

Sphagnum

als nachwachsender Rohstoff

Etablierung von Sphagnen – Optimierung der Wuchsbedingungen

Stand der Forschungen



**Greta Gaudig
Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald
Dezember 2001**

Zusammenfassung

Aufgrund fehlender Alternativen für Weißtorf (schwach zersetzter *Sphagnum*-Torf) als Substrat im Erwerbsgartenbau und der nahezu verschwundenen Vorräte an Weißtorf in West- und Mitteleuropa wächst der wirtschaftliche Druck auf die noch existierenden wachsenden Hochmoore. Perspektivisch würden diese, ständig bedroht, nur in Schutzgebieten und schwer erschließbaren Regionen überleben. Um dieser Gefahr Einhalt zu gebieten und um den Rohstoff langfristig und dauerhaft zu sichern, erscheint die nachhaltige Kultivierung von *Sphagnum* als eine sinnvolle Lösung. Voruntersuchungen haben ergeben, dass mit zunehmendem Alter des *Sphagnum*-Materials immer mehr seiner ursprünglich gebildeten Masse verloren geht und deshalb eine möglichst frühe Ernte zu maximalen Erträgen führen würde. Im Vorfeld gilt es aber, die pflanzenbauliche Eignung des jungen Materials (*Sphagnum*-Frischmasse) zu prüfen, bevor die *Sphagnum*-Arten mit höchster Produktivität und die Erhöhung dieser durch Manipulation der Standortfaktoren interessieren. Sollte sich herausstellen, dass das Material einen bestimmten Zersetzungsgrad aufweisen muss, gewinnt die Zersetzungsrate an Bedeutung, sind also solche *Sphagnum*-Arten mit geringer Zersetzungs- bzw. hoher Akkumulationsrate zu bevorzugen. Die Etablierung der Sphagnen stellt einen weiteren Schwerpunkt der Forschungen dar, deren Ergebnisse auch für die Optimierung von Renaturierungsvorhaben im Naturschutz Verwendung finden könnten.

Potentielle Flächen für die *Sphagnum*-Kultivierung sind Seen der Bergbaufolgelandschaften der Lausitz und abgetorfte Hochmoore Niedersachsens.

Summary

As good alternatives for slightly humified *Sphagnum*-peat in professional horticulture are absent and their stocks are nearly depleted in Western and Central Europe, pressure on pristine bogs increases. In the long run, these may – permanently threatened – only survive in nature reserves or in areas that are technically or commercially inaccessible. To stop these threats and to ensure a lasting and sustainable supply of the raw material, cultivation of *Sphagnum* seems a sensible solution.

Preliminary research has shown that *Sphagnum* material loses more and more of its original mass with increasing age. Thus, early harvesting would maximise the crop produced. The structural suitability of the young, fresh *Sphagnum* material has, however, to be tested before species with highest productivity and ways of increasing this productivity are selected. If the material needs a certain degree of decomposition, decomposition rates become of more interest and those species with low decomposition or high accumulation rates should be preferred.

The establishment of Sphagna constitutes a further focus in the research programme. The results may also be of use in restoration projects.

Potential areas for *Sphagnum* cultivation are found in lakes of abandoned open mining areas of the Lausitz area (East Germany) and on the cut-over bogs of Niedersachsen (Northwest Germany).

Inhalt

Einleitung.....	3
Darstellung des Standes der Forschung.....	4
1. <i>Sphagnum</i> – ein besonderes Moos.....	4
2. Eignung als Rohstoff.....	6
3. Anbau von <i>Sphagnum</i> -Frischmasse: Produktivität von Sphagnen.....	7
3.1 Genetisch bedingte Produktivität.....	7
3.2 Modifikationen der Produktivität durch Standortbedingungen.....	8
3.2.1 Wasserstand und -regime.....	8
3.2.2 Wasserqualität.....	10
3.2.2.1 pH-Wert.....	10
3.2.2.2 Nährstoffhaushalt.....	11
3.2.2.2.1 Stickstoff.....	12
3.2.2.2.2 Phosphor.....	14
3.2.2.2.3 Kalium.....	14
3.2.2.2.4 Kalzium.....	14
3.2.2.2.5 Schwefel.....	15
3.2.2.3 Gashaushalt.....	15
3.2.2.3.1 Kohlendioxid.....	16
3.2.2.3.2 Methan.....	17
3.2.2.3.3 Ozon.....	19
3.2.3 Temperaturklima.....	19
3.2.4 Lichtklima.....	20
3.2.5 Bedeutung der Gefäßpflanzen.....	20
4. Anbau von <i>Sphagnum</i> -Torf: Zersetzung der Sphagnen.....	21
4.1 Genetisch bedingte Zersetzungsrate.....	22
4.2 Modifikationen der Zersetzungsrate durch Standortbedingungen.....	22
5. Praktische Aspekte: Etablierung von Sphagnen.....	24
5.1 Diasporen.....	24
5.2 Hydrologische Bedingungen.....	25
5.3 Wasserqualität.....	26
5.4 Strohaufbringung.....	26
5.5 Gefäßpflanzen.....	27
5.6 Schwimmattenbildung.....	28
5.7 Geeignete Torfmoos-Arten.....	29
5.8 Reihenfolge der Maßnahmen.....	30
6. <i>Sphagnum</i> -Arten.....	31
6.1 Sektion <i>Acutifolia</i>	32
6.1.1 <i>Sphagnum capillifolium</i>	32
6.1.2 <i>Sphagnum fimbriatum</i>	33
6.1.3 <i>Sphagnum fuscum</i>	33
6.1.4 <i>Sphagnum rubellum</i>	35
6.1.5 <i>Sphagnum warnstorffii</i>	37
6.2 Sektion <i>Cuspidata</i>	38
6.2.1 <i>Sphagnum balticum</i>	38
6.2.2 <i>Sphagnum cuspidatum</i>	39
6.2.3 <i>Sphagnum majus</i>	40
6.2.4 <i>Sphagnum pulchrum</i>	41
6.2.5 <i>Sphagnum recurvum</i> (<i>S. angustifolium</i> , <i>S. fallax</i> , <i>S. flexuosum</i>).....	41
6.2.5.1 <i>Sphagnum angustifolium</i>	42
6.2.5.2 <i>Sphagnum fallax</i>	43

6.2.5.3 <i>Sphagnum flexuosum</i>	46
6.2.6 <i>Sphagnum riparium</i>	46
6.3 Sektion <i>Cymbifolia</i>	47
6.3.1 <i>Sphagnum imbricatum</i>	47
6.3.2 <i>Sphagnum magellanicum</i>	47
6.3.3 <i>Sphagnum palustre</i>	50
6.3.4 <i>Sphagnum papillosum</i>	51
6.4 Sektion <i>Squarrosa</i>	53
<i>Sphagnum squarrosum</i>	53
6.5 Sektion <i>Subsecunda</i>	54
6.5.1 <i>Sphagnum auriculatum</i>	54
6.5.2 <i>Sphagnum subsecundum</i>	54
6.6 Zusammenfassung: Standortbedingungen für hohe Produktivität einzelner <i>Sphagnum</i> -Arten	55
Schlußfolgerungen für weitere Forschungen	57
Literaturverzeichnis	61
Tabellen- und Abbildungsverzeichnis.....	72
Abbildungen	72
Tabellen	72

Einleitung

Der Beantragung des Projektes „*Sphagnum* als nachwachsender Rohstoff“ ging eine sechsmonatige Vorbereitungsphase voraus, die die Erarbeitung des Forschungsstandes zur zentralen Fragestellung: „Wie kann eine höhere Produktivität verschiedener *Sphagnum*-Arten erreicht werden?“ zum Ziel hatte. Um dieses zu erreichen, wurde eine Literaturstudie durchgeführt und Experten befragt.

Bei der Literaturstudie wurde versucht, ein möglichst umfangreiches Bild über Forschungen zum Thema „*Sphagnum*“ zu erhalten, aufgrund deren Vielzahl aber darauf hingewiesen wird, dass hier nicht der Anspruch auf Vollständigkeit erhoben wird.

Die Notwendigkeit einer Vorbereitungsphase begründet sich mit dem Ziel, das Ausmaß des finanziellen und zeitlichen Aufwandes für das Projekt möglichst gering zu halten und Wiederholungen von Versuchen zu Fragen, die bereits beantwortet sind, zu vermeiden.

Es wurde Literatur aus Mittel- und Nordeuropa sowie Nord-Amerika ausgewertet, ohne die unterschiedlichen geographischen und klimatischen Gegebenheiten zu bewerten, da teilweise keine Angaben dazu vorlagen.

Initiiert durch die Deutsche Gesellschaft für Moor- und Torfkunde (DGMT) und dem Botanischen Institut der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald wurde die Vorbereitungsphase durch die Bundesvereinigung Torf- und Humuswirtschaft (BTH) finanziert und ihre Durchführung, Abwicklung und Koordination durch das Institut für dauerhaft umweltgerechte Entwicklung von Naturräumen der Erde e.V. (DUENE) am Botanischen Institut der Universität Greifswald gewährleistet.

Darstellung des Standes der Forschung

1. Sphagnum – ein besonderes Moos

Weltweit existieren 150 – 200 Arten der Moos-Gattung *Sphagnum*, von denen die meisten in sauren, nährstoffarmen Habitaten leben (Clymo 1997).

Da Sphagnen sich ungewöhnlich langsam zersetzen, kann durch ihre tote Pflanzenmasse Torf akkumuliert werden (Clymo 1997, Clymo & Hayward 1982), was durch die deutsche Übersetzung für *Sphagnum* – „Torfmoos“ zum Ausdruck gebracht wird. *Sphagnum* ist eine der am meisten auftretenden Gattungen in torfbildenden Vegetationsgesellschaften (Hayward & Clymo 1982). Aufgrund seiner langsamen Zersetzung ist *Sphagnum* im Torf überrepräsentiert, so dass mengenmäßig in lebendigen und abgestorbenen Torfmoosen wahrscheinlich mehr Kohlenstoff enthalten ist, als in irgend einer anderen Pflanzen-Gattung (Clymo & Hayward 1982).

Die Blättchen der Sphagnen bestehen aus nur einer Zellschicht, die durch ein gleichmäßiges Muster aus Hyalo- und Chlorocyten gekennzeichnet ist, und sind von einer dünnen Cuticula umgeben (Clymo 1997, Clymo & Hayward 1982), so dass eine schnelle Nährstoffaufnahme und eine Nutzung der Nährstoffe aus der Atmosphäre möglich ist (Lee & Woodin 1989 in Risager 1998). Diese erfolgt, indem Kationen aus dem Regen (z.B. Na^+ , K^+ , NH_4^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) gegen eine äquivalente Menge an Wasserstoff-Ionen der Polygalakturonsäure in der Zellwand von Sphagnen ausgetauscht werden (Kationenaustausch). Durch diese Fähigkeit versauern Torfmoose ihr umgebendes Wasser bis zu einem pH-Wert um 4 (Clymo 1997) und kreieren so ein Habitat, in dem nur wenig andere Pflanzen gedeihen können (Rudolph et al. 1987) bzw. die Konkurrenzkraft höherer Pflanzen vermindert wird sowie die mikrobielle Aktivität gehemmt ist und die Torfakkumulation beschleunigt wird (Twenhöven 1992). Für das fortsetzende Versauern des Wassers bzw. die Nährstoffaufnahme ist die Bildung ständig neuer Austauscher notwendig, was durch das Wachstum des Torfmooses gewährleistet wird (Clymo 1997). Sphagnen wachsen am Apex, wo Ästchen-Anlagen (sog. Primordia) produziert werden (Clymo 1997, Daulat & Clymo 1998). Während die Ästchen an Länge zunehmen, entwickeln sich die Internodien der Stämmchen zunächst nicht, so dass ein kompaktes Köpfchen, das sog. Capitulum entsteht (Clymo & Hayward 1982). Die Ästchen wachsen abgespreizt oder hängend, in Gruppen aus dem Stämmchen (sog. Faszikel) (Clymo & Hayward 1982). Hängende Ästchen wirken als Docht für den externen, vertikalen, kapillaren Transport des Wassers zum Capitulum (Clymo 1997), der durch Evaporation angetrieben wird. Diese morphologische Anpassung an Wassermangel ist notwendig, weil Torfmoose nicht in der Lage sind, Wasser aktiv von unten nach oben zu transportieren (Hayward & Clymo 1982). Je höher eine *Sphagnum*-Art entlang des Wasserspiegel-Gradienten gefunden wird, desto besser ist ihre Fähigkeit, Wasser zum Capitulum zu transportieren, ausgeprägt (Rydin 1986 in Risager 1998).

Die Verteilung einer *Sphagnum*-Art entlang des Bult-Schlenken- (also Wasserspiegel-)Gradienten ist am stärksten mit der Höhe der Moosoberfläche über dem Wasserspiegel korreliert, aber auch die Nährstoffverfügbarkeit (von Ca^{2+} , Mn^{2+} und PO_4^{3-}) (Bragazza 1997, Van der Molen et al. 1994), pH, Beschattung und Vorhandensein von anderen Arten (interspezifische Konkurrenz) spielen eine wichtige Rolle (Rydin 1993a). Dabei sind v.a. die Kompaktheit und Dichte der Wachstumsform, die eine vertikale Wasserbewegung durch kapillare Räume zwischen den hängenden Ästchen erlaubt sowie die Fähigkeit zur Photosynthese unter trockenen Bedingungen bzw. die Wasserverlustrate von Hyalinzellen, also die Fähigkeit, Austrocknung zu tolerieren und die Anzahl der Kationenaustauschplätze der *Sphagnum*-Art von Bedeutung (Gignac 1989).

Während die Extreme (Bulte und Schlenken) durch Spezialisten besiedelt werden, wachsen auf dem Hang dazwischen Generalisten (Van der Molen et al. 1994). Die Artenzusammensetzung eines Bultes wird v.a. durch die Toleranz der *Sphagnum*-Arten gegenüber dem niedrigen Wasserstand bestimmt, wohingegen bei den Schlenken biotische Wechselwirkungen von mehr Bedeutung sind (Rydin & McDonald 1985). Die Dominanz der Schlenkenarten in Schlenken ist also Ergebnis interspezifischer Konkurrenz (Clymo & Hayward 1982).

Die artspezifischen Unterschiede in den Zersetzungsraten der Sphagnen bestimmen die Entwicklung zu Bult oder Schlenke (Johnson & Damman 1993).

Torfmoose zeichnen sich durch eine hohe Regenerationsfähigkeit (vegetative Vermehrung) aus (Clymo 1997), was als großer Vorteil für deren Kultivierung zu werten ist.

Wie wichtig Torfmoos als wirtschaftlicher Faktor sein kann, zeigt dessen Bezeichnung als „Green Gold“ (Orchard 1994).

2. Eignung als Rohstoff

Vor der Kultivierung von *Sphagnum* im großen Maßstab muss geprüft werden, welche Arten als Rohstoff für Kultursubstrate am besten geeignet sind: Sind grobblättrige, langsam zersetzende *Sphagnum*-Arten der Sektion Cymbifolia (*S. magellanicum*, *S. papillosum*) besser geeignet als schmalblättrige, hochproduktive *Sphagnum*-Arten der Sektion Cuspidata (*S. fallax*) und inwieweit eignen sich feinblättrige *Sphagnum*-Arten der Sektion Acutifolia (*S. fuscum*, *S. rubellum*)?

Aus Abbildung 1 ist zu erkennen, dass mit der Zeit immer weniger des ursprünglich gebildeten Materials übrig bleibt. Aufgrund dessen erscheint es für das Erreichen maximaler Erträge sinnvoll, so früh wie möglich zu ernten und damit derzeit verwendete fossile Torfe durch *Sphagnum*-Biomasse zu ersetzen. Da der Zersetzungsgrad aber auch die Eigenschaften des Produktes bestimmt, stellt sich die Frage, ob *Sphagnum*-Frischmasse für den Pflanzenbau überhaupt geeignet oder ob ein bestimmter Zersetzungsgrad notwendig ist. Dieser Frage muss in zukünftiger Forschung nachgegangen werden.

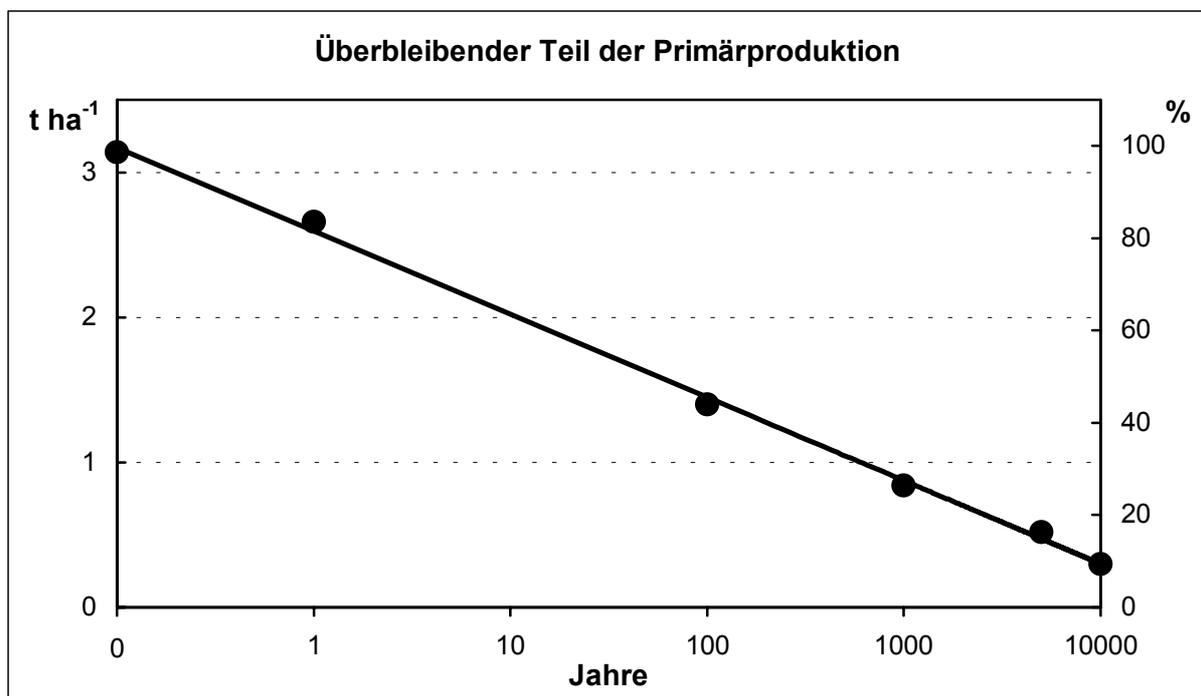


Abb. 1: Überbleibender Teil der Primärproduktion (in t ha⁻¹ und %) in Abhängigkeit von der Zeit. Von einer Primärproduktion von 3,2 t ha⁻¹ a⁻¹ sind nach einem Jahr nur noch 2,7 t ha⁻¹ (85 %) vorhanden (LÜTT 1992, SCHEFFER 1998). Torfe, die im letzten Jahrhundert nach Abtorfung in Torfstichen gewachsen sind, weisen Akkumulationsraten von ca. 1,4 t ha⁻¹ a⁻¹ auf (GAUDIG 2000). Nach 10.000 Jahren sind nur noch 10% der ursprünglichen Masse erhalten (TURUNEN & TOLONEN 1996).

3. Anbau von *Sphagnum*-Frischmasse: Produktivität von Sphagnum

Sollte *Sphagnum*-Frischmasse für den Pflanzenbau geeignet sein, interessieren *Sphagnum*-Arten mit höchster Produktivität. Aus der Abbildung 2 ist zu erkennen, dass einige Arten der Sektion Cuspidata (*S. recurvum* agg./ *S. fallax*, *S. riparium*) die höchsten, Arten der Sektionen Acutifolia (*S. fuscum*, *S. rubellum*) und Cymbifolia (*S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. palustre*) geringere maximale Produktivitätswerte aufweisen.

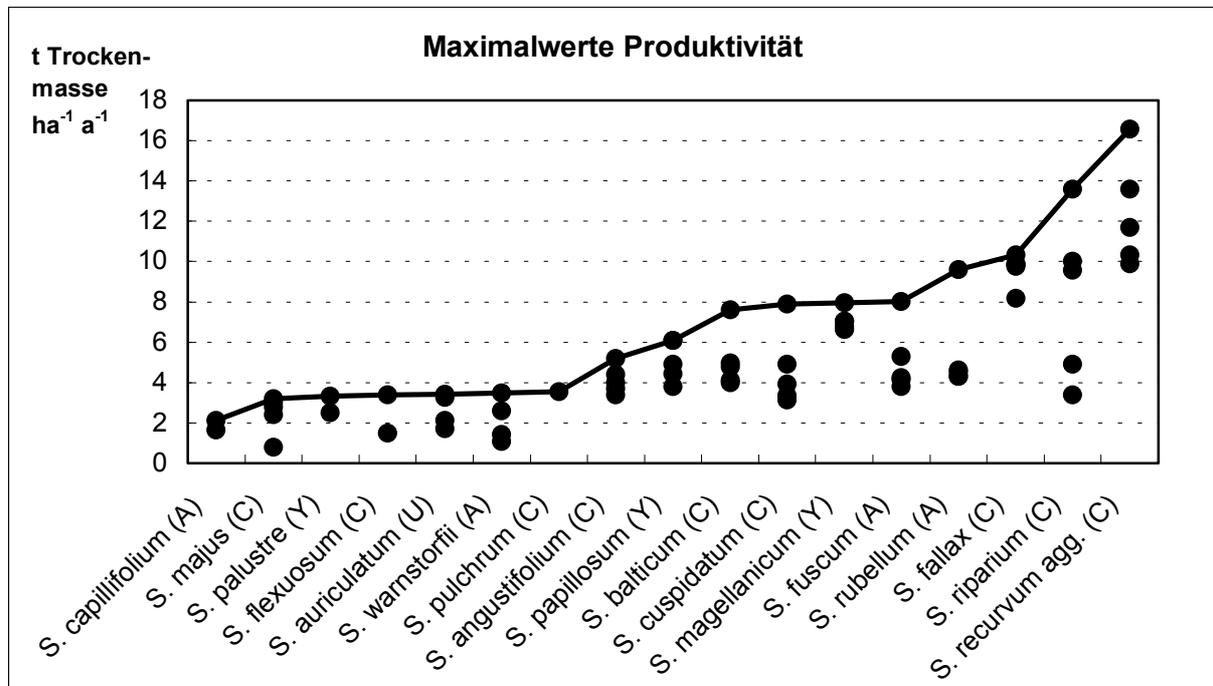


Abb. 2: 5 höchste, in der Literatur angegebene Produktivitätswerte in t Trockenmasse ha⁻¹ a⁻¹ einzelner *Sphagnum*-Arten; Sektionen: (C) Cuspidata, (A) Acutifolia, (Y) Cymbifolia, (U) Subsecunda

Diese, der Literatur entnommenen Werte (vgl. Kap. 5) wurden meist unter natürlichen Bedingungen erhoben.

3.1 Genetisch bedingte Produktivität

Nach Lütt (1992) ist das Wachstumspotential einer *Sphagnum*-Art v.a. genetisch fixiert. Hinweis darauf gibt ein Versuch, der zeigt, dass unter gleichen Bedingungen, einen hohen Wasserstand (bis – 14 cm unter die Capitula) vorausgesetzt, *S. recurvum* einen höheren Trockenmassezuwachs aufweist als *S. papillosum* und *S. capillifolium* (Clymo & Hayward 1982). Zu einem ähnlichen Ergebnis kommen Titus & Wagner (1984), die für *S. fallax* einen über 60% höheren Netto-Kohlendioxid-Austausch (als Maß der Photosynthese) gegenüber dem von *S. capillifolium* feststellen konnten. Sinkt der Wasserspiegel aber bis auf – 40 cm unter die Capitula, zeigt *S. capillifolium* einen höheren Netto-Kohlendioxid-Austausch als *S. fallax*.

Die Produktivitätswerte sind also nur zum Teil durch intrinsische Faktoren zu erklären.

3.2 Modifikationen der Produktivität durch Standortbedingungen

Da das Wachstumspotential einer *Sphagnum*-Art durch abiotische Standortfaktoren beeinflusst werden kann (Lütt 1992), könnten durch deren Manipulation möglicherweise höhere Produktivitätswerte als unter natürlichen Bedingungen erreicht werden.

Für das Ausmaß des Zuwachses in Länge und Masse sind v.a. die ganzjährig ausgeglichene Hydrologie, das Nährstoffangebot und das Klima (Temperatur, Lichtverhältnisse, Grad der Wind- und Strahlungsexposition) von Bedeutung (Lütt 1992, Gignac 1993, Rochefort et al. 1990), auf die einzeln im Folgenden eingegangen wird.

3.2.1 Wasserstand und -regime

Der Wasserstand beeinflusst sowohl Produktivität, als auch Zersetzung der Sphagnum (Lütt 1992).

Torfmoose haben keine Kontrolle über ihren Wasserverlust und sind nicht sehr tolerant gegenüber anhaltender Trockenheit (Clymo 1973 in Hayward & Clymo 1982), so dass das Wachstum von einer gesicherten Wasserverfügbarkeit abhängt (Hayward & Clymo 1982). Als Indikator hierfür eignet sich der Bodenwasserdruck in 2 cm Tiefe gemessen besser, als Bodenfeuchte oder Wasserstand, da dieser die direkte hydraulische Kontrolle auf die Wasserversorgung der Pflanzen hat. Sinkt der Wasserdruck unter - 100 cm (mb) sind die Torfmoose nicht mehr in der Lage, die für eine Wasserversorgung notwendigen kapillaren Kräfte aufrecht zu erhalten (Hayward & Clymo 1982, Price & Whitehead 2001). Da reines Wasser aus den Hyalinzellen mit - 100 mb entwässert (Hayward & Clymo 1982), muß die Wasserspannung im Torf größer sein. Anderenfalls trocknet das Torfmoos aus (Price 1998).

Grundsätzlich sind zwei Situationen zu unterscheiden:

- a) ausgeglichen hoher Wasserstand
- b) niedriger Wasserstand (Wassermangel)

a) Ein ausgeglichen hoher Wasserstand, wie für Schlenken typisch, führt zu höchsten Produktivitäten und niedrigsten Zersetzungsraten (Lütt 1992). Für die Schlenken der Hochmoore in Großbritannien gibt Clymo (1970 in Clymo & Hayward 1982) eine Produktivität von $800 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ an, wohingegen die Rasen $500 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ und die Bulte nur $150 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ erreichen. Eine höhere Photosyntheserate (also höhere Kohlendioxid-Assimilation als -Freisetzung) der Sphagnum an Schlenkenstandorten, die durch Titus & Wagner (1984) (vgl. Kap. 3.1) bestätigt werden kann, ist Ursache für deren bessere Wüchsigkeit in Masse ($\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) und Länge (cm a^{-1}). Unterstützend wirken:

- der hohe Wasserstand und damit bessere Wasserverfügbarkeit,
- der lockere Stand des Rasens, der auch Ästchen in tieferen Schichten ausreichend Lichtzufuhr als Voraussetzung für eine hohe assimilatorische Leistung bietet,
- die bessere Nährstoffsituation und
- die winterlich höheren Temperaturen (Lütt 1992), worauf später noch eingegangen wird.

Aufgrund der höheren Wachstumsrate (in Länge und Masse) von Schlenkenarten in Schlenken konkurrieren sie die Bultarten hier aus (Clymo & Reddaway 1971 in Andrus 1986). Grundsätzlich wachsen jedoch alle Arten in Schlenken besser als in Bulten. Nach Rydin (1993a) drückt sich das gesteigerte Wachstum aber nur in der Länge, kaum jedoch in Masse aus, wohingegen Clymo & Reddaway (1971 in Rydin & McDonald 1985) steigende Netto-Produktivitäten ($\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) bei *S. recurvum*, *S. cuspidatum* und *S. rubellum* mit zunehmender Feuchtigkeit des Habitates feststellen bzw. Lütt (1992) die Abnahme der Längen- und Massenzuwachses von *S. fallax* und *S. magellanicum* mit zunehmender Entfernung vom Wasserstand zeigt.

Im Hinblick auf die Kultivierung von Torfmoosen gilt zu überprüfen, ob Bultarten wie *S. magellanicum* und *S. rubellum* bei Ausschluß von Konkurrenz im Schlenkenniveau einen höheren Massezuwachs verzeichnen als im Bultniveau.

Ein weiterer Aspekt der Beeinflussung der Produktivitätswerte ist die Wasserbewegung, also der Durchfluß von Wasser durch die lebende Torfmooschicht. Clymo (mdl. 2001) berichtet von höchstem *Sphagnum*-Wachstum in Kanada bei einer geschätzten Durchflussrate von $1 \text{ cm } 10 \text{ s}^{-1}$, also 6 cm min^{-1} bzw. $8,4 \text{ m d}^{-1}$, wobei er darauf hinweist, dass diese je nach Jahreszeit bzw. Niederschlagshäufigkeit unterschiedlich sein kann. Andrus (1986) erwähnt einen positiven Einfluß von durchfließendem Wasser mit geringer Ionen-Konzentration und günstiger Azidität auf das Torfmoos-Wachstum, lässt aber Gründe und konkrete Angaben über Durchflussgeschwindigkeit, Ionen-Konzentration und pH-Wert offen. Clymo & Hayward (1982) stellen einen Anstieg der Wachstumsrate bei Erhöhung der Durchflussrate einer Nährstofflösung von 0 auf 20 cm d^{-1} um 30% fest. Auch Rydin (mdl. 2001) kann sich einen positiven Einfluß von durchströmendem Wasser auf das Torfmoos-Wachstum vorstellen.

Auch wenn diese in der Literatur gefundenen Angaben zum Thema „Durchflussrate als die Produktivität von Sphagnum beeinflussender Faktor“ nur wenige und teilweise unkonkret sind, deuten sie einen positiven Einfluß von fließendem Wasser auf das Torfmoos-Wachstum an. Hierzu sollten weitere Forschungen erfolgen.

b) Bei niedrigem Wasserstand steigt der hydrologische Stress der Torfmoose. Die Fähigkeit der Torfmoose, sich in diesen Stresssituationen Wasser verschiedener Ressourcen nutzbar zu machen, ist wichtig für ein gutes Wachstum (Grosvernier et al. 1997). Die Austrocknungsresistenz wird durch die Fähigkeit bestimmt, Wasser in Zeiten schneller Evaporation von der Wasseroberfläche zum Capitulum zu transportieren (Clymo 1973, Clymo & Hayward 1982). Unterschiede zwischen den einzelnen Arten ergeben sich aus der Verteilung und Proportion der Kapillarräume von $10 \mu\text{m}$ bis 1 mm Durchmesser, also durch die Größe der Zellen und Blättchen sowie das Vorhandensein von hängenden, an das Stämmchen anliegenden Ästchen (Clymo 1973). Da *S. cuspidatum* hängende Ästchen fehlen bzw. nur wenige entwickelt sind, ist diese Art an Schlenken gebunden, während *S. rubellum* durch kleine Blättchen und Zellen sowie durch hängende Ästchen bedecktes Stämmchen eine höhere Wassertransportfähigkeit aufweist (Clymo 1973, Hayward & Clymo 1982). Des Weiteren ist die Dichte des Torfmoosrasens für die Wasserversorgung und damit das Wachstum wichtig: je dichter der Rasen, desto besser ist das Wasserhaltevermögen, also desto höher ist die Menge des festgehaltenen Wassers (g pro Volumeneinheit) (Overbeck & Happach 1957).

Mit zunehmender Entfernung vom Wasserstand nehmen die Längen- und Massezuwächse sowie die Nettophotosyntheserate ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) (Grace 1970 in Clymo 1973) sowohl der Schlenken- (*S. fallax*) als auch der Bultarten (*S. magellanicum*) ab (Lütt 1992). Durch ihr aufgrund ihrer Morphologie (Overbeck & Happach 1957, Rydin 1993a) besseres Wasserhaltevermögens und Wasserkapillarsystems sind die Arten der Sektionen Acutifolia und Cymbifolia an Wasserstreß aber besser angepaßt (Lütt 1992). Vor allem während der sommerlichen Trockenperioden machen sich diese Eigenschaften der Bulte bemerkbar: während hier die Produktion zwar mit geringerer Intensität, aber dennoch kontinuierlich fortgesetzt wird, trocknen die Schlenken mit geringerem Wasserhaltevermögen öfter aus und das Wachstum ist unterbrochen (Twenhöven 1992). Obwohl die Schlenkenarten dichter am Wasser wachsen, ist die Photosynthese bei ihnen öfter durch Austrocknung limitiert als bei Bultarten, so dass in trockenen Jahren das Wachstum der Bultarten das der Schlenkenarten übersteigen kann (Rydin 1993a, Wallen et al. 1988).

