus des Rankenden Lerchensporns darzustellen und, vor dem Hintergrund der Lebensstrategie sowie aller bisher vorliegenden Befunde, (4) die Ursachen einer Arealausweitung von *C. claviculata* zu diskutieren.

2 Material und Methoden

Um ein möglichst umfassendes Ergebnis zur aktuellen Verbreitung in Westfalen und erste Anhaltspunkte zu Standortansprüchen des Rankenden Lerchensporns zu erhalten, wurde in Anlehnung an Richter (1997) eine passive Datenerhebung (Literaturquellen, Befragungen) mit einer aktiven Datenerhebung (Standortbeobachtungen, Vegetationsaufnahmen, Messungen abiotischer Faktoren) verknüpft.

Als Quellen wurden herangezogen

- zur Ergänzung der Basiskarte von Lienenbecker (1994): Jagel & Haeupler (1995), Kaplan & Jagel (1997), Pallas (2000), Pollmann (2000), Pollmann & Lethmate (2003);
- zur Vergesellschaftung von Ceratocapnos claviculata: Hülbusch & Tüxen (1968), Wittig (1980), Prolingheuer & Kaplan (1990), Pott & Hüppe (1991), Heinken (1995), Benkert u.a. (1996), Meyer & Voigtländer (1996), Härdtle u.a. (1997), Haeupler & Muer (2000), Oberdorfer (2001);
- zum Entwurf des Lebenszyklus: Buttler (1986), Allais & Guinaudeau (1990), Seybold (2001).

Befragungen richteten sich an Forstämter, Biologische Stationen und Privatpersonen. Standardisierte Fragebögen (in Anlehnung an Schmidt u.a. 1996; vgl. Ebke 2001) wurden an die 35 Forstämter in Nordrhein-Westfalen verschickt und an die jeweiligen Forstbetriebsbezirke weitergeleitet. Die Befragung Biologischer Stationen erfolgte schwerpunktmäßig im Raum Senne, um eine im Vergleich zur südlichen Verbreitungsgrenze (Lienenbecker 1994) mögliche Expandierung des Rankenden Lerchensporns in Erfahrung zu bringen. Angeschrieben wurden acht Biologische Stationen des Gebietes, zusätzlich wurden das Biologiezentrum Gut Bustedt (Hiddenhausen, Kreis Herford) und die Biologische Station des Kreises Steinfurt in Tecklenburg befragt. Die Befragung von Privatpersonen richtete sich vor allem an den Regionalbearbeiter der Florenkartierung des Raumes Gütersloh-Bielefeld sowie an Botaniker im Raum Ahaus, Borken und Rheine.

Im von Lienenbecker (1994) eingegrenzten Verbreitungsgebiet sowie einigen Standorten östlich der Grenzlinie wurden 14 nach dem Zufallsprinzip ausgewählte Fundorte von Ceratocapnos claviculata aufgesucht, um die Standorte zu beschreiben und Vege-

tationsaufnahmen anzufertigen. Im Folgenden werden diese Standorte als "Stichprobenstandorte" bezeichnet. Darüber hinaus wurden gezielt einzelne, bisher "leere" Rasterfelder der Verbreitungskarte aufgesucht, die eine Ausbreitung der Art erwarten ließen (TK 25, Blatt Nr. 3611, 3712, 3812, 3911, 4011, 4012). Aufgesucht wurden dort in den Messtischblättern eingetragene Nadelforste, ehemalige Heide- und Moorgebiete.

Im Riesenbecker Osning wurde in jüngster Zeit eine Massenausbreitung von C. claviculata beobachtet (Lethmate & Wendeler 2000); in der letzten floristischen Kartierung (Kaplan & Jagel 1997) wurde die Art hier noch nicht gefunden. Anhand aktueller Daten zur Flora und Vegetation des Riesenbecker Osning (Pollmann & Lethmate 2003) werden Verbreitung und soziologischer Anschluss von C. claviculata in den dortigen Buchenwäldern und Buchen-Kiefern- und Kiefernforsten genauer beschrieben. Neben den Vegetationsdaten stehen für den Riesenbecker Osning mehrjährige Depositionsraten aus einer Freiland- und Bestandesmessstation sowie weitere Standortdaten zur Stickstoffmineralisation, zu C/N- und pH-Werten und zu Schwermetallgehalten zur Verfügung (Lethmate u.a. 2002, Pollmann & Lethmate 2003). An sechs Stichprobenstandorten wurde das von C. claviculata durchwurzelte Bodenmaterial beprobt und auf seinen Säuregrad untersucht. Nach standardisiertem Verfahren wurde der pH-Wert potentiometrisch in 0.01 M CaCl₂-Lösung bestimmt (Schlichting u.a. 1995).

3 Ergebnisse

3.1 Aktuelle Verbreitung von Ceratocapnos claviculata in Westfalen

Lienenbecker (1994) dokumentierte zahlreiche neue Fundorte von Ceratocapnos claviculata südlich der von Runge (1979) gezogenen Verbreitungsgrenze und kommt für Westfalen zu einer Neudefinition der Arealgrenze mit folgender Linie: Anholt-Raesfeld-Lembeck-Maria Veen-Lette-Senden-Telgte-Warendorf-Gütersloh-Bielefeld-Melle-Bad Essen-Brockum-Petershagen-Deister (Abb. 1). Zwischen der 1979er und 1994er Arealgrenze werden 43 Fundorte registriert. Die floristischen Kartierungen von Jagel & Haeupler (1995) sowie Kaplan & Jagel (1997) ergaben innerhalb dieser Verbreitungsgrenzen 37 neue Fundorte; ein weiterer Fundort liegt jenseits der neuen Südostgrenze (im MTB-Viertelguadrant 4209.4).

Die vorliegenden Daten belegen zwei weitere Neufunde: MTB-Viertelquadrant 3610.4 innerhalb und 4208.3 außerhalb des 1994er Areals (vgl. Pallas 2000). Die Befragung der Forstämter (n = 19 Rückmeldungen) bestätigte nur bekannte Fundorte der vorgenannten Kartierungen (zur Methode der Forstamtsbefragungen vgl. Mrotzek & Schmidt 1998). Die Befragung von Biologischen Stationen und Privatpersonen führte zu insgesamt 19 neuen Fundortangaben (MTB-Viertelquadranten 3611.1, 3611.2, 3612.3, 3711.3, 3713.1, 3811.1, 3811.3, 3814.3, 3908.4, 3915.2, 4007.2, 4010.1, 4015.3, 4016.1, 4107.2, 4117.1, 4117.2, 4118.1). In eigenen Geländebeobachtungen wurden sieben weitere Wuchsorte gefunden (MTB Viertelquadranten 3711.2, 3712.1, 3712.3, 3712.4, 3812.1, 3812.2, 3816.2). Der letzte Fundort (Riemsloher Wald) liegt östlich der 1994er Verbreitungsgrenze.

Damit werden die Verbreitungsangaben

von Lienenbecker (1994) um insgesamt 66 neue Fundorte des Rankenden Lerchensporns erweitert. Sieben Fundorte liegen östlich der 1994er gezogenen Arealgrenze, die meisten Fundorte konzentrieren sich auf das nordwestliche Nordrhein-Westfalen, in dem der Rankende Lerchensporn jetzt flächendeckend eingebürgert ist (Abb. 1). Die West-Ost-Differenz dokumentiert sich auch in den Stetigkeiten einiger Arten, was Härdtle u.a. (1997) als pflanzengeographische Abwandlungen des Deschampsio-Quercetum typicum anführen: Die Stetigkeit des Rankenden Lerchensporn beträgt im Westmünsterland 50 %, im Ostmünsterland aber nur 2 %. Wenn Pallas (2000) feststellt, Ceratocapnos claviculata trete im Ostmünsterland nicht mehr auf, gilt dies nur für die Wuchsorte des Agrostio-Quercetum. Dass die von Lienenbecker (1994) postulierte Ost-Ausdehnung des Lerchensporn-Areals zutrifft, zeigen die Neufunde in den MTB-Quadranten 3816.2, 4117.1, 4117.2 und 4118.1. Am östlichsten nordrhein-westfälischen Fund von C. claviculata (3920.4, "vorübergehend eingeschleppt"; vgl. Lienenbecker 1994) gibt es keine aktuelle Ergänzung.