Bei einem Wassergehalt im Torfmoos von 700 – 1300% der Trockenmasse erreichen die meisten *Sphagnum*-Arten ihre maximale Photosyntheserate (Gerdol 1995). Hierbei spielt die Wasserverfügbarkeit und das Wasserhalte- bzw. -hebevermögen der *Sphagnum*-Art eine wichtige Rolle. Der Wassergehalt im Torfmoos näherte sich bei einem Wasserstand von – 20 cm unter den Capitula bei *S. fallax* bereits auf kritische 500% der Trockenmasse (darunter sinkt die Photosyntheserate stark), wohingegen bei *S. capillifolium* und *S. magellanicum* selbst bei einem Wasserstand von – 35 cm kein Rückgang im Wassergehalt zu verzeichnen war (Gerdol 1995). Dies kommt auch in Austrocknungsexperi-

menten zum Ausdruck, deren Ergebnisse ein längeres Überleben der Arten der Sektion Cymbifolia und Acutifolia zeigen (Green 1968, Gerdol et al. 1996).

Aufgrund der geringeren Wassertransportfähigkeit von Schlenkenarten, dem deshalb bei niedrigen Wasserständen geringen Wassergehalt im Torfmoos und der Sensibilität der Nettophotosyntheserate gegenüber diesem (eine geringfügig negative Nettophotosyntheserate ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) von Schlenkenarten auf Bulten wäre die Folge), fehlen Schlenkenarten auf Bulten (Rydin & McDonald 1985).

Das Wachstum submerser Sphagnen ist durch unzureichende Licht- und Kohlendioxidzufuhr begrenzt (Lütt 1992).

Kann die ausreichende Wasserversorgung, also ein ganzjährig ausgeglichen hoher Wasserstand nicht gewährleistet werden, gilt es nach dessen Dauer abzuwägen, ob der daraus resultierende Wachstumsrückgang von höher produktiven Schlenkenarten weniger „Ertragsverluste“ einbringt, als die Kultivierung von weniger hoch produktiven, aber an Wasserstreß besser angepassten Bultarten. Bei mangelnder Wasserversorgung ist aber auch bei Bultarten mit geringeren Produktivitätswerten zu rechnen als bei ausreichender Wasserversorgung.

3.2.2 Wasserqualität

3.2.2.1 pH-Wert

Torfmoose versauern ihre Umgebung selbst durch die Produktion großer Mengen organischer Säuren und durch Kationenaustausch (Clymo 1997, Hedenas & Kooijman 1996, Lütt 1992) (vgl. Kap. 1).

Der pH-Wert wird verringert durch (Clymo & Hayward 1982, Lütt 1992, Vitt et al. 1975 in Rydin 1993a):

- stärkeres Wachstum und damit neue Bildung von Austauschplätzen,
- hohen Niederschlag und damit hohen Eintrag gelöster Kationen, die gegen Wasserstoff-Ionen ausgetauscht werden können,
- geringe Transpiration und damit höhere Wasserverfügbarkeit (mit Kationen, die gegen Wasserstoff-Ionen ausgetauscht werden können),
- das Zusammenfallen der Zeit geringsten Niederschlags und höchster Transpiration mit größtem Wachstum (Sommer): alle vorhandenen Kationen werden ausgetauscht, da sie für das Wachstum gebraucht werden,
- geringere Höhe über dem Wasserspiegel und damit höhere Wasserverfügbarkeit (mit Kationen, die gegen Wasserstoff-Ionen ausgetauscht werden können).

Mit sinkendem pH sinkt aufgrund der jetzt hohen Affinität der Wasserstoff-Ionen zum COO- der Polygalakturonsäure auch die Kationenaustauschkapazität (Clymo & Hayward 1982).

Bultarten haben aufgrund ihres höheren Gehaltes an Polygalakturonsäure (Clymo & Hayward 1982) eine höhere Kationenaustauschkapazität (Rydin 1993a).

Die Fähigkeit, eine saure Umgebung aufrecht zu erhalten, während der Regen die Torfmoos-Decke durchströmt, muß nach Ansicht von Clymo & Hayward (1982) vom ständigen Wachstum und immer neu gebildeten Austauschplätzen abhängen.

Zu hohe Konzentrationen an gelösten Kationen überfordern den Austauschmechanismus und die Torfmoose sterben ab (Skene 1915 in Andrus 1986) bzw. reduzieren ihr Wachstum (Gordeeva 1979 in Andrus 1986).

Wasser mit hohem Kalzium-Gehalt hat auch meist einen hohen pH-Wert, was in Kombination, nicht aber einzeln, für das Masse- und Längen-Wachstum der meisten Torfmoose (mehr für Bult- als für Schlenkenarten) schädlich ist oder letal wirkt (Clymo 1973, Clymo & Hayward 1982, Malmer et al. 1992 in Malmer 1993, Pfadenhauer & Klötzli 1996).

S. squarrosum ist die *Sphagnum*-Art, die die höchste Kalzium-Ionen-Konzentration und den höchsten pH-Wert erträgt (Clymo 1973).

Wenn 2 l Wasser mit einem pH-Wert von 3,5 und einer Kalzium-Ionen-Konzentration von 0,5 m-equiv. l⁻¹ pro Tag durch 1 l Torfmoos fließen, ist ein stärkerer Massezuwachs zu verzeichnen als bei geringerem oder fehlendem Durchfluß sowie gegenüber dem Durchfluß von destilliertem Wasser, wobei kaum Unterschiede zwischen den einzelnen *Sphagnum*-Arten auftreten (Clymo 1973). Ein pH-Wert unter 3 hemmt das Torfmoos-Wachstum (Money 1995).

Bei einem Versuch, einen höheren pH-Wert einzustellen, muß darauf geachtet werden, dass die Kalzium-Konzentration im Wasser gering ist. Da aber nur mit einem geringen Massezuwachs zu rechnen ist (vgl. Versuch von Clymo & Hayward 1982) und ein hoher pH-Wert außerdem die Zersetzungsrates erhöht (vgl. Kap. 3.2), ist der Erfolg einer solchen Maßnahme (im Hinblick auf höhere Erträge) in Frage gestellt.

3.2.2.2 Nährstoffhaushalt

Die wichtigsten strukturellen Unterschiede in der Vegetation ombrotropher Hochmoore werden durch den Wasserstand und dessen Schwankungen kontrolliert (Malmer 1962 in Damman 1988), aber die Nährstoffverfügbarkeit bestimmt die floristische Zusammensetzung der physiognomischen Einheiten (Bult, Schlenke) (Damman 1988).

In Hochmooren hängt die Nährstoffversorgung vom direkten atmosphärischen Eintrag (Niederschlag und trockene Deposition) ab (Malmer 1993, Lee et al. 1993), ergänzt durch die infolge der Zersetzung verfügbar werdenden Nährstoffe (Johnson & Damman 1991). Die Zusammensetzung der atmosphärischen Deposition ist abhängig von der Region: Verschmutzungsgrad der Luft und Kontinentalität (in ozeanischen Bereichen ist die Deposition mit Na, Ca und Mg aus dem Meer angereichert) (Lee et al. 1993).

Die Nährstoffe werden an der Oberfläche durch direkte Assimilation (vgl. Kap. 1) und vermutlich während der gesamten Vegetationsperiode aufgenommen (Malmer 1993). Während Ca-, Mg- und Fe-Ionen als beste Indikatoren für einen mineralischen Einfluß (Tolonen & Hosiailuoma 1978 in Aulio 1982) hauptsächlich durch passiven Kationenaustausch aufgenommen werden, erfolgt die Aufnahme von N-, P-, K- und Na-Ionen aktiv bzw. werden sie aktiv nach oben transportiert (Damman 1978 in Aulio 1982, Gerdol 1990). Die Speicherung der Nährstoffe erfolgt in den Chlorocyten (N, P, K, S) oder an den Austauschern (Mg und Ca) (Malmer 1993, Gerdol 1990). Spurenelemente (Fe, Cu, Zn) sowie Al und Pb werden hauptsächlich an der Mooroberfläche (Malmer 1993, Gerdol 1990) bzw. in der Zone des fluktuierenden Wasserspiegels angereichert (Livett 1988 in Johnson & Damman 1993).

Der Gehalt an Nährstoffen im organischen Material wird durch den kombinierten Effekt aus Akkumulation in der Mooschicht, Verlust durch Versickern und Verbleiben in der aeroben Schicht bestimmt: in ombrotrophen, torfbildenden Systemen bleibt fast der gesamte N und P im organischen Material, während das meiste von S, K, Mg und Ca versickert (Malmer 1993).

Die Nährstoff-Konzentrationen im Torfmoos sind Ergebnis verschiedener exogener Einflüsse:

- höhere durchschnittliche Konzentrationen der Elemente (v.a. von K und Ca) in Torfmoosen minerotropher als in Torfmoosen ombrotropher Standorte (Aulio 1982, Malmer 1993),
- höchste Konzentration der Haupt-Nährstoffe (N, P, K) im Juni/ Juli und der Elemente, die an den Kationenaustauschprozessen beteiligt sind (Na, Mg, Ca) im Spätsommer/ Frühherbst (Gerdol 1990); saisonale Unterschiede auch bei fehlender Trockenheit (Damman 1988),
- in Schlenken ist Nährstoffkonzentration im Wasser niedrig und im Torf hoch, im Bult umgekehrt (Alber et al. 1996),
- oft geringere Ca-, Mg- und Mn- sowie höhere N-, K- und Na-Konzentration in Schlenken- als in Bultarten (Malmer 1988 in Malmer 1993, Aulio 1980, Gerdol 1990); Arten trockener Standorte (z.B. *S. fuscum*) haben i.a. auch hohe Fe-, Zn- und Cu-Konzentrationen (Aulio 1980).

Obwohl der Niederschlag auf die Schlenken wie auch auf die Bulte trifft, ist also ein Unterschied im Nährstoffgehalt der Arten beider Mikrostandorte zu erkennen. Ursache hierfür sind die Unterschiede in Evapotranspiration, Kationenaustausch, Zersetzung und Aufnahme, was die Zusammensetzung des Regenwassers, sobald es die Oberfläche erreicht hat, ändert (Damman 1986 in Damman 1988). Bei vergleichbarem atmosphärischen Eintrag wird die Nährstoffkonzentration im Torfmoos aber stärker durch hydrologische Bedingungen und Wachstumsgeschwindigkeit beeinflusst, als durch artspezifische Unterschiede in der Kationenaustauschkapazität (Damman 1978 in Kirchhoff & Rudolph 1989).

Die höhere Nährstoffkonzentration im Capitulum von Bult-Torfmoosen als durch den Regen eingebracht, ist mit der vertikalen Bewegung der Nährstoffe durch das Bult von toten *Sphagnum*-Teilen zum Capitulum, dem Wachstumspunkt des Torfmooses, zu erklären (Paffen & Roelofs 1991): bei hoher Evapotranspiration und fehlendem Niederschlag nimmt die Konzentration von Na, K und Ca im apikalen Abschnitt zu (Brehm 1971 in Gignac 1989) bzw. gelangen die Nährstoffe, die vermutlich aus der Zersetzung stammen, mit der Aufwärtsbewegung des kapillaren Wassers zum Capitulum (Damman 1978 in Gignac 1989). Nach Rydin & Clymo (1989) werden C- und P-Inhaltstoffe unabhängig von der Evaporationsrate vertikal innerhalb des Stämmchens transportiert und auch für N wird eine effiziente Umlagerung im Torfmoos nachgewiesen. Schwermetalle sind im Torfmoos unterschiedlich konzentriert: während der Fe-Gehalt im basalen Bereich am höchsten ist, Pb- und Zn-Konzentration im braunen Teil des Torfmooses höher sind als im Capitulum, ist für Cu und Cd kein vertikaler Gradient zu erkennen (Kirchhoff & Rudolph 1989). Grund für einen höheren Pb- und Zn-Gehalt im braunen Teil des Torfmooses ist weniger eine frühere höhere Schwermetallbelastung, sondern eher die infolge der bereits eingesetzten Zersetzung höhere Schwermetallkonzentration bezogen auf das Trockengewicht und die geringe Mobilität des Schwermetalls (Pb) in der Pflanze (Rühling & Tyler 1970 in Kirchhoff & Rudolph 1989). Cd hingegen ist durch eine hohe Mobilität gekennzeichnet (Kirchhoff & Rudolph 1989). Variationen im Mn-Gehalt sind Folge der Wasserspiegel- und Redoxpotential-Schwankungen im Substrat (Damman 1978 in Aulio 1982).

Die hohe interspezifische Varianz im Nährstoffgehalt der Torfmoose, insbesondere bei Bultarten deutet darauf, dass der Nährstoffgehalt prinzipiell von der *Sphagnum*-Art abhängt (Aulio 1982).

Des Weiteren ist zu beobachten, dass der Nährstoffgehalt sich im Moorprofil ändert: während Ca-, Mg-, Fe- u. Na-Konzentrationen im Profil mit der Tiefe zunehmen oder gleich bleiben, nehmen die K- u. S-Konzentrationen mit der Tiefe ab (Gignac 1989).

3.2.2.2.1 Stickstoff

Eines der wichtigsten Elemente, über das im Hinblick auf das Wachstum der Torfmoose auch am meisten geforscht worden ist, ist Stickstoff. Wichtigste Stickstoff-Ressourcen für ombrotrophe Sphagnen sind die Readsorption aus tieferen Stämmchenteilen (Jauhiainen 1998) und die Luft, wobei das Vorherrschen von Ammonium- gegenüber Nitrat-Einträgen aufgrund der Massentierhaltung für landwirtschaftlich geprägte Gebiete typisch ist (Twenhöven 1992) und Stickstoffoxide aus den fossilen Brennstoffen stammen (Risager 1998, Twenhöven 1992). Auf die Trockenmasse bezogen ist die höchste Stickstoff-Aufnahmerate bei Bultarten zu finden (Jauhiainen 1998). Die Stickstoff-Konzentration ist im Capitulum am höchsten (Malmer 1962 in Jauhiainen 1998), da hier die höchste Stickstoff-(NO³⁻)-Aufnahmerate eines Torfmooses vorliegt (Woodin & Lee 1987 in Jauhiainen 1998).

Die Stickstoff-Fixierung erfolgt nur in den oberen 5 cm durch aerobe, heterotrophe Organismen (Roswall & Granhall 1980 in Risager 1998). Mit zunehmender Feuchtigkeit und Temperatur nimmt die Stickstoff-Fixierung zu (Urban & Eisenreich 1988 in Risager 1998), so dass sie in Schlenken größer ist als in Bulten (Malmer & Wallen 1993).

Bei geringem Stickstoff-Eintrag (< 5 kg N ha⁻¹ a⁻¹) wird die Versorgung der Torfmoose mit Stickstoff durch Cyanobakterien, die mit den Torfmoosen assoziiert sind, ergänzt (Lamers 2001). Der Stickstoff-Gehalt (g N g⁻¹ Trockenmasse) der Torfmoose nimmt nicht zu (Lamers 2001), denn aller Stickstoff wird für das Torfmoos-Wachstum verbraucht (Lee & Studholme 1992). Das N:P-Verhältnis im Torf-

moos ist kleiner als 10 (Aerts et al. 1992). Das Torfmoos-Wachstum ist unter anthropogen nicht erhöhten Nährstoffeinträgen Stickstoff-limitiert (Twenhöven 1992, Lee et al. 1993), Stickstoff ist also das primär limitierende Element (Malmer 1993). Die Zugabe von Stickstoff fördert unter diesen Umständen das Torfmoos-Wachstum (Risager 1998). Bei Zunahme der Stickstoff-Deposition auf 12 bis 18 kg N ha⁻¹ a⁻¹ ist Stickstoff nicht länger wachstumslimitierend (Lamers 2001). Aller Stickstoff wird für das Torfmoos-Wachstum verwendet bis dieses Phosphor-limitiert ist (Aerts et al. 1992, Limpens et al. 2000, Limpens & Berendse 2000, Malmer 1988 in Lamers 2001, Malmer 1990, Risager 1998). Erst bei ausreichend vorliegendem Stickstoff wird Phosphor zum limitierenden Faktor (Verhoeven et al. 1996 in Risager 1998). Ein N:P-Verhältnis im Torfmoos von größer als 14 zeigt das P-limitierte Wachstum (Aerts et al. 1992). Trotzdem wird weiterer Stickstoff aufgenommen und als freie Aminosäure gespeichert (Limpens et al. 2000, Tomassen et al. 2000). Die Akkumulation des Stickstoff erfolgt durch direkten Influx in die Chlorophyllzellen über Austauschstellen in der Zellwand und durch Akkumulation trockener Deposition an der Oberfläche der Torfmoose (Clymo & Hayward 1982). Aufgrund des erhöhten Stickstoff-Gehaltes im Torfmoos steigt die Zersetzungsrate (Risager 1998). Steigt die Stickstoff-Deposition weiter, steigt dabei nicht der Stickstoff-Gehalt im Torfmoos, was andeutet, dass der Stickstoff nicht länger von den Torfmoosen aufgenommen und gebunden werden kann (Lamers 2001, Woodin & Lee 1987 in Aerts et al. 1992, Limpens et al. 2000). Der natürliche Stickstoff-Filter versagt und der Stickstoff wird für andere Pflanzen verfügbar, so dass sich Gefäßpflanzen wie *Molinia* oder *Betula* ansiedeln und ausbreiten können (Lamers 2001, Limpens et al. 2000, Malmer 1990 in Aerts et al. 1992, Tomassen et al. 2001), die durch Beschattung das Wachstum der Torfmoose hemmen (Lamers 2001, Heijmans 2000, Heijmans & Berendse 2000, Risager 1998). Sobald der Torfmoos-Deckungsgrad verringert ist, schreitet die Entwicklung aufgrund positiver Rückkopplung (weniger Torfmoose führen zu höherer Stickstoff-Verfügbarkeit, was das Wachstum der Gefäßpflanzen fördert, die bei einem hohen Deckungsgrad einen negativen Effekt auf das Torfmoos-Wachstum ausüben) voran (Heijmans 2000, Risager 1998). Die Wurzeln der Gefäßpflanzen bringen Sauerstoff in tiefere Schichten des Torfes und fördern, wie auch die Produktion Stickstoff-reicher Torfmoos-Streu, die Zersetzung (Lamers 2001, Risager 1998, Lee et al. 1993). Durch hohe Stickstoff-Deposition ist also nicht nur das Ökosystem Hochmoor durch Einwandern von Gefäßpflanzen bedroht, sondern auch dessen Funktion als Senke für den atmosphärischen Kohlenstoff (Aerts et al. 1992, Lamers 2001).

In Stickstoff-limitierten Systemen hat die Zugabe von Phosphor keine Auswirkungen auf das Wachstum, wohingegen die Zugabe von Stickstoff das Wachstum steigert (Risager 1998). Da die atmosphärische Deposition in Europa in den letzten Jahrzehnten von 2 bis 6 kg N ha⁻¹ a⁻¹ auf 15 bis 60 kg N ha⁻¹ a⁻¹ stieg (Pitcairn et al. 1995 in Risager 1998), ist das Torfmoos-Wachstum hier Phosphor-limitiert (Verhoeven et al. 1996 in Risager 1998).

Hohe N-Deposition führt langfristig zu starker Wachstumslimitation oder Mortalität der Torfmoose (Ferguson et al. 1984 in Aerts et al. 1992). Dabei reagieren die einzelnen Sphagnen unterschiedlich schnell: *S. magellanicum*, *S. angustifolium* und *S. warnstorffii* ertragen höhere N-Depositionen als *S. fuscum* (Jauhiainen 1998) und *S. fallax* ist resistenter gegenüber hohen Schwefel- und Stickstoff-Konzentrationen als andere *Sphagnum*-Arten (Lee et al. 1987 in Nick et al. 2001).

Wird die Zugabe von N und P kombiniert, führt das meist zu höheren Produktivitäten als eine einzelne Zugabe (Cargill & Jefferis 1984 in Risager 1998).

Wenn Rudolph et al. (1987) für *S. magellanicum* bei Zugabe von 322 µmol l⁻¹ NO³⁻ + 153 µmol l⁻¹ NH₄⁺ eine Zunahme in (Längen)Wachstumsrate, Chlorophyllgehalt, Netto-Photosynthese und Nitratreduktase-Aktivität und bei einer Steigerung von NH₄⁺ auf 225 bzw. 600 µmol l⁻¹ eine Wachstumshemmung feststellt (vgl. Lütt 1992), so bleibt der N-Gehalt bzw. das N:P-Verhältnis im Torfmoos unerwähnt und damit unklar, für Torfmoose welcher Standorte diese Konzentrationen gelten.

Des weiteren weisen Williams et al. (1999) auf die Bedeutung des Wasserstandes für den Stickstoff-Gehalt im Torfmoos: durch Wachstumslimitierung infolge der Wasserstandsabsenkung steigt der Stickstoff-Gehalt im Torfmoos, was die Stickstoff-Aufnahmekapazität reduziert und sobald das obere Limit erreicht ist, wird Stickstoff aus der Atmosphäre nicht weiter aufgenommen.

3.2.2.2 Phosphor

Da Phosphor in nicht signifikanten Mengen aus der Atmosphäre ins Moor gelangt (Malmer 1975 in Risager 1998), ist dessen Konzentration in sauren Mooren immer gering (Li et al. 1993, Malmer 1993). Der atmosphärische Phosphor stammt vom windverblasenen Boden vom kultivierten Land (Damman 1990 in Risager 1998), besonders von Getreidefeldern (Smith et al. 1970 in Risager 1998). Pflanzenverfügbarer Phosphor gilt generell in Hochmooren als wachstumslimitierender Faktor (Risager 1998, Rudolph et al. 1988). Obwohl Torf große Mengen an Phosphor enthält, dieser aber im organischen Material festgelegt ist, ist für die Torfmoose nur 0,2 – 3% des gesamten Phosphors verfügbar (Verhoeven 1986 in Lee et al. 1993). Durch Maximierung der Phosphor-Aufnahme, effiziente Nutzung und Speichern des Phosphates (Lajtha & Harrison 1995 in Risager 1998) sowie dem internen Transport von den unteren, älteren Teilen der Torfmoose in obere, wachsende (Rydin & Clymo 1989 in Malmer 1993) passen sich die Sphagnen an den Phosphat-Streß an.

Gerade aus diesem Grund besteht die Frage, ob durch P-Düngung eine Steigerung des Torfmoos-Wachstums erreicht werden kann. In einem Laborexperiment, bei dem die Versuchsbedingungen mit den Bedingungen im Freiland allerdings nicht zu vergleichen sind, haben Lee et al. (1993) den Einfluß unterschiedlicher P-Konzentrationen im Wasser auf das Wachstum von *S. papillosum* und *S. magellanicum* untersucht. Dabei konnte festgestellt werden, dass beide Arten ihren maximalen Massezuwachs bei 0,1 mM H_2PO_4^- zeigten, bei Konzentrationen darüber der Massezuwachs aber sinkt. Dabei wies *S. papillosum* besonders bei niedrigen Konzentrationen einen höheren Massezuwachs auf als *S. magellanicum*, was darauf hindeutet, dass *S. papillosum* möglicherweise weniger P zum Wachstum braucht als *S. magellanicum*. Lee et al. (1993) kommen des weiteren zu dem Ergebnis, dass hohe P-Konzentrationen (unter den Versuchsbedingungen) die Torfmoose nicht zu schädigen scheinen.

Da in dem Projektgebiet (Emsland, Niedersachsen) die Stickstoff-Deposition mindestens $12 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ beträgt, also nicht von einem Stickstoff-Mangel auszugehen ist, muß in weiterführenden Forschungen im Rahmen des Projektes der Einfluß von Phosphor auf das Torfmoos-Wachstums, insbesondere die optimale Phosphor-Konzentration, untersucht werden.

3.2.2.3 Kalium

Kalium wird direkt durch die Chlorocyten absorbiert und zum großen Teil zurück zum Capitulum transportiert, wobei die Konzentration in tieferen Teilen des Stämmchens abnimmt (Malmer 1962 in Jauhiainen 1998). Kalium kann aufgrund seiner Mobilität leicht von toten zu lebenden Teilen transportiert werden (Tukey 1970 in Jauhiainen 1998). Im Moorwasser wird Kalium nur in geringen Konzentrationen gefunden (Pakarinen & Tolonen 1977 in Jauhiainen 1998).

Angaben über K als wachstumslimitierender Faktor wurden nicht gefunden. Möglicherweise kann durch eine Zugabe von K eine Wachstumssteigerung erreicht werden, was es aber noch zu untersuchen gilt.

3.2.2.4 Kalzium

Ein erhöhter Ca-Gehalt im Wasser führt zu einer geringen Zunahme im Wachstum von Masse und Länge. Die Kombination mit einem hohen pH-Wert, wie sie oft auftritt, wirkt auf die Torfmoose schädlich, wobei aber eine unterschiedliche Empfindlichkeit festzustellen ist (Reihenfolge der Arten mit zunehmender Empfindlichkeit): *S. subsecundum* < *S. squarrosum* < *S. recurvum* < *S. papillosum* < *S. rubellum* < *S. magellanicum* < *S. cuspidatum* (Clymo & Hayward 1982, Clymo 1973). Money (1995) stellte für *S. magellanicum* einen wachstumshemmenden Effekt von Kalzium bei Konzentrationen ab 20 mg l⁻¹ fest. Das Ausmaß des inhibierenden Effektes hängt von der Dauer der Einwirkung, der ak-

tuellen Vitalität der Pflanze und der Art ab (Sliva 1997). Konzentrationen von ca. 10 mg l⁻¹ beeinflussen das Torfmoos-Wachstum nicht negativ (Malmer 1993).

Solange Regenwasser zur Kultivierung von Torfmoosen verwendet wird, sind pH-Wert und Ca-Konzentration gering. Bei der Erhöhung der Kalzium-Konzentration muß darauf geachtet werden, dass der pH-Wert im Wasser gering ist. Da der Massezuwachs infolge einer höheren Kalzium-Konzentration nur gering ist (vgl. Versuch von Clymo & Hayward 1982), muß in Frage gestellt werden, ob eine geringe Ertragssteigerung den Aufwand rechtfertigt.

3.2.2.2.5 Schwefel

5 bis 10% des Gesamt-Schwefel-Eintrags in das Moor werden von den Sphagnen aufgenommen, wobei der Schwefel-Gehalt der Torfmoose ca. 0,1% ihres Trockengewichtes beträgt (Bottrell & Novak 1997). Ein großer Anteil des eingetragenen Schwefels ist heute anthropogenen Ursprungs (Bottrell & Novak 1997).

Der Regen „versauert“ durch Schwefeloxide, die bei der Verbrennung von Kohle und Öl produziert werden (Clymo & Hayward 1982). Twenhöven (1992) spricht von einer Förderung des Torfmoos-Wachstums durch den Eintrag dieser sauren Deposition, was durch Untersuchungen von Rochefort et al. (1990) bestätigt wird. Ferguson & Lee (1979) berichten von einer Stimulation der C-Fixierung durch geringe HSO₃⁻-Konzentrationen (< 0,1 mM) und führen das zurück auf dessen zerstörende Wirkung auf Zell- und Chloroplasten-Membranen (Wellburn et al. 1972 in Ferguson & Lee 1979), die bei geringen HSO₃⁻-Konzentrationen zur Erhöhung der Permeabilität und damit zur besseren CO₂-Verfügbarkeit in der Zelle beitragen kann. Der Düngeeffekt des sauren Regens scheint aber nur kurzzeitig zu wirken, denn von Jahr zu Jahr war eine Abnahme dieses Effektes festzustellen (Rochefort et al. 1990). Möglicherweise schädigen erst dann besonders Bisulfit (HSO₃⁻) und Schwefeldioxid (SO₂) die Torfmoose (einzelne *Sphagnum*-Arten unterschiedlich stark) auch bei geringen Konzentrationen (Clymo & Hayward 1982). Überleben, Chlorophyllgehalt, Wachstum und photosynthetische Kohlenstoff-Fixierung sinken dann (Ferguson & Lee 1983 in Rochefort et al. 1990). Die Reaktion auf SO₂ bzw. HSO₃⁻-Ionen ist abhängig von der Herkunft des Torfmooses: während Torfmoose wenig verschmutzter Regionen als Reaktion auf SO₂ einen schnelleren und stärkeren Rückgang des Längenwachstums zeigen und bei 0,3 mM HSO₃⁻ nicht mehr wachsen, überleben Torfmoose verschmutzter Regionen und wachsen weiter (Lee & Studholme 1992). Höheren SO₂-Konzentrationen ausgesetzte Torfmoose sind SO₂ gegenüber also toleranter und sind in der Lage, durch einen Vermeidungsmechanismus das HSO₃⁻ des umgebenden Wassers schneller verschwinden zu lassen: ein höherer Fe-Gehalt in der Torfmoos-Zellwand (Fe III) unterstützt die Oxidation von Sulfit zum weniger toxischen Sulfat (Baxter et al. 1989 in Lee & Studholme 1992).

Bei der Verwendung von Torfmoosen im Projekt, sollte darauf geachtet werden, dass diese aufgrund der beschriebenen Reaktionen auf N-Deposition und sauren Regen aus dem Projektgebiet bzw. einem (in der atmosphärischen Deposition) vergleichbaren Gebiet stammen.

3.2.2.3 Gashaushalt

Die Zusammensetzung der Vegetation ist abhängig von der Verfügbarkeit an Hauptelementen, also auch von den Endprodukten mikrobiellen Abbaus (Lamers 2000). Dabei spielen Kohlendioxid und Methan als primäre Endprodukte der Zersetzung (Johnson & Damman 1993) als Kohlenstoffquelle und für die Schwimmfähigkeit der Torfmoos-Decken eine herausragende Rolle.

Große zeitliche und räumliche Unterschiede des Gasflusses sind Folge von Wasserstand, Torfdicke, Nährstoffgehalt des Torfes sowie der Diffusionsgeschwindigkeit und –intensität des Gases (s.u.) (Johnson & Damman 1993).

3.2.2.3.1 Kohlendioxid

Kohlendioxid wird oft nur wenig Bedeutung zugemessen, obwohl es den wichtigsten Pflanzennährstoff darstellt. Es ist Kohlenstoffquelle für die Sphagnen und fördert ihr Auftreiben (Lamers 2001, Lütt 1992). Der Wasserstand bestimmt die Dicke der aeroben Torfschicht und damit das Ausmaß der Kohlendioxid-Emission (Johnson & Damman 1993). Beim Absinken des Wasserspiegels auf 30 – 40 cm unter der Oberfläche nimmt der CO₂-Efflux linear zu (bei Absinken um 1 cm Anstieg des CO₂-Effluxes um durchschnittlich 7,1 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ bzw. 9,5 g CO₂-C m⁻² a⁻¹ bei 12°C) bevor darunter eine Sättigung eintritt (Silvola et al. 1996). Demnach ist der Kohlendioxid-Efflux auf Bulten höher als in Schlenken (Clymo 1991). Bei bis zu 10 cm Wasserspiegelabsenkung kann trotz Zunahme der Respiration die Kohlenstoff-Akkumulation im Torf ansteigen, bei Wasserständen unter – 30 cm ist der Kohlenstoff-Verlust größer als die Menge an durch die Primärproduktion festgelegtem Kohlenstoff (Silvola et al. 1996), **weshalb auf einen optimalen Wasserstand geachtet werden sollte.**

Eine Zunahme der atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentration wirkt wachstumsstimulierend, aber signifikant nur auf die Länge, nicht auf die Masse (Heijmans 2000). Jauhiainen (1998), Saarnio et al. (2000) und Silvola (1990) erwähnen die Photosynthese-steigernde Wirkung einer erhöhten atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentration, die nach Silvola (1990, 1991) nur unter nassen Bedingungen für die Torfmoose (bei hohem Wassergehalt in den Torfmoosen) auftritt. Auch in Verbindung mit einer Stickstoff-Zugabe beschleunigen hohe Kohlendioxid-Konzentrationen das Torfmoos-Wachstum (Lütt 1992, Jauhiainen 1998). Unter sehr nassen Bedingungen haben Torfmoose einen relativ hohen Wassergehalt und sind ständig von einem Wasserfilm umgeben, was die CO₂-Diffusion zwischen Pflanze und Atmosphäre erschwert und damit die Photosyntheserate herabsetzt (Heijmans mdl. 2001, Silvola 1990, Smolders et al. 2001). Wenn hohe (gelöste) CO₂-Konzentrationen im Wasser nicht gegeben sind (nur dann erfolgt die CO₂-Aufnahme über Wasser), kann lediglich eine erhöhte CO₂-Konzentration in der Atmosphäre dem entgegenwirken. An oligo- bzw. ombrotrophen Standorten kann die infolge geringer mikrobieller Aktivität geringe CO₂-Konzentration im Wasser wachstumslimitierend sein (Lütt 1992).

Die CO₂-Konzentration, die zur Sättigung der Photosynthese gebraucht wird, ist wesentlich höher als die in der Atmosphäre (Lamers 2001). Nach Lamers (2001 mdl.) wird das für die Photosynthese verwendete Kohlendioxid nur in geringen Anteilen der Atmosphäre entnommen und stammt größtenteils von Bicarbonat-reichen Grundwasser in tieferen Schichten, aus der Oxidation von Methan, also von der anaeroben und aeroben Zersetzung des Torfes, aber auch von der Sulfat-Reduktion, dass in weiterer Reaktion zu Bicarbonat führt, so dass die CO₂-Konzentration steigt (Smolders et al. 2000a, Wieder et al. 1990). Erhöhte CO₂-Konzentrationen im Wasser fördern die Photosynthese und damit das Wachstum von Sphagnen (Silvola 1990, Smolders et al. 2001). Hochmoore sind also nicht nur vom direkten atmosphärischen CO₂-Eintrag abhängig (Lamers 2001).

Bei Zugabe von 0,1 bzw. 0,5 mmol HCO³⁻ l⁻¹ ins Wasser ist ein schneller Anstieg der CO₂-Konzentration und infolge von CH₄-Produktion ein Aufschwimmen des Torfes bzw. des Torfmooses (*S. cuspidatum*) zu verzeichnen (Lamers 2001). Die Zugabe höherer HCO³⁻ l⁻¹-Konzentrationen (2 mmol) bzw. von SO₄²⁻ (1 mmol HCO³⁻ l⁻¹ + 2 mmol SO₄²⁻ l⁻¹) führt zur erhöhten Zersetzung (Torfmonolithe verloren ihre Struktur), durch den Abbau des organischen Materials zum Anstieg der PO₄³⁻-Konzentration im Oberflächenwasser und infolge der Algenentwicklung zum Absterben der Torfmoose, was Roelofs (1991 in Lamers 2001) als interne Eutrophierung bezeichnet.

Ein Versuch von Smolders et al. (2001) zeigt eine enorme Wachstumssteigerung (Biomassezuwachs) von *S. magellanicum* bei Zunahme der CO₂-Konzentration im Wasser bis bei 750 µmol l⁻¹ eine Sättigung einsetzt. Während bei 20 µmol CO₂ l⁻¹, also einer Konzentration im Gleichgewicht mit der Atmo-

sphäre ohne Kohlendioxid-Zugabe, das Torfmoos-Wachstum konstant gering bleibt und die Pflanzen horizontal zur Wasseroberfläche wachsen, führt eine höhere Kohlendioxid-Konzentration im Wasser zur Bultbildung bzw. kompakteren Wuchsform auf dem Wasser. Ist ein Bult gebildet, wirkt dessen Kompaktheit als „Kohlendioxid-Falle“ für aus Zersetzungsprozessen in tieferen Torfschichten stammendes CO₂ (Smolders et al. 2001, Tomassen et al. 2001). Für *S. cuspidatum* geben Paffen & Roelofs (1991) an, dass nur bei hohen CO₂-Konzentrationen im Wasser (über 750 µmol l⁻¹) eine Zunahme in Länge und Masse sowie eine Schwimmmattenbildung zu verzeichnen ist. Aquatische, wie auch terrestrische Sphagnen sind also von hohen Konzentrationen im Wasser gelöst bzw. vom Substrat stammenden CO₂ abhängig (Paffen & Roelofs 1991, Smolders et al. 2001, Tomassen et al. 2001). Erst wenn die Torfmoos-Köpfchen ausreichend hoch über dem Wasserspiegel wachsen, gewinnt das atmosphärische CO₂ als Kohlenstoff-Ressource an Bedeutung.

Bei erhöhter Kohlendioxid-Konzentration sind geringere Stickstoff-, Phosphor-, Kalium- und Magnesium-Konzentrationen zu verzeichnen, was möglicherweise seine Ursache im Biomassezuwachs und damit „Verdünnungseffekt“ hat: die vorher im Torfmoos angereicherten Nährstoffe können nicht so schnell „aufgefüllt“, wie sie verbraucht werden (Jauhiainen 1998).

Da eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration aufgrund der klimatischen Relevanz des Gases vermieden werden sollte, ist die Erhöhung der CO₂-Konzentration im Wasser, möglicherweise durch Kalkung in ca. 10 cm Tiefe des verbliebenen Torfes, für das Erreichen einer höheren Produktivität zu bevorzugen. Allerdings sollte hierbei darauf geachtet werden, dass der größte Teil des im Wasser befindlichen CO₂ von den Torfmoosen als Kohlenstoff-Quelle genutzt und verbraucht wird, also ein minimaler Teil in die Atmosphäre gelangt.

3.2.2.3.2 *Methan*

Methan wird von obligaten anaeroben Bakterien im anoxischen Torf produziert (Johnson & Damman 1993), wobei das Methan-Produktions-Potential in der obersten Schicht des anoxischen Bereiches am höchsten ist (Svensson & Rosswall 1984 in Clymo 1991). Ein Großteil des Methan wird durch aerob Methan-oxidierende Bakterien zu Kohlendioxid umgewandelt bevor es in die Atmosphäre gelangen kann (Fechner & Hemond 1992, Johnson & Damman 1993). Aufgrund dessen ist der Methan-Efflux abhängig vom Wasserstand: mit sinkendem Wasserstand verringert sich aufgrund der zunehmenden Dicke der oxischen Schicht, in der Methan zu CO₂ oxidiert wird bzw. der abnehmenden Dicke der anoxischen Schicht, in der Methan produziert wird der Methan-Efflux linear (Bergman et al. 1998, Daulat & Clymo 1998). An nassen Standorten ist der Methan-Efflux 2 bis 8 mal höher als an Standorten mit einem niedrigen Wasserstand und im Sommer ca. 2 bis 5 mal höher als im Winter (Clymo 1991).

Gefördert wird die Methan-Produktion durch Bicarbonat-Pufferung, einen hohen pH-Wert (neutral) und leicht zersetzbares Material (Bergman et al. 1998, Lamers 2001, Smolders et al. 2000a), indem die Hydrolyse organischer Substrate zu Acetat und Wasserstoff und damit die Verfügbarkeit des Substrates für Methanobakterien gefördert wird (Lamers 2001, Smolders et al. 2000a). Des weiteren steigt die Methan-Produktion bei höherer Torf-Temperatur (Bergman et al. 1998, Daulat & Clymo 1998, Saarnio et al. 1998, Sugimoto & Fujita 1997) und bei Licht (20% höherer CO₂-Efflux bei Helligkeit gegenüber Dunkelheit) (Daulat & Clymo 1998).

Stark zersetzter Torf mit geringerer Verfügbarkeit leicht zersetzbarer, organischer Substrate für Methanobakterien und saure Bedingungen verringern die Methanproduktion (Sugimoto & Fujita 1997) und damit die Schwimffähigkeit von Torfresten (Lamers 2001, Smolders et al. 2000). Gleiches gilt für Sulfat, deren Reduktion in weiterer Reaktion zur Bildung von Bicarbonat und damit zur Steigerung der Kohlendioxid-Konzentration und des pH-Wertes führt. Grund dafür, dass die Methan-Produktion daraufhin nicht steigt ist die Verringerung der Verfügbarkeit des Substrates für die Methanobakterien

durch die Sulfat-reduzierenden Bakterien infolge der Konkurrenz um das Substrat (z.B. Azetat) (Lamers 2001, Smolders et al. 2000a, b).

Eine Erhöhung der atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentration steigert die Methan-Produktion, die Zugabe von Stickstoff (Saarnio et al. 2000), ebenso wie die anthropogen bedingte Versauerung (Klemendtsson & Klemendtsson 1997) nicht. Indirekt fördert eine erhöhte Stickstoff-Deposition die Methan-Emission infolge eines höheren Deckungsgrades von Gefäßpflanzen (z.B. *Eriophorum vaginatum*): über das Aerenchym kann CH₄ leichter in die Atmosphäre gelangen, so dass dieses Methan für die Torfmoose „ungenutzt“ verloren geht. Andererseits kann anders herum auch Sauerstoff in tiefere Schichten gelangen, wo dann CH₄ oxidiert werden kann und damit dessen Emission verhindert wird (Heijmans 2000, Greenup et al. 2000, Saarnio et al. 1998). Außerdem liefern die Gefäßpflanzen zusätzliches, leicht zersetzbares Material (Saarnio et al. 1998).

Methan ist für die Schwimmfähigkeit von Torfresten verantwortlich (Lamers 2001, Smolders et al. 2000). Nach Fechner & Hemond (1997) besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Schwimmfähigkeit einer Torfmoos-Decke und dem atmosphärischen Druck: steigt dieser schnell oder gibt es ähnliche Druckveränderungen durch Wasserspiegel-Anstieg, kann das die Bildung großer Methan-Blasen hemmen.

Da das für die Photosynthese von Sphagnen verwendete Kohlendioxid zum überwiegenden Teil aus der Methan-Oxidation stammt und die Methan-Produktion durch einen hohen pH-Wert und leicht zersetzbares Material gefördert wird (Smolders 2001 mdl.), schlagen die Wissenschaftler aus Nijmegen (Lamers, Roelofs, Smolders & Tomassen) (2001 mdl.) die Schaffung einer alkalischen, Methan-produzierenden Schicht unter der sauren Schicht, in der die Torfmoose wachsen, vor, um eine hohe Wachstumsrate der Torfmoose zu erreichen:

Saure Bedingungen (für Torfmoos-Wachstum)

← CH₄-Oxidation zu CO₂

Alkalische Bedingungen (für höhere Zersetzung/ CH₄-Produktion)

Diese Situation könnte durch Kalkung in ca. 10 cm Tiefe des verbliebenen, überstauten Torfes erreicht werden. Hierzu sind weitere Forschungen notwendig.

3.2.2.3.3 Ozon

Erhöhte Ozon-Werte sind anthropogen bedingt. Potter et al. (1996) stellten in einem Experiment bei Behandlung mit Ozon (70 bis 80 ppb für 6 bis 9 Wochen) ein reduziertes Wachstum und Kohlendioxid-Nettoassimilation von *S. recurvum* fest und schlußfolgern daraus, dass Bryophyten möglicherweise gegenüber Ozon-Verschmutzung empfindlicher sind als höhere Pflanzen. Dabei werden verschiedene *Sphagnum*-Arten unterschiedlich durch Ozon beeinflusst (Gagnon & Kamosky 1992).

3.2.3 Temperaturklima

Neben Wasserstand und -qualität ist auch die Temperatur für das Wachstum wichtig. Aufgrund der Jahresperiodizität der Temperatur ergibt sich eine (ausschließlich exogen gesteuerte) Jahresperiodizität des *Sphagnum*-Wachstums: Anstieg des Wachstums im Frühsommer und Ausklingen des Wachstums im Herbst (Lütt 1992, Overbeck & Happach 1957). Im Herbst sinkt das *Sphagnum*-Wachstum proportional zur sinkenden Temperatur (Pedersen 1975). Eine Wachstumsdepression im Hochsommer weist auf Wassermangel, denn bei ausgeglichenem Wasserstand wirken hohe Temperatursummen (Summe der Tagesdurchschnittstemperaturen) wachstumsstimulierend (Lütt 1992). In Schlenken ist das Klima milder als auf Bulten, da die Minimumtemperatur im Frühling in Schlenken höher ist, es hier keine Nachfröste gibt, die Schneebedeckung stärker ist und die Schneeschmelze später beginnt sowie im Herbst die Maximumtemperaturen niedriger und die Minimaltemperaturen höher sind als auf dem Bult (Eurola 1968 in Balagurova et al. 1996). Nach Lütt (1992) sind nur Schlenkenarten in der Lage, aufgrund des milden „atlantischen“ Winterklimas der Mikrostandorte ganzjährig zu wachsen, was Erklärung für die hohe Produktivität in den Schlenken ($800 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) der Hochmoore Großbritanniens zu sein scheint (Clymo & Hayward 1982).

Luftreiche Torfe sind durch eine geringe Wärmeleitfähigkeit gekennzeichnet, was bei schlechter Wasserversorgung und hohen Einstrahlungsenergien zu hohen Oberflächentemperaturen und extremer Temperaturamplitude führt, wohingegen wassergesättigte Torfe eine bessere Wärmeleitfähigkeit besitzen und die Wärme an umgebende Torfschichten abgeben können, so dass hier Temperaturhöhe und -amplitude gering sind (Lütt 1992). In den verschiedenen Hochmoorhabitaten sind die Temperaturregime unterschiedlich: *S. cuspidatum* wärmt sich nach Sonnenaufgang in einer Schlenke schnell auf und ist nachmittags um 2°C wärmer als *S. papillosum* im angrenzenden Rasen (Clymo & Hayward 1982). Regen läßt die Temperaturen überall sinken (Clymo & Hayward 1982).

Torfmoos-Arten sind durch unterschiedliche Thermoresistenz gekennzeichnet: während *S. fuscum* und *S. magellanicum* weniger frostbeständig sind als *S. balticum*, *S. subsecundum* und *S. teres*, sind die Unterschiede in der Hitzeresistenz nur gering (Balagurova et al. 1996, Drozdov et al. 1994). Balagurova et al. (1996) weisen aber darauf hin, dass die Thermoresistenz stark von den Umweltbedingungen abhängt: zum einen die unterschiedliche Herkunft der untersuchten Sphagnen (*S. magellanicum* stammt aus einem Gebiet, in dem das Klima weniger rau ist als in dem von *S. subsecundum*), zum anderen von den Standortbedingungen, v.a. der Jahreszeit, also dem Wasserstand und der Temperatur (Kälte- und Hitzeresistenz aller untersuchten Arten war im Juli niedriger als im Juni).

In unseren Breiten scheint es wichtiger, hohe Temperaturen und starke Temperaturschwankungen, die Torfmoose im Sommer tolerieren müssen (Clymo & Hayward 1982), herabzusetzen als auf Frostresistenz der Arten zu achten. Hierbei spielen Gefäßpflanzen als Schutz eine wichtige Rolle, auf die später eingegangen wird (Kap. 3.2.5).

3.2.4 Lichtklima

Die Torfmoose ombrotropher Hochmoore sind Lichtpflanzen, die unter starker Beschattung nicht zu leben vermögen (Ellenberg 1996 in Wrobel 2001).

Die Lichtsättigung der Photosynthese von Torfmoosen liegt zwischen 100 und 500 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (verschiedene Autoren in Wrobel 2001). Steigende Strahlungsintensität bis wenigstens 500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ steigert das Torfmoos-Wachstum (Gerdol 1995). Sphagnen, die längere Zeit einer hohen Lichtintensität ($800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ausgesetzt waren, weisen eine deutliche Verminderung der Assimilationsrate infolge Photoinhibition der Photosynthese auf (Murray et al. 1993 in Wrobel 2001). Ein schnelleres Längenwachstum war bei *S. riparium*, *S. recurvum* und *S. magellanicum* im Langtag (18 Stunden) festzustellen (Gerdol 1995, Overbeck & Happach 1957).

Unter der Oberfläche der Torfmoossschicht sinkt der Lichtflux (W m^{-2}) exponentiell mit der Tiefe bzw. mit kumulativer Trockenmasse (Hayward & Clymo 1983). In der euphotischen Zone, in der die Torfmoose photosynthetisieren, wird alles bis auf 1% des einfallenden Lichtes absorbiert. Bei unbeschatteten Standorten ist die euphotische Zone 1 bis 2 cm, bei beschatteten aufgrund der lockereren Wuchsform der Torfmoose 4 bis 5 cm tief. Aus gleichem Grund steigt die Tiefe der euphotischen Zone mit steigendem Wasserspiegel (Clymo & Hayward 1982). Da das Licht in einen lockeren Verband tiefer dringen und Kohlendioxid assimiliert werden kann, wird hier eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit und Stoffproduktion erreicht (Pedersen 1975).

Eine moderate Beschattung fördert das Wachstum von Torfmoosen (Clymo & Hayward 1982). **Auch hier wird auf die Rolle der Gefäßpflanzen verwiesen (Kap. 3.2.5).**

3.2.5 Bedeutung der Gefäßpflanzen

Ein Vorteil von Gefäßpflanzen ist ihre Funktion als Stützwerk für die Torfmoose, die hier einerseits lockerer wachsen, so dass das Licht tiefer eindringt und die aktive Assimilationsfläche erhöht (Sliva 1997), andererseits auch als Wuchshilfe für die Bultbildung wirken (aufrecht wachsende Zwergsträucher) bzw. Torfmoosrasen stabilisieren (rhizombildende Cyperaceen) (Malmer et al. 1994 in Sliva 1997). Nach Malmer et al. (1994 in Risager 1998) bestimmt die Wuchsform der Gefäßpflanzen die strukturellen Einheiten im Moor (Bult, Rasen, Schlenke). Des weiteren fördern Gefäßpflanzen das Wachstum durch moderate Beschattung (Hayward & Clymo 1983), indem Oberflächentemperatur und Evaporation herabgesetzt werden (Pedersen 1975). Sie wirken dadurch als Verdunstungsschutz und mindern den Wasserstreß (Lütt 1992). Sobald aber die photosynthetisch aktive Strahlung aufgrund von Beschattung um mehr als 50% reduziert wird, nimmt das Torfmoos-Wachstum (Trockenmassenzuwachs) ab (Clymo & Hayward 1982). Da im Experiment (Clymo & Hayward 1982) zwischen fehlender und 50% Beschattung keine „Zwischenstufe“ verwendet wurde, könnte eine Wachstumshemmung schon bei weniger als 50% Beschattung einsetzen.

Die Streu der Gefäßpflanzen reichert die aus tieferen Schichten stammenden Mineralstoffe (Aufnahme über die Wurzeln) an der Oberfläche an und verbessert das Mikroklima (Erhöhung der Boden- und Luftfeuchte und Minderung der extremen Temperaturen) (Sliva 1997), unterdrückt aber andererseits bei starker Streubildung das Torfmooswachstum (Malmer 1993, Malmer et al. 1994 in Sliva 1997). Außerdem kann die Anwesenheit von Gefäßpflanzen die mikrobielle Aktivität und damit Zersetzung fördern (Lütt 1992).

Solange der Deckungsgrad der Gefäßpflanzen gering gehalten werden kann, ist mit positiven Auswirkungen auf das Torfmoos-Wachstum zu rechnen. Da des weiteren Gefäßpflanzen im Prozeß der Etablierung von Torfmoosen auf abgetorften Standorten eine Schlüsselrolle spielen (Sliva 1997) (vgl. Kap. 5.3) sollte dieser Aspekt in Forschungen des Projektes Berücksichtigung finden.

4. Anbau von *Sphagnum*-Torf: Zersetzung der Sphagnen

Ist *Sphagnum*-Frischmasse nicht für den Pflanzenbau geeignet, gewinnt die Zersetzungsrate der *Sphagnum*-Arten an Bedeutung, da diese – vielmehr als eine hohe Produktivität – die Torfakkumulationsrate bestimmt (Malmer 1975 in Aerts *et al.* 1992, Johnson & Damman 1991, 1993).

Torf wird erst dann akkumuliert, wenn die Produktion die Zersetzung übersteigt: bei erhöhter Produktivität oder geringer Zersetzung oder beidem (Clymo 1992). Aufgrund der ungewöhnlich langsamen Zersetzungsrate der Sphagnen kann durch ihre tote Pflanzenmasse Torf akkumuliert werden (Clymo 1997, Clymo & Hayward 1982). Die Akkumulationsrate ist weniger abhängig von einer hohen Produktivitätsrate, als vielmehr von einer geringen Zersetzungsrate (Malmer 1975 in Aerts *et al.* 1992, Johnson & Damman 1991, 1993): Schlenkenarten besitzen zwar eine Kapazität zu höheren Wachstumsraten als Bultarten (Rydin 1993a), aber die höchsten Akkumulationsraten sind aufgrund der langsameren Zersetzung der Bultarten (Belyea 1996, Clymo 1965, Johnson & Damman 1991, 1993, Rochefort *et al.* 1990) in Bulten zu verzeichnen (Ohlson & Dahlberg 1991 in Risager 1998; Abb. 3). Im Vergleich der Produktivität (Abb. 2) mit der Akkumulationsrate (Abb. 3) der einzelnen *Sphagnum*-Arten ist zu erkennen, dass die Arten mit dem geringsten Produktivitäts-Maximalwert die höchsten Akkumulationsraten aufweisen (*S. papillosum*, *S. magellanicum*), wohingegen die Art mit dem höchsten Produktivitäts-Maximalwert nur eine geringe Akkumulationsrate zeigt (*S. recurvum* agg.). Arten mit einer hohen Produktivität müssen also nicht gleichzeitig auch eine hohe Akkumulationsrate aufweisen.

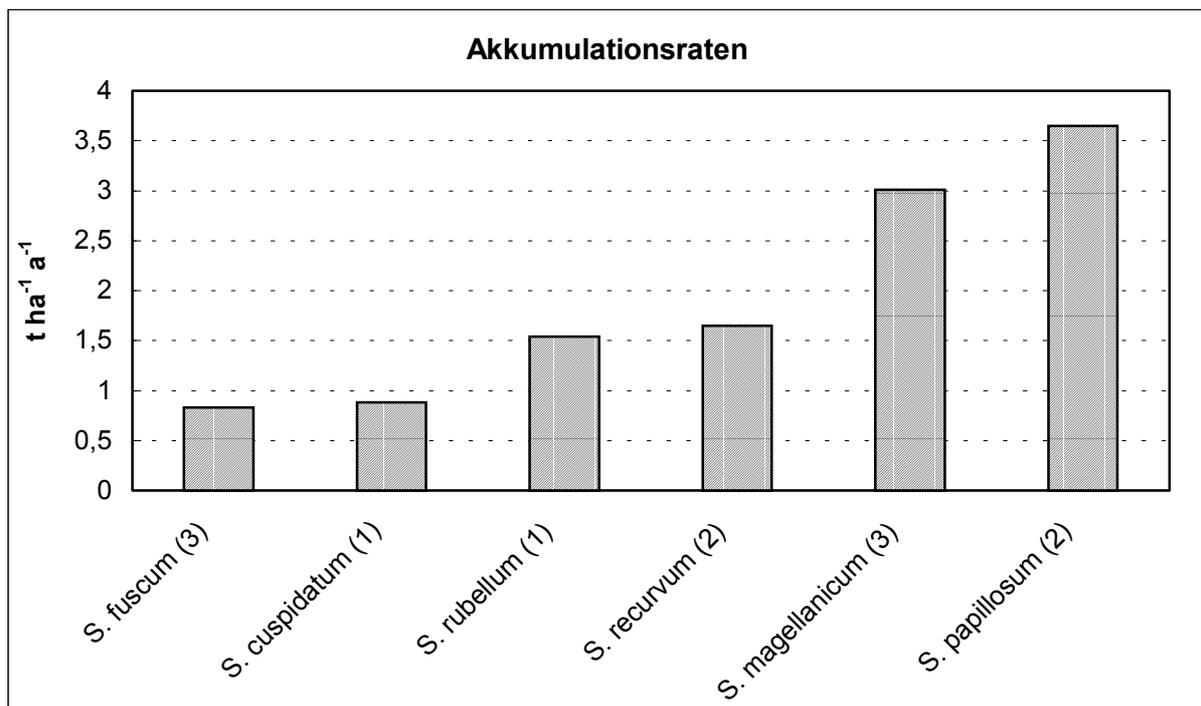


Abb. 3: Akkumulationsraten in t ha⁻¹ a⁻¹ einzelner *Sphagnum*-Arten (Ilomets 1982, Joosten 1995 in Gaudig 2000, Gaudig 2000); in Klammern ist die Anzahl der zur Ermittlung des Mittelwertes einbezogenen Werte pro *Sphagnum*-Art; das Alter der Torfe ist unterschiedlich: alle Torfe sind 50 bis 150 Jahre alt, bis auf den *S. fuscum*- (500 Jahre) und *S. rubellum*-Torf (2000 Jahre)

Ursache ist zum einen der unterschiedliche Zersetzungsgrad (Alter des Torfes), v.a. aber in den unterschiedlichen Zersetzungsraten der *Sphagnum*-Arten zu suchen.

4.1 Genetisch bedingte Zersetzungsrates

Das Maß der Zersetzung wird bestimmt durch intrinsische (artspezifische) Eigenschaften (Coulson & Butterfield 1963, Lütt 1992, Johnson & Damman 1993).

Obwohl die Abbaubedingungen in Schlenken aufgrund geringen Redoxpotentials und Anaerobie schlechter sind als in Bulten (niedrige Wasserstände, große Wasserstandsamplituden, hohe Temperaturen und Sauerstoffverfügbarkeit fördern die mikrobielle Aktivität (Lütt 1992, Belyea 1993, Malmer 1986 in Rochefort et al. 1990) werden Bultarten auch in der Schlenke (Johnson & Damman 1991) langsamer abgebaut als Schlenkenarten (Belyea 1996, Clymo 1965, Johnson & Damman 1991, 1993, Rochefort et al. 1990). Wichtiger als die Standortfaktoren sind für die Regulation des Torfmoos-Abbaus streuspezifische Eigenschaften: geringere Nährstoffgehalte oder wenig leicht verfügbare Kohlenstoff-Ressourcen sowie ein hoher Gehalt an zersetzungsresistenten Verbindungen (Hemicellulose, lignin-artige Inhaltsstoffe, Wachse, Lipide) und/ oder an Zerfallshemmstoffen (antibiotische Eigenschaften phenolischer Inhaltsstoffe wie Sphagnol (Rudolph 1972 in Aerts et al. 2001)) in der Streu führen zu einer geringeren Zersetzungsrates (Johnson & Damman 1991, 1993, Risager 1998, Scheffer 1998, Verhoeven & Toth 1995). Diese Situation verschärft sich mit zunehmender Tiefe im Torfprofil (Aerts et al. 2001, Bland et al. 1968 in Johnson & Damman 1991, Johnson & Damman 1993). Während im ersten Jahr noch ausreichend leicht verfügbare Energiereserven und Nährstoffe vorliegen und deshalb die Massenverluste am größten sind (15 bis 20%; Clymo & Reddaway 1974, Lütt 1992, Scheffer 1998), sind diese im zweiten Jahr bereits stark reduziert und überwiegen resistente Komponenten wie Lignin und polymerisierte Lipide (Johnson & Damman 1991, 1993). Ein Experiment von Hogg (1993) verdeutlicht dies: die CO₂-Emission von Torf aus 2,5 – 5 cm Tiefe ist ca. doppelt so hoch wie die vom älteren Torf aus 10 – 12,5 cm Tiefe, wobei Bult-Profile (*S. fuscum*, *S. rubellum*) einen schnelleren Rückgang der potentiellen CO₂-Emissionsrate mit der Tiefe aufweisen als Schlenken-Profile (*S. cuspidatum*).

Die schnellere Zersetzung von Zellulose im Bult gegenüber der in Schlenken (Farrish & Grigal 1985 in Johnson & Damman 1991) gibt nur einen Hinweis über die potentielle Zersetzungsrates eines Standortes und vernachlässigt die intrinsischen Eigenschaften der Torfmoos-Streu (Johnson & Damman 1991).

4.2 Modifikationen der Zersetzungsrates durch Standortbedingungen

Durch äußere (Standort)Faktoren wie Wasserstand, Temperatur und Trophie (Lütt 1992, Johnson & Damman 1993, Silvola et al. 1985 in Silvola et al. 1996) wird die Zersetzung beeinflusst.

Durch Trockenheit sinkt der Wasserspiegel, steigt die aerobe Zersetzungsrates und geht mehr Kohlenstoff verloren (Aerts 1997 in Aerts et al. 2001). Ein niedriger Wasserstand sowie Wasserstandsschwankungen fördern also die Zersetzung (Lütt 1992, Malmer 1986 in Rochefort et al. 1990). Niedrige Temperaturen und ein geringer pH-Wert hemmen die Zersetzung (Lütt 1992, Clymo 1963 in Clymo & Hayward 1982, Verhoeven et al. 1990). Wenn der pH-Wert unter 5 sinkt, verringert sich die Aktivität der für die Zersetzung verantwortlichen Organismen mit abnehmendem pH (Williams & Gray 1974 in Rochefort et al. 1990). Andererseits stimuliert die Versauerung die Sulfat-Reduktion (Behr 1985 in Rochefort et al. 1990). Nach Hemond (1980 in Rochefort et al. 1990) werden jährlich ca. 2 g m⁻² der Trockenmasse während des Prozesses der Sulfat-Reduktion zu CO₂ und Wasser oxidiert, das tatsächliche Ausmaß scheint aber auch von der Höhe des Sulfat-Eintrages (saurer Regen) abzuhängen: ist dieser gering, so vermuten Wieder et al. (1990), gibt es eine höhere Methan-Produktion als Sulfat-Reduktion und deshalb eine geringere aerobe Zersetzungsrates.

Des weiteren wird die potentielle Zersetzungsrates v.a. durch die Stickstoff- und Phosphor-Verfügbarkeit bestimmt: die Streu der Standorte mit moderater Stickstoff-Deposition hat aufgrund der Stickstoff-Anreicherung im Torfmoos einen höheren Stickstoff- und einen geringeren Phosphor-Gehalt und wird, solange verfügbarer Kohlenstoff vorhanden ist (Lütt 1992), schneller zersetzt als Streu der

Standorte mit geringer Stickstoff-Deposition (Aerts et al. 2001). Auch Clymo (1991), Coulson & Butterfield (1963), Heijmans (2000) und Risager (1998) stellen die Zunahme der Zersetzungsrates durch erhöhte Stickstoff-Konzentrationen fest, wohingegen Rochefort et al. (1990) keinen Einfluß des Stickstoff-Gehaltes auf die Zersetzungsrates nachweisen konnten. Unterschiedliche Phosphor-Konzentrationen ergeben Variationen der Zersetzungsrates (Aerts et al. 2001). Da Phosphor-Anreicherung aber nicht zur Steigerung der Zersetzungsrates führt (Clymo & Hayward 1982, Clymo 1991), wirkt es also dem zersetzungsfördernden Effekt von Stickstoff entgegen. **Zusammen mit der Produktivitäts-steigernden Wirkung von Phosphor (vgl. Kap. 3.2.2.2) sind im Hinblick auf maximale Erträge bei einer Paludikultur also nur positive Auswirkungen einer Phosphor-Düngung zu erwarten, weshalb hierzu weitere Forschungen absolut notwendig sind.**

Bei Zugabe von Stickstoff wird die Populationsdichte der Boden-Invertebraten sowie Fruchtbarkeit und Wachstum der Larven und damit die Zersetzungsrates gefördert, während die Zugabe von Phosphor nur einen geringen Effekt hat (Coulson & Butterfield 1963).

Das höhere Nährstoffangebot und die geringere Wasserstoff-Ionen-Konzentration (höherer pH) in Schlenken fördern hier die Zersetzung (Rochefort et al. 1990).

Eine höhere Mineralisation im Torf könnte aufgrund der dann besseren Nährstoffverfügbarkeit Gefäßpflanzen einen Konkurrenzvorteil gegenüber Torfmoosen verschaffen (Malmer 1993). Ein erhöhter Anteil von Gefäßpflanzenstreu trägt aufgrund ihrer grundsätzlich schnelleren Zersetzung auch zur Förderung der Zersetzungsrates bei (Heijmans 2000).