3.2 Ausbreitung und soziologischer Anschluss im Riesenbecker Osning

Im Riesenbecker Osning variieren Bestandstypen und Artenzusammensetzung je nach forstlicher Nutzung. Die naturnahen Bestände lassen sich den bodensauren Buchenwäldern (Deschampsio flexuosae-Fagetum typicum) und den feuchten Birken-Stieleichenwäldern (Betulo-Quercetum molinietosum) zuordnen (Pollmann & Lethmate 2003). Die Mischbestände aus Buche und Waldkiefer treten als eine Deschampsia flexuosa-Fagus sylvatica-Pinus sylvestris-Gesellschaft in Kontakt zum Deschampsio-Fagetum auf.

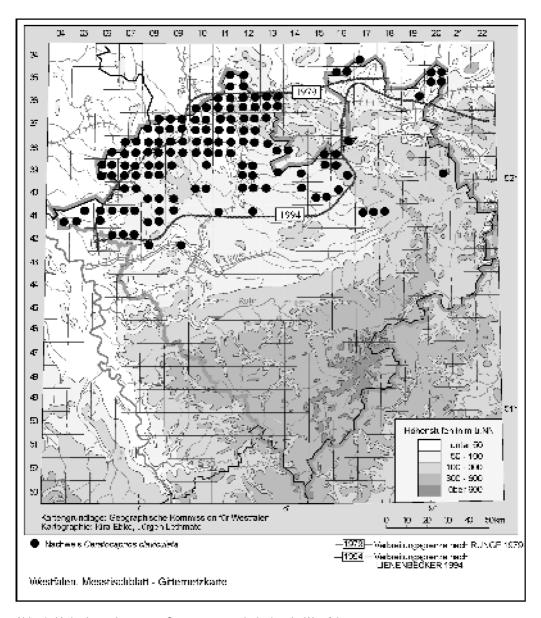


Abb. 1: Verbreitungskarte von Ceratocapnos claviculata in Westfalen.

Sie besitzen im Vergleich zu den Buchenwäldern eine wesentlich dichtere Krautschicht, erstmals beigemischt sind mit allerdings geringer Stetigkeit Ceratocapnos claviculata, Galium saxatile und Epilobium angustifolium; vereinzelt treten auch Calluna vulgaris und Juniperus communis auf (Tab. 1).

Die Pinus sylvestris-Forste sind im Riesenbecker Osning durch ein massives Unterwachsen vor allem der Buche und weiteren Arten der potentiellen natürlichen Vegetation geprägt; gleichzeitig sind zahlreiche lichtliebende, säuretolerante Arten in der Krautschicht vertreten (Tab. 1). Unter günstigen Lichtverhältnissen siedeln sich Charakterarten der Schlagflurgesellschaften des Carici piluliferae-Epilobion angustifolii wie z.B. C. claviculata, G. saxatile, Senecio sylvaticus und E. angustifolium an. Diese Arten treten als "krautiger Aspekt" in der sonst von Gräsern, Beersträuchern und Kryptogamen bestimmten Krautschicht hervor. In den Beständen des Deschampsio-Fagetum fehlen diese Arten völlig (Tab. 1).

C. claviculata zeigt im Riesenbecker Osning zwei Ausbreitungszentren: Das Teilareal westlich des Riesenbecker Postwegs umfasst den Birgter und Lager Berg mit Verbreitungsinseln im Riesenbecker Berg, erreicht den Bergeshöveder Berg im Westen aber nicht. Das stärker geschlossene zweite Teilareal liegt östlich des Riesenbecker Postwegs im Bereich des Dreihasensteins. Vom westlichen Teilareal besteht eine zungenförmige Arealausweitung über den Postdamm nach Osten, das ca. 1 km weiter östlich gelegene Teilareal wird aber nicht erreicht, obwohl die Vegetationsstruktur zwischen beiden Zentren sich nicht grundsätzlich verändert. Im Riesenbecker Osning zeigt C. claviculata demnach ein disjunktes Vorkommen innerhalb der anthropogen stark überprägten Kiefernforste.

In den Kiefernforsten erreicht C. clavicula-

ta sehr hohe Individuendichten und insgesamt ein massenhaftes Vorkommen (Tab. 2). Die Art überwuchert Deschampsia flexuosa, z.T. auch die Dryopteris-Arten in der Krautschicht (vgl. Lethmate & Wendeler 2000), iedoch seltener die beerstrauchreichen Mosaike in den Kiefernbeständen. Offenbar besteht eine hohe Affinität zu D. flexuosa-Rasen. Wie erwähnt fehlt die Art in den Buchen-Kiefern-Mischbeständen nahezu vollständig und in den Buchenwäldern des Deschampsio-Fagetum völlig (Tab. 2). In den Kiefernforsten erreichen alle Lichtarten durchweg hohe Stetigkeiten. Für C. claviculata, G. saxatile, S. sylvaticus und E. angustifolium zeigt sich demnach auf den bodensauren und nähr-Böden stoffarmen des Riesenbecker Osnings eine strenge Bindung an lichtere Kiefernforste. Bilden sich in den Buchenwäldern D. flexuosa-Rasen, so siedeln sich C. claviculata und die vorgenannten Lichtarten dort dennoch nicht an.

Die Frage des soziologischen Anschlusses von C. claviculata im Riesenbecker Osning muss dahingehend beantwortet werden, dass die Art auf die anthropogen geschaffenen Kiefernforste begrenzt bleibt. Sie differenziert zusammen mit weiteren Carici piluliferae-Epilobion angustifolii-Arten die anthropogen in der Baumartenzusammensetzung überprägten Nadelholzforste von den naturnahen Buchenwald-Relikten. Im Gebiet sind diese Arten als Differentialarten für Pinus sylvestris-Bestände abzuteilen (Tab. 2). C. claviculata kann im Riesenbecker Osning neben der Differenzierung lichter Verhältnisse keine weitere syntaxonomische Bedeutung zugeschrieben werden. Die Art bleibt mit S. sylvaticus und E. angustifolium auf die Kiefernforste beschränkt und ist bisher nicht in das Deschampsio-Fagetum eingewandert. Bezüglich eines syntaxonomischen Anschlusses bleibt der Rankende Lerchensporn auch in dieser Studie charakteristisch für acidophytische Waldlichtungsgesellschaften Nordwestdeutschlands (vgl. Hülbusch & Tüxen 1968, Pott 1995).

3.3 Vergesellschaftung und Biotoptypen

Die im Riesenbecker Osning festgestellte Bindung des Rankenden Lerchensporns an lichte Standorte belegen auch die Vegetationsaufnahmen der 14 aufgesuchten Stichproben-Standorte (vgl. Ebke 2001): In den meisten Waldbeständen, darunter acht Kiefernforste, wächst Ceratocapnos claviculata auf Lichtungen oder an Wegen, hier erreicht er eine Artmächtigkeit von 4. Begleiter wie Epilobium angustifolium, Galeopsis tetrahit, Galium aparine, Geranium robertianum, Moehringia trinervia, Urtica dioica und der Jungwuchs von Sambucus nigra verweisen auf die N-Anreicherung und auf Verlichtungen an den Standorten.

Vier Stichprobenstandorte fallen durch besondere Standortbedingungen auf: Der erste liegt im Kammwegbereich des Hengeberges (Teutoburger Wald, MTB-Q. 3916.2) in einer Höhe von 310 m ü. NN und belegt neben den Vorkommen im Riesenbecker Osning und Deister, dass die Art keinesfalls mehr nur als Flachland-Art einzustufen ist (Heinken 1995, Haeupler & Muer 2000), sondern die kolline Stufe erreicht hat.

Im 2. Wuchsort (Fichtenforst/Teutoburger Wald, MTB-Q. 3712.4, Beobachtung im Spätherbst 2001) ist der Lichtfaktor stark reduziert. Ceratocapnos claviculata wächst in geringer Artmächtigkeit (3 Individuen) am Rand einer ca. 20 m² großen Oxalis acetosella-Fläche, begleitet von Dryopteris carthusiana +, Fagus sylvatica (Jpfl.) r, Rubus fruticosus agg. r und Sambucus nigra (Jpfl.) r. Ca. 1 km östlich wachsen am Wegrand unter

lichteren Bedingungen im Abstand von wenigen Metern weitere Individuen in der organischen Auflage (Begleiter: Picea abies (Klge.) 2, Digitalis purpurea +, Deschampsia flexuosa r, Rubus fruticosus agg. r).