Allgemein gilt, dass der Torf 20 bis 100 Jahre im aeroben Bereich (Clymo 1991, Hogg 1993), in dem die Produktion und der größte Teil der Zersetzung (aerob, pilzlich) stattfinden (Clymo & Hayward 1982, Malmer et al. 1997) verbleibt. Ca. 10 cm unter dem Wasserspiegel befindet sich der Übergang zum anoxischen Bereich, in dem sowohl aerobe, als auch anaerobe Zersetzung erfolgt und sich die Zusammensetzung in Mikro- und Makrofauna stark ändert: anaerobe Bakterien verdrängen aerobe Pilze und Bakterien (Clymo 1997). Die Zersetzungsrates ist hier 2 – 3 mal geringer als im aeroben Bereich (Johnson & Damman 1993).

Mit zunehmender Tiefe steigt die Lagerungsdichte, da die Pflanzenstruktur bei der Zersetzung verloren geht, und nimmt die laterale hydraulische Leitfähigkeit ab (Clymo & Hayward 1982, Malmer & Wallen 1993). Der infolgedessen geringe und langsame Wasserdurchfluß führt zur Wassersättigung des Torfes, solange der Niederschlag den Verlust durch Versickerung und Evaporation übersteigt (Clymo 1992). Der Sauerstoff wird hier durch die Mikroorganismen schneller verbraucht, als dieser nachgeliefert werden kann (Clymo 1997), so dass der Torf anoxisch wird (Clymo 1992, Clymo & Hayward 1982, Johnson et al. 1990). Die Struktur und Chemie des Torfes ändert sich kaum noch, sobald er in die anaerobe Schicht eingetreten ist (Johnson & Damman 1993). Die Zersetzungsrates ist hier 100 bis 1000fach langsamer als im oxischen Torf (Clymo 1997).

Da Bultarten in Schlenken eine höhere Produktivität aufweisen als in ihrem natürlichen Habitat, unter den Standortbedingungen einer Schlenke (hoher Wasserstand, geringe Wasserstandsamplituden, niedrige Temperaturen, geringe Sauerstoff-Verfügbarkeit) die Zersetzungbedingungen schlecht sind und Bultarten durch eine geringere, intrinsisch bedingte Zersetzbarkeit als Schlenkenarten gekennzeichnet sind, kann geschlussfolgert werden, dass die Verwendung von Bultarten unter „Schlenken-Bedingungen“ zu maximalen Torf-Akkumulationsraten führen würde.

5. Praktische Aspekte: Etablierung von Sphagnen

Neben der Frage nach geeigneten *Sphagnum*-Arten im Hinblick auf höchstmögliche Produktivitätswerte bzw. Akkumulationsraten stellt auch die Etablierung von Torfmoosen auf abgetorften (Hochmoor-) Flächen ein Problem dar. Dabei kann auf Erfahrungen der Hochmoorrenaturierung zurückgegriffen werden, denn das primäre Ziel, eine hochmoortypische, torfbildende Vegetation wieder anzusiedeln, bedeutet v.a. die Etablierung von Torfmoosen.

Auf Frästorfflächen sind die natürlichen Regenerationsprozesse durch einen niedrigen Wasserspiegel, wenig Diasporen und Erosion des Torfes behindert (Lavoie et al. 2000). Eine *Sphagnum*-dominierte Vegetation etabliert sich hier nicht ohne anthropogene Maßnahmen (Lavoie & Rochefort 1996, Money 1995, Pfadenhauer & Klötzli 1996). Eine Ansiedlung der gewünschten Pflanzen inklusive Sphagnen kann durch Wiedervernässung, Zugabe von Diasporen einschließlich Pflanzenfragmenten (mit Wasser vermengt: „Hydroseeding“; Money 1995) und Düngung (bzw. bei vorheriger Nutzung als Grasland Beseitigung übermäßiger Nährstoffe) erreicht werden (Brülisauer & Klötzli 1998, Pfadenhauer & Klötzli 1996, Sliva 1997, 2000).

5.1 Diasporen

Da abgetorfte Flächen ihre lebensfähige Diasporenbank verloren haben (Salonen 1987 in Ferland & Rochefort 1997) und ihre natürliche Wiederbesiedlung vom Diasporeneintrag abhängt, kann im Falle von *Sphagnum* die Etablierung einer Vegetationsdecke auf Frästorfflächen durch Einbringen von Diasporen (Pflanzenfragmente und Sporen) (Bugnon et al. 1997, Rochefort et al. 1995), unterstützt werden. Diese können in einem (natürlichen) Moorstandort im Frühjahr auf noch gefrorenem Boden, aber schon aufgetauter oberster Schicht mittels rototiller (Kreiselmäher?) gesammelt, zerkleinert und in gleichmäßig dünner Schicht durch einen Düngerstreuer verstreut werden (Quinty & Hood 1998). Über 450 2 cm große Diasporen pro m² (entspricht 1 m² lebender Moosdecke bis 10 cm Tiefe auf 50 bis 100 m² verteilt) können die Etablierung eines Torfmoos-Polsters innerhalb einer Vegetationsperiode ermöglichen, wenn der Wasserspiegel kurz unter der Oberfläche steht (Campeau & Rochefort 1996, Ferland & Rochefort 1997). Dabei ist es wichtig zu wissen, dass alle Teile der Torfmoose, bis auf die Blätter, dazu in der Lage sind, isoliert von der Mutterpflanze ein neues Individuum zu bilden, wenn diese naß gehalten werden (Poschlod & Pfadenhauer 1989 in Rochefort & Campeau 1997, Sobotka 1976). Unter natürlichen Bedingungen werden diese v.a. mit dem Wind verteilt (Poschlod 1995), sind aber hauptsächlich für die Verbreitung am Standort verantwortlich, weil sie in geringerer Quantität produziert werden und sich schlechter verbreiten als die Sporen, die für die weite Verbreitung wichtig sind (Sundberg 2000).

Wenn der Wasserstand nicht hoch genug ist, können Diasporen durch ein Beregnungssystem, durch die Schaffung geschützter Mikrostandorte (Eggen oder Pflügen) oder durch den Gebrauch von Abdeckungen, Stroh oder Gefäßpflanzen sowie Einbringung der Pflanzen in der nassesten Jahreszeit (Frühjahr oder Herbst) vor der Austrocknung geschützt werden (Johnson et al. 2000b, Rochefort & Campeau 1997).

Das Aufbringen von Bunkerde¹ verbessert die Keim- und/ od. Etablierungsbedingungen der Diasporen, weil es zur Abpufferung von mineralisch beeinflussten Torfschichten dient, gegebenenfalls Diasporen enthält und aufschwimmt, so dass dadurch eine Schwingrasenbildung beschleunigt wird (Sliva 1997, vgl. Kap. 5.6). Auch Poschlod (1995) beschreibt die positive Auswirkung von Bunkerde auf die Etablierung hochmoortypischer Vegetation auf Frästorfflächen. **Da Bunkerde aber unterschiedlich**

¹ Bunkerde ist der vor der Abtorfung abgetragene, zur weiteren Verwendung unbrauchbare Vegetationshorizont bzw. die durchwurzelte Schicht (Poschlod 1990).

zusammengesetzt sein kann und damit unterschiedliche Merkmale aufweist, muß die Gültigkeit der o.g. Aussagen für die zur Verfügung stehenden Bunkerde-Typen überprüft werden.

Die Wiederbesiedlung von Torfstichen erfolgt durch eingewehte oder eingeschwemmte *Sphagnum*-Teilchen aus der Umgebung oder generativ über das Einwaschen von Sporen (Lütt 1992).

5.2 Hydrologische Bedingungen

Bei der Etablierung von Sphagnen auf abgetorften Flächen spielt der Wasserstand eine herausragende Rolle.

Durch Drainage und Entfernen der aeroben Schicht wird das Moor aufgrund der möglichen Sackung von $3,7 \text{ cm a}^{-1} \text{ m}^{-1}$ (langfristig $0,3 \text{ cm a}^{-1} \text{ m}^{-1}$) und damit Verringerung der Leitfähigkeit um über 75% und des Wasserhaltevermögens immer trockener (Price et al. 2000). Die Ansiedlung von tief wurzelnden und stark verdunstenden Gefäßpflanzen verstärkt diesen Effekt, indem der sommerliche Wasserstand in abgetorften Hochmooren meist unter den natürlicher Moore ($> - 30 \text{ cm}$) sinkt.

Für die Ansiedlung von Torfmoosen darf dieser aber nicht viel tiefer sinken als kurz unter die Oberfläche (Schouwenaars 1995) bzw. sollte die Bodenfeuchte mindestens 50% und der Bodenwasserdruck mindestens – 100 mb betragen (Price & Whitehead 2001).

Um eine positive Wasserbilanz (einen Wasserüberschuß) für die Sättigung des übriggebliebenen Torfes zu erreichen (Heathwaite 1995), also um eine Wiedervernässung zu ermöglichen (Campeau & Rochefort 2000, Quinty & Hood 1998, Rochefort et al. 2000, Schouwenaars 1995; vgl. Abb. 4), die Voraussetzung für eine wieder einsetzende Torfakkumulation ist (Pfadenhauer & Klötzli 1996) und den Gehölzaufwuchs verhindert (Sliva 1997), ist eine geringe Versickerungsrate von größter Wichtigkeit. Diese kann zum einen durch einen Versickerungswiderstand (z.B. durch eine Stauschicht aus Schwarz-Torf, Mudde, Ortstein oder Ton) (Blankenburg 1993 in Sliva 1997, Lütt 1992, Pfadenhauer & Klötzli 1996, Sliva 1998), zum anderen durch eine geringe Potentialdifferenz zwischen Moor- und Grundwasser erreicht werden. Torfdicke, Zersetzungsgrad und Lagerungsdichte bestimmen die hydraulische Leitfähigkeit des Torfes und sind im Voraus der Maßnahmen zu untersuchen, um deren Erfolg einschätzen zu können (Wassermanagementuntersuchungen) (Heathwaite 1995, Nick et al. 2001, Schouwenaars 1995). Des weiteren sind verschiedenen Maßnahmen für das hydrologische Management in abgetorften Mooren notwendig, die in der Praxis umfangreich getestet und in der Literatur beschrieben sind: Bugnon et al. (1997), Brüslisauer & Klötzli (1998), Eggelsmann (1988 in Ferland & Rochefort 1997), Heathwaite (1995), Larose et al. (1997), Lütt (1992), Nick et al. (2001), Poelman & Joosten (1992), Sliva (1998), Schouwenaars (1995), Wheeler & Shaw (1995).

Fehlt die Stabilität des hohen Wasserstandes, ist die Wiederbesiedlung von Torfmoosen ein sehr langsamer (Mawby 1995), aber trotzdem möglicher Prozeß (Famous et al. 1991 in Johnson et al. 2000a).

Sind bei nicht sehr tiefen Torfstichen die Gräben mit saurem, oligotrophen Wasser aus dem nicht abgetorften Gebiet bzw. mit Regenwasser vollgelaufen, bietet das eine gute Voraussetzung für die natürliche Regeneration, also der Wiederansiedlung von Sphagnen (Lavoie et al. 2000, Pfadenhauer & Klötzli 1996). Der Wasserhaushalt von Torfstichen wird bestimmt durch Reliefunterschiede, Humifikationsgrad und Grad der Be- und Entwässerung der umliegenden Flächen (Lütt 1992). Die Notwendigkeit des Vorhandenseins von Bunkerde als Voraussetzung für die Entwicklung torfbildender Vegetation in Torfstichen konnte durch Lütt (1992) nicht bestätigt werden. Bunkerde kann aber aufschwimmen und die Schwimmattenbildung stimulieren (Pfadenhauer & Klötzli 1996, vgl. Kap. 5.6).

5.3 Wasserqualität

Aufgrund der vermuteten Phosphor-Limitation des Torfmoos-Wachstums in den meisten Teilen Europas (Verhoeven et al. 1995 in Risager 1998; vgl. Kap. 3.2.2.1) kann durch eine leichte Phosphor-Düngung (1 bis 2 g Phosphor m⁻²; Ferland & Rochefort 1997, Sliva 1998) die Pflanzenetablierung gefördert werden (Quinty & Rochefort 2000, Ferland & Rochefort 1997, Hoosbeek et al. 2000, Sliva 1998, Money 1995), was die Neigung zur (Wind-)Erosion und Wasserabfluß verringert. Ein Problem bei der Düngung sind die noch unerforschten Grenzwerte, so dass die Ansiedlung unerwünschter Arten (z.B. Algen) unterbleibt (Money 1995). Rochefort et al. (1995) geben an, dass sowohl bei einer Düngung mit 10 g 12-12-12 NPK (0,016%) + 9,25 g CaCO₃ + 9,25 g MgCO₃ pro 60 l Gefäß als auch bei der Düngung mit 2-11-0 NPK (8,55 g (0,014%) (P₂O₅ 15% + org. Material 15%) + 9,25 g CaCO₃ + 9,25 g MgCO₃) ein verstärktes Wachstum (im Sinne von Expansion) von *S. nemoreum* (= *S. capillifolium*) auftritt, jedoch bei letzterer vermutlich wegen einer geringeren Stickstoff-Konzentration nach einem Monat weniger Algen vorgefunden wurden.

Auf gedüngten Flächen empfehlen Ferland & Rochefort (1997) das Anpflanzen oder Ansaat von *Eriophorum vaginatum*, um übermäßige Nährstoffe dem Torf zu entziehen und erst dann *Sphagnum*-Diasporen auszubringen.

In Regionen mit hoher Stickstoff-Deposition bzw. hohen Ammonium-Konzentrationen ist die Chance auf Regenerationserfolg abgetorfter Hochmoore, also v.a. die Etablierung von Torfmoosen reduziert (Rudolph & Voigt 1986, Twenhöven 1992), **weshalb für eine Kultivierung von Sphagnen Standorte mit geringerer Stickstoff-Deposition zu bevorzugen sind.**

Wheeler et al. (2000) schlägt die möglicherweise schnellere Etablierung von Sphagnen auf Niedermoorstandorten vor.

5.4 Strohaufbringung

Das Aufbringen von Stroh mittels „Futterblaser“ zur Schaffung geeigneter klimatischer Verhältnisse (Absenkung der Bodentemperatur, Verminderung der Verdunstung im Sommer) und dadurch Verbesserung der Wasserverfügbarkeit für Pflanzen (Erhöhung des Bodenwassergehaltes, Verringerung der Bodenwasserspannung, Verhinderung der oberflächigen Austrocknung im Sommer) fördert die Etablierung einer Vegetationsdecke (Ferland & Rochefort 1997, Quinty & Hood 1998, Rochefort et al. 2000, Sliva 1997, Wrobel 2001). Quinty & Rochefort (2000) berichten von weiteren positiven Eigenschaften des Strohs, das den Regenaufprall vermindert, die Wasserenergie zerstreut sowie die Anzahl und Intensität der Frost-Tau-Zyklen, die eine Etablierung der Moose verhindern, mindert. Ist die Strohschicht zu dick, ist das Torfmoos-Wachstum aus Mangel an umsetzbarer Lichtenergie gering (Quinty & Hood 1998, Wrobel 2001). Im Vergleich zwischen Beschattung und Strohaufgabe kommt Wrobel (2001) zu dem Ergebnis, dass letztgenannte Methode die geeignetere ist, da hierdurch die mikroklimatischen Verhältnisse an der Mooroberfläche aufgrund verringerter Wasserspannung und erhöhten Bodenwassergehaltes günstiger sind, auch wenn das Photosynthesevermögen der Sphagnen verringert ist. Außerdem ist eine Strohaufgabe billiger und besser durchführbar als künstliche Beschattung. Price (1998) empfiehlt eine Strohaufgabe von 2250 kg ha⁻¹.

Da Stroh mit der Zeit zersetzt wird, dient es nicht nur als Schutz bei der Etablierung der Torfmoose sondern auch als Nährstoffquelle (Wrobel 2001). Die Substratqualität dürfte durch Stroh nicht beeinträchtigt werden.

5.5 Gefäßpflanzen

Im Prozeß der Etablierung von Torfmoosen auf abgetorften Standorten können die höheren Pflanzen eine Schlüsselrolle spielen (Sliva 1997). Auf trockenen Standorten siedeln sich die Sphagnen unterhalb der *Eriophorum vaginatum*-Bulte an, deren Schutzwirkung durch höhere Konzentrationen an pflanzenverfügbaren Nährstoffen und Erhöhung der Boden- und Luftfeuchte sowie die Minderung der extremen Temperaturen, zum Ausdruck kommen (Sliva 1997, Grosvernier et al. 1995). Die Gemeinschaft mit Gefäßpflanzen (z.B. auch *Eriophorum vaginatum*) bietet (in den Bergen des Schweizer Jura) durch das günstigere Mikroklima eine effektive Alternative zum Fehlen eines ständig hohen Wasserstandes (Grosvernier et al. 1995).

Auf Standorten mit Wasserstandschwankungen über die Torfoberfläche hinaus wirkt *Eriophorum vaginatum* als Trägerpflanze (Sliva 1997).

An Standorten mit hoher Wind- und Wassererosion sind dichte Pflanzen, wie *Eriophorum angustifolium*, möglicherweise ein besserer Schutz für die Torfmoose als Stroh (Boudreau & Rochefort 2000) und als Ericaceen, bei denen das Mikroklima durch höhere Strahlungsdurchlässigkeit, dadurch höhere Temperaturen sowie niedrigeren Wasserspiegel und geringere Wasserspannung und dadurch geringere Luft- und Bodenfeuchte ungünstiger ist (Boudreau & Rochefort 1998). Auch Ferland & Rochefort (1997) und Nick et al. (2001) erwähnen einen positiven Effekt des gleichzeitigen Anpflanzens bzw. Ansaats (besonders auf nassen Teilstandorten) von *Eriophorum angustifolium* auf das Überleben der Sphagnen.

Auf die unterstützende Wirkung von Gefäßpflanzen bei der Bildung von Schwimmmatten an Standorten mit andauernder Überflutung wird in Kap. 5.6 eingegangen.

Die Wiederbesiedlung von Frästorffeldern kann durch Ansaat und/ oder Anpflanzungen beschleunigt werden, was aber eine Optimierung der Keim- und Etablierungsbedingungen für die Pflanzen voraussetzt (Sliva 1997). Eine Beschattung der Diasporen kann positiv wirken, setzt aber die Vitalität der Keimlinge herab (Salonen 1992 in Sliva 1997). *Eriophorum vaginatum* ist für seine Eigenschaft bekannt, nackten Torf besiedeln zu können (Gartner et al. 1986 in Grosvernier et al. 1995), breitet sich aber nur in Hauptwindrichtung aus, was es bei dessen Ansaat zu beachten gilt (Nick et al. 2001). Quinty & Rochefort (1998) beschreiben eine positive Wirkung von Düngung auf das Keimen und Gedeihen von *Eriophorum*-Samen, wohingegen diese bei *Eriophorum*-Transplantaten keine Auswirkung hatte und sich Strohabdeckung negativ auswirkte. Eine Massenausbreitung von *Eriophorum vaginatum*, wie oft berichtet, ist aber kein Indikator für den Erfolg der Hochmoorregeneration (Pfadenhauer & Klötzli 1996).

Eine andere Gefäßpflanze, die auf abgetorften Flächen oft auftritt, ist die hochmooruntypische *Molinia caerulea*. Sie gilt als Pionierpflanze, die durch Sukzession zum Hochmoor oder zu einem Wald (*Betula*) verschwindet (Nick et al. 2001). *Molinia* wächst zwar horstig, aber durch die dichte Streu zwischen den Horsten ist eine Ansiedlung für lichtbedürftige, kleinwüchsige Pflanzen wie Torfmoose schwierig (Nick et al. 2001). Bei der Konkurrenz zwischen *Molinia* und *Eriophorum* entscheidet die Wasserqualität: durchläuft das Wasser den Torf zügig, also bei guter Durchlüftung (auch durch Entwässerung), ist *Molinia* im Vorteil (Nick et al. 2001). Oft stellt das Aufwachsen von *Molinia* und *Betula* anstelle von *S. recurvum* oder *S. cuspidatum* (z.B. in den Niederlanden) bei der Hochmoorregeneration ein Problem dar (Roelofs et al. 2000), dem Nick et al. (1993) und Tomassen et al. (2001) durch Überstauung, kontrolliertes Abbrennen, Beweidung und Abmähen und Meade (1992) durch einen stabilen, hohen Wasserspiegel zu begegnen versuchen. Eine wirksame Methode, dem Aufkommen von *Betula* und anderer Gebüschvegetation zu begegnen, erweist sich regelmäßiges Mulchen (alle 2 – 3 Jahre) als geeignet, wie auf dem Gelände des Marine-Senders Ramsloh gesehen (30.07.2001) (Abb. 4).



Abb. 4: Mulchen als Maßnahme gegen aufkommende Gehölze zur Freihaltung des Geländes vom Marine-Sender Ramsloh; Abb. zeigt gemulchten neben ungemulchtem Bereich und gewachsenes *S. papillosum*.

Bei der Verwendung von Gefäßpflanzen zur Etablierung von Torfmoosen auf abgetorften Flächen, sowie der produktivitätssteigernden Wirkung einer moderaten Beschattung besteht aber die Frage, wie diese die Substratqualität beeinflussen.

5.6 Schwimmdeckenbildung

In andauernd mehr als 20 cm (und weniger als 2 m (Tallis 1973)) überfluteten Bereichen ist die Bildung von Schwimmdecken die einzige Möglichkeit zur Ansiedlung von Sphagnen, da die meisten Torfmoose gegenüber Überschwemmung sensibel sind (Joosten 1992 in Pfadenhauer & Klötzli 1996). Hierbei spielen schnellwachsende Verlandungspioniere eine wichtige Rolle (Sliva 1997). Die Gefäßpflanzen durchbrechen die Wasseroberfläche und reduzieren die Wellenbewegung (Money 1995). An den aus dem Wasser herausragenden Sprossen können die Sphagnen (*S. cuspidatum*) anhaften (Sliva 1997). Bei der Verwendung von Verlandungspionieren als Hilfe zur Schwimmdeckenbildung ist auf deren unterschiedliche Ansprüche zu achten: während *Carex rostrata* gegenüber längeren Staunäseperioden (stark reduzierenden Bedingungen) empfindlich ist, ertragen *Potentilla palustris*, *Eriophorum angustifolium* und *Carex lasiocarpa* längere Überstauungen. *Potentilla palustris* und *Carex lasiocarpa* sind in Bezug auf Nährstoff- und Basenversorgung mäßig anspruchsvoll, *Carex rostrata* und *Eriophorum angustifolium* besiedeln nährstoffarme Standorte (Oberdorfer 1977 in Ruthsatz 1981). Des Weiteren kann die Entwicklung einer Torfmoos-Schwimmdecke durch schwimmdeckenbildende Pflanzen wie *Menyanthes trifoliata* und *Juncus bulbosus* unterstützt werden (Money 1995). Schwimmt Bunkerde auf, kann diese auch zur Schwimmdeckenbildung beitragen (Pfadenhauer & Klötzli 1996). Aber auch künstlich hergestellte Schwimmdecken aus Bambusrohr und Netlon (Nylon?)

Netz, wie von Money (1995) verwendet, sind denkbar, denn hier gelang eine Etablierung von *S. cuspidatum*, *S. recurvum* und *S. auriculatum*, vermutlich durch das schnelle Wachstum dieser drei Arten aber nicht von *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. capillifolium*, *S. palustre* und *S. fimbriatum*.

Ein auf dem Wasser schwimmender Körper führt zu einer ständigen Wassersättigung der Torfmoos-Decke (Money 1995), da er sich durch Aufschwimmen und Absinken an den Wasserstand anpassen kann (Ruthsatz 1991). Der Gefahr der Verbuschung durch Moorweiden bzw. des Aufkommens von *Molinia* und *Betula* kann ein konstant hoher Aufstau entgegenwirken (Money 1995, Ruthsatz 1991). Bei fehlendem Kontakt mit dem Untergrund werden die Nährstoffe durch den Regen ausgewaschen (Ruthsatz 1981).

Da die Überstauung abgetorfte Flächen vermutlich einfacher zu realisieren ist als das Einstellen eines konstant hohen Wasserstandes nahe der Mooroberfläche, gilt es der Bildung von Schwimmmatten besondere Beachtung zu schenken. Bei der Auswahl der geeigneten Methode ist zum einen auf deren Erfolg, zum anderen auf die Verfügbarkeit der eingesetzten Materialien zu achten (Bunkerde ist in Niedersachsen weit mehr vorhanden als Bambus...).

5.7 Geeignete Torfmoos-Arten

Ferland & Rochefort (1997), Rochefort & Bastien (1998) sowie Sliva (1997) empfehlen die Einbringung einer Mischung vieler (Bult-, Rasen-, Schlenken-)Arten, um so die Adaptation der Mooschicht an verschiedene Klimate (z.B. unterschiedlich nasse Sommer) zu ermöglichen bzw. stärkeren Wasserstandsschwankungen zu begegnen. Dahingegen schlagen Grosvernier et al. (1997) *S. fallax* als Pionier bei der Wiederbesiedlung abgetorfte Moore vor, auf dem sich dann für Hochmoore typische Torfmoose ansiedeln können. Obwohl zu erwarten ist, dass das relativ austrocknungsresistente *S. fuscum* die am besten an trockene, nackte Torfe angepasste *Sphagnum*-Art ist, eignet sich *S. fallax* aufgrund seiner hohen Wachstumsrate, der Kapazität, Rasen zu bilden und noch höherer Austrocknungsresistenz besser zur Wiederbesiedlung (Grosvernier et al. 1995). *Sphagnum*-Decken aus *S. fallax* (in Norddeutschland) oder *S. recurvum* agg. und *S. angustifolium* (in Süddeutschland und der Schweiz) weisen neben *S. cuspidatum* eine hohe Produktivität auf, garantieren eine schnelle Torfbildung (Lütt 1992) und sind an die aktuell höheren Stickstoff-Depositionen besser angepasst (Twenhöven 1992). Durch *Sphagnum*-Arten (z.B. die Schlenkenart *S. cuspidatum*) gebildete, flutende Decken können Schwankungen des Wasserspiegels ausgleichen und sind nach Verdichtung Substrat für Bultarten (Mawby 1995, Sliva 1997). Für *S. magellanicum* und *S. capillifolium* gibt Quilty (1996 in Sliva 1997) eine erfolgreiche Etablierung auf trockener (mittlerer Wasserstand – 10 cm), vegetationsfreier Oberfläche nach Anstreu und Abdeckung mit Stroh an, weist aber gleichzeitig auf geringe Zuwachsraten hin.

Um die Menge des benötigten Materials zu minimieren, ist die Auswahl geeigneter Arten und Dichten entsprechend der Trockenheit der Oberfläche wichtig, wobei die Verbesserung der Feuchtigkeitsbedingungen die benötigte Anzahl an Diasporen mindert (Campeau & Rochefort 1996).

Die hier genannten, zur Etablierung auf abgetorfte Flächen geeigneten *Sphagnum*-Arten sind im Hinblick auf die Kultivierung von Torfmoosen z.T. nicht geeignet (z.B. *S. cuspidatum*) und nur als Unterstützung für die Ansiedlung der gewünschten Arten anzusehen.

5.8 Reihenfolge der Maßnahmen

Nach Sliva (1998) ist für eine erfolgreiche Etablierung einer Pflanzendecke folgende Reihenfolge an Maßnahmen einzuhalten (4-Phasen-Modell):

1. Nach Flächenvorbereitung und Wiedervernässung: während des 1. Jahres so viel wie möglich Regenwasser zurückhalten, um Torfquellung zu beschleunigen; Beobachtung der Wasserdynamik.
2. Im 2. Jahr Absenken der Wasserstände bis Torfoberfläche und Aufbringen von samenreichem *Calluna/Molinia*-Mulch und lokalen Seggen, Anpflanzen von Pionierpflanzen (z.B. *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium*) + gegebenenfalls Phosphor-Düngung (10 bis 20 kg Phosphor ha⁻¹).
3. Sobald die Vegetation mehr als 2/3 der Fläche bedeckt (nach 2-3 Jahren) erfolgt das Anheben des mittleren Wasserstandes auf maximal 20 cm und werden *Sphagnum*-Fragmenten (Mix lokaler Torfmoose) ausgebracht.
4. Sobald eine Torfmoos-Decke ausgebildet ist (nach weiteren 3-5 Jahren), kann der Wasserstand um weitere 25-30 cm angehoben werden (ähnlich der Dammhöhe).

LeQuere & Samson (1998) und Johnson et al. (2000b) betonen, dass der Herbst als „Pflanzzeit“ zu bevorzugen ist, weil dieser durch ausreichend Niederschlag und wenig Evaporation gekennzeichnet ist.

6. Sphagnum-Arten

Im Folgenden werden Untersuchungsergebnisse zu folgenden *Sphagnum*-Arten zusammengestellt:

Sektion Acutifolia

- *S. capillifolium*
- *S. fimbriatum*
- *S. fuscum*
- *S. rubellum*
- *S. warnstorffii*

Sektion Cuspidata

- *S. balticum*
- *S. cuspidatum*
- *S. majus*
- *S. pulchrum*
- *S. recurvum* (*S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. flexuosum*)
- *S. riparium*

Sektion Cymbifolia

- *S. imbricatum*
- *S. magellanicum*
- *S. palustre*
- *S. papillosum*

Sektion Squarrosa

- *S. squarrosum*

Sektion Subsecunda

- *S. auriculatum*
- *S. subsecundum*

Für die höchsten Produktivitäts-Werte wurden die Standortbedingungen (in Fußnoten) angegeben.

6.1 Sektion Acutifolia

6.1.1 *Sphagnum capillifolium*

S. capillifolium wächst v.a. in subkontinentalen und kontinentalen Gebieten (Gignac 1993). Als Bultart hat es die Fähigkeit, aufgrund der Morphologie relativ feucht zu bleiben, was die Notwendigkeit zu einer hohen Photosyntheserate bei geringem Wassergehalt überflüssig macht (Titus & Wagner 1984). Lediglich zwei Angaben zur Produktivität wurden gefunden (Tab. 1).

Tab. 1: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. capillifolium*

$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
166 – 213	Francez 1992
360 - 454 ²	Gerdol 1995

Nach Beobachtungen im Freiland geben Titus & Wagner (1984) einen durchschnittlichen Wasserstand von – 41 cm unter Moosoberfläche an. Obwohl eine Bultart, wächst *S. capillifolium* aber in der Schlenke besser (größerer Massezuwachs) als im Bult (Clymo & Hayward 1982, Ratcliffe & Walker 1958 in Hayward & Clymo 1983).

Rochefort et al. (1995) stellten für *S. capillifolium* nach Düngung mit 12/ 12/ 12 NPK (10 g auf 60 l) eine schnellere Entwicklung fest. Die optimale Temperatur für die höchste Netto-Photosyntheserate beträgt 17°C, darf aber infolge saisonaler Akklimatisierung um $\pm 2^\circ\text{C}$ schwanken (Titus & Wagner 1984). Der Lichtkompensationspunkt³ beträgt 50 – 65 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR), die Lichtsättigung⁴ liegt bei 500 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR) (Titus & Wagner 1984).

S. capillifolium wächst in zwei Phasen: April bis Ende Juli und am Ende der Vegetationsperiode (Francez 1992).

Die Zersetzung von *S. capillifolium* wurde von Clymo (1965a in Johnson & Damman 1991) untersucht:

Tab. 2: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. capillifolium*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
10 - 17	-	-	Clymo 1965

² Standortbedingungen (für 454): Nd. Mai – Okt. 781 mm; \varnothing Temp. 9,6°C

³ Lichtkompensationspunkt ist diejenige Lichtintensität, bei der die O_2 -Produktion (oder CO_2 -Verbrauch) der Photosynthese gerade die O_2 -Aufnahme (bzw. CO_2 -Produktion) der Atmung kompensiert. Die Nettophotosynthese ist am Lichtkompensationspunkt gleich Null (Strasburger 1991).

⁴ Lichtsättigung ist diejenige Lichtintensität, bei deren weiterer Steigerung die Photosyntheseintensität nicht mehr beeinflusst wird (Strasburger 1991).