Der 3. Wuchsort fällt durch sein abweichendes Bodensubstrat auf: Im Oppenweher Moor (MTB-Q. 3417.3) wurzelt *C. claviculata* im Torf und überrankt das Schmalblättrige Wollgras (*Eriophorum angustifolium*), konzentriert sich aber vornehmlich im Halbschattenbereich der Moorbirken (*Betula pubescens*).

Am 4. Standort wächst *C. claviculata* auf schwach zersetzter Kiefernnadelstreu, die auf die Sandsteinfelsen des Riesenbecker Osning (MTB-Q. 3711.2) geweht wurde und in Verwitterungsnischen des Felsens liegen bleibt (Abb. 2).

Im Vergleich der von anderen Autoren dokumentierten Vergesellschaftungen von C. claviculata (Tab. 3) ist die Frage seiner Biotopbindung keineswegs so klar zu beantworten wie für den Riesenbecker Osning. Die von Haeupler & Muer (2000) für C. claviculata angegebenen vier Biotoptypen (bodensaure Eichenmischwälder: Himbeer-Schläge, Salweidengebüsche und Ebereschenvorwälder; Krautfluren mesophiler Säume; halbschattige Knoblauchsrauken-, Kälberkropfund Klettenkerbel-Säume) erscheinen zu eng angesichts nachgewiesener Vergesellschaftung in Pfeifengraswiese, Hochmoor, Moorwald, Gagelgebüsch, Bruchwald, Buchenmischwäldern. Eichenwald. Kiefernforst, Robiniengehölz bis hin zu Wacholderheiden (Tab. 3). Die ostdeutschen Funde lassen sich nach Benkert u.a. (1986) nicht einem angustifolii-Corydaletum Hülbusch & Tüxen (1968) zuordnen.

Tab. 1: Vegetationstabelle der Fagus sylvatica-Pinus sylvestris-Mischbestände und Pinus sylvestris-Forste im Riesenbecker Osning (aus Pollmann & Lethmate 2003).

Synsystematische Zu	ordnung	1-9 10-26	6														Gese tris -										
aufende Nummer		1 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Ir. in POLEMANN & LET	THIVATE	35	36	37	38	39	40	41	42	43	61	45	56	60	59	71	65	63	68	64	53	54	72	55	67	48	44
lõhe [m ü.NN]		110	115	120	100	120	90	100	105	90	100	110	103	124	122	120	125	125	130	131	110	115	140		140	135	13
rtenzahl		12	14	16	20	15	15	16	16	19	14	15	19	18	13	20	18	27	20	19	20	20	19	16	16	18	15
aumschicht 1																											
Fagus sylvatica		2a	2a	3	28	20	3	2Ь	2b	2 a													1				
Quercus robur		2b		1				1			28	1															2
Betula pendula		1 .	2a	-	2a	1		1			2 a			2a	1			1		2а			2 a		2b	1	2
Pinus sylvestris		2a	2þ	2b	2b		3	3	3	3	2b	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2b	3	3	2b	3	2
aumschicht 2		١.				_	_			_		_	_														
Fagus sylvatica		2a	2b		2b	2a	2 a	1	1	Za		2 a	3	:		+	- :		:	1	3	2a	f	2a	1	2 a	2
Querous robur		1:	2a	2a 1	2a 1	1		1	2a				1	1		2a	1		1	2a		1	2a	2a	2a	2 a	- 1
Betula pendula Strauchschicht		Ι'		1	1		•		1							2 a	2a		2a	2a		1				1	
		ı	2a									-					-	n-									_
Fagus sylvatica Quercus robur		i .	Г		1 r		ľ			•	'	2 a	-			Ŧ	2a 1	2a +	1	i		1 г	1	1	2a	i	2
Frangula ainus		1	'	+	Ċ	+	'	1	÷	ř	÷	÷	2a	1		1	+	1	2b	2a	i		1	1	2a 1	'	1
Sorbus aucuparia		l i		+					•	·	1	4	+			'	1	i	+	1		•		'		i	,
Betula pendula		1 +				÷	Ċ					1			-		2 a	2b	2a	+	ř	÷	•		•		٠
Pinus sylvestris		Ι.										Ċ		Ċ	Ċ	Ċ		+	г.		1	•		4			
Pinus strobus																				+	Ċ					Ċ	
Baumjungwuchs																											
Fagus sylvatica K	lge.	1 .				1	1																				
J	off.	1 .	1		+	+	+						Γ										r				-
Quercus robur		r	+	+	1				1	٠	1	+	+	+		+	1	1	+	+	+	+	+	+	•	+	1
Beltila pendula		Г									٢					Γ	+	+	+	٠	Γ		-	Γ		ľ	
	ρfl.	1 -		٠				Γ				•	Γ			r											
eigerarten Hudeland		iach Pi	отт	B HUI	PPE 1	1991)																					
	12						1		2	1	_		1	20	2a					-		-	+				
S		1	+	- 1	+	+	1		2a	1	2a		1	2a		+	+	+	1	1		1	+	+	Γ	-	2
Caltura sustancia	r		:	1	1		+	+	*	+	2а	:	+	2a	1		+	+	+	-	1	Г			-		
Calluna vulgaris Juniperus communis S	•		+	1						1	-	+		:		1			1		1	-	+	-	1		*
зилирати з с илппиле а К				-										•		+				•			2a 1				
Vaccinium vitis-idaea							•				-		•										2a		-	•	
A bodensaurer Laub	wälder /Bu	che &	Elch	e) .																•		•			•		
Deschampsia flexuosa		1 3	2m	+	4	2a	2a	3	4	3	5	4	3	5	1	4	4	3	2a	4	2m	4	2m	3	2m	3	4
Vaccinium myrtiflus		4	5	5	2b	3	2a	3	2a	4	+	3	1		+	2a	2h	3	4	2b	2a	2b	5	3	5	4	3
Dryopteris dilatata		Ι.		2 a	+		2в	+		2a			+			+	2a	2a	2a	2a	2b	г		+	-	Ī	1
Dryopteris carthusiana	ā	2a		1	2a	+		2a	+	1	1	1	1	2e	+	1	+	+		1	2a	2a	1	2a	r	2a	2
Sorbus aucuparia		+			r	r			Γ			+	+	r		+		+	г	+		г		+	г	г	
Frangula alnus		+		r	+	1		t		1	+	1	+	+	Γ	+	1	1	1	1	+		Γ	1		٢	+
Polytrichum formosum			1		2 a	1	1			20.		-	1	-		1				-	1	1		+			- 1
Lonicera periclymenur	77				+		1				2a										-	-			1		
Pteridium aquililinum		1										-		-	5		:		:	-	-	,					
Trientalis europaea		-										-		-			1		1	•	2a	-		-		+	
Saumarten ("Verlichtu		7						_																			
Ceralocapnos clavicul Epilobium angustifoliu				:	:		:	2m		1	-	-	1	1	1	1	2a +	2a	1	1		- 1				1	
Senecio sylvaticus	TFF .			+	+		+			-	-	-	+			+	+	1	•	1	1	1				+	4
Segleiter		Ι.								-	-	-								•			7				
Нурпит cupressiform	esl		2a		+	+		3	2a	2a	2a	1		4	3	2a	1	2a	1	3	2b	1	2a	2b	2b	2a	
Dicranum scopanium	.	1 -	1		1	1			2a	1		1		2 a	2a	2a	+	1	i		20	28	4	20	1	20	
Rubus fruticosus agg.		l i		į.	+	Ţ.	1		+	i			1					r	1			1		•			
Pleurozium schreberi		1 :					Ċ			2b			•		1		+	2a	i	2b		2ь	á	2a	2a	2a	2
Gəlium səxətilə		1			Ċ		Ċ	Ċ	+			-	28	•	Ċ		2a	2m	2a	2m	+	2a				2m	-
Rhylidiadelphus squar	rosus				+									1				1	2a	2a		2a				1	
Prunus serotina			+					+						+		+										ſ	
Galeopsis tetrahit		+		+							1	+	+														
elitere Arten mit geri	near Steel	Gaire di	a aud		ng Kipa kal	linte:															Dac	neat-		170			
enere Arten mit geri Dicranella heteromalla				nuem Holai				2622~				Olavi	s stro.	Dure 1	D1) =	J7h							nse ica 1				
Ditranena neteromana Eurhynchium praelong								-cu 211					s saro. obryu											// अजंड 1	19/+		
Rubus idaeus 9/+, 17/		·-, iai	., 241	Erica									труп											ขาร สลาบ		Vτ	
Hedera hetix 4/+, 5/+,				Sorb				ч					mpyn Iria m			.0 111								หลกบ หน่อก			
Pinus strobus 5/+, 20:				Fissi									is ace			/2h								, 23		arT	
	12/+			Maia											9 17/1						Run						

Tab. 2: Übersichtstabelle für die Wald-/Forstgesellschaften im Riesenbecker Osning (gekürzte Stetigkeitstabelle, nach Pollmann & Lethmate (2003), verändert).

- Deschampsio flexuosae-Fagetum Schröder 1938
 - 1.1 Deschampsio flexuosae-Fagetum typicum, Variante von Pteridium aquillinum
 - 1.2 Deschampsio flexuosae-Fagetum typicum, Typische Variante
- II Deschampsia flexuosa-Fagus sylvatica-Pinus sylvestris-Gesellschaft
 III Pinus sylvestris-Bestände
- - III.1 Pinus sylvestris-Bestände mit nachwachsender Buche in der zweiten Baumschicht
 - III.2 Pinus sylvestris-Bestände mit Unterwuchs der potentiellen natürlichen Vegetation

Einheit		1.1	1.2	П	III.1	111.2
Zahl der Aufnahmen		7	22	9	15	14
Mittlere Artenzahl		14	13	16	18	19
Bäume (BKr.)						
Fagus sylvatica	B1	V	V	V		+
	B2	IV	1V	V	V	[1]
	St	11	IV	Ш	IV	II
	Kr	V	IV	Ш	Ш	+
Quercus robur	Kr	IV	111	III	V	V
	B1	311	III	Ш	П	+
	B2	l II	П	IV	IV	111
	St		- 1	- 1	IV	111
Betula pendula	B1		- 1	Ш	111	111
	B2		- 1	Ш	Ш	Ш
	St		r	- 1	11	111
	Kr			- 1	Ш	111
Pinus sylvestris	B 1	IE .	II	V	V	V
	B2	11	r			1
	Şt		r		- 1	- 1
	Kr		+	- 1	- 1	- 1
Sträucher (StKr.)						
Frangula alnus	St	- #1	H	IV	V	V
•	Kr	1	١٧	Ш	V	V
Sorbus aucuparia	St	11	H	IV	V	IV
•	Kr	11	IV	П	V	Ш
OC+DO Quercetalia roboris Tx. 1931						
Deschampsia flexuosa		111	V	V	V	V
Vaccinium myrtillus		111	Ш	V	V	V
Lonicera periclymenum		1	- 1	- 1	+	- 1
Carex pilulifera		. II	- 1			
Galium saxatile				- 1	li.	111
Trientalis europaea			+		- 1	II
Senecio sylvaticus					- 1	П
Pteridium aquillinum		V				+
KC Querco-Fagetea Br. Bl. et Vlieger 1937 en	ı. Oberd. 1	992				
Hedera helix		111	11	П		
Oxalis acetosella		Ш	Г		+	
Maianthemum bifolium		1	+	ı	- 1	
Differentialarten westl. Gebietsausbildungen	(nach HÄl	RDTLE	et al. 1	997)		
llex aquifolium	B2	١.	+	ı		II
	\$t	V	V	IV	١V	V
	Kr	IV.	IV	H	IV	1V
Dryopteris dilatata		1	Ш	113	IV.	1V
Dryopteris carthusiana		1	IV	IV	V	V
Rubus fruticosus agg.		- UI	Ħ	111	Ш	II
Mnium hornum		111	Ш			
Ceratocapnos claviculata		١.		Ш	Ш	H
Zeigerarten Hudelandschaften (nach POTT &	HÜPPE 1	991)				
Juniperus communis		-	ť	- 1	÷	+
Calluna vulgaris		-		- 1	1	11
Vaccinium vitis-idaea		-	-		+	1
Andere		ļ.				
Polytrichum formosum		Ш	Ш	III	Ш	П
Hypnum cupressiforme s.l.		1	- 1	IV	V	V
Dicranum scoparium			11	IV	П	tV.
Epilobium angustifolium				II	IV	111
Pleurozium schreberi				ı	III	IV



Abb. 2: Kiefernstreunischen auf den Sandsteinfelsen des Riesenbecker Osnings als Wuchsort von Ceratocapnos claviculata. Foto K. Ebke.

3.4 Standortdaten

Auch in Bezug auf die Standortbedingungen bleiben West- und Ostfundorte uneinheitlich. Lassen sich aus den Westfunden mit Oberdorfer (2001) die offenbar allen Fundorten gemeinsamen Standortfaktoren "licht", "sauer" und "humos" generalisieren, sprechen die Ostfunde weniger für einen Verlichtungszeiger als vielmehr für einen vom Lichtfaktor unabhängigen Stickstoffzeiger. Auffällig ist dort das Vorkommen von *C. claviculata* in "relativ jungen, dichten Kiefernpflanzungen mit geringem Lichtdurchlass" (Benkert u.a. 1995: 360) sowie die Bevorzugung von Robiniengehölzen, die durch ihre Knöllchenbakterien-Symbiose Stickstoff anreichern. Der Faktor

"humos" korrespondiert mit dem N-Angebot, ist die Humusauflage doch nicht nur generell das Kompartiment der Mineralisation, sondern aktuell auch der N-Akkumulation. Die Daten der bundesweiten Bodenzustandserhebung im Wald (BZE) belegen die N-Anreicherung in einer Verengung der C/N-Verhältnisse in den biologisch inaktiveren Humusformen Rohhumus und rohhumusartiger bzw. typischer Moder von ca. 24 gegenüber 25-38 der 60er und 70er Jahre, bedingt durch atmogene N-Einträge (Wolff & Riek 1998). Nach unseren Beobachtungen wurzelt *C. claviculata* vornehmlich im Vermoderungshorizont (Of-Lage) der Humusauflage (Abb. 3).

Im Riesenbecker Osning betragen die C/ N-Werte dieses Humushorizontes unter

Tab. 3: Ausge	wählte Vera	esellschaftunger	von Cerat	tocapnos clavicula
iab. S. Ausue	wante veru	ssenschartunger	i voli Gelal	lucabilus ciavicui