6.1.2 *Sphagnum fimbriatum*

Obwohl *S. fimbriatum* gegenüber Austrocknung sehr empfindlich ist, ist es weit verbreitet, da es v.a. leicht beschattete Bereiche besiedelt (Ruthsatz 1996), wo die Evaporation gehemmt und der Wasserstreß damit niedriger ist (Gignac 1993). Das natürliche Vorkommen von *S. fimbriatum* sind Erlbruchwälder, Weidengebüsche und Kolkränder. Das Torfmoos ist Primärbesiedler auf gestörten und/oder schattigen, trockenen oder wechselfeuchten, nährstoffreicheren Standorten (Lütt 1992), wie z.B. auf staunassen, mineralisierten Hochmoortorfen, Rändern mesotropher Torfstiche und selten auch schwingdeckenbildend in Torfstichen (Bertram 1988 in Ruthsager 1996).

S. fimbriatum ist für seine regelmäßige Sporangienbildung (Paul 1997, Ruthsatz 1996) und seine erfolgreiche Produktion von Gametophoren aus Fragmenten und Sporen (Andrus 1986) bekannt, so dass eine leichte Verbreitung möglich ist.

Konkrete Werte für die Produktivität von *S. fimbriatum* wurden nicht gefunden. Lütt (1992) gibt aber an, dass die Art nur eine geringe Produktivität und eine hohe Zersetzbarkeit aufweist.

Das Wachstum von *S. fimbriatum* wird durch eine gute Basenversorgung gefördert (Ruthsager 1996). *S. fimbriatum* ist an einen höheren pH-Wert und höhere Ca-Konzentrationen physiologisch angepasst (Lütt 1992).

Die *Sphagnum*-Art ist relativ tolerant gegenüber atmosphärischer Verunreinigung (Blei und Cadmium), die selten so hoch ist, dass eine Schädigung des Torfmooses eintritt (bis 1 mmol l^{-1} Blei keine vollständige Wachstumshemmung und bis $10^{-2} \text{ mmol l}^{-1}$ Cadmium ohne Einfluß auf das Wachstum) (Simola 1977). Die Unempfindlichkeit der Phosphor-Fixierung bei relativ hohen Aluminium-Konzentrationen (5 mg Al l^{-1}) und deren Zunahme bei saurem Wasser (niedriger pH: 3,1 – 3,5) kann als Konkurrenzvorteil von *S. fimbriatum* an versauerten, aquatischen Standorten gesehen werden (Witters et al. 1984).

6.1.3 *Sphagnum fuscum*

S. fuscum ist eine Art ombrotropher Bulle (Lindholm & Vasander 1990). Es wächst auf dem trockensten Teil des Bultes (Rydin 1993a), da es in der Lage ist, dichte Polster mit effizientem kapillaren Netzwerk zu bilden (Grosvernier et al. 1997, Lindholm 1990) und so die Austrocknung zu verhindern (Jauhiainen 1998). Also nicht eine höhere Austrocknungsresistenz, sondern die bessere Fähigkeit, Wasser durch Bulle zu transportieren, verschafft *S. fuscum* einen Konkurrenzvorteil in trockenen Situationen (Grosvernier et al. 1997).

Aufgrund der Morphologie (dichte Polster) sind weder Längen- noch Massewachstum durch den Wasserstand beeinflusst (Grosvernier et al. 1997). Nach Overbeck & Happach (1957) profitiert das Torfmoos von einem Wasserstand nahe dem Capitulum, was von Jauhiainen (1998) durch Freilandbeobachtungen nicht bestätigt werden kann. Bei einem Wasserstand von – 10 cm wird *S. fuscum* nur unregelmäßig beobachtet, denn wenn es zu dicht am Wasser wächst, breiten sich Algen aus und die Mortalität steigt (Rydin 1986 in Rydin 1993a). Der höchste, ertragbare Wasserstand wird bestimmt durch die Intoleranz gegenüber Überflutung, nicht durch die Konkurrenz (Rydin 1993a).

Im Gegensatz zu den Aussagen von Grosvernier et al. (1997) konnte Lütt (1992) feststellen, dass *S. fuscum* im Schlenkenniveau die meiste Biomasse produziert, hier aber durch konkurrenzkräftigere Schlenkenbewohner auf trockenere Bultstandorte abgedrängt wird. Dahingegen konnte Rydin (1993b) nachweisen, dass *S. fuscum*, in eine (nicht sehr nasse) Schlenke verpflanzt, sich durchaus behaupten kann. Johansson & Linder (1980 in Rydin 1993a) geben eine höhere Photosyntheserate in feuchteren Habitaten an, Rydin (1993a) konkretisiert das auf 5 cm über dem Wasserspiegel. Dahingegen gibt Wallen et al. (1988) für die höchste photosynthetische Aktivität einen Wasserspiegel von – 20 cm an. Der optimale Wassergehalt für die Netto-Photosyntheserate beträgt 1000% (Silvola & Aaltonen 1984 in Wallen et al. 1988).

S. fuscum wächst unter minerotrophen Bedingungen besser als unter den oft nährstofflimitierten auf Bulten (Rochefort et al. 1990). Jauhiainen (1998) gibt an, dass die Zugabe von 30 kg N ha⁻¹ a⁻¹ für den Biomassezuwachs von *S. fuscum* aus Süd-Finnland (einem Gebiet mit 6 – 10 kg N ha⁻¹ a⁻¹ Stickstoff-Deposition), optimal sind. Bei der Zugabe von 100 kg N ha⁻¹ a⁻¹ ist die Aufnahmekapazität von Stickstoff im Torfmoos überschritten und der Stickstoff zerstört Funktionen in der Zelle (Jauhiainen 1998). Nach Silvola (1990) steigt die Photosyntheserate (bei kurzzeitigen Messungen) mit steigendem Wassergehalt bis 2000% und steigender CO₂-Konzentration bis 8000 ppm CO₂; beträgt der Wassergehalt weniger als 600%, ist ein starker Abfall der Photosyntheserate zu verzeichnen. Bei erhöhter CO₂-Konzentration zwischen 350 und 700 ppm steigt die Netto-Photosyntheserate kurzfristig, nimmt aber langfristig gegenüber der bei 350 ppm wieder ab (Jauhiainen 1998), wohingegen bei 2000 ppm CO₂ kein Rückgang zu verzeichnen ist. Durch einen höheren Strahlungsflux nimmt die Netto-Photosyntheserate von *S. fuscum* unabhängig von der CO₂-Konzentration zu (Jauhiainen 1998). Die Photosyntheserate ist bei einem pH-Wert von 7,5 gegenüber 5,2 um 55% reduziert, ihr Maximum liegt unter einem pH-Wert von 5,2 (Haraguchi 1996 in Wrobel 2001). Das Wachstum von *S. fuscum* ist beschränkt auf die Zeit, wo die Temperaturen 0°C überschreiten (Lindholm 1990).

Tab. 3: Produktivitäts-Werte in g m⁻² a⁻¹ für *S. fuscum*

	g m ⁻² a ⁻¹	Quelle
Bult	148,4	Johnson & Damman 1993
	147,9	Johnson & Damman 1993
	80 - 240	Ilomets 1982
	424-801 ⁵	Overbeck & Happach 1957
	200-320	Overbeck & Happach 1957
	17	Reader & Steward 1971 in Pedersen 1975
	69 – 119	Rochefort et al. 1990
	196 - 232	Rochefort et al. 1990
	139 – 303	Rochefort et al. 1990
	70	Rosswall et al. 1975 in Rochefort et al. 1990
	250	Silvola & Hanski 1979 in Rochefort et al. 1990
	220 – 290	Tolonen (mdl.) in Rochefort et al. 1990
	195	Pakarinen in Rochefort et al. 1990
	90	Damman 1978 in Rochefort et al. 1990
	75 – 83	Bartsch & Moore 1965 in Rochefort et al. 1990
	270	Bellamy & Rieley 1967 in Rochefort et al. 1990
	50	Reader & Steward 1971 in Rochefort et al. 1990
	240 ⁶	Pakarinen & Gorham 1983
	40 – 80	Overbeck & Happach 1957 in Lindholm & Vasander 1990
	270	Bellamy & Rieley 1967 in Lindholm & Vasander 1990
	7 – 8	Reader & Steward 1972 in Lindholm & Vasander 1990
	380 – 530	Ilomets 1976 in Lindholm & Vasander 1990
	70 – 90	Hramov & Valuckij 1977 in Lindholm & Vasander 1990
	70 – 330	Pakarinen 1978 in Lindholm & Vasander 1990
	70	Lindholm 1979, 1990, Vasander 1982 in Lindholm & Vasander 1990
	250	Silvola & Hanski 1979 in Lindholm & Vasander 1990
	4 – 8	Luken & Billings 1983 in Lindholm & Vasander 1990
	190	Eliina et al. 1984 in Lindholm & Vasander 1990
	142 – 414	Tolonen et al. 1988 in Lindholm & Vasander 1990
	75 – 84	Moore 1989 in Lindholm & Vasander 1990
	270 - 320 ⁷	Lindholm & Vasander 1990

⁵ Standortbedingungen: ohne Angaben

⁶ Standortbedingungen: kontinental (Ontario, Kanada)

⁷ Standortbedingungen: 13.7.84: Wasserstand – 20 cm; pH 4,0; Leitfähigkeit 21 µS

Bei der Etablierung von Torfmoosen auf abgetorfte, nackten Torf entwickelte sich *S. fuscum* v.a. in Mischkultur mit *S. magellanicum*, *S. capillifolium* und *S. angustifolium* besser als die anderen genannten Arten (Chiriono & Rochefort 2000). Ein höherer Wasserspiegel verbesserte geringfügig den Regenerationserfolg (Rochefort et al. 1995). Capitulum und Stämmchen etablieren sich am besten (Rochefort et al. 1995).

Die Angaben über die Zersetzungsrate von *S. fuscum* gehen z.T. weit auseinander, vermutlich aufgrund unterschiedlicher Untersuchungsmethoden:

Tab. 4: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. fuscum*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
0,1	-	-	Reader & Steward 1972 in Johnson & Damman 1991
5,4	-	-	Rosswall et al. 1975 in Johnson & Damman 1991
12	16	14	Rochefort et al. 1990 in Johnson & Damman 1991
13,6	15,1	-	Johnson & Damman 1991

Die Akkumulationsrate eines ca. 500 Jahre alten *S. fuscum*-Torfes beträgt nur $93 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Gaudig 2000; vgl. Tab. 5).

Tab. 5: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ von *S. fuscum*

cm a^{-1}	$\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$	Quelle
0,25	93	Gaudig 2000
	13 - 142	Ilomets 1982

6.1.4 *Sphagnum rubellum*

S. rubellum, bei Frahm & Frey (1987) als eigenständige Art dargestellt, wird manchmal auch als var. *tenellum* zu *S. capillifolium* gestellt oder gänzlich mit dieser Art vereinigt. Hier werden ausschließlich Angaben aufgeführt, die ausdrücklich für *S. rubellum* gelten.

S. rubellum besiedelt trockenere Habitate (Bultstandorte), ist aber auch in Rasen und Schwingdecken zu finden (Lütt 1992).

Tab. 6: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. rubellum*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Bult	203	Lütt 1992
	462 ⁸	Lütt 1992
	180	Clymo & Reddaway 1971 in Lütt 1992
	130	Clymo & Reddaway 1974
	430 ⁹	Clymo 1970
	70 - 240	Ilomets 1982
Schlenke	430 ¹⁰	Clymo 1970
	280	Ilomets 1982
	212 - 261	Overbeck & Happach 1957
	366 - 959	Overbeck & Happach 1957
	240 - 430	Clymo 1970
	69 - 79	Moore 1989 in Gerdol 1995

Die Produktivität von *S. rubellum* steigt mit zunehmender Feuchtigkeit des Habitates: im Rasenniveau weist das Torfmoos ein stärkeres Wachstum in Länge und Trockenmasse auf als im Bult (Clymo & Reddaway 1991 in Rydin 1993a), produziert aber im Schlenkenniveau die meiste Biomasse (Lütt 1992). Durch konkurrenzkräftigere Schlenkenarten wird das Torfmoos aber auf Bultstandorte abgedrängt (Lütt 1992).

Nach Rydin (1993a) liegt die höchste Photosyntheserate bei 5 cm über dem Wasserspiegel, nach Lütt 1992 und Wallen et al. (1988) bei 20 cm darüber. Der optimale Wassergehalt für die Netto-Photosyntheserate beträgt 1000 – 1400% (Grace 1970 in Clymo 1973), darunter sinkt die Rate sehr schnell, darüber sinkt sie langsamer.

Durch seine hohe Wuchsdichte wird das Wasser zurückgehalten, so dass Assimilation auch bei Trockenheit möglich ist (Lütt 1992). Das Wasserhaltevermögen von *S. rubellum* beträgt da 14 bis 20fache des Trockengewichtes (Overbeck & Happach 1957). Bei fallendem Wasserstand verringert sich die Verdunstung (Overbeck & Happach 1957).

Hohe Ammonium-Konzentrationen von $505 \mu\text{mol l}^{-1}$ hemmen das Wachstum von *S. rubellum*, während bei $55 \mu\text{mol l}^{-1}$ das höchste Wachstum festgestellt wurde (Lütt 1992).

S. rubellum kommt nur bei einer geringen pH-Wert-Amplitude vor: 3,6 bis 4,2 und bevorzugt Standorte ohne Schatten (Lütt 1992).

Für einen ca. 2000jährigen *S. rubellum*-Torf eines Kesselmoores liegt eine Angabe zur Akkumulationsrate vor:

Tab. 7: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ von *S. rubellum*

cm a^{-1}	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
0,36	154	Gaudig 2000

⁸ Standortbedingungen: Wasserstand \varnothing - 19,2 cm, Tiefsstand - 26 cm, Amplitude 13 cm; Temperatur Oberfläche \varnothing pro Monat 1,7 bis 18,6°C, Amplitude pro Monat 0,8 bis 29,5°C; Temperatur in 5 cm Tiefe \varnothing pro Monat 1,6 bis 18,3°C, Amplitude pro Monat 1,8 bis 19,9°C (→ extreme Oberflächentemperaturen u. extreme Temperaturamplituden, geringe Eindringtiefe von Temperaturschwankungen in den Torfkörper, ganzjährig auftretende Fröste); pH \varnothing 4,1 (3,5 – 4,4); korrigierte Leitfähigkeit bei 20°C \varnothing 60 μS (8 - 117); Na \varnothing 9,8 mg/l (7,6 – 13,7); K \varnothing 1,45 mg/l (0,45 – 3,1); Ca \varnothing 1,1 mg/l (0,7 – 1,6); Mg \varnothing 1,4 mg/l (0,8 – 2,4); NH₄ \varnothing 0,14 mg/l (0,05 – 0,3); NO₃ \varnothing 0,006 mg/l (0 – 0,02); PO₄ \varnothing 0,17 mg/l (0,16 – 0,18)

⁹ Standortbedingungen: Wasserstand Bult (definiert nach dem Vorkommen von *S. rubellum*)

¹⁰ Standortbedingungen: Wasserstand Schlenke (definiert nach dem Vorkommen von *S. cuspidatum* u./ od. *S. recurvum*)

6.1.5 *Sphagnum warnstorffii*

S. warnstorffii ist eine kleine, mesotrophe Art, die das Rasenniveau bevorzugt und relativ dichte Bestände bildet (Lindholm & Vasander 1990). In Deutschland ist es selten und stark im Rückgang (Frahm & Frey 1987).

Tab. 8: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. warnstorffii*

$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
108 – 142	Moore 1989 in Lindholm & Vasander 1990
260 - 350 ¹¹	Lindholm & Vasander 1990

S. warnstorffii zeigt eine Toleranz gegenüber hohen Kalzium-Konzentrationen und hohem pH-Wert (Jauhiainen 1998). Mit zunehmender Stickstoff-Deposition steigt die Capitulum-Dichte und die Sproß-Trockenmasse. Bei sehr hoher Stickstoff-Deposition ($100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{a}^{-1}$) bleiben die Längenzunahme und Trockenmasseproduktion auf niedrigerem Niveau (Jauhiainen 1998). Da das N:P-Verhältnis mit zunehmender Stickstoff-Deposition stieg, obwohl keine Phosphor-Limitation vorlag, ist auf Dauer mit der Verringerung der Lebensfähigkeit zu rechnen (Jauhiainen 1998).

Bei zunehmender, atmosphärischer CO_2 -Konzentration nehmen Capitulum-Dichte sowie die Trockenmasse von Capitulum und Stämmchen zu (Jauhiainen 1998).

¹¹ Standortbedingungen: 13.7.84: Wasserstand – 15 cm; pH 5,9; Leitfähigkeit 58 μS

6.2 Sektion Cuspidata

6.2.1 *Sphagnum balticum*

Verbreitungsschwerpunkt von *S. balticum* ist, wie aus dem Name zu vermuten, der baltische Raum und Skandinavien (Daniels & Eddy 1985).

Für *S. balticum* wurden mehrere Angaben zur Produktivität gefunden:

Tab. 9: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. balticum*

$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
413 ± 79^{12}	Aerts et al. 2001
398 ± 107^{13}	Aerts et al. 2001
496 ± 74^{14}	Aerts et al. 2001
365 ± 86	Aerts et al. 2001
38	Rosswall et al. 1975 in Lindholm & Vasander 1990
50-480 ¹⁵	Ilomets 1981, 1982 in Lindholm & Vasander 1990
190	Vasander 1982 in Lindholm & Vasander 1990
50 - 760 ¹⁶	Ilomets 1982
165	Rosswall et al. 1975 in Aerts et al. 1992
109	Aerts et al. 1992

Die Zugabe von 2 – 4 $\text{g NH}_4\text{-N m}^{-2} \text{a}^{-1}$ stimuliert die Produktivität, wohingegen die Zugabe von 2 – 4 $\text{g NaH}_2\text{PO}_4 \text{ m}^{-2} \text{a}^{-1}$ keinen Einfluß auf die Produktivität hat (Aerts et al. 1992). Bei hoher Stickstoff-Deposition nimmt die Capitulum-Dichte und die Sproß-Trockenmasse von *S. balticum* zu (Aerts et al. 1992).

Die Zersetzungsrate beträgt nach Rosswall et al. (1975 in Johnson & Damman 1991):

Tab. 10: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. balticum*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
4,3	7,8	-	Rosswall et al. 1975 in Johnson & Damman 1991

¹² Standortbedingungen: bei Zugabe von destilliertem Wasser (4 x 200 ml/ a auf 20 x 20 cm)

¹³ Standortbedingungen: bei Zugabe von Wasser mit 0,5 g N/ $\text{m}^2 \text{a}$ (4 x 200 ml/ a auf 20 x 20 cm)

¹⁴ Standortbedingungen: bei Zugabe von Wasser mit 1,0 g N/ $\text{m}^2 \text{a}$ (4 x 200 ml/ a auf 20 x 20 cm)

¹⁵ Standortbedingungen (für 480): in Schlenke; zw. Mai u. Okt. (Vegetationsperiode) 495 mm Nd. U. 2200 – 2300°C Temperatursumme

¹⁶ Standortbedingungen (für 760): in Schlenke; zw. Mai u. Okt. (Vegetationsperiode) 319 mm Nd. U. 2200 – 2300°C Temperatursumme

6.2.2 *Sphagnum cuspidatum*

Als var. *submersum* leitet *S. cuspidatum* an oligotrophen bis schwach mesotrophen Standorten die Primärphase der Verlandung ein, die durch die hohe Produktivität und infolge der Anaerobie geringen Zersetzung des Torfmooses schnell ist (Lütt 1992). *S. cuspidatum* kommt oft neben oder in Abwechslung mit *S. fallax* vor und wird durch *S. papillosum*, *S. magellanicum* unter oligotrophen Bedingungen bzw. von *S. fallax* oder seltener von *S. palustre* unter nährstoffreicheren Bedingungen abgelöst (Lütt 1992).

Tab. 11: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. cuspidatum*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
submers	313	Lütt 1992
	336	Lütt 1992
Schlenke	790 ¹⁷	Clymo 1970
	288	Lütt 1992
	221	Lütt 1992
	394	Lütt 1992
	490 ¹⁸	Lütt 1992
	249	Lütt 1992
	308	Lütt 1992
	110-210	Overbeck & Happach 1957
	260	Pedersen 1975
	180 – 190	Clymo 1970 in Wallen et al. 1988

Mit zunehmender Feuchtigkeit des Habitats steigt die Produktivität (Clymo & Reddaway 1971 in Rydin & McDonald 1985). Das Wachstumsoptimum für *S. cuspidatum* liegt nach Wallen et al. (1988) bei einem Wasserspiegel von – 3 cm. Die hohe Produktivität erklären sich Clymo & Hayward (1982) mit dem ganzjährigen Wachstum von *S. cuspidatum* im milden „atlantischen“ Winterklima des Mikrostandortes Schlenke. Auf Bulten stirbt *S. cuspidatum* ab (Clymo 1970).

Im Vergleich von *S. cuspidatum* unterschiedlicher Habitats stellt sich heraus, dass im Lagg des Hochmoores zwar der Längenzuwachs und das Capitulum-Trockengewicht höher ist (kräftigeres Wachstum bei höherer Stickstoff-Verfügbarkeit), höhere Konzentrationen von Chlorophyll, mehr Neubildungen und stärkeres Ausbreitungswachstum zu verzeichnen sind, aber das Gesamt-Trockengewicht der oberen 5 cm geringer ist als in ombrotrophen Hochmoorschlenken (Boatman 1977). In letzteren fluten die Torfmoose im Sommer frei, werden durch Wind in Buchten zusammengetrieben, sinken im Winter ab und werden durch darüber liegende Torfmoose bedeckt. Hält eine vollständige Bedeckung einige Monate an, sterben die Torfmoose ab. Sobald 10% absterben, reicht die jährliche Produktion nicht aus, die Population aufrechtzuerhalten (Boatman 1977).

Nach Lütt (1992) bewirken hohe Nitrat-Konzentrationen (1000 und $2000 \mu\text{mol l}^{-1}$) zunächst eine Wachstumssteigerung, bevor eine deutliche Schädigung eintritt. Über den Einfluß von Stickstoff auf das Wachstum (in Länge und Masse) von *S. cuspidatum* gibt es widersprüchliche Angaben: nach Paffen & Roelofs (1991) haben hohe Ammonium-Konzentrationen ($1000 \mu\text{mol l}^{-1}$) im Wasser keinen Einfluß (mit und ohne CO_2 -Anreicherung im Wasser), aber bei Zugabe von $10 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{l}^{-1}$ und $100 \mu\text{mol NO}_3^- \text{l}^{-1}$ ist das Wachstum reduziert (Press et al. 1986 in Paffen & Roelofs 1991). Baxter et al. (1992) zeigen, dass die Zugabe von Ammonium (100 bzw. $1000 \mu\text{mol l}^{-1}$) bei Torfmoosen aus Regio-

¹⁷ Standortbedingungen: Wasserstand Schlenke (definiert nach dem Vorkommen von *S. cuspidatum* u./ od. *S. recurvum*); 4°C wärmer als im anderen Versuchsgebiet

¹⁸ Standortbedingungen: Wasserstand \varnothing - 6,8 cm, Tiefsstand – 12 cm, Amplitude 9 cm; pH \varnothing 5,3 (4,8 – 5,9); korrigierte Leitfähigkeit bei 20°C \varnothing 179 μS (118 - 278); Na \varnothing 11 mg/l (8,8 – 14,4); K \varnothing 3,7 mg/l (2,4 – 4,6); Ca \varnothing 9,4 mg/l (5,2 – 16,6); Mg \varnothing 2,6 mg/l (2 – 3,5); NH_4 \varnothing 0,5 mg/l (0,25 – 0,8); NO_3 \varnothing 0,36 mg/l (0,06 - 1); PO_4 \varnothing 0,17 mg/l (0,12 – 0,19)

nen mit unterschiedlicher atmosphärischer Verschmutzung unterschiedliche Auswirkungen hat: Sphagnen aus unverschmutzten Regionen zeigen eine Wachstumshemmung, bei Sphagnen aus verschmutzten Gebieten erfolgt eine Wachstumssteigerung.

Bei Zugabe von HSO_3^- (Bisulphit-Ion) zu *S. cuspidatum* aus unverschmutztem Gebiet bleichen die Torfmoose aus bzw. sterben ab (Baxter et al. 1991a, b).

Bei steigender CO_2 -Konzentration in der Atmosphäre (Jauhiainen 1998) nimmt das Längenwachstum, nicht aber die Biomasseproduktion zu. Bei Zunahme der CO_2 -Konzentration im Wasser ($> 750 \mu\text{mol l}^{-1}$) nimmt sowohl der Längen- als auch der Biomassezuwachs zu (Paffen & Roelofs 1991). Bei CO_2 -Konzentration im Wasser unter $750 \mu\text{mol CO}_2 \text{l}^{-1}$ zeigen die Torfmoose ein geringeres Wachstum und sind nicht in der Lage, Schwimmmatten zu bilden (Paffen & Roelofs 1991).

Die Zersetzungsrate von *S. cuspidatum* ist vergleichbar hoch (Tab. 12), die Akkumulationsrate eines ca. 100jährigen Schwingrasen-Torfes deshalb gering (Tab. 13).

Tab. 12: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. cuspidatum*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
9 - 24	-	-	Clymo 1965
20,3	-	-	Johnson & Damman 1991

Tab. 13: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ von *S. cuspidatum*

cm a^{-1}	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
0,1	88	Gaudig 2000

6.2.3 *Sphagnum majus*

S. majus ist eine Art, die *S. cuspidatum* im Aussehen und im Vorkommen sehr ähnelt, kommt bei uns aber nur selten vor (Frahm & Frey 1987). Es ist typisch für nasse Schlenken und bildet aufschwimmende Torfmoos-Decken (Lindholm & Vasander 1990).

Tab. 14: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. majus*

$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
280 – 300	Ilomets 1976 in Lindholm & Vasander 1990
80	Vasander 1982 in Lindholm & Vasander 1990
240 – 320 ¹⁹	Lindholm & Vasander 1990

¹⁹ Standortbedingungen: 13.7.84: Wasserstand – 0,5 cm; pH 4,3; Leitfähigkeit 23 μS

6.2.4 *Sphagnum pulchrum*

S. pulchrum kommt in offenen Mooren vor, früher häufiger, heute selten (Frahm & Frey 1987). Es bildet Rasen (Pedersen 1975).

Tab. 15: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. pulchrum*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Rasen	354 ²⁰	Pedersen 1975
	303	Pedersen 1975

6.2.5 *Sphagnum recurvum* (*S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. flexuosum*)

In *S. recurvum* waren früher *S. angustifolium*, *S. fallax* und *S. flexuosum* zu einer Art vereint (Frahm & Frey 1987), weshalb in der Literatur Angaben zu allen 4 „Taxa“ gefunden wurden. Hier werden diese einzeln behandelt.

S. recurvum tritt in vielen Wachstumsformen auf, z.B. bildet es dort, wo Wasser durch die Torfmoose fließt, 30 – 60 cm lange, horizontale Stämmchen, die in einer dicken Matte übereinander liegen, die dicht gepackten Capitula aber aufrecht stehen (90° zum Stämmchen), wobei sich die Position dieser Krümmung mit dem Wachstum mitbewegt (Clymo & Hayward 1982). Ähnlich wie *S. riparium* ist *S. recurvum* durch ein starkes Transgressionswachstum (18 – 50 cm) gekennzeichnet, durch das es sich über andere Arten hinweg schieben kann (Overbeck & Happach 1957).

In Rasen ist ein stärkeres Wachstum in Länge und Trockenmasse zu verzeichnen als im Bult (Clymo & Reddaway 1971 in Rydin 1993a), denn mit zunehmender Feuchtigkeit des Habitates steigt die Produktivität (Clymo & Reddaway 1971 in Rydin & McDonald 1985).

Tab. 16: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. recurvum*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Schlenke	420	Clymo & Reddaway 1971 in Lütt 1992
	600 ²¹	Clymo 1970
Teppich	610	Wieder & Lang 1983 in Lütt 1992
Rasen	300	Clymo & Reddaway 1971 in Lütt 1992
Bult	130	Clymo & Reddaway 1971 in Lütt 1992
	230-600	Clymo 1970
	488-673 ²²	Overbeck & Happach 1957
	958 - 1358 ²³	Overbeck & Happach 1957
	1168 - 1656 ²⁴	Overbeck & Happach 1957
	210-350	Clymo & Reddaway 1971 in Lindholm & Vasander 1990

Bei fallendem Wasserstand wird die Verdunstung herabgesetzt (Overbeck & Happach 1957), wohingegen bei ansteigender Temperatur von 9 auf 25°C die Evaporation um 92% steigt (Nichols & Brown

²⁰ Natürliche Bedingungen: Wasserstand – 3 bis – 10 cm; pH 4,05

²¹ Standortbedingungen: Wasserstand Schlenke (definiert nach dem Vorkommen von *S. cuspidatum* u./ od. *S. recurvum*); 4°C wärmer als im anderen Versuchsgebiet

²² Standortbedingungen: Wasserstand Ø - 17,5 cm, min – 44,2 cm, max 0 cm; unter natürl. Bed.

²³ Standortbedingungen: ohne Angaben

²⁴ Standortbedingungen: ohne Angaben

1980 in Rydin 1993a). Das Wasserhaltevermögen von *S. recurvum* beträgt das 14 – 18fache des Trockengewichtes (Overbeck & Happach 1957).

Nach Tomassen et al. (2001) hemmt eine hohe Stickstoff-Deposition ($80 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) das Wachstum von *S. recurvum*.

Wird HSO_3^- (Bisulphit-Ion) zu *S. recurvum* aus einem verschmutztem Gebiet hinzugegeben, verschwinden die Ionen innerhalb von 6 Stunden. Bei Zugabe zu *S. recurvum* aus unverschmutztem Gebiet erfolgt ein wesentlich langsames Verschwinden der Ionen und das Torfmoos bleicht aus bzw. stirbt ab (Baxter et al. 1991b)

Die Zersetzungs- (Tab. 17) und Akkumulationsrate (Tab. 18) von *S. recurvum* liegen im mittleren Bereich.

Tab. 17: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. recurvum*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
14	-	-	Coulson & Butterfield 1978 in Johnson & Damman 1991

Tab. 18: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ von *S. recurvum*

cm a^{-1}	$\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$	Quelle
	191	Gaudig 2000
	139	Gaudig 2000

6.2.5.1 *Sphagnum angustifolium*

S. angustifolium kommt in trockeneren Bereichen oligotropher Nieder- und Hochmoore vor (Frahm & Frey 1987, Lindholm & Vasander 1990), wo es auch niedrige Bulte bildet (Vitt & Slack 1984).

Der optimale Wassergehalt für die Netto-Photosyntheserate beträgt 11 g g^{-1} Trockenmasse (Silvola & Aaltonen 1984 in Wallen et al. 1988).

S. angustifolium toleriert eine weite Nährstoffamplitude und Stickstoff-Deposition (Jauhiainen 1998). Da das N:P-Verhältnis mit zunehmender Stickstoff-Deposition stieg, obwohl keine Phosphor-Limitation vorlag, ist auf Dauer mit der Verringerung der Lebensfähigkeit zu rechnen (Jauhiainen 1998).

Nach künstlicher Versauerung (Zugabe von Säuren) und Zugabe von Stickstoff ist ein anfänglicher Anstieg der Produktivität zu verzeichnen, vermutlich aber infolge des Düngeeffektes vom Stickstoff (Rocheffort et al. 1990). Mit zunehmender atmosphärischer CO_2 -Konzentration nimmt die Trockenmasse vom Capitulum und Stämmchen zu (Jauhiainen 1998).

Ein höherer Wasserstand (- 2 cm) führt zu einem besseren Wachstum aller Torfmoos-Teile auf abgetorften Flächen (Rocheffort et al. 1995).