Fundort (TK 25, Blatt Nr.)	Gesellschaft	Autor		
NSG Witte Venn (3807) NSG Lüntener Fischteiche (3807, 3906, 3907) NSG Witte Venn, Lüntener Fischteiche NSG Lüntener Fischteiche NSG Harskamp (3709)	Junco-Molinietum Lonicero-Rubion sivatici/ Rubetum grati Betulo-Quercetum molinietosum Betulo-Quercetum alnetosum Corydali claviculatae-Epilobietum	Wittig (1980)		
Ochtrup (3709) Schüttorf (3609)	Myricetum gale sphagnetosum, Variante mit Corydalis claviculata Myricetum gale typicum, Variante mit Corydalis claviculata	Prolingheuer & Kaplan (1990)		
NSG Baumweg Tünner Loh/Meppen Borkener Paradies/Meppen	Fago-Quercetum molinietosum Fago-Quercetum typicum Fago-Quercetum milietosum Fago-Quercetum leucobryetosum Crataego-Prunetum Alliario-Chaerophylletum temuli Torilidetum japonicae Airetum praecocis, Variante mit	Pott & Hüppe (1991)		
Versener Paradies/Meppen Wachendorfer Waholderhaine/ Lingen Meppener Kuhweide	Corydalis claviculata Crataegus-Gesellschaft Dicrano-Juniperum typicum Dicrano-Juniperum molinietosum Roso-Juniperetum			
Syker Geest	Luzulo-Fagetum, Variante mit Dryopteris carthusiana	Heinken (1995)		
Neustadt an der Dosse/ Brandenburg (3139) Fürstenwalde, Starkow, Rathenow/ Brandenburg (3341, 3749, 3750)	Rubus idaeus-Alnus glutinosa-Ges. Robinia pseudoacacia-Gesellschaft	Benkert u.a. (1995)		
Woitendorfer Moor/Mecklenburg- Vorpommern (2231) Großes Bressener Moor/ Mecklenburg-Vorpommern (2232)	Vaccinio uliginosi-Pinetosum sylvestris Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis Molinio-Betuletum pubescentis Pleurozio-Betuletum	Meyer & Voigtländer (1996)		
Westmünsterland (3808, 4208) Ems-Hase-Hunte-Geest (zahlreiche Fundorte)	Agrostio-Quercetum Violo-Quercetum	Pallas (2000)		
Ems-Hase-Hunte-Geest, Leda-Moorniederung, West-, Ostmünsterland (zahlreiche Fundorte)	Deschampsio-Quercetum	Pallas (2002)		
Riesenbecker Osning (3711, 3712)	Deschampsia flexuosa-Fagus sylvatcia-Pinus sylvestris-Gesellschaft Deschampsia flexuosa-Vaccinium myrtillus-Pinus sylvestris-Forst	Pollmann & Lethmate (2003)		

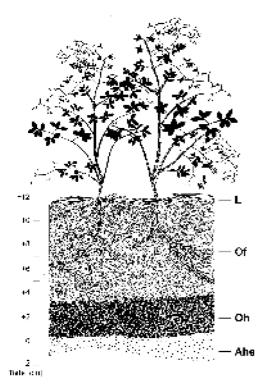


Abb. 3: Ceratocapnos claviculata als Humuswurzler. Skizze: B. Hiller.

Deschampsia flexuosa im Mittel 30 (Pollmann & Lethmate 2003), entsprechen also offenbar nicht dem BZE-Trend einer Verengung des C/N-Verhältnisses. Mangels älterer Vergleichsdaten kann aber nicht abschlie-Bend gesagt werden, inwieweit dieser C/N-Quotient bereits verengt ist (vgl. Prietzel u.a. 1997). Die atmogene Bedingung für eine Verengung des C/N-Verhältnisses wäre im Osning gegeben: Die Gesamtstickstoff-Einträge liegen in allen bisherigen Messjahren weit über dem N-Bedarf aufwachsender Bestände von maximal 10-20 kg N/ha/a und übertreffen auch die kritische Belastungsgrenze (critical load) für alle Lebensraumtypen des Teutoburger Waldes (Lethmate u.a. 2002, Pollmann & Lethmate 2002, Pollmann & Lethmate 2003). Möglicherweise ist die N- Versorgung der früher streugenutzten Kiefernbestände im Osning noch immer suboptimal. Das phloemmobile Element N wird dann aus älteren Nadeln in photosynthetisch aktive, jüngere Nadeljahrgänge verlagert, so dass die in die Streu übergehenden alten Nadeln stickstoffarm bleiben und keine Quelle für ein verengtes C/N-Verhältnis im Auflagehumus darstellen (Prietzel u.a. 1997). Diese Hypothese ist nur durch Nadelanalysen zu prüfen.

Die von *C. claviculata* im Riesenbecker Osning bevorzugten Drahtschmielenrasen zeigen in ihrer organischen Auflage im Vergleich zu *Vaccinium*-Probeflächen eine die Nitrifikation übersteigende Ammonifikation (NH₄-Mineralisation), unter Vaccinium ist der mineralische Stickstoffgehalt in der Auflage zu gleichen Teilen auf NO₃-N und NH₄-N verteilt (vgl. Pollmann & Lethmate 2003). Inwieweit das höhere NH₄-Angebot unter *Deschampsia* für *C. claviculata* eine Ammoniumresistenz (vgl. Mohr & Lehn 1994) erfordert, muss experimentell geprüft werden.

Die Messungen zur Säureaktivität der vom durchwurzelten Substrate Lerchensporn (Tab. 4) unterstreichen dessen Säuretoleranz und bestätigen die niedrige Reaktionszahl (R = 3; vgl. Ellenberg u.a. 1992). Die extremen Standorte auf den Sandsteinfelsen und im Moor verweisen darauf, dass nicht "das Bodensubstrat selbst, sondern eher seine Basenarmut [...] von entscheidender Bedeutung für das Auftreten der Art zu sein" scheint (Meyer & Voigtländer 1996: 74). Im Riesenbecker Osning sind die Säuregrade der Humusauflage (typischer Moder, Oh und Of-Material) mit pH(KCI)-Werten zwischen 2.3 und 2.9 so extrem, dass sie größtenteils au-Berhalb der BZE- Prognose liegen (Pollmann & Lethmate 2003).

Frühere Messungen von Bodenproben des Birgter Berges belegen besonders für

Tab. 4: Säureaktivität des von *Ceratocapnos claviculata* durchwurzelten Bodensubstrats ausgewählter Fundorte. O, = Fermentationshorizont der Humusauflage.

Fundort	MTB-Quadrant	Substrat	pH (CaCl ₂)
Kiefernforst bei Telgte	4012.2	O_{f}	4,1
Kiefernforst bei Saerbeck	3811.2	O_{f}	3,4
Kiefernforst am Birgter Berg	3711.2	O_f	3,0
Fichtenforst bei Brochterbeck	3712.2	O_{f}	2,9
Sandsteinklippen am Lager Berg	3711.2	O_{f}	3,2
Oppenweher Moor	3417.3	(Hochmoor-)Torf	2,7

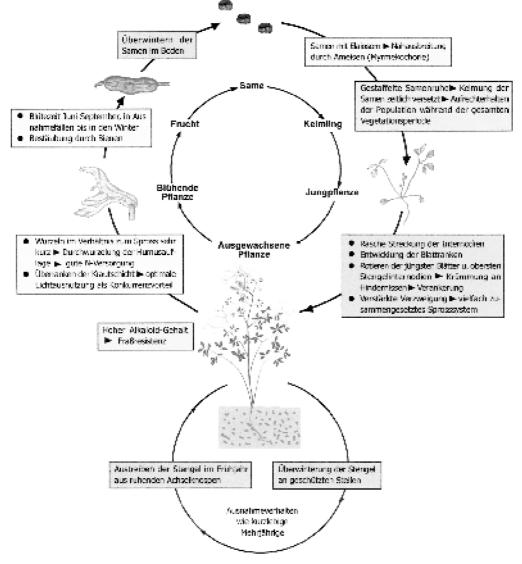


Abb. 4: Lebenszyklus von Ceratocapnos claviculata. Eigener Entwurf.

die organische Auflage hohe Aluminium- und Schwermetallgehalte (Schick 1994). Aktuelle Messungen bestätigen dies (Pollmann & Lethmate 2003). Die austauschbare und potentiell pflanzenverfügbare, das heißt mit Ammoniumnitrat (NH₄NO₃) extrahierte Schwermetallfraktion des Of-Horizontes weist allerdings elementspezifische Unterschiede auf: 4.0 mg/kg Pb (2.0-6.0 mg/kg), 0.2 mg/kg Cu (0.1-0.4 mg/kg) und 46.7 mg/ kg Zn (35.0-65.0 mg/kg). Inwieweit diese Gehalte für C. claviculata Stressbedingungen implizieren und wie bei anderen Arten, zum Beispiel dem Lerchenspornbegleiter Senecio sylvaticus (Ernst 1985), Resistenzen erfordern, muss ebenfalls experimentell geprüft werden.