Tab. 19: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. angustifolium*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Schlenke	260	Ilomets 1982 in Lütt 1992
	110-260	Ilomets 1982 in Lütt 1992
	110 - 410 ²⁵	Ilomets 1982
	17,4-65,2	Luken & Billings 1983 in Lütt 1992
	520 ²⁶	Grigal 1984
	370	Grigal 1984
	29-127	Moore 1989a in Lütt 1992
	97-198	Rochefort et al. 1990
150-340	Lindholm & Vasander 1990 in Lütt 1992	
Rasen	19,2 ± 6,5	Bartsch & Moore 1985 in Lütt 1992
Bult	72,8 ± 30,6	Bartsch & Moore 1985 in Lütt 1992
	110 – 240	Clymo & Reddaway 1971 in Rochefort et al. 1990
	240 – 330	Forrest & Smith 1975 in Rochefort et al. 1990
	110 – 440	Clymo 1970 in Rochefort et al. 1990
	19 – 127	Moore 1989 in Rochefort et al. 1990
	110 – 140	Ilomets 1981 in Lindholm & Vasander 1990
	120	Elina et al. 1984 in Lindholm & Vasander 1990
	160 - 400 ²⁷	Lindholm & Vasander 1990

Die Zersetzung von *S. angustifolium* ist im Vergleich zu anderen *Sphagnum*-Arten hoch (vgl. Tab. 20).

Tab. 20: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. angustifolium*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
25	24	26	Rochefort et al. 1990 in Johnson & Damman 1991

6.2.5.2 *Sphagnum fallax*

S. fallax ist zwar ein Schlenkenbewohner, kann sich aber durch flexible Reaktionen in den assimilatorischen und dissimilatorischen Prozessen an ein unterschiedliches Wasserangebot anpassen und ist selbst bei extremer Trockenheit durch sein Längenwachstum und seine Plastizität im Wachstumsverhalten konkurrenzkräftig (Andrus 1986, Lütt 1992). *S. fallax* ist durch eine hohe Wachstumsrate gekennzeichnet (Andrus 1986, vgl. Tab. 21).

Die Produktivität von *S. fallax* ist habitatspezifisch: mit zunehmender Entfernung vom Wasserstand wird die Produktivität eingeschränkt. Deshalb wird in der Schlenke am meisten, in Rasen weniger und im Bult am wenigsten produziert (Lütt 1992). Nach Beobachtungen im Freiland geben Titus & Wagner (1984) einen durchschnittlichen Wasserstand von – 25 cm unter Moosoberfläche an, was aber vermutlich für das Erreichen einer hohen Produktivität zu niedrig ist.

²⁵ Standortbedingungen (für 410): in Schlenke; zw. Mai u. Okt. (Vegetationsperiode) 319 mm Nd. U. 2200 – 2300°C Temperatursumme

²⁶ Standortbedingungen: Vegetationsperiode 1.5. – 31.10.

²⁷ Standortbedingungen: 13.7.84: Wasserstand –3 bis -14cm; pH 4,0 b. 4,7; Leitfähigkeit 24 - 49 μS

Tab. 21: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. fallax*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Schlenke	342	Lütt 1992
	277	Lütt 1992
	276	Lütt 1992
	463	Lütt 1992
	818 ²⁸	Twenhöven 1992
	587	Twenhöven 1992
	1032 ²⁹	Twenhöven 1992
	590 – 600 410 – 440	Clymo 1970 in Twenhöven 1992 Clymo 1970 in Twenhöven 1992
Rasen	243	Lütt 1992
	304	Lütt 1992
	222	Lütt 1992
	219	Lütt 1992
	203	Lütt 1992
	312	Lütt 1992
	501	Pedersen 1975
	410	Twenhöven 1992
	480	Clymo 1970 in Twenhöven 1992
	260 – 330	Clymo 1970 in Twenhöven 1992
Bult	137	Lütt 1992
	253	Lütt 1992
	156	Lütt 1992
	147	Lütt 1992
	509	Twenhöven 1992
	221	Twenhöven 1992
	230 – 360 110 – 320	Clymo 1970 in Twenhöven 1992 Clymo 1970 in Twenhöven 1992
Aufstauffläche, Rasen	769	Lütt 1992
	537	Lütt 1992
Aufstauffläche, Teppich	761	Lütt 1992
	990 ³⁰	Lütt 1992
	977-985 348 – 442 151 - 414	Brock & Bregman 1989 in Twenhöven 1992 Gerdol 1995 Francez 1992

²⁸ Standortbedingungen: Wasserstand – 6 cm vom mittleren Winterwasserstand, Freilandniederschlag ($62 - 71 \mu\text{mol l}^{-1} \text{NO}_3$, $80 - 84 \mu\text{M NH}_4$), ca. 511 mm Niederschlag \pm gleichmäßig verteilt von April – Nov.; Wert ist berechnet (capitulum correction) u. berücksichtigt nicht den Zuwachs im Winter

²⁹ Standortbedingungen: Wasserstand – 6 cm vom mittleren Winterwasserstand, „Nitratregen“ ($300 \mu\text{mol l}^{-1} \text{NO}_3$, $131 \mu\text{mol l}^{-1} \text{NH}_4$), ca. 511 mm Niederschlag \pm gleichmäßig verteilt von April – Nov.; Wert ist berechnet (capitulum correction) u. berücksichtigt nicht den Zuwachs im Winter

³⁰ Standortbedingungen: Wasserstand \varnothing - 18,4 cm, Tiefsstand – 25 cm, Amplitude 18 cm; Temperatur Oberfläche \varnothing pro Monat – 1,9 bis 15,6°C, Amplitude pro Monat 1,2 bis 22,3°C; Temperatur in 5 cm Tiefe \varnothing pro Monat 0,4 bis 15,4°C, Amplitude pro Monat 0,3 bis 5,8°C (\rightarrow extreme Oberflächentemperaturen u. extreme Temperaturamplituden, geringe Eindringtiefe von Temperaturschwankungen in den Torfkörper, ganzjährig auftretende Fröste); pH \varnothing 4,1 (3,7 – 4,4); korrigierte Leitfähigkeit bei 20°C \varnothing 58 μS (26 – 137 μS); Na \varnothing 12,42 mg/l (9,5 – 18,2); K \varnothing 0,92 mg/l (0,4 – 1,19); Ca \varnothing 1,2 mg/l (0,9 – 1,7); Mg \varnothing 1 mg/l (0,6 – 1,7); NH_4 \varnothing 0,25 mg/l (0,03 – 0,67); NO_3 \varnothing 0,003 mg/l (0 – 0,009); PO_4 \varnothing 0,06 mg/l (0,03 – 0,08); Zersetzung 15% nach 1 Jahr, 18% nach 2 Jahren

S. fallax ist eine konkurrenzstarke Art, die günstige Bedingungen für ein schnelles Wachstum nutzen kann (Risager 1998). Bei höheren Wasserständen ist *S. fallax* gegenüber Arten der Sektion *Cymbifolia* im Vorteil, da es durch ein höheres Längenwachstum ohne gleichzeitigen Massenzugewinn ein höheres Extensionsvermögen aufweist (Lütt 1992). Außerdem ist die Art gegenüber schwefelsauren, stickstoff- und schwermetallhaltigen Depositionen relativ resistent (Lütt 1992) und lebt noch bei Konzentrationen, wo andere Hochmoorarten bereits tot sind (Lee et al. 1987 in Nick et al. 2001). Durch erhöhte Stickstoff-Deposition erobert sich *S. fallax* das Hochmoor als neues Habitat, vielleicht durch sein höheres Potential, $\text{NH}_4\text{-N}$ für das Wachstum auszunutzen (Lütt 1992, Risager 1998). Hohe Ammonium- und Nitrat-Zufuhren (372 bzw. $431 \mu\text{M NH}_4^+$ und 300 bzw. 431NO_3^-) fördern das Wachstum von *S. fallax* (Lütt 1992, Twenhöven 1992). Die Stickstoff-Aufnahme ist in diesem Torfmoos höher als bei *S. magellanicum* (Jauhiainen 1998, Twenhöven 1992). *S. fallax* verdrängt *S. subnitens* in reichen Niedermooren der Niederlande (Koojman & Kanne 1993) und möglicherweise auch *S. magellanicum* in niedrigeren Bereichen des Bult-Schlenken-Gradienten (Twenhöven 1992).

Einerseits bewirkt eine geringere Rasendichte von *S. fallax* eine höhere Verdunstung als bei *S. magellanicum*, andererseits weist *S. fallax* eine höhere Austrocknungsresistenz auf als *S. magellanicum* (Twenhöven 1992). Im Gegensatz dazu stellen Titus & Wagner (1984) eine geringe Austrocknungsresistenz und deshalb eine effektive Photosynthese bei niedrigem Wasserspiegel für *S. fallax* fest.

Ein steigender pH-Wert hat kaum Auswirkungen auf die Photosyntheserate (Haraguchi 1996 in Wrobel 2001), schwach saure Bedingungen (pH 5,3) wirken sich in Kombination mit hohen Ca-Konzentrationen negativ auf das Wachstum von *S. fallax* aus (Lütt 1992).

Der Lichtkompensationspunkt liegt bei $40 - 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR) und die Lichtsättigung bei $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR) (Titus & Wagner 1984). Nach Lütt (1992) erreicht *S. fallax* sein Zuwachsoptimum bei schwach reduzierten Lichtverhältnissen.

Die optimale Temperatur für die höchste Netto-Photosyntheserate beträgt wie bei *S. capillifolium* 17°C , darf aber infolge saisonaler Akklimatisierung um $\pm 2^\circ\text{C}$ schwanken (Titus & Wagner 1984).

S. fallax wächst von April bis August (Francez 1992).

S. fallax ist durch eine mäßige bis langsame Zersetzungsgeschwindigkeit gekennzeichnet (Ruthsatz 1996, vgl. Tab. 22). Die Netto-Mineralisation beträgt $10,5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (Twenhöven 1992).

Tab. 22: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. fallax*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
11-14	-	-	Lütt 1992

Grosvernier et al. (1997) schlagen *S. fallax* als Pionier bei Wiederbesiedlung abgetorfter Moore vor, auf dem sich dann für Hochmoore typische *Sphagnum*-Arten ansiedeln können. Trotz der feindlichen ökologischen Bedingungen nach der Abtorfung und der Sensibilität des Torfmooses scheint aufgrund seiner Eigenschaften *S. fallax* eine geeignete Art für die Wiederbesiedlung zu sein:

- Austrocknungsresistenz durch Deckungsfähigkeit u. Wiederbelebungs-effizienz,
- die Fähigkeit, die photosynthetische Aktivität schnell wiederaufzunehmen (ist bei kurzzeitiger hydrologischer Verbesserung von Vorteil),
- größere Photosynthese-effizienz bei geringer Feuchtigkeit,
- hohe Wachstumsrate in Länge und Masse,
- die Fähigkeit, schnell eine geschlossene Decke zu bilden,
- die Fähigkeit, horizontal zu wachsen, was die Bildung von Chlorophyll in den einzelnen Pflanzen fördert und die Ausbreitung im Raum beschleunigt,

- r-Strategie³¹ als Pionier, K-Strategie³² wenn etabliert.

6.2.5.3 *Sphagnum flexuosum*

S. flexuosum ist eine typische Art für mesotrophe Niedermoore. Als kleine Art bildet sie mit anderen Arten einen spärlichen, schwimmenden Bestand (Lindholm & Vasander 1990).

Tab. 23: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. flexuosum*

$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
150 - 340 ³³	Lindholm & Vasander 1990

Bei einer Ammonium-Zugabe von 505 μM ist noch eine Wachstumssteigerung festzustellen (Lütt 1992).

6.2.6 *Sphagnum riparium*

S. riparium hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in der borealen Nadelwaldzone (Lütt 1992, Ruthsatz 1996) und erreicht in der montan-subalpinen Stufe Mitteleuropas seine Südgrenze (Dierssen 1983 in Ruthsatz 1996). Es ist eine robuste Art nasser, minerotropher Standorte (Lindholm & Vasander 1990), kommt aber auch in gemäßigt oligotrophen Niedermooren vor (Ruthsatz 1996) und bevorzugt schattige, luftfeuchte Standorte: Hochmoorsäume, Kolke, Moorseen, Waldsümpfe, beschattete Torfstiche, um Erwärmung entgegenzuwirken (Lütt 1992). Zusammen mit Seggen bildet *S. riparium* ausgedehnte, dünntorfige, dauernd wassergesättigte Schwingrasendecken (Lindholm & Vasander 1990). Dem kommt sein starkes Transgressionswachstum (18 – 50 cm) zugute, durch das es sich über andere Arten hinweg schiebt. Durch das Umsinken älterer Stammabschnitte bleiben die orthotrop-geotropischen Endabschnitte in Nähe des Wasserspiegels (Overbeck & Happach 1957).

S. riparium weist hohe Wachstums- (Tab. 24), Nährstoffaufnahme- und Zersetzungsraten auf (Lütt 1992). Die hohe Produktivität von *S. riparium* kann durch Vasander (mdl. 2001) bestätigt werden.

Tab. 24: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. riparium*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Schlenke	1000 ³⁴	Overbeck & Happach 1957
	141,5 ± 15,6	Luken & Billings 1983 in Lütt 1992
	150 – 340	Lindholm & Vasander 1990 in Lütt 1992
Rasen	14,4 ± 2,6	Bartsch & Moore 1985 in Lütt 1992
	8,6 ± 1,3	Bartsch & Moore 1985 in Lütt 1992
	958-1358 ³⁵	Overbeck & Happach 1957
	310 - 490 ³⁶	Lindholm & Vasander 1990

³¹ in unstablen, kurzlebigen Habitaten mit hohem Reproduktionspotential, um die seltenen oder geringen Chancen zur Ausbreitung schnell nutzen zu können (Libbert 1991); kolonisations-mächtig

³² in stabilen Habitaten mit geringem Reproduktionspotential, weil ein hoher Prozentsatz der Nachkommen überlebt (Libbert 1991); konkurrenz-mächtig

³³ 13.7.: Wasser -0,5cm; pH 4,2; Leitf. 18 μS

³⁴ Standortbedingungen: Wasserstand \varnothing - 10,5 cm, min - 24 cm, max - 1 cm; unter natürl. Bed.

³⁵ Standortbedingungen: ohne Angaben

³⁶ Standortbedingungen: 13.7.84: Wasserstand - 2 cm; pH 4,9; Leitfähigkeit 28 μS

6.3 Sektion *Cymbifolia*

6.3.1 *Sphagnum imbricatum*

S. imbricatum ist eine atlantische, nach Osten hin weniger auftretende Art (Frahm & Frey 1987), die heute immer seltener vorkommt. Es werden nach der Trophie der Standorte 2 Formen unterschieden: Niedermoor- und Hochmoorform (Green 1968).

S. imbricatum ist gekennzeichnet durch eine hohe phenotypische Plastizität besonders in Bezug auf den Wasserstand: mit zunehmender Tiefe des Wasserstandes nehmen die Länge der Ästchen ab und die Ästchendichte (am Stämmchen) zu. Bei der Untersuchung subfossiler *S. imbricatum*-Torfe auf ihre Morphologie stellte sich heraus, dass der Wasserstand früher höher war und *S. imbricatum* semi-aquatisch im Rasen-Niveau wuchs. Heute kommt es viel seltener und auf Bulten vor, aber der veränderte Wasserstand allein reicht nicht zur Erklärung aus (Green 1968).

6.3.2 *Sphagnum magellanicum*

S. magellanicum ist typisch für oligotrophe Hoch- und Niedermoore (Lindholm & Vasander 1990) und eigentlich nahezu überall zu finden, wo Torfmoose existieren können (Gignac 1993). Infolge einer Wachstumshemmung von *S. cuspidatum*- oder *S. fallax*-Schwinggrasen (z.B. aufgrund sinkender Wasserstände) siedelt sich *S. magellanicum* durchschnittlich nach 25 bis 30 Jahren darauf an (Lütt 1992). Hinsichtlich der hydrologischen Verhältnisse am Standort erträgt *S. magellanicum* eine weite Amplitude, da es durch seine variable Morphologie sehr anpassungsfähig ist (Grosvernier et al. 1997): es kommt in flutenden oder halbflutenden Matten und in Rasen vor, bildet eigene Bulte oder wächst in Gemeinschaft mit Arten der Sektion *Acutifolia* (Rydin 1993a).

S. magellanicum wächst in zwei Phasen: im April bis Juni und am Ende der Vegetationsperiode (Francez 1992).

Nach Li et al. (1992 in Rydin 1993a) wächst *S. magellanicum* im Mix mit *S. papillosum* besser als in Monokultur.

Die höchste Produktivität erreicht *S. magellanicum* im Schlenkenniveau, in feuchten Jahren aber im Bultniveau (Lütt 1992). Twenhöven (1992) gibt das Optimum des Zuwachses bei 5 cm über dem Wasserspiegel an. Bei niedrigerem Wasserstand nimmt die Produktivität ab, da der für die Photosynthese optimale Wassergehalt im Torfmoos (10 g/ g Trockenmasse) dann nicht mehr gegeben ist. Dem widersprechen die Angaben von Wallen et al. (1988) und Lütt (1992), die das Photosyntheseoptimum (höchste photosynthetische Aktivität) mit 10 cm über dem Wasserstand angeben und die von Rochefort et al. (1995), die auf Basis von Beobachtungen eine höhere Produktivität bei einem Wasserstand von – 2 cm erwarten.

An Trockenheit ist *S. magellanicum* durch sein hohes Wasserhaltevermögen (20,9 g/ g Trockensubstanz, Overbeck & Happach 1957; 22,9 g/ g Trockensubstanz, Düggeli 1903 in Overbeck & Happach 1957 bzw. 23,2 g/ g Trockensubstanz, Paul 1908 in Overbeck & Happach 1957) und Wasserleitfähigkeit angepasst (Twenhöven 1992). Grosvernier et al. (1997) geben an, dass *S. magellanicum* bei einem Wasserstand von – 40 cm aufgrund seiner morphologischen Plastizität austrocknungsresistent ist. Es kann in extrem trockenen Situationen ein dichtes Dach bilden, um die kapillare Struktur und den Wassertransport zu verbessern (Li et al. 1992 in Grosvernier et al. 1997). Außerdem wird bei fallendem Wasserstand die Verdunstung herabgesetzt (Overbeck & Happach 1957). Nach Li et al. (1992 in Rydin 1993a) ist der höchste Massezuwachs von *S. magellanicum* in Monaten mit niedrigem

Tab. 25: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. magellanicum*

	g m⁻² a⁻¹	Quelle
Schlenke	185	Lütt 1992
	238	Lütt 1992
	274	Lütt 1992
	243	Lütt 1992
	161	Lütt 1992
	384	Lütt 1992
	243	Ilomets 1982 in Lütt 1992 (?)
	150-410	Ilomets 1982
	210-230	Lindholm & Vasander 1990
	674 ³⁷	Twenhöven 1992
579	Twenhöven 1992	
Teppich	540	Wieder & Lang 1983 in Lütt 1992
Rasen	122	Lütt 1992
	207	Lütt 1992
	137	Lütt 1992
	202	Lütt 1992
	103	Lütt 1992
	203	Lütt 1992
	70	Pedersen 1975 in Lütt 1992
	50-70	Wallen et al. 1988 in Lütt 1992
	501-704	Rocheffort et al. 1990 in Lütt 1992
	704 ³⁸	Twenhöven 1992
501	Twenhöven 1992	
Bult	77	Lütt 1992
	325	Lütt 1992
	75	Lütt 1992
	178	Lütt 1992
	73	Lütt 1992
	152	Lütt 1992
	654	Aaby & Jacobsen 1979 in Lütt 1992
	176-285	Wandtner 1981 in Lütt 1992
	264-367	Wandtner 1981 in Lütt 1992
	199-246	Wandtner 1981 in Lütt 1992
	7,9-16,1	Luken & Billings 1983 in Lütt 1992
	320	Grigal 1985 in Lütt 1992, Grigal 1984
	300	Grigal 1985 in Lütt 1992, Grigal 1984
228	Twenhöven 1992	
	120	Elina & Kuznecov 1977 in Lütt 1992
	500	Ilomets 1976 in Lütt 1992
	458 ± 159	Aerts et al. 2001
	164 ± 52	Aerts et al. 2001
	586 ± 86 ³⁹	Aerts et al. 2001
	537 ± 160	Aerts et al. 2001
	252-347	Overbeck & Happach 1957
	374-662	Overbeck & Happach 1957
	449-794 ⁴⁰	Overbeck & Happach 1957
	52 – 272	Rochefort et al. 1990
	100	Damman 1978 in Rochefort et al. 1990
	50 – 100	Chapman 1965 in Rochefort et al. 1990
	10 - 60	Chapman 1965 in Lindholm & Vasander 1990
	230	Forrest & Smith 1975 in Rochefort et al. 1990
	70	Forrest & Smith 1975 in Wallen et al. 1988
	250	Tolonen et al. 1988 in Lindholm & Vasander 1990
	143 – 167	Gerdol 1995
	95	Aerts et al. 1992
	134	Moore 1989 in Aerts et al. 1992
	181 – 468	Francez 1992
12 - 61	Chapman 1965	

³⁷ Standortbedingungen: Wasserstand – 6 cm vom mittleren Winterwasserstand, Freilandniederschlag (62 – 71 $\mu\text{M NO}_3$, 80 – 84 $\mu\text{M NH}_4$), ca. 511 mm Niederschlag \pm gleichmäßig verteilt von April – Nov.; Wert ist berechnet (capitulum correction) u. berücksichtigt nicht den Zuwachs im Winter

³⁸ Standortbedingungen: Wasserstand – 12 cm vom mittleren Winterwasserstand, Freilandniederschlag (62 – 71 $\mu\text{M NO}_3$, 80 – 84 $\mu\text{M NH}_4$), ca. 511 mm Niederschlag \pm gleichmäßig verteilt von April – Nov.; Wert ist berechnet (capitulum correction) u. berücksichtigt nicht den Zuwachs im Winter

³⁹ Standortbedingungen: bei Zugabe von Wasser mit 0,05 g P/ m^2 *a (4 x 200 ml/ a auf 20 x 20 cm)

⁴⁰ Standortbedingungen: ohne Angaben

Niederschlag zu verzeichnen. Lütt (1992) gibt hingegen an, dass *S. magellanicum* gegenüber Wasserstreß sensibel ist und im Wachstumsverhalten weniger flexibel als *S. fallax*.

Ab einer Stickstoff-Depositionsrate von $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ liegt eine Stickstoff-Sättigung bei *S. magellanicum* vor (Lütt 1992). Nach Aerts et al. (1992) hat eine erhöhte Stickstoff-Deposition keine Auswirkungen auf die Trockenmasse der Sprosse.

Eine Ammonium-Konzentration bis $95 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Rudolph & Voigt 1986) und eine Nitrat-Konzentration bis $322 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Rudolph & Voigt 1986) bzw. die Zugabe von Ammoniumnitrat ($10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) (Williams & Silock 1997) wirkt wachstumssteigernd, was durch Freilandstudien jedoch nicht bestätigt werden konnte (Twenhöven 1992). Höhere Konzentrationen von Ammoniumnitrat (Nitrat- und Ammonium-Konzentrationen von $431 \mu\text{mol l}^{-1}$ bzw. 20 bis $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ in Form von Ammonium) haben keinen signifikanten Effekt auf das Wachstum (Aerts et al. 1992, Lütt 1992, Twenhöven 1992), steigern aber den Stickstoff-Gehalt im Torfmoos (Risager 1998, Twenhöven 1992, Williams & Silock 1997). Während *S. magellanicum* den Stickstoff bei dessen Zugabe im Torfmoos speichert, verwendet es *S. fallax* für sein Längenwachstum (Risager 1998, Twenhöven 1992). Unter natürlichen, Stickstoff-limitierten Bedingungen beträgt der Stickstoffgehalt in *S. magellanicum* weniger als 0,7% (Malmer 1988, 1990 in Risager 1998). Die verstärkte Rotfärbung der Torfmoose ist infolge einer hohen Nitratdüngung (500 und $1000 \mu\text{mol l}^{-1}$) zu beobachten (Lütt 1992).

Ein N:P-Verhältnis von 24 bis 28 weist nach Ansicht von Williams & Silock (1997) auf ein Defizit an Phosphor. Nach Risager (1998) ist bei einer Stickstoff-Zugabe von $45 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und $2 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Phosphor limitierend, was auch den Ergebnissen von Aerts et al. (1992) entspricht, die eine Phosphor-Limitation bei hoher Stickstoff-Deposition (ab $7 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) festgestellt haben. Die Zugabe von 20 bis $40 \text{ kg NaH}_2\text{PO}_4 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ steigert nach Aerts et al. (1992 in Clymo 1997) die Produktivität.

Eine Kalzium-Ionen-Konzentration von 20 mg l^{-1} , wie sie im Feld selten (so hoch) vorkommt, hemmt das Wachstum von *S. magellanicum* (Money 1995).

Nach Lütt (1992) sind die höchsten Massezuwächse an mäßig sauren Standorten unterschiedlicher Nässe zu verzeichnen. Ein pH-Wert von $5,3$ in Kombination mit einer hohen Kalzium-Ionen-Konzentration wirkt sich positiv auf das Wachstum aus (Lütt 1992 in Grosvernier et al. 1997). Haraguchi (1986 in Wrobel 2001) stellte nur geringe, aber nicht signifikante Veränderungen in der Photosyntheserate bei steigendem pH der Pufferlösung fest.

Eine künstliche Versauerung (durch Zugabe von Säuren) ließ die Produktivität in den ersten 2 Jahren ansteigen, aber nach 4 Jahren war kaum noch ein erhöhtes Wachstum zu verzeichnen (Rochefort et al. 1990).

Nach Gerdol (1996) wächst *S. magellanicum* (in einem nährstoffarmen Moor der italienischen Voralpen) nur, wenn die Nachttemperatur 0°C überschreitet. Das Wachstum wird dann primär durch die Wasserverfügbarkeit kontrolliert.

Li & Glime (1991) konnten eine hohe Korrelation zwischen Längen- und Massezuwachs und der Photoperiode feststellen: bei Beleuchtung sind Längen- und Massezuwachs am größten. Der Lichtkompensationspunkt, also diejenige Lichtintensität, bei der der CO_2 -Verbrauch der Photosynthese gerade die CO_2 -Produktion der Atmung kompensiert (Strasburger 1991), beträgt von *S. magellanicum* $11,5$ bis $58 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, wobei dieser im Jahresverlauf zunimmt (Gaberscik & Martincic 1987 in Wrobel 2001). Im Schlenkenniveau ist *S. magellanicum* im ständigen Kampf um eine ausreichende Lichtversorgung unterlegen (Lütt 1992).

Die Zersetzungsrate von *S. magellanicum* ist vergleichbar gering (vgl. Tab. 26), deshalb die Akkumulationsrate relativ hoch (vgl. Tab. 27).

Tab. 26: Zersetzungsrate in % Verlust a⁻¹ für *S. magellanicum*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
18	21	20	Rochefort et al. 1990 in Johnson & Damman 1991
7,7 – 13,6			Lütt 1992

Tab. 27: Akkumulationsraten in cm a⁻¹ und g m⁻² a⁻¹ von *S. magellanicum*

cm a ⁻¹	g m ⁻² a ⁻¹	Quelle
0,88	350	Gaudig 2000
0,3	152	Gaudig 2000
-	400	Joosten 1995 in Gaudig 2000

S. magellanicum besitzt die Fähigkeit, Innovationen zu bilden (vegetatives Ausbreitungsvermögen) (Lütt 1992). Da eine Sporenbildung nur selten auftritt, ist in Bezug auf eine Wiederbesiedlung abgetorfener Standorte keine spontane Ansiedlung zu erwarten (Nick et al. 1993). In einem Etablierungsexperiment stellten Rochefort et al. (1995) fest, dass alle Teile des Torfmooses bis auf die Ästchen gut regenerieren.

6.3.3 *Sphagnum palustre*

S. palustre ist eine Art mit weiter ökologischer Amplitude (bezogen auf Licht-, Wasser-, Nährstoff- u. Basenversorgung) und besiedelt saure bis schwach mesotrophe Bruchwald- und offene Niedermoorstandorte (Ruthsatz 1996). Die *Sphagnum*-Art wächst rasch und bildet lockere Decken, die zu Polstern anwachsen können (Ruthsatz 1996). Durch seine hohe Austrocknungsresistenz sowie hohes Wasserhalte- und -hebevermögen ist *S. palustre* an schwankende Wasserstände angepasst (Lütt 1992). Die Bildung von Innovationen, seine langsame Zersetzung und die geringe Kompaktierung der Torfe gewährleistet seine Existenz an der Seite hochproduktiver Arten (z.B. am Rande von *S. fallax*-Rasen) (Lütt 1992). *S. palustre* ist ein erfolgreicher Konkurrent in Schwingrasen (Ruthsatz 1996).

Tab. 28: Produktivitäts-Werte in g m⁻² a⁻¹ für *S. palustre*

g m ⁻² a ⁻¹	Quelle
250 ⁴¹	Lütt 1992
333 ⁴²	Lütt 1992

⁴¹ Standortbedingungen: Wasserstand Ø - 13,2 cm, Tiefsstand - 29 cm, Amplitude 25 cm; Temperatur Oberfläche Ø pro Monat 1,7 bis 18,6°C, Amplitude pro Monat 0,8 bis 29,5°C; Temperatur in 5 cm Tiefe Ø pro Monat 1,6 bis 18,3°C, Amplitude pro Monat 1,8 bis 19,9°C (→ extreme Oberflächentemperaturen u. extreme Temperaturamplituden, geringe Eindringtiefe von Temperaturschwankungen in den Torfkörper, ganzjährig auftretende Fröste); pH Ø 4,1 (3,6 – 4,7); korrigierte Leitfähigkeit bei 20°C Ø 77 µS (38 - 162); Na Ø 7,5 mg/l (6,4 – 8,7); K Ø 0,6 mg/l (0,4 – 0,97); Ca Ø 2,2 mg/l (1,96 – 2,4); Mg Ø 1,53 mg/l (1,46 – 1,56); NH₄ Ø 0,24 mg/l (0,14 – 0,3); NO₃ Ø 0,02 mg/l; PO₄ Ø 0,21 mg/l (0,15 – 0,3)

⁴² Standortbedingungen: Wasserstand Ø - 8,8cm, Tiefsstand - 17 cm, Amplitude 12 cm; Temperatur Oberfläche Ø pro Monat 1,7 bis 18,6°C, Amplitude pro Monat 0,8 bis 29,5°C; Temperatur in 5 cm Tiefe Ø pro Monat 1,6 bis 18,3°C, Amplitude pro Monat 1,8 bis 19,9°C (→ extreme Oberflächentemperaturen u. extreme Temperaturamplituden, geringe Eindringtiefe von Temperaturschwankungen in den Torfkörper, ganzjährig auftretende Fröste); pH Ø 4,1 (3,6 – 4,7); korrigierte Leitfähigkeit bei 20°C Ø 77 µS (38 - 162); Na Ø 7,5 mg/l (6,4 – 8,7); K Ø 0,6 mg/l (0,4 – 0,97); Ca Ø 2,2 mg/l (1,96 – 2,4); Mg Ø 1,53 mg/l (1,46 – 1,56); NH₄ Ø 0,24 mg/l (0,14 – 0,3); NO₃ Ø 0,02 mg/l; PO₄ Ø 0,21 mg/l (0,15 – 0,3)

Bei einer Ammonium-Konzentration von 505 $\mu\text{mol l}^{-1}$ ist eine Wachstumshemmung zu beobachten (Lütt 1992).

Die Fähigkeit der vegetativen Ausbreitung und Vermehrung ist für *S. palustre* wichtig, da Sporen selten produziert werden. Die Verjüngung der Population erfolgt einerseits durch Fragmente des Stämmchens und der Ästchen, wobei die jüngsten Ästchen vom apikalen, grünen Teil der Pflanze die höchste Regenerationsfähigkeit besitzen und andererseits durch Teilung des Mutterindividuums im apikalen Bereich in junge Tochterindividuen. Blättchen von *S. palustre* besitzen keine Regenerationsfähigkeit (Sobotka 1976).

6.3.4 *Sphagnum papillosum*

S. papillosum ist typisch für nasse, leicht minerotrophe Niedermoore (Lindholm & Vasander 1990). Es bildet schwimmende Rasen oder flache Bulte (Johnson & Maly 1998), löst *S. fallax*- oder *S. cuspidatum*-Rasen ab und leitet über zu *S. magellanicum*-Bulten (Lütt 1992).

Nach Lütt (1992) tritt *S. papillosum* verstärkt nach Moorbränden auf.