3.5 Lebenszyklus

Das populationsbiologische Konzept des "Lebenszyklus" gibt das Muster von Wachstum, Differenzierung, Speicherung und Reproduktion, also die Lebensstrategie eines Organismus wieder. Der Lebenszyklus von Ceratocapnos claviculata (Abb. 4) lässt unschwer eine Zuordnung zur Lebensstrategie "einjähriger Pendler" sensu Frey & Hensen (1995) erkennen. "Pendeln" meint Wechseln zwischen nur kurzzeitig zur Verfügung stehenden Standorten wie offene Vegetationseinheiten, Säume, evtl. Ruderalflächen. Die Pflanze ist dann annuell: ein Verhalten wie eine kurzlebige Mehrjährige bleibt nach Buchenau (1861, zit, in Buttler 1986) die Ausnahme. Dennoch verdient dieser Aspekt erneute Beachtung: Im Osning überwinterte ein hoher Anteil der Lerchensporn-Population trotz Frost und Schnee zum Jahreswechsel 2001/02. Die zahlreichen, im Januar 2002 festgestellten Individuen waren durchweg von kräftigem Wuchs.

Die Diasporen verfügen mit ihrem Elaiosom (Abb. 4) über eine Anpassung an die Verbreitung durch Ameisen, was generell ein geringes Ausbreitungspotential bedeutet. Ceratocapnos claviculata besitzt aber offenbar eine hohe Reproduktionsrate. Die im Spätherbst 2001 nordöstlich von Brochterbeck am Wegerand gefundenen drei Individuen waren im Februar 2002 umgeben von einem ca. 1 m² großen Feld mit zahllosen Ceratocapnos-Keimlingen. Im r-K-Kontinuum der Lebensstrategien (vgl. Frey & Hensen 1995) liegt C. claviculata demnach eher im Bereich der r-Strategen, was auch mit den von Benkert u.a. (1995) sowie Buttler (1986) betonten instabilen, gestörten Wuchsorten korrespondiert.

Der Wachstumsmodus des Sprosssystems und die Wickelranken verleihen der Pflanze die Fähigkeit, andere Pflanzen zu überranken (Abb. 4). Ellenberg (1996) zählt den Rankenden Lerchensporn daher zu den Lianen. Buttler (1986) widerspricht der Namensgebung "Kletternder Lerchensporn", da die Ranken kein aktives Klettern ermöglichen. Das Überranken kann aber als Konkurrenzvorteil gewertet werden, das der Pflanze eine optimale Lichtausbeute ermöglicht. Konkurrenzvorteil dürfte auch das Merkmal der gestaffelten Samenruhe sein. Trotz der Kurzlebigkeit der Individuen kann die gesamte Vegetationsperiode ausgenutzt werden, nicht selten werden selbst im Winter blühende Exemplare angetroffen. Schließlich bedeutet der hohe Alkaloidgehalt möglicherweise eine Fraßresistenz, unklar ist allerdings die Beziehung zwischen C. claviculata und einem Rüsselkäfer (Sirocalodes mixtus), der die Art in ihrer Arealausweitung "begleitet" (vgl. Heijerman & van den Berg 1995).

Somit lässt der Lebenszyklus von *C. clavi-culata* keine Angepasstheiten an Fernausbreitung erkennen, die Art verfügt also nicht über eine Lebensstrategie als "Besiedler"

sensu Frey & Hensen (1995). Damit bleibt der Widerspruch einer weit über das atlantische Florengebiet hinausreichenden, zum Teil invasiven Kolonisation eines schlechten, weil myrmekochoren Kolonisators.

4 Diskussion

Der Widerspruch zwischen Lebensstrategie (Nahausbreitung) und Kolonisation (Fernausbreitung) von Ceratocapnos claviculata lässt sich nur auflösen, wenn Verbreitung als Verschleppung interpretiert wird. Zahlreiche Beobachtungen sprechen für eine anthropogene Arealausweitung (Buttler 1986). Auch für den Riesenbecker Osning wird eine solche Annahme gestützt, die Vegetationsbefunde allein können das disjunkte Areal nicht erklären. Die Eroberung der Sandsteinfelsen von bereits besiedelten Waldflächen aus entspricht jedoch der Lebensstrategie des Pendlers und ist durch Myrmekochorie erklärbar. Disjunkte Areale scheinen auch für den Osning östlich der Bundesstraße 219 zu gelten: Während C. claviculata im gesamten Bereich der Dörenther Klippen nicht gesichtet wurde, existieren versprengte Einzelvorkommen an einem Waldweg nordöstlich von Brochterbeck. Alle Wuchsorte im Osning sind anthropogen stark überprägt (Wanderer, Reiter, Mountain-Biker, Forstwirtschaft).

Die anthropogene Beeinflussung der Lerchensporn-Wuchsorte wird für französische Neufunde (Decocq 2000) wie auch für die ostdeutschen Funde betont, hier liegt wohl die deutlichste Übereinstimmung zwischen den Fundorten im Westen und Osten. Die Standorte sind nicht nur forstlich überprägt, sie sind zum Teil auch "gestört", das heißt anthropogen überformt und/oder ruderalisiert (vgl. Benkert u.a. 1995, Decocq 2000). Dieses Merkmal betrifft etliche der in Tabelle 3 aufgeführten Gesellschaften; die Standort-

breite bedeutet also nicht unbedingt auch breite ökologische Amplitude von *C. claviculata*.

Verschleppung scheint auch primärer Grund der Arealerweiterung der Art nach Osten zu sein. Der niedersächsische Raum Braunschweig-Gifhorn-Wolfsburg sich als Brücke zu den frühen Einschleppungsgebieten Brandenburgs (Benkert u.a. 1995). Eine weitere Stütze dieser Hemerochorie-Hypothese findet sich im atlantischen Verbreitungsgebiet Frankreichs. C. claviculata hat hier inzwischen großräumige Areallücken in Nordfrankreich (Picardie, Dep. de l'Aisne) überwunden, und zwar mit großer Wahrscheinlichkeit durch Einschleppung in anthropogen überprägte Kiefernwälder (Decocq 2000). Selbst die Innenexpandierung, das "Auffüllen" von Lücken innerhalb des atlantisch geprägten Areals, verweist demnach nicht unbedingt auf einen weiteren Verbreitungsmechanismus, den Benkert u.a (1995) in Anlehnung an Pott & Hüppe (1991) in der aerosolen Stickstoffdeposition sehen.

Wuchsorte in Robiniengehölzen, nachgewiesen in Frankreich (Limousin, westlich des Zentralmassivs) sowie in Ostdeutschland (Benkert u.a. 1995, Decocq 2000), indizieren aber auch erhöhte N-Gehalte. Der bundesweit immissionsbedingt zunehmende N-Gehalt der Humusauflage (Wolff & Riek 1998) könnte ebenfalls als Indiz einer Stickstoff-Hypothese herangezogen werden, zumal C. claviculata in der Humusauflage wurzelt; vielleicht ist er sogar wie sein Begleiter Senecio sylvaticus ein Humuszehrer (Ernst 1983). In der Verbreitungskarte Westfalens könnte die nordwestliche Funddichte immissionsbedingt sein, liegt dieser Raum doch in einem stark N-belasteten Gülle-Belt (Lethmate & Wendeler 2000, Lethmate u.a. 2002). Auch in den Niederlanden korreliert die sehr starke Ausbreitung von C. claviculata mit Gebieten intensiver Viehhaltung und resultierend hohem Stickstoffeintrag. In niederländischen Kiefernwäldern haben D. flexuosa und C. claviculata bereits in den 70er und 80er Jahren stark zugenommen (Dirkse & van Dobben 1989, van der Eerden u.a. 1998). Nach neuesten Befunden (Bredemeier & Beese 2001) bedeutet die aktuelle Senkenfunktion der Böden für Stickstoff aber nicht unbedingt eine erhöhte N-Verfügbarkeit. Die verengten C/N-Verhältnisse bewirken vielmehr eine höhere Stabilität gegenüber Abbau, die Mineralisierung steigt mit geringer werdendem C/N also nicht an. Die Massenausbreitung von C. claviculata im Riesenbecker Osning und die dortigen relativ weiten C/N-Verhältnisse sind demnach kein Widerspruch. Aerosole N-Effekte müssen sich aber über den Bodenpfad auswirken, ist die Düngung über die Blätter auch für C. claviculata doch ein untergeordneter Prozess (evtl. 1 % der N-Gesamtaufnahme; Ernst, schriftl. Mitt.). Eine Steigerung der N-Mineralisation wäre durch Temperaturerhöhung zu erwarten. Kolb (2000) stellt in Feldversuchen eine ganzjährig signifikante Beschleunigung der N-Mineralisation und Nitrifikation bei T-Erhöhungen von nur 1-2° C für Moder-Braunerden fest. Die europaweite. flächendeckende T-Erhöhung der letzten Jahrzehnte von 0.5-1.5° C könnte demnach bereits eine temperaturbedingte Zunahme der N-Mineralisation bedeuten (Herbst 2000).

Auch für den postulierten Ausbreitungsfaktor "milde Winter" ("Milde Winter-Hypothese") lassen sich empirische Befunde anführen. Die 3.5 °C Januarisotherme, 1881 noch durch Paris verlaufend, hat sich bis heute um 400 km östlich verlagert. Frahm & Klaus (2000) zeigen, dass diese T-Veränderung bei 32 atlantischen und mediterranen Moosarten Verschiebungen der Arealgrenzen um mehrere hundert Kilometer nach Osten verursacht hat. Moose sind im Vergleich zu *C. claviculata* aber geeignetere

Bioindikatoren der Milde Winter-Hypothese, unterliegen ihre Sporen doch der Fernausbreitung. Temperaturmildernd wirkt im Osten die Bindung von *C. claviculata* an geschlossene Waldflächen, die im Vergleich zu den West-Funden mit der Bindung an offenere Biotope aber gleichzeitig die Frage nach der Bedeutung des Lichtfaktors betont.

In einer Gewichtung der drei Hypothesen folgen wir Buttler (1986) und Decocg (2000): Die Fernausbreitung des Rankenden Lerchensporns scheint keine aktive Ausbreitung zu sein. Der Hemerochorie-Hypothese kommt nach gegenwärtiger Befundlage der größte Erklärungswert zu. Adventives Vorkommen an anthropogenen Standorten, sprunghafte Fernausbreitung und selbstständige Nahausbreitung, dies spricht für eine "Standort-Anthropochorie" sensu Schroeder (1998) und für einen Status von C. claviculata als Epökophyt. Die Milde Winter- und Stickstoff-Hypothesen sind damit nicht ausgeschlossen. Weber (2001) hält die Arealerweiterung von C. claviculata für teilweise immissionsbedingt. Vielleicht beinhaltet die Stickstoff-Hypothese aber auch nur die mit der Landschaftsveränderung einhergehende Ruderalisierung. Die "Charakterisierung der Adventiven als Ruderalpflanzen lässt sich auf den Lerchensporn übertragen; sein Vorkommen in degradierten, durch Forstbau veränderten Wäldern ist ein vergleichbares Phänomen" (Buttler 1986: 42). Auch Pott & Hüppe (1991) verbinden die floristische Veränderung der Silbergrasflur (Arietum praecocis) im Borkener Paradies durch eine Variante mit C. claviculata mit Ruderalisierungseffekten.

Die relative Bedeutung, das synergistische Zusammenspiel der allen drei Hypothesen inhärenten ökologischen Faktoren Licht, Temperatur und Stickstoff ist nur durch ökophysiologische Experimente zu validieren, wie sie zum Beispiel zur Klärung des stick-

stoffbedingten Ausbreitungsverhaltens des Land-Reitgrases (Calamagrostis epigejos) durchgeführt wurden (Brünn u.a. 1996). Erinnert sei daran, dass der ökologische Zeigerwert für Stickstoff bei C. claviculata (N = 6) noch unklar ist (Ellenberg u.a. 1992), in einer Übersicht der Nitrophytenvegetation Europas bleibt C. claviculata sogar ungenannt (Brandes 1999, dagegen Bobbink u.a. 1998). Forschungsbedarf besteht auch noch inwieweit bei C. claviculata Frostresistenz und Resistenzstrategien gegen Aluminium und Schwermetalle bestehen. In Bezug auf den syntaxonomischen Anschluss von C. claviculata könnte sich die Interpretation als Verbandskennart des Quercion roboris (Härdtle u.a. 1997) sowie als Assoziationscharakterart des Epilobio-Ceratocapnetum claviculatae (Pott 1995) als durch Westfunde verengt erweisen (Benkert u.a. 1995, vgl. auch Decocq 2000). Bei der Forderung nach einer neuen soziologischen Einordnung als Schleiergesellschaft (Benkert u.a. 1995) bleibt aber zu bedenken, dass C. claviculata bei Rückgang zumindest des forstwirtschaftlich-anthropogenen Faktors seine Arealerweiterung verlieren könnte. Im Riesenbecker Osning zum Beispiel würde die Art nach unseren Beobachtungen in der Sukzession der Kiefernforste zum Deschampsio-Fagetum wieder zurückgedrängt. Nachweise der Verbreitung in naturnahen, bodensauren Buchenwäldern Nordwestdeutschlands liegen bisher jedenfalls nicht vor (vgl. Pollmann & Lethmate 2003). Wohl aber ist C. claviculata im bodensauren Deschampsio-Quercetum ein Eichenbegleiter (Pallas 2002). Zu klären wäre schließlich noch die biozönotische Wechselbeziehung zum Rüsselkäfer Sirocalodes mixtus. Der Rankende Lerchensporn bleibt damit ein "fragwürdiges" Geoelement.

Dank

Folgenden Personen danken wir für zahlreiche weiterführende Mitteilungen: Prof. Dr. W.H.O. Ernst (Freie Universität Amsterdam), Prof. Dr. W. Frey (Freie Universität Berlin), W. Grenzheuser (Rheine), Dr. B. Hiller (Universität Münster), H. Lienenbecker (Steinhagen), Dr. K. Offenberg (Landesforstverwaltung NRW/Münster), Dr. J. Pallas (Münster), F. Pfeifer (Ahaus), Prof. Dr. R. Pott (Universität Hannover), H.-O. Rehage (Münster), Prof. Dr. F.-G. Schroeder (Universität Göttingen), Dr. P. Schwartze (Biologische Station Kreis Steinfurt), G. Thalmann (Rhede), Dr. A. Vogel (Universität Münster), Prof. Dr. R. Wittig (Universität Frankfurt). Besonders gedankt sei Prof. Dr. W.H.O. Ernst für die kritische Durchsicht einer früheren Manuskriptfassung.

Literatur

Allais, D.P. & H. Guinaudeau (1990): Composition alcaloidique de *Corydalis claviculata*. – J. Nat. Products 53: 1280-1286.

Benkert, D., J. Hoffmann & W. Fischer (1995): Corydalis claviculata (L.) DC. – ein Neubürger der märkischen Flora. – Schriftenr. f. Vegetationskde. 27: 353-363 (Sukopp Festschrift).

Bobbink, R., M. Hornung & J.G.M. Roelofs (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants and species diversity in natural and semi-natural European vegetation. – J. Ecol. 86: 717-738.

Brandes, D. (1999): Standortfaktor Stickstoff – Nitrophytenvegetation in Europa. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. 11: 305-320.

Bredemeier, M. & M. Beese (2001): Quo vadis Ökosystemforschung – Versuch einer Synthese. – Forstarchiv 72: 156-162.

Brünn, S., D. Gries & W. Schmidt (1996): Reaktion von *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth auf Unterschiede im Licht- und Stickstoffangebot. – Verh. Ges. Ökol. 26: 775-780.