Tab. 29: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. papillosum*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Bult	210	Clymo 1970 in Pedersen 1975
Schlenke	193	Lütt 1992
	172	Lütt 1992
	229	Lütt 1992
	215	Lütt 1992
	260-380 610 ⁴³	Lindholm & Vasander 1990 Clymo 1970
Rasen	320	Clymo & Reddaway 1971 in Lütt 1992
	68-157	Pedersen 1975
	65	Chapman 1965
	444 ⁴⁴	Chapman 1965
	330-490	Ilomets 1976 in Lütt 1992
	240-610	Clymo 1970
	65	Newbold 1960 in Pedersen 1975
Im Mix mit <i>S. magellanicum</i>	77 - 105	Chapman 1965 in Pedersen 1975

Ein hoher Wasserstand (in oder nahe der Oberfläche) ist Voraussetzung für die Maximierung der Biomasseproduktion (Johnson & Maly 1998). Nach Rydin & McDonald (1985) wird im mittleren Rasenniveau die maximale Produktivität von *S. papillosum* erreicht. Clymo & Reddaway (1971 in Rydin 1993a) stellten im Rasen ein stärkeres Wachstum in Länge und Trockenmasse fest als im Bult. Ein niedrigerer Wasserstand führt zu kleineren Capitula mit schrumpeligem Aussehen (Johnson & Maly 1998). Sobald der Wassergehalt unter 90% sinkt, ist kein Gaswechsel mehr meßbar (Schipperges & Rydin 1998 in Wrobel 2001). Lütt (1992) konnte keine Beeinträchtigung des Wachstums durch Trockenheit feststellen. Nach Li et al. (1992 in Rydin 1993a) ist der höchste Massenzuwachs in Monaten

⁴³ Standortbedingungen: Wasserstand Schlenke (definiert nach dem Vorkommen von *S. cuspidatum* u./ od. *S. recurvum*); 4°C wärmer als im anderen Versuchsgebiet:

⁴⁴ Standortbedingungen: Wasserstand 0 bis - 20 cm; pH 3,5; Na 0,26 m-equiv. / l; K 0,04 m-equiv. / l; Ca 0,06 m-equiv. / l; Mg 0,11 m-equiv. / l (nicht klar, ob Einzel- oder Mittelwert); höhere Produktivität mgl.weise durch höhere Verfügbarkeit an Nährstoffen als im Moorzentrum

mit hohem Niederschlag zu verzeichnen und wächst *S. papillosum* im Mix mit *S. magellanicum* besser als in Monokulturen (Ergebnis von Kulturen).

S. papillosum zeigt eine höhere Sensibilität gegenüber Nitrat-Depositionen als *S. magellanicum* (Lütt 1992). Eine Ammonium-Konzentration von 505 $\mu\text{mol l}^{-1}$ wirkt hemmend, von 55 $\mu\text{mol l}^{-1}$ steigernd auf das Wachstum von *S. papillosum* (Lütt 1992).

In *S. papillosum* werden von den Makroelementen Kalium und Phosphor sowie von den Mikroelementen Aluminium und Mangan am meisten akkumuliert, wohingegen Kupfer und Zinn im Torfmoos weniger akkumuliert werden, als im Moorwasser enthalten (Baker & Boatman 1990). Das Torfmoos ist schneller als die meisten anderen Pflanzen dazu in der Lage, PO_4 aus einer Lösung aufzunehmen (Clymo & Hayward 1982).

Im Laborexperiment zeigte *S. papillosum* beim höchsten Schwefel-Gehalt im Torfmoos (2000 ppm) die höchste Biomasseproduktion. Offensichtlich haben diese Konzentrationen noch keine schädigende Wirkung (Johnson & Maly 1998).

S. papillosum wächst bei geringen Kalzium-Konzentrationen gut (Clymo 1970 in Johnson & Maly 1998). Nach Clymo (1973) kann ein hoher Kalzium-Gehalt ($> 0,05 \text{ mequival. l}^{-1} = 25 \mu\text{mol l}^{-1}$) in Kombination mit einem hohem pH-Wert ($> 5,5$) im Moorwasser schädigend wirken, aber Johnson & Maly (1998) konnten gerade unter diesen Bedingungen (Ca-gehalt im Torfmoos $> 4000 \text{ ppm}$) die höchste Biomasseproduktion feststellen. Gegenüber dem pH-Wert von 5,5 konnten Clymo & Hayward (1982) bei pH 3,5 und 7,5 eine Verminderung der Photosyntheserate feststellen.

Li & Glime (1991) konnten eine hohe Korrelation zwischen Längen- und Massezuwachs und der Photoperiode feststellen: bei Beleuchtung sind Längen- und Massezuwachs am größten. Der Lichtkompensationspunkt beträgt $35 - 75 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Wrobel 2001).

S. papillosum ist durch eine geringe Zersetzbarkeit gekennzeichnet (Lütt 1992, vgl. Tab. 30) und weist deshalb hohe Akkumulationsraten von 100 bis 200jährigen Schwingrasentorfen auf (vgl. Tab. 31).

Tab. 30: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. papillosum*

Verlust in %			Quelle
1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	
5 - 9	-	-	Clymo 1965 in Johnson & Damman 1991
7 - 14	-	-	Lütt 1992

Tab. 31: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ von *S. papillosum*

cm a^{-1}	$\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$	Quelle
	490	Joosten 1995 in Gaudig 2000
	240	Joosten 1995 in Gaudig 2000

Ein Versuch zur Etablierung von *S. papillosum* auf unterschiedlich lange verlassenen abgetorften Flächen (15 bzw. 7 Jahre) und gerade für Abtorfung vorbereiteten Flächen zeigt, dass die Biomasseproduktion auf den jüngeren Flächen zwar höher war, aber die Morphologie der Torfmoose sich von der an natürlichen Standorten unterschied: groß, kleines Capitulum, spirriges Aussehen. Die geringere Biomasseproduktion auf der 15 Jahre verlassenen Fläche ist vermutlich mit Phosphor- und Kalium-Mangel sowie hohen Kalzium-Konzentrationen und einem hohen pH-Wert in Zusammenhang zu bringen (Johnson & Maly 1998). Im Vergleich der Vegetationsentwicklung auf abgetorften Flächen mit und ohne Ausbringung von *S. papillosum*-Diasporen (oberste 4 cm in 2 cm-Stücke zerteilt und in einer Dichte von 12.500 Fragmenten m^{-2} (entspricht ca. 1:4 natürlicher : abgetorfter Standort) verteilt): bei einem hohen Wasserstand (- 3 bis + 8 cm) war die Fläche mit *S. papillosum*-Diasporen nach einem

Jahr bereits zu 85% mit *S. papillosum* bedeckt (die Fläche ohne Diasporen nur zu 20,8%) und nach 3 Jahren zu 99,4% (bzw. zu 60,8%), wohingegen der Deckungsgrad mit anderen Pflanzen (z.B. *Carex* sp.) abnahm (Johnson et al. 2000a).

6.4 Sektion Squarrosa

Sphagnum squarrosum

S. squarrosum ist die Art mit den höchsten Ansprüchen an eine gute Nährstoffversorgung (Ruthsatz 1996), also eine Art eutropher Standorte (Kooijman & Bakker 1995). Es ist in reicheren Bruchwäldern weiter verbreitet als in offenen Niedermooren (Ruthsatz 1996). Normalerweise wächst *S. squarrosum* in mineralarmen Wasser mit geringem pH-Wert, kann aber auch bei relativ hohem pH und mineral- und nährstoffreichem Wasser wachsen (Andrus 1986). Transplantationsversuche von Kooijman (1993b in Kooijman & Bakker 1995) in ein mineral- und nährstoffreiches Habitat zeigen hier die höchsten Wachstumsraten.

Der Grund für die Verdrängung von *S. subnitens* durch *S. squarrosum* an eutrophierten Standorten ist eine bessere Ausnutzung der Nährstoffe (N und P) für sein Wachstum, denn letztere Art hat eine weit höhere Wachstumsrate in nährstoffreicher Umgebung (Kooijman & Bakker 1995).

S. squarrosum kann höhere Kalzium-Konzentrationen als andere (Clymo & Hayward 1982), auch in Kombination mit einem hohen pH-Wert ertragen (Clymo 1973). Ein pH-Wert von bis zu 7,5 hat keine großen Auswirkungen auf die Photosyntheseleistung (Haraguchi 1996 in Wrobel 2001). Bei Versauerung erfolgt ein Rückgang (Hogg et al. 1995 in Ruthsatz 1996).

S. squarrosum erträgt Schatten (Ruthsatz 1996).

6.5 Sektion Subsecunda

6.5.1 *Sphagnum auriculatum*

S. auriculatum hat einen atlantischen bis subatlantischen Verbreitungsschwerpunkt, besiedelt Heidetümpel und Torfstiche (Lütt 1992), kommt v.a. im nordwest-deutschen Flachland vor und ist sonst seltener (Frahm & Frey 1987). Im Vergleich zu *S. cuspidatum* sind die Standorte gekennzeichnet durch einen höheren pH-Wert, höhere Alkalinität und Konduktivität sowie durch höhere Kalzium-, Mangan- und Ammoniumkonzentrationen, zeigt aber eine geringere Produktivität und höhere Zersetzbarkeit als *S. cuspidatum* (Lütt 1992).

Tab. 32: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für *S. auriculatum*

	$\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$	Quelle
Schlenke, emers	343	Lütt 1992
	327	Lütt 1992
Schlenke, submers	171	Lütt 1992
	213	Lütt 1992

6.5.2 *Sphagnum subsecundum*

S. subsecundum ist oft in langsam fließenden Strömen u. Gräben zu finden (Clymo 1973), kommt aber nicht häufig vor (Frahm & Frey 1987).

Das Torfmoos kann einen hohen pH-Wert in Kombination mit einer hohen Kalzium-Konzentration ertragen, was für das Überleben in seinem natürlichen Habitat (immers in ständig mit pH und Kalzium erneuertem Wasser) von Bedeutung ist (Clymo 1973).

In einem oligotrophen See in Dänemark zeigt *S. subsecundum* aufgrund der extensiven CO_2 -Sättigung und der Nährstoffanreicherung im Hypolimnion (im Sommer) im tiefen Wasser (9,5 m bei max. 8°C) eine höhere Photosyntheserate, ein besseres Wachstum und eine schnellere Zersetzung als im Wasser mit 0,7 m Tiefe (bei 20°C) (Riis & Sand 1997).

6.6 Zusammenfassung: Standortbedingungen für hohe Produktivität einzelner *Sphagnum*-Arten

Tab. 33: Zusammenfassung: Standortbedingungen für hohe Produktivität einzelner *Sphagnum*-Arten

<i>Sphagnum</i>	Wasserstand	Nährstoffe	pH	Licht	Temperatur	Zersetzung	Sonstiges
Sektion Acutifolia							
capillifolium	Schlenke	10 g 60 l ⁻¹ NPK (12:12:12) = 0,016%		Lichtsättigung bei 500 PAR	17°C	Im 1. Jahr 16%	
fimbriatum		Gute Basenversorgung				Zersetzbarkeit hoch	Tolerant gegenüber atmosphärischer Verunreinigung
fuscum	Schlenke; - 5 bzw. - 20 cm		< 5,2		> 0°C	Im 1. Jahr 12 – 14% Im 2. Jahr 15 – 16% Im 3. Jahr 14%	
rubellum	Schlenke; - 5 bzw. - 20 cm	55 µmol l ⁻¹ NH ₄ ⁺	3,6 – 4,2	Ohne Schatten			
warnstorffii	Rasen	Meso- bis eutroph; hohe, atmosphär. CO ₂ - Konzentrationen					Seltene Art
Sektion Cuspidata							
balticum	Schlenke	2 – 4 g NH ₄ -N m ⁻² a ⁻¹				Im 1. Jahr 4,3% Im 2. Jahr 7,8%	
cuspidatum	Schlenke; - 3 cm	Mindestens 750 µmol CO ₂ l ⁻¹ im Wasser					
majus	Schlenke						Seltene Art
pulchrum	Schlenke						Seltene Art
riparium	Schlenke			Schatten		Hohe Zersetzungsrate	
recurvum							
angustifolium	Schlenke	toleriert weite Nährstoffamplitude; hohe, atmosphär. CO ₂ - Konzentrationen					Tolerant gegenüber Stickstoff-Deposition
fallax	Schlenke	372 bzw. 431 µmol l ⁻¹ NH ₄ ⁺ und 300 bzw. 431 NO ₃ ⁻	(unbedeutend)	Lichtsättigung bei 500 PAR; schwach reduzierte Lichtverhältnisse	17°C	Im 1. Jahr 11 – 14%	Tolerant gegenüber atmosphärischer Verunreinigung (schwefelsauer, stickstoff- und schwermetallhaltig)
flexuosum	Schlenke	> 505 µmol l ⁻¹ NH ₄ ⁺					
Sektion Cymbifolia							
imbricatum							Seltene Art
magellanicum	- 2, - 5 bzw. - 10 cm	95 µmol l ⁻¹ NH ₄ ⁺ und 322 µmol l ⁻¹ NO ₃ ⁻ bzw. 1 g N m ⁻² a ⁻¹ ; 2 – 4 g NaH ₂ PO ₄ m ⁻² a ⁻¹	5,3 in Kombination mit	Lichtkompensationspunkt bei 11,5 - 58 µE m ⁻² s ⁻¹	> 0°C	Im 1. Jahr 8 - 18% Im 2. Jahr 21% Im 3. Jahr 20%	Wächst im Mix mit <i>S. papillosum</i> besser

			hoher Ca-Konzentration				
palustre		< 505 $\mu\text{mol l}^{-1} \text{NH}_4^+$				Langsame Zersetzung	Erfolgreicher Konkurrent in Schwinggrasen
papillosum	Hoher Wasserstand (Rasen)	> 55 $\mu\text{mol l}^{-1}$ < 505 $\mu\text{mol l}^{-1} \text{NH}_4^+$; im Laborex.: 2000 $\text{mg l}^{-1} \text{S}$ bzw. > 4000 $\text{mg l}^{-1} \text{Ca}$ im Torfmoos	5,5	Lichtkompensationspunkt bei 35 – 75 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$		Langsame Zersetzung; Im 1. Jahr 7 – 14%	Wächst im Mix mit <i>S. magellanicum</i> besser
Sektion Squarrosa							
squarrosum		Mineral- und nährstoffreich	Hoher pH im Kombination mit hoher Ca-Konzentration				Tolerant gegenüber atmosphärischer Verunreinigung
Sektion Subsecunda							
auriculatum	Schlenke	Mineral- und nährstoffreich				Hohe Zersetzbarkeit	Seltene Art
subsecundum	Im oligotrophen See in 9,5 m Tiefe		Hoher pH im Kombination mit hoher Ca-Konzentration				Seltene Art

Schlußfolgerungen für weitere Forschungen

Bei der Auswahl der für die Kultivierung geeigneten *Sphagnum*-Arten sollte auf die Erfüllung folgender Ansprüche Wert gelegt werden:

- pflanzenbauliche Eignung,
- hohe Produktivität oder geringe Zersetzungs- bzw. hohe Akkumulationsrate,
- Kultivierbarkeit,
- Verfügbarkeit.

Vor der Kultivierung von *Sphagnum*-Arten im großen Maßstab muß zunächst geklärt werden, ob diese für den Pflanzenbau geeignet sind und welchen Zersetzungsgrad sie aufweisen müssen. Konkret zielt die Frage auf die Verwendbarkeit von *Sphagnum*-Frischmasse (Biomasse) welcher *Sphagnum*-Art als Rohstoff für Kultursubstrate, da eine solche zu weniger Verlusten in der Trockenmasse (vgl. Abb. 1) führen würde und aufgrund der geringeren Umtriebszeiten auch ökonomisch von Vorteil wäre.

Bei Eignung von *Sphagnum*-Frischmasse ist die Art mit höchster Produktivität, also *S. recurvum* agg. (*S. fallax*), von Interesse (vgl. Abb. 2), vorausgesetzt diese genügt den Ansprüchen an das Substrat. Sollten weniger produktive Arten der Sektion Cymbifolia (*S. papillosum*, *S. magellanicum*) aufgrund ihrer geringeren Zersetzungsrate und effektiveren Wasserspeichervermögens besser als Rohstoff für Kultursubstrate geeignet sein, stellt sich auch hier die Frage, inwieweit durch Manipulation abiotischer Standortfaktoren eine Erhöhung der Produktivität erreicht werden könnte. Als wichtigste Komponente hierbei erweist sich eine ganzjährig ausgeglichene Hydrologie, also ein über das ganze Jahr stabiler, hoher Wasserstand. Allgemein gilt, dass alle Arten, also auch die Bultarten, unter Schlenkenbedingungen besser wachsen als im Bult (vgl. Kap. 3.2.1), das Wasser also nahe unter der Moosoberfläche stehen sollte. Es bleibt offen, ob Bultarten wie *S. magellanicum* und *S. rubellum* bei Ausschluß von Konkurrenz im Schlenkenniveau einen höheren Massezuwachs verzeichnen als im Bultniveau, da hierzu unterschiedliche Angaben in der Literatur vorliegen (vgl. Kap. 3.2). Bei fehlender ausreichender Wasserversorgung sind Bultarten zudem in der Lage, besser damit umzugehen als Schlenkenarten, da sie an Wasserstreß besser angepasst sind und länger Photosynthese betreiben können. Ihre Produktivität kann die der Schlenkenarten bei längerer Trockenheit übersteigen, ist aber geringer als bei ausreichender Wasserversorgung (vgl. Kap. 3.2.1).

Des weiteren besteht die Frage, ob der Durchfluß von Wasser zu einer Produktivitätssteigerung beiträgt. Der Literatur sind nur wenige Hinweise zu entnehmen (vgl. Kap. 3.2).

Die positive Auswirkung eines hohen CO₂-Gehaltes im Wasser auf die Produktivität wurde in Kap. 3.2.2.3.2 erwähnt. Ob diese durch Kalkung in ca. 10 cm Tiefe des verbliebenen, überstauten Torfes bzw. wie dieser sonst erreicht werden kann, gilt es noch zu testen.

Da die Verfügbarkeit von Phosphor zur Steigerung der Produktivität führt (vgl. Kap. 3.2.2.2) und ein hoher Phosphor-Gehalt im Torfmoos keine Wirkungen auf die Zersetzungsrate zeigt (Kap. 4.2), ist einer Phosphor-Düngung dann nichts entgegenzustellen, wenn kein Stickstoffmangel vorliegt (bei einer N-Deposition von $> 12 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ bzw. einem N:P-Verhältnis im Torfmoos von > 15) (vgl. Kap. 3.2.2.1 f.), wovon in unseren Breiten auszugehen ist. Sollte dennoch ein Stickstoffmangel festgestellt werden, kann mit N-Düngung die Produktivität erhöht werden. Dabei muß darauf geachtet werden, dass die N-Düngung nicht so hoch ist, dass sie zu einer Anreicherung des Stickstoffs im Torfmoos und damit zur Steigerung der Zersetzungsrate führt.

Inwieweit die Zugabe von Kalium eine Wachstumssteigerung bewirken kann, gilt es noch zu untersuchen.

Da ein hoher pH-Wert Produktivität (vgl. Kap. 3.2.2.1) und Zersetzungsrate (vgl. Kap. 4.2) gleichzeitig erhöht und bei hohem pH-Wert nur mit einem geringen Massezuwachs zu rechnen ist (vgl. Versuch von Clymo & Hayward 1982), ist der Erfolg einer solchen Maßnahme (im Hinblick auf höhere Erträge) in Frage gestellt und deshalb weiteren Forschungen weniger Bedeutung zuzumessen.

Dahingegen ist die Einbeziehung von Gefäßpflanzen in die Untersuchungen wichtig, da sie zum einen im Prozeß der Etablierung von Torfmoosen auf abgetorften Standorten als einen weiteren Forschungsschwerpunkt eine Schlüsselrolle spielen (vgl. Kap. 5.5), zum anderen das Mikroklima für das Torfmoos-Wachstum verbessern (vgl. Kap. 3.2.5). Dabei muß aber darauf geachtet werden, dass der Deckungsgrad der Gefäßpflanzen gering gehalten wird, da andererseits aufgrund von positiver Rückkopplung (bei hoher N-Deposition) die Torfmoose von den Gefäßpflanzen verdrängt werden (vgl. Kap. 3.2.2.2 und Kap. 3.2.2.3.2) und diese zudem die Zersetzungsrate erhöhen (vgl. Kap. 3.2.5 und Kap. 4.2). Außerdem können Gefäßpflanzen, aber auch Substrate wie Bunkerde, zur Schwimmmattenbildung und damit zur Ansiedlung von Sphagnen auf permanent überschwemmten Bereichen beitragen. Um die am besten geeignete Methode für große Flächen herauszufinden, sind weitere Forschungen notwendig.

Inwieweit Gefäßpflanzen und anderes Material wie Bunkerde sowie Düngung die Substratqualität beeinflussen, muß untersucht werden.

Bultarten (z.B. *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. magellanicum*) sind auch dann von Interesse, wenn *Sphagnum*-Frischmasse nicht für den Pflanzenbau geeignet ist, also *Sphagnum*-Torf angebaut werden soll, da diese aufgrund eines genetisch fixierten geringeren Gehaltes an zersetzungsresistenten (ligninartige Substanzen, Wachse) und –hemmenden (Sphagnol) Inhaltsstoffen eine geringere Zersetzungsrate, die im Wesentlichen die Torfakkumulationsrate bestimmt, aufweisen als Schlenkenarten (z.B. *S. fallax*) (vgl. Kap. 4). Die Zersetzungsrate kann aber auch durch Standortfaktoren beeinflusst werden: kann ein ganzjährig ausgeglichener hoher Wasserstand nicht erfüllt werden, liegen also ein niedriger Wasserstand, hohe Wasserstandsamplituden und damit verbunden eine höhere Sauerstoffverfügbarkeit vor, führt dies zu einer Steigerung der Zersetzungsrate und Hemmung der Produktivität und ist deshalb zu vermeiden.

Zusammenfassend sind Forschungen zu folgenden Fragestellungen notwendig:

1. **Ist *Sphagnum*-Frischmasse (Biomasse) für den Pflanzenbau geeignet und wenn, von welcher *Sphagnum*-Art?**
2. **Erreichen Bultarten (*S. magellanicum* und *S. rubellum*) ohne Konkurrenz im Schlenkenniveau einen höheren Massezuwachs (kg ha^{-1}) als im Bultniveau?**
3. **Trägt der Durchfluß von Wasser zu einer Produktivitätssteigerung bei?**
4. **Wie kann ein hoher CO_2 -Gehalt im Wasser erreicht werden, ohne die Torfmoose zu schädigen (z.B. durch Kalkung in ca. 10 cm Tiefe des verbliebenen Torfes)?**
5. **Inwieweit steigert Phosphor-Düngung die Torfmoos-Produktivität?**
6. **Inwieweit steigert Kalium-Düngung die Torfmoos-Produktivität?**
7. **Bis zu welchem Deckungsgrad steigert die Anwesenheit von Gefäßpflanzen die Torfmoos-Produktivität?**
8. **Welches Material (Gefäßpflanzen, Stroh usw.) trägt am besten (schnell und günstig) zur Etablierung der Torfmoose auf abgetorften Flächen bei?**
9. **Welches Material (Gefäßpflanzen-Art, Bunkerde usw.) trägt am besten (schnell und günstig) zur Schwimmmattenbildung bei?**

10. Ist die Produktivität der Torfmoose auf Schwimmatten höher als auf abgetorften Flächen mit Wasserstand nahe der Oberfläche?

11. Inwieweit beeinflussen andere Materialien als Torfmoose und Düngung die Substratqualität?

Im Hinblick auf die Kultivierung von Sphagnen haben die in Kap. 5 vorgestellten Arten unterschiedliche Bedeutung. Bei der Auswahl der zunächst für weitere Forschungen geeigneten *Sphagnum*-Arten sind folgende Kriterien von Interesse:

- Arten mit voraussichtlich besten Substrateigenschaften: *S. magellanicum*, *S. papillosum*, (*S. palustre?*),
- Arten mit möglicherweise guten Substrateigenschaften: *S. fuscum*, *S. rubellum*,
- Arten mit hoher Produktivität: *S. recurvum* agg. (*S. fallax*),
- Arten mit geringer Zersetzungsrate: *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. palustre*, *S. rubellum*, *S. fuscum*,
- Arten, die unter mesotrophen Bedingungen gut wachsen bzw. erhöhte atmosphärische Verschmutzung (N-Deposition, saurer Regen) ertragen: *S. fallax*, *S. palustre*, *S. fimbriatum*, *S. squarrosum*,
- Pionierarten: *S. cuspidatum*, *S. fallax*.

Zusammenfassend sind aufgrund der o.g. Kriterien folgende *Sphagnum*-Arten einzeln und im Mix in weiterführende Forschungen einzubeziehen:

- *S. capillifolium*,
- *S. cuspidatum*,
- *S. fallax*,
- *S. fimbriatum*,
- *S. fuscum*,
- *S. magellanicum*,
- *S. palustre*,
- *S. papillosum*,
- *S. rubellum*,
- *S. squarrosum*.

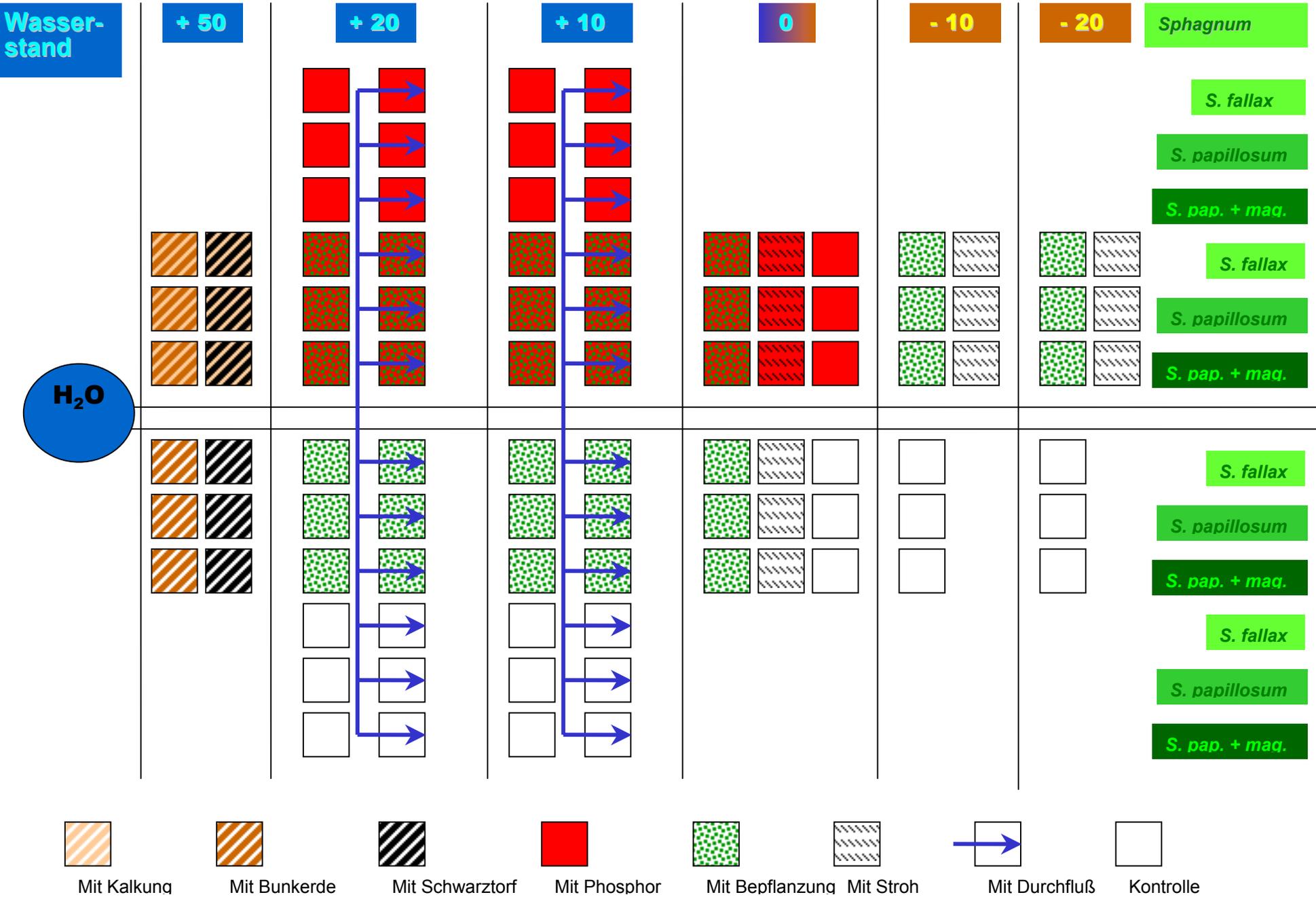
Auch andere *Sphagnum*-Arten, über die bisher aufgrund ihres selteneren Vorkommens weniger Untersuchungen vorliegen, könnten Bestandteil weiterer Forschungen bilden.

Bei der Verwendung von Torfmoosen im Projekt, sollte darauf geachtet werden, dass diese aufgrund der (in Kap. 3.2.2.2.1 und 3.2.2.2.5) beschriebenen Reaktionen auf Stickstoff-Deposition und sauren Regen aus dem Projektgebiet bzw. einem (in der atmosphärischen Deposition) vergleichbaren Gebiet stammen.

Abbildung 5 zeigt das Beispiel für einen möglichen Versuchsaufbau im Freiland, der folgende Kriterien bzw. Fragestellungen, die als sinnvoll erachtet werden, im großen Maßstab getestet zu werden, umfasst:

- *Sphagnum*-Arten: *S. fallax*, *S. papillosum* sowie *S. papillosum* und *S. magellanicum* im Mix
- Phosphor-Düngung
- Etablierung: Gefäßpflanzen (*Eriophorum vaginatum*, *Carex rostrata*), Stroh, Schwimmmatte (Bunkerde, Schwarztorf)
- Kalkung
- Durchfluß

In Versuchen im kleineren Maßstab sind die anderen *Sphagnum*-Arten und Fragen zu berücksichtigen.