- Buttler, K.P. (1986): Über das Vorkommen des Rankenden Lerchensporns in Hessen und Thüringen. – Natur und Museum 116: 33-43.
- Decocq, G. (2000): Un problème de phytogéographie forestière: la présence de *Ceratocapnos claviculata* (L.) Lidén dans le nord de la France. – Acta Bot. Gallica 147: 143-150.
- Dirkse, G. M. & H.F. van Dobben (1989): Het effect van bemesting op de samenstelling van de kruidlaag van dennenbossen. Natura 9: 208-212.
- Ebke, K. (2001): Rankender Lerchensporn (Corydalis claviculata) als Fallbeispiel einer Anthropochorie. Staatsexamensarbeit, Institut für Didaktik der Geographie, Universität Münster (unveröffentl.).
- Ellenberg, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 1096 S. Ulmer: Stuttgart.
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulißen (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobot. 18: 5-258.
- Ernst, W.H.O. (1983): Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. Ber. Deut. Bot. Ges. 96: 49-71.
- Ernst, W.H.O. (1985): Bedeutung einer veränderten Mineralstoffverfügbarkeit (Schwermetalle, Al, Ti) für Wachstum- und Selektionsprozesse in Wäldern. Bielefelder Ökol. Beitr. 1: 143-158.
- Frahm, J.-P. & D. Klaus (2000): Moose als Indikatoren von rezenten und früheren Klimafluktuationen in Mitteleuropa. – NNA-Ber. 13: 69-75.
- Frey, W. & I. Hensen (1995): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – Bot. Jahrb. Syst. 117: 187-209.
- Härdtle, W., T. Heinken, J. Pallas & W. Welß (1997): Quercion roboris. Bodensaure Eichenmischwälder. In: Dierschke, H. (Hrsg.): Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Querco-Fagetea (H 5). Sommergrüne Laubwälder 2: 1-51. Selbstverlag Flor.-soz. Arbeitsgem. Göttingen.
- Haeupler, H. & T. Muer (2000): Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. 759 S. Ulmer: Stuttgart.
- Heijerman, T. & K. van den Berg (1995): Het genus Sirocalodes in Nederland (Coleoptera: Curculionidae). Ent. Ber. Amst. 55: 177-181.

- Heinken, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland. Gliederung, Standortsbedingungen, Dynamik. – Diss. Bot. 239: 1-311.
- Heinken, T. (1998): Zum Einfluss des Alters von Waldstandorten auf die Vegetation in bodensauren Laubwäldern des niedersächsischen Tieflandes. Arch. Nat.-Lands. 37: 201-232.
- Herbst, M. (2000): Auswirkungen einer Temperaturerhöhung auf den ökosystemaren Kohlenstoff- und Wasserhaushalt. NNA-Ber. 13: 83-89.
- Hülbusch, K.-H. & R. Tüxen (1968): Corydalis claviculata-Epilobium angustifolium-Ass. Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 13: 224.
- Jagel, A. & H. Haupler (1995): Arbeitsatlas zur Flora Westfalens. Anmerkungen und Verbreitungskarten zu den Farn- und Blütenpflanzen Westfalens. 397 S. 2. verb. Aufl. Ruhr-Universität Bochum.
- Kaplan, K. & A. Jagel (1997): Atlas zur Flora der Kreise Borken, Coesfeld und Steinfurt. – Metelener Schriftenr. Naturschutz 7: 1-257.
- Kolb, E. (2000): Auswirkungen von Klimaveränderungen auf den Nährstoffhaushalt von Ökosystemen. NNA-Ber. 13: 76-82.
- Lethmate, J. & M. Wendeler (2000): Das chemische Klima des Riesenbecker Osning in den Messjahren 1988 und 1998. Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 26: 121-133.
- Lethmate, J., B. Eickelmann & T. Worringer (2002): Der nordrhein-westfälische Gülle-Belt und sein Einfluss auf die Deponate des Teutoburger Waldes. Geoöko 23: 61-75.
- Lienenbecker, H. (1994): Zur Ausbreitung des Kletternden Lerchensporns (*Ceratocapnos claviculata* (L.) Liden) in Westfalen. – Natur und Heimat 54: 97-101.
- Meyer, N. & U. Voigtländer (1996): Zur Verbreitung und Soziologie des Rankenden Lerchensporns (*Corydalis claviculata* (L.) LAM. et DC.) in Mecklenburg-Vorpommern. Bot. Rundbr. Mecklenburg-Vorpommern 29: 73-78.
- Mohr, H. & H. Lehn (1994): Present views of the nitrogen cycle. – Nova Acta Leopoldina NF 70 (288): 11-26.
- Mrotzek, R. & W. Schmidt (1998): Zur Ausbreitung der Großen Brennessel (*Urtica dioica* L.)

- in Buchenwäldern und den möglichen Ursachen. Forst & Holz 53: 237-240.
- Oberdorfer, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. 1051 S. 8. Aufl. Ulmer: Stuttgart.
- Pallas, J. (2000): Zur Synsystematik und Verbreitung der europäischen bodensauren Eichenmischwälder (Quercetalia roboris Tüxen 1931). Abh. Westf. Mus. Naturkde. 62 (1/2): 3-125.
- Pallas, J. (2002): Artenarme bodensaure Eichenmischwälder (Deschampsio-Quercetum Passarge 1966) in Norddeutschland. – Abh. Westf. Mus. Naturkde. 64 (4): 3-132.
- Pollmann, W. (2000): Die Buchenwaldgesellschaften im nordwestlichen Weserbergland. Siedlung & Landschaft in Westfalen 29: 1-126.
- Pollmann, W. & J. Lethmate (2002): Oligotrophie in einer eutrophen Umwelt: Zur synsystematischen Umgrenzung und standörtlichen Gefährdung sand-oligotropher Quellfluren im Teutoburger Wald (NW-Deutschland). Hercynia N.F. 35: 157-179.
- Pollmann, W. & J. Lethmate (2003): Zur Frage der Buche auf Sandböden in Nordwest-Deutschland: Ökologische Potenz von *Fagus sylvatica* L. unter extremen Standortbedingungen im Riesenbecker Osning. Tuexenia 23 (im Druck).
- Pott, R. (1990): Die nacheiszeitliche Ausbreitung und heutige pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium* L. Tuexenia 10: 497-512.
- Pott, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 622 S. – 2. Aufl. Ulmer: Stuttgart.
- Pott, R. & J. Hüppe (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. Abh. Westf. Mus. Naturkde. 53 (1/2): 1-314.
- Prietzel, J., K. Kolb & K.E. Rehfuess (1997): Langzeituntersuchung ehemals streugenutzter Kiefernökosysteme in der Oberpfalz: Veränderungen von bodenchemischen Eigenschaften und der Nährelementversorgung der Bestände. – Forstwiss. Cbl. 116: 269-290.

- Prolingheuer, T. & K. Kaplan (1990): Zur Vergesellschaftung und zum Standort des Gagels (*Myrica* gale L.) in Westfalen. Metelener Schriftenr. Naturschutz 1: 39-57.
- Richter, M. (1997): Allgemeine Pflanzengeographie. 256 S. Teubner: Stuttgart.
- Runge, F. (1979): Neue Beiträge zur Flora Westfalens. Natur und Heimat 39: 69-102.
- Schick, U. (1994): Kupfer, Blei, Zink und Cadmium in sauren Waldböden des Teutoburger Waldes zwischen Bad Iburg und Ibbenbüren. – Dipl.-Arbeit Fachh. Osnabrück, FB Gartenbau (unveröffentl.).
- Schlichting, E., H.-P. Blume & K. Stahr (1995): Bodenkundliches Praktikum. 295 S. – Blackwell: Berlin.
- Schmidt, W., H. Pfirrmann & S. Brünn (1996): Zur Ausbreitung von *Calamagrostis epigejos* in niedersächsischen Kiefernwäldern. – Forst & Holz 51: 369-372.
- Schroeder, F.-G. (1998): Lehrbuch der Pflanzengeographie. 457 S. Quelle & Meyer: Wiesbaden.
- Seybold, S. (Hrsg.) (2001): Schmeil-Fitschen interaktiv. CD-Rom: Wiebelsheim.
- Starfinger, U. (1990): Über Agriophyten: Das Beispiel *Prunus serotina*. Verh. Berl. Bot. Ver. 8: 179-188.
- Van der Eerden, L., W. de Vries & H. van Dobben (1998): Effects of ammonia deposition on forests in the Netherlands. Atmospheric Environment 32: 525 532.
- Weber, H.E. (2001): Zur Entwicklung und heutigen Situation der Flora und Vegetation im südwestlichen Niedersachsen mit angrenzenden Westfalen. Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld Umgegend 41: 273-289.
- Wittig, R. (1980): Die geschützten Moore und oligotrophen Gewässer der Westfälischen Bucht. Vegetation, Flora, botanische Schutzeffizienz und Pflegevorschläge. Schriftenr. Landesanstalt Ökol. Landesentwicklung, Forstplanung Nordrhein-Westfalen 5: 1-228.
- Wolff, B. & W. Riek (1998): Chemischer Waldbodenzustand in Deutschland. AFZ/Der Wald 10: 503-506.