Literaturverzeichnis

- Aerts, R., Wallen, B. & Malmer, N. (1992): Growth-limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *J. Ecol.* 80: 131-140
- Aerts, R., Wallen, B., Malmer, N. & Caluwe, H.D. (2001): Nutritional constraints on *Sphagnum*-growth and potential decay in northern peatland. *J. Ecol.* 89: 292 - 299
- Alber, R., Bragazza, L. & Gerdol, R. (1996): A contribution to mire typology at the southern border of the *Sphagnum*-mire area in Europe. *Phyton-Horn.* 36: 107-125
- Andrus, R. E. (1986): Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Can. J. Bot.* Vol. 64: 416 - 426
- Aulio, K. (1980): Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. I. A multivariate summaration of the mineral element composition of 13 species from an ombrotrophic raised bog. *Ann. Bot. Fennici* 17: 307-314
- Aulio, K. (1982): Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. II. Intra- and interspecific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. *Ann. Bot. Fennici* 19: 93-101
- Baker, R.G.E. & Boatman, D.J. (1990): Some effects of nitrogen, phosphorus, potassium and carbon dioxide concentration on the morphology and vegetative reproduction of *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. *New Phytologist* 116: 605-612
- Balagurova, N., Drozdov, S. & Grabovik, S. (1996): Cold and heat resistance of five species of *Sphagnum*. *Ann. Bot. Fennici* 33: 33-37, Helsinki
- Baxter, R., Emes, M.J. & Lee, J.A. (1991a): Short term effects of bisulfite on pollution-tolerant and pollution sensitive populations of *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. (ex. Hoffm.). *New Phytologist* 118: 425-432
- Baxter, R., Emes, M.J. & Lee, J.A. (1991b): Transition metals and the ability of *Sphagnum* to withstand the phytotoxic effects of the bisulfite ion. *New Phytologist* 118: 433-440
- Baxter, R., Emes, M.J. & Lee, J.A. (1992): Effects of an experimentally applied increase in ammonium on growth and amino acid metabolism of *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex. Hoffm. from differently polluted areas. *New Phytologist* 120: 265-274
- Belyea, L.R. (1996): Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. *Oikos* 77: 529-539
- Bergman, I., Svensson, B.H. & Nilsson, M. (1998): Regulation of methane production in a Swedish acid mire by pH, temperature and substrate. *Soil Biol. Biochem.* 30: 729 – 741
- Boatman, D.J. (1977): Observations on the growth of *Sphagnum cuspidatum* in a bog pool on the Silver Flowe Natural Nature Reserve. *J. Ecol.* 65: 119-126
- Bottrell, S. & Novak, M. (1997): Sulphur isotopic study of two pristine *Sphagnum* bogs in the western British Isles. *J. Ecol.* 85: 125-132

- Boudreau, S. & Rochefort, L. (1998) : Restoration of post-mined peatlands: effect of vascular pioneer species on *Sphagnum* establishment. - In: Malterer, T., Johnson, K. & Steward, J. (eds.): Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Peatland restoration and reclamation: 39-43, Jyväskylä
- Bragazza, L. (1997): *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy. *Bryologist* 100: 507-515
- Brülisauer, A. & Klötzli, F. (1998): Notes on the ecological restoration of fen meadows, ombrogenous bogs and rivers: definitions, techniques, problems. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* 64: 47 – 61
- Bugnon, J.-L., Rochefort, L. & Price, J.S. (1997): Field experiments of *Sphagnum* reintroduction on a dry abandoned peatland in eastern Canada. *Wetlands* 17: 513 – 517
- Campeau, S. & Rochefort, L. (1996) : *Sphagnum* regeneration on bare peat surfaces: field and greenhouse experiments. *J. of Applied Ecol.* 33: 599 – 608
- Campeau, S. & Rochefort, L. (2000) : Production rate and water content of *Sphagnum* on restored cutover peatlands: comparison with natural areas. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 171
- Caulson, J.C. & Butterfield, J. (1978): An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *J. Ecol.* 66: 631 – 650
- Chapman, S.B. (1965): The ecology of Coom Rigg Moss, Northumberland III. Some water relations of the bog system. *J. Ecol.* 53: 371 - 384
- Chiriono, C.C. & Rochfort, L. (2000): Establishment response for four *Sphagnum* species on cutover peatland. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 507
- Clymo, R.S. (1965): Experiments on breackdown of *Sphagnum* in two bogs. *J. Ecol.* 53: 747 - 758
- Clymo, R.S. (1970): The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *J. Ecol.* 58: 13 - 49
- Clymo, R.S. (1973): The growth of *Sphagnum*: some effects of environment. *J. Ecol.* 61: 849-869
- Clymo, R.S. (1991): Peat growth. - In: Shane, L.C.K. & Cushing, E.J.: Quaternary landscapes: 76 – 112; University of Minnesota Press, Minneapolis
- Clymo, R.S. (1992): Productivity and decomposition of peatland ecosystems. - In: Bragg, O.M., Hulme, P.D., Ingram, H.A.P. & Robertson, R.A.: Peatland ecosystems and man - an impact assessment: 3 - 16; Dep. Of Biological Sciences, University of Dundee
- Clymo, R.S. (1997): The roles of *Sphagnum* in peatlands. - In: Parkyn, L., Stoneman, R.E. & Ingram, H.A.P. (eds.): Conserving peatlands, CAB International: 95-102
- Clymo, R.S. & Hayward, P.M.(1982): The ecology of *Sphagnum*. - In: Smith, A.J.E. (ed.): Bryophyte ecology. Chapman & Hall, London - New York: 229-289

- Clymo, R.S. & Reddaway, E.J.F. (1974): Growth rate of *Sphagnum rubellum* Wils. on Pennine blanket bog. *J. Ecol.* 62: 191-196
- Damman, A.W.H. (1988): Spatial and seasonal changes in water chemistry and vegetation in an ombrogenous bog. - In: Verhoeven, J.T.A., Heil, G.W. & Werger, M.J.A.: *Vegetation structure in relation to carbon and nutrient economy*: 107 - 119, SPB Academic Publishing, The Hague
- Daniels, R.E. & Eddy, A. (1985): *Handbook of European Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon
- Daulat, W.E. & Clymo, R.S. (1998): Effects of temperature and water table on the efflux of methane from peatland surface cores. *Atmospheric Environment* 32: 3207 – 3218
- Drozdov, S.N., Balagurova, N.I. & Grabovik, S.I. (1994): Thermoresistance of some *Sphagnum* (Sphagnaceae, Musci) species. *Botanicheskii Zhurnal St. Petersburg* 79: 29-34
- Fechner, L.E.J. & Hemond, H.F. (1992): Methane transport and oxidation in the unsaturated zone of a *Sphagnum* peatland. *Global Biogeochemical Cycles* 6: 33-44
- Fechner, L.E.J. & Hemond, H.F. (1997): Trapped methane volume and potential effects on methane ebullition in a northern peatland. *Limnology and Oceanography* 41: 1375-1383
- Ferguson, P. & Lee, J.A. (1979): The effects of bisulphite and sulphate upon photosynthesis in *Sphagnum*. *New Phytol.* 82: 703-712
- Ferland, C. & Rochefort, L. (1997): Restoration techniques for *Sphagnum*-dominated peatlands. *Can. J. Bot.* 75: 1110 – 1118
- Frahm, J.-P. & Frey, W. (1987): *Moosflora*. UTB 1250 für Wissenschaft, 2. Überarb. Aufl., Ulmer-Verlag, Stuttgart
- Francez, A.J. (1992): The growth and primary production of *Sphagnum* in a peat-bog of the Monts du Forez (Puy-de-Dôme, France). *Vie et milieu* 42: 21-34
- Gagnon, Z.E. & Karnosky, D.F. (1992): Physiological response of three species of *Sphagnum* to ozone exposure. *J. Bryology* 17: 81-91
- Gaudig, G. (2000): Vergleich intensiv Torfmoos-Torf akkumulierender Systeme mittels Pollen- u. Großrestanalyse. Dipl.arbeit Uni Greifswald, Botan. Institut
- Gerdol, R. (1995): The growth dynamics of *Sphagnum* based on field measurements in a temperate bog and on laboratory cultures. *J. Ecology* 83: 431-437
- Gerdol, R. (1990): Seasonal variations in the element concentrations in mire water and in *Sphagnum* mosses on an ombrotrophic bog in the southern Alps. *Lindbergia* 16: 44-50, Copenhagen
- Gerdol, R., Bonory, A., Gualandri, R. & Pancaldi, S. (1996): CO₂ exchange, photosynthetic pigment composition, and cell ultrastructure of *Sphagnum* mosses during dehydration and subsequent rehydration. *Can. J. of Botany.* 74: 726-734

- Gignac, L.D. (1989): Mineral content of mire surface water and hummock-forming *Sphagnum* species in peatlands of western Canada. *Lindbergia* 15: 151-160, Copenhagen
- Gignac, L.D. (1993): Distribution of *Sphagnum* Species, and habitats in relation to climate. - In: Miller, N.G. (ed.): *Advances in Bryology* Vol. 5: 187-222
- Green, B.H. (1968): Factors influencing the spatial and temporal distribution of *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex Russ. in the British Isles. *J. Ecol.* 56: 47-58
- Greenup, A.L., Foot, J.P., Hall, G., Ineson, P., Lee, J.A. & Sleep, D. (2000): Isotopic insights into peatland CH₄ dynamics under elevated CO₂ and N deposition. - In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): *Millenium Wetland Event Quebec* (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 230
- Grigal, D.F. (1984): *Sphagnum* production in forested bogs of northern Minnesota. *Can. J. Bot.* 63: 1204-1207
- Grosvernier, P., Matthey, Y. & Buttler, A. (1995): Microclimate and physical Properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): *Restoration of temperate wetlands*: 435-450; John Wiley & sons, Chichester
- Grosvernier, P., Matthey, Y. & Buttler, A. (1997): Growth potential of three *Sphagnum* species in relation to water table level and peat properties with implications for their restoration in cut-over bogs. *J. of Applied Ecol.* 34: 471-483
- Hayward, P.M. & Clymo, R.S. (1982): Profiles of water content and pore size in *Sphagnum* and peat, and their relation to peat bog ecology. *Proc. R. Soc. Lond. B* 215: 299-325
- Hayward, P.M. & Clymo, R.S. (1983): The growth of *Sphagnum*: experiments on, and stimulation of, some effects of light flux and water-table depth. *J. Ecol.* 71: 845-863
- Heathwaite, L. (1995): Problems in the hydrological management of cut-over raised mires, with special reference to Thorne Moors, South Yorkshire. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): *Restoration of temperate wetlands*: 315-329; John Wiley & sons, Chichester:
- Hedenas, L. & Kooijman, A. (1996): Changes in the vegetation of a rich fen in Vastergotland, Sweden. *Svensk Botanisk Tidskrift* 90: 113-121
- Heijmans, M.M.P.D. (2000): Effects of elevated CO₂ and increased N deposition on bog vegetation in the Netherlands. Ph.D thesis, University of Wageningen, Ponsen & Looijen bv, Wageningen
- Heijmans, M.M.P.D. & Berendse, F. (2000): Effect of elevated CO₂ and increased nitrogen deposition on a bog ecosystem in the Netherlands. - In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): *Millenium Wetland Event Quebec* (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 343
- Hogg, E.H. (1993): Decay potential of hummock and hollow *Sphagnum* peats at different depths in a Swedish raised bog. *Oikos* 66: 269-278, Copenhagen

- Hoosbeek, M.R., Berendse, F., Foot, J.P., Greenup, A., Grosvernier, P., Mitchell, E.A.D., Rydin, H., Saarinen, T., Saarnio, S. & Wallen, B. (2000): Modeling effects of elevated CO₂ and N on biochemistry of European bogs. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 231
- Ilomets, M. (1982): The productivity of *Sphagnum* communities and the rate of peat accumulation in Estonian bogs. - In: Masing, V. (ed.): Peatland ecosystems: 102 - 116, Valgus, Tallin
- Jauhiainen, J. (1998): Response of *Sphagnum* mosses to increased CO₂ concentration and nitrogen deposition. Ph.D thesis, University of Joensuu, Publications in sciences No. 48
- Johnson, K.W. & Maly, C.C. (1998): Greenhouse studies of *Sphagnum papillosum* for commercial harvest and peatland restoration in Minnesota. - In: Malterer, T., Johnson, K. & Steward, J. (eds.): Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Peatland restoration and reclamation: 49-55, Jyväskylä
- Johnson, K.W. , Malterer, T.J. & Maly, C.C. (2000a): Re-establishment of a *Sphagnum papillosum* under relatively stable water table conditions. Internat. Peat Journal 10: 79 – 84
- Johnson, K.W., Maly, C.C. & Malterer, T.J. (2000b): Effects of mulch, companion species, and planting time on restoration of post-harvested Minnesota peatlands. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 403
- Johnson, L.C. & Damman, A.W.H. (1991): Species-controlled *Sphagnum* decay on a South Swedish raised bog. Oikos 61: 243 - 242, Copenhagen
- Johnson, L.C. & Damman, A.W.H. (1993): Decay and its regulation in *Sphagnum* peatlands. - In: Miller, N.G. (ed.): Advances in Bryology Vol. 5: 249-296
- Johnson, L.C., Damman, A.W.H. & Malmer, N. (1990): *Sphagnum* macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic south Sweden peat-bog. J. Ecol. 78: 633 – 647
- Kirchhoff, M. & Rudolph, H. (1989): Schwermetallgehalte von Sphagnen aus verschiedenen Mooren Schleswig-Holsteins. Telma 19 : 113-135, Hannover
- Klemedtsson, A.K. & Klemedtsson, L. (1997): Methane uptake in Swedish forest soil in relation to liming and extra N-deposition. Biology and Fertility of Soils 25: 296-301
- Kooijman, A.M. & Bakker, C. (1995): Species replacement in the bryophyte layer in mires: the role of water type, nutrient supply and interspecific interactions. J. Ecol. 83: 1 –8
- Koojman, A.M. & Kanne, D.M. (1993): Effects of water chemistry, nutrient supply and interspecific interactions on the replacement of *Sphagnum subnitens* by *Sphagnum fallax* fens. J. Bryology 17: 431-438
- Lamers, L.P.M. (2000): Botanical diversity in fens in relation to sulphide, carbon dioxide and methane production. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 208

- Lamers, L.P.M. (2001): Tackling Biochemical Questions in Peatlands. Ph.D thesis, Katholische Universität Nijmegen
- Lavoie, C. & Rochefort, L. (1996): The natural revegetation of a harvested peatland in southern Quebec: A spatial and dendroecological analysis. *Ecoscience* 3 (1): 101-111
- Lavoie, C., Grosvernier, P., Girard, M., Marcoux, K. & Campbell, D.R. (2000): Peatland restoration: natural processes against all odds?. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 316
- Lee, J.A & Studholme, C.J. (1992): Responses of *Sphagnum* species to polluted environments. - In: Bates, J.W. & Farmer, A.M.: Bryophytes and Lichens in a changing environment: 314 – 332; Clarendon Press, Oxford
- Lee, J.A., Parsons, A.N. & Baxter, R. (1993): *Sphagnum* species and polluted environments, past and future. - In: Miller, N.G. (ed.): Advances in Bryology Vol. 5:297-313
- Li, Y. & Glime, J.M. (1991): Growth response of two *Sphagnum* species to photoperiod. *Can. J. of Botany* 69: 2643-2646
- Libbert, E. (1991): Allgemeine Biologie. UTB 1197 für Wissenschaft, 7. Neubearb. Aufl., G.-Fischer-Verlag, Jena
- Limpens, J. & Berendse, F. (2000): Effect of elevated nitrogen deposition on production and decomposition in raised bogs. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 150
- Limpens, J., Tomassen, H.B.M., Berendse, F. & Roelofs, J.G.M. (2000): Dutch survival plan for bogs: Impact of enhanced nitrogen deposition on ombrotrophic bogs. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 486
- Lindholm, T. (1990): Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* hummocks on a raised bog in southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 27: 67-78
- Lindholm, T. & Vasander, H. (1990): Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland. *Ann. Bot. Fennici* 27: 145-157
- Lütt, S. (1992): Produktionsbiologische Untersuchungen zur Sukzession der Torfstichvegetation in Schleswig-Holstein. *Mitt. d. AG Geobotanik in SH und Hamburg*, Nr.43
- Malmer, N. (1990): Constant or increasing nitrogen concentrations in *Sphagnum* mosses on mires in Southern Sweden during the last few decades. *Aquilo Ser. Bot.* 28: 57 – 65
- Malmer, N. (1993): Mineral nutrients in vegetation and surface layers of *Sphagnum*-dominated peat-forming systems. - In: Miller, N.G. (ed.): Advances in Bryology Vol. 5:223-248
- Malmer, N. & Wallen, B. (1993): Accumulation and release of organic matter in ombrotrophic bog hummocks - processes and regional variation. *Ecography* 16: 193-211, Copenhagen

- Malmer, N., Svensson, G. & Wallen, B. (1997): Mass balance and nitrogen accumulation in hummocks on a south Swedish bog during the late Holocene. *Ecography* 20: 535-549
- Mawby, F.J. (1995): Effects of damming peat cuttings on Glasson Moss and Wedholme Flow, two lowland raised bogs in Northwest England. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): *Restoration of temperate wetlands*; 565 S.; John Wiley & sons, Chichester: 349-357
- Meade, R. (1992): Some early changes following the rewetting of a vegetated cutover peatland surface at Danes Moss, Cheshire, UK, and their relevance to conservation management. *Biological Conservation* 61: 31-40
- Money, R.P. (1995): Re-establishment of a *Sphagnum*-dominated flora on cut-over lowland raised bogs. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): *Restoration of temperate wetlands*; 565 S.; John Wiley & sons, Chichester: 405-422
- Nick, K.-J. u.a. (1993): Beiträge zur Wiedervernässung abgebauter Schwarztorfflächen. *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen Heft 29*: 1-127
- Nick, K.-J., Löpmeier, F.J., Schiff, H., Blankenburg, J., Gebhard, H., Knabke, C., Weber, H.E., Främb, H. & Mossakowski, D. (2001): Moorregeneration im Leegmoor/ Emsland nach Schwarztorfabbau und Wiedervernässung - Ergebnisse aus dem E+E-Vorhaben 80901001 des Bundesamtes für Naturschutz. *Angewandte Landschaftsökologie Heft 38*, Bundesamt für Naturschutz, Bonn - Bad Godesberg
- Orchard, M.J. (1994): *Sphagnum* Moss - "Green Gold". *New Zealand forestry* 39: 31 - 32, Wellington
- Overbeck, F. & Happach, H. (1957): Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnen. *Flora* 144: 335-402
- Paffen, B.G.P. & Roelofs, J.G.M. (1991): Impact of carbon dioxide and ammonium on the growth of submerged *Sphagnum cuspidatum*. *Aquatic Botany* 40: 61-71
- Pakarinen, P. & Gorham, E. (1983): Mineral element composition of *Sphagnum fuscum* peat collected from Minnesota, Manitoba, and Ontario. *Proceedings of the International Symposium on Peat Utilisation*: 417 - 429; Bemidj, Minnesota
- Paul, A. (1997): Breitet sich *Sphagnum fimbriatum* Wils. In Nordhessen aus?. *Phillippia* 8/2: 89 – 92
- Pedersen, A. (1975): Growth measurements of five *Sphagnum* species in South Norway. *Norw. J. Bot.* 22: 277-284
- Pfadenhauer, J. & Klötzli, F. (1996): Restoration experiments in middle European wet terrestrial ecosystems: an overview. *Vegetatio* 126: 101-115
- Poelman, A. & Joosten, H. (1992): On the identification of hydrological interaction zones for bog reserves. - In: Bragg, O.M., Hulme, P.D., Ingram, H.A.P. & Robertson, R.A.: *Peatland ecosystems and man - an impact assessment*; Dep. Of Biological Sciences, University of Dundee: 141 – 148

- Poschlod, P. (1990): Vegetationsentwicklung in abgetorften Hochmooren des bayrischen Alpenvorlandes unter besonderer Berücksichtigung standortkundlicher und populationsbiologischer Faktoren. Diss. Botanicae 152, Berlin
- Poschlod, P. (1995): Diaspore rain and diaspore bank in raised bogs and implications for the restoration of peat-mined sites. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): Restoration of temperate wetlands: 471 – 494; John Wiley & sons, Chichester
- Potter, L., Foot, J.P., Caporn, S.J.M. & Lee, J.A. (1996): The effects of long-term elevated ozone concentrations on the growth and photosynthesis of *Sphagnum recurvum* and *Polytrichum commune*. New Phytologist 134: 649-656
- Price, J.S. (1998): Methods for restoration of a cutover peatland, Quebec, Canada. - In: Malterer, T., Johnson, K. & Steward, J. (eds.): Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Peatland restoration and reclamation: 259, Jyväskylä
- Price, J.S., Heathwaite, A.L., Baird, A. & Blankenburg, J. (2000): Hydrological processes in abandoned and restored peatlands. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millennium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S.315
- Price, J.S. & Whitehead, G.S. (2001): Developing hydrologic thresholds for *Sphagnum* recolonisation on an abandoned cutover bog. Wetlands 21: 32-40
- Quinty, F. & Hood, G. (1998): Peatland restoration guide. - In: Malterer, T., Johnson, K. & Steward, J. (eds.): Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Peatland restoration and reclamation: 79-8, Jyväskylä
- Quinty, F. & Rochefort, L. (1998): Introduction of companion plant species that favour *Sphagnum*-Establishment. - In: Malterer, T., Johnson, K. & Steward, J. (eds.): Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Peatland restoration and reclamation: 149-154, Jyväskylä
- Riis, T. & Sand-Jensen, K. (1997): Growth restoration and photosynthesis of aquatic mosses: Influence of light, temperature and carbon dioxide at depth. J. Ecol 85: 359-372
- Risager, M. (1998): Impacts of nitrogen on *Sphagnum* dominated bogs with emphasis on critical load assessment. Ph.D thesis, department of Plant Ecology, Botanical Institute, Faculty of Science, University of Copenhagen
- Rochefort, L. & Campeau, S. (1997): Rehabilitation work on post-harvested bogs in South Eastern Canada. - In: Parkyn, L., Stoneman, R.E. & Ingram, H.A.P. (eds.): Conserving peatlands, CAB International: 287-294
- Rochefort, L., Gauthier, R. & LeQuere, D. (1995): *Sphagnum* regeneration - toward an optimisation of bog restoration. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): Restoration of temperate wetlands: 423-434; John Wiley & sons, Chichester
- Rochefort, L., Quinty, F., Campeau, S., Vitt, D.H., Johnson, K. & Malterer, T. (2000): North American approach to peatland restoration. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millennium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 223

- Rocheffort, L., Vitt, D.H. & Bayley, S.E. (1990): Growth production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology* 71: 1986-2000
- Roelofs, J.G.M., Berendse, F., Esselink, H., Limpens, J., Smolders, A.J.P., Tomassen, H.B.M., Schaaf, S.v.d., Duinen, G.A.v. & Wirdum, G.v. (2000): How to guarantee successful bog restoration?. – In: Crowe, A. & Rocheffort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 462
- Rudolph, H., Deising, H. & Voigt, J.U. (1987): The tolerance of raised bog *Sphagnum* species in respect to inorganic nitrogen. *Symposia Biologica Hungaria* 35: 71-80
- Rudolph, H., Kirchhoff, M. & Gliesmann, S. (1988): *Sphagnum* culture techniques. - In: Glime, J.M. (ed.): *Methods in bryology*, Proc. Bryol. Meth. Workshops, Mainz
- Rudolph, H. & Voigt, J.U. (1986): Effects of NH₄-N and NO₃-N on growth and metabolism of *Sphagnum magellanicum*. *Physiologia Plantarum* 66: 339 – 343
- Rydin, H. (1993a): Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. - In: Miller, N.G. (ed.): *Advances in Bryology* Vol. 5: 153-185
- Rydin, H. (1993b): Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. *Oikos* 66: 413-423, Copenhagen
- Rydin, H. & Clymo, R.S. (1989): Transport of carbon and phosphorus compounds about *Sphagnum*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 237: 63-84
- Rydin, H. & McDonald, A.J.S. (1985): Tolerance of *Sphagnum* to water level. *J. Bryol.* 13: 571-578
- Saarnio, S., Juahainen, J, Saarinen, T., Vasander, H. & Silvola, J. (2000): Response of *Sphagnum* mosses to increased CO₂ concentration and NH₄NO₃ availability. – In: Crowe, A. & Rocheffort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 313
- Saarnio, S., Martikainen, J.A.P.J. & Silvola, J. (1998) : Effects of raised CO₂ on potential CH₄ production and oxidation in, and CH₄ emission from, a boreal mire. *J. Ecol.* 86: 261 - 268
- Scheffer, R. (1998): Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens. Ph.D thesis, Faculty of Biology, University of Utrecht
- Schouwenaars, J.M. (1995): The selection of internal and external water management options for bog restoration. - In: Wheeler, B.D., Shaw, S., Fojt, W.J. & Robertson, R.A. (eds.): *Restoration of temperate wetlands*: 331-346; John Wiley & sons, Chichester
- Silvola, J. (1990): Combined effects of varying water content and CO₂ concentration on photosynthesis in *Sphagnum fuscum*. *Holarctic Ecology* 13: 224 – 228, Copenhagen
- Silvola, J. (1991): Moisture dependence of carbon dioxide exchange and its recovery after drying in certain boreal forest and peat mosses. *Lindbergia* 17: 5-10
- Silvola, J., Alm, J., Ahlholm, U., Nykänen, H. & Martikainen, P.J. (1996): CO₂ fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions. *J. Ecol.* 84: 219 – 228

- Simola, L.K. (1977): The tolerance of *Sphagnum fimbriatum* towards lead and cadmium. Ann. Bot. Fennici 4:1-5
- Sliva, J. (1997): Renaturierung von industriell abgetorften Hochmooren am Beispiel der Kendlmühlfilzen. Diss. TU München, Freising-Weihenstephan, Institut für Landespflege und Botanik, H. Utz Verlag Wissenschaft München
- Sliva, J. (1998): Regeneration of milled peat bog: a large scale approach in Kollerfilze (Bavaria, Southern Germany). - In: Malterer, T., Johnson, K. & Steward, J. (eds.): Proceedings of the 1998 International Peat Symposium, Peatland restoration and reclamation: 82-87, Jyväskylä
- Sliva, J. (2000): Plant reintroduction in cut-over *Sphagnum* dominated peatlands. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 315
- Smolders, A.J.P., Tomassen, H.B.M., Lamers, L.P.M. & Roelofs, J.G.M. (2000a) : Bog restoration by floating raft formation: the roles of methane, bicarbonate and sulphate. – In: Rochefort, L. & Daigle, J.-Y. (Hrsg.): Sustaining our peatlands. 11th International Peat Congress in Quebec (6. - 12.08.2000), Proceedings Vol. II: 898-906
- Smolders, A.J.P., Schaaf, S.v.d., Roelofs, J.G.M. & Wirdum, G.v. (2000b): Dutch survival plan for bogs: chemical control of buoyancy of *Sphagnum* mats. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 484
- Smolders, A.J.P, Tomassen, H.B.M., Pijnappel, H., Lamers, L.P.M. & Roelofs, J.G.M. (2001): The role of substrate-derived CO₂ in the development of *Sphagnum magellanicum* hummocks under wet conditions. unveröff. Manuskript, Nijmegen
- Sobotka, D. (1976): Regeneration and vegetative propagation of *Sphagnum palustreas* factor of population stability. Acta Societatis Bot. Poloniae: 357 - 367
- Strasburger, E. (1991): Lehrbuch der Botanik. 33. Aufl., G. Fischer-Verlag, Stuttgart, Jena
- Sugimoto, A. & Fujita, N. (1997): Characteristics of methane emission from different vegetations on a wetland. Tellus Series B Chemical and Physical Meteorology 49: 382-392
- Sundberg, S. (2000): The ecological significance of sexual reproduction in peat mosses (*Sphagnum*). Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 581, 37 pp.,Uppsala
- Tallis, J.H. (1973): The terrestrialization of lake basins in North Cheshire, with special reference to the development of a "Schwingmoor" structure. J. Ecol. 61: 537 – 567
- Titus, J.E. & Wagner, D.J. (1984): Carbon balance for two *Sphagnum* mosses: water balance resolves a physiological paradox. Ecology 65:1765-1774

- Tomassen, H.B.M., Smolders, A.J.P., Lamers, L.P.M. & Roelofs, J.G.M. (2000): Conservation of ombrotrophic bog vegetation: the effects of high atmospheric nitrogen deposition. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 407
- Tomassen, H.B.M., Smolders, A.J.P., Limpens, J., van Duinen, G.-J., van der Schaaf, S. & van Wirdum, G. (2001): Onderzoek ten behoeve van herstel en beheer van Nederlandse hoogveen- en -tussentijdse rapportage 2000. Leerstoelgroep Aquatische Oecologie en Milieubiologie, Universiteit Nijmegen
- Turunen, J. & Tolonen, K. (1996): Rate of carbon accumulation in boreal peatlands and climate change. - In: Lappalainen, E. (Hrsg.): Global Peat Resources: 21 - 28, International Peat Society, Jyskä
- Twenhöven, L. (1992): Untersuchungen zur Wirkung stickstoffhaltiger Niederschläge auf die Vegetation von Hochmooren. Mitt. d. AG Geobotanik in SH und Hamburg, Nr. 44
- van der Molen, P.C., Schalkoort, M. & Smit, R. (1994): Vegetation and ecology of hummock-hollow complexes on an Irish raised bog. *Biology and Environment* 94B: 145-175
- Verhoeven, J.T.A. & Toth, E. (1995): Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: Effect of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 271-275
- Verhoeven, J.T.A., Maltby, E. & Schmitz, M.B. (1990): Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs. *J. Ecol.* 78: 713 – 726
- Vitt, D.H. & Slack, N.G. (1984): Niche diversification of *Sphagnum* relative to environmental factors in northern Minnesota peatlands. *Can. J. Bot.* 62: 1409-1430
- Wallen, B., Falkengren, G., U. & Malmer, N. (1988): Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on a South Swedish peat bog. *Holarctic Ecology* 11: 70-76, Copenhagen
- Wheeler, B.D., Money, R.P. & Wirdum, G.v. (2000): The colonisation of fens by *Sphagnum*, an alternative approach to bog restoration?. – In: Crowe, A. & Rochefort, L. (Hrsg.): Millenium Wetland Event Quebec (6. - 12.08.2000), Programm und Abstracts S. 395
- Wieder, R.K., Yavitt, J.B. & Lang, G.E. (1990): Methane production and sulfate reduction in two Appalachian peatlands (USA). *Biogeochemistry (Dordrecht)* 10: 81-104
- Williams, B.L., Buttler, A., Grosvernier, P., Francez, A.-J., Gilbert, D., Ilomets, M., Jauhianinen, J., Matthey, Y., Silcock, D.J. & Vasander, H. (1999): The fate of NH_4NO_3 added to *Sphagnum magellanicum* carpets at five European mire sites. *Biogeochemistry* 45: 73-93
- Witters, A.F., Lembrechts, J.F. & Vanderborght, O.L. (1984): Short-term effects of pH and aluminium on the orthophosphate uptake of peatmoss *Sphagnum imbricatum* (Wils.). SCOPE Belgium, Brussels: 119-130

Williams, B.L. & Silcock, D.J. (1997): Nutrient and microbial changes in the peat profile beneath *Sphagnum magellanicum* in response to additions of ammonium nitrate. J. of Applied Ecol. 34: 961-970

Wrobel, S. (2001): Bodenklimatische und ökophysiologische Untersuchungen mit *Sphagnum papillosum* Lindb. Zur Hochmoorrenaturierung. Dipl.arbeit Uni Essen, Fachbereich 9

Tabellen- und Abbildungsverzeichnis

Abbildungen

- Abb. 1:** Überbleibender Teil der Primärproduktion (in $t\ ha^{-1}$ und %) in Abhängigkeit von der Zeit. Von einer Primärproduktion von $3,2\ t\ ha^{-1}\ a^{-1}$ sind nach einem Jahr nur noch $2,7\ t\ ha^{-1}$ (85 %) vorhanden (LÜTT 1992, SCHEFFER 1998). Torfe, die im letzten Jahrhundert nach Abtorfung in Torfstichen gewachsen sind, weisen Akkumulationsraten von ca. $1,4\ t\ ha^{-1}\ a^{-1}$ auf (GAUDIG 2000). Nach 10.000 Jahren sind nur noch 10% der ursprünglichen Masse erhalten (TURUNEN & TOLONEN 1996)..... 6
- Abb. 2:** Maximale Produktivitätswerte in $t\ ha^{-1}\ a^{-1}$ einzelner *Sphagnum*-Arten; Sektionen: (C) Cuspidata, (A) Acutifolia, (Y) Cymbifolia, (U) Subsecunda 7
- Abb. 3:** Akkumulationsraten in $t\ ha^{-1}\ a^{-1}$ einzelner *Sphagnum*-Arten (Ilomets 1982, Joosten 1995 in Gaudig 2000, Gaudig 2000); in Klammern ist die Anzahl der zur Ermittlung des Mittelwertes einbezogenen Werte pro *Sphagnum*-Art; das Alter der Torfe ist unterschiedlich: alle Torfe sind 50 bis 150 Jahre alt, bis auf den *S. fuscum*- (500 Jahre) und *S. rubellum*-Torf (2000 Jahre) . 21
- Abb. 4:** Mulchen als Maßnahme gegen aufkommende Gehölze zur Freihaltung des Geländes vom Marine-Sender Ramsloh; Abb. zeigt gemulchten neben ungemulchtem Bereich und gewachsenes *S. papillosum*. 28
- Abb. 5:** Beispiel eines möglichen Versuchsaufbaus im Freiland: ein Kästchen entspricht $10\ x\ 10\ m$; aus dem Wassertank gelangt je nach Bedarf gespeichertes Regenwasser auf die einzelnen Flächen, um hier den Wasserstand aufrechtzuerhalten.....60

Tabellen

- Tab. 1:** Produktivitäts-Werte in $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ für *S. capillifolium* 32
- Tab. 2:** Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. capillifolium* 32
- Tab. 3:** Produktivitäts-Werte in $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ für *S. fuscum* 34
- Tab. 4:** Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. fuscum* 35
- Tab. 5:** Akkumulationsraten in $cm\ a^{-1}$ und $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ von *S. fuscum* 35
- Tab. 6:** Produktivitäts-Werte in $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ für *S. rubellum* 36
- Tab. 7:** Akkumulationsraten in $cm\ a^{-1}$ und $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ von *S. rubellum* 36
- Tab. 8:** Produktivitäts-Werte in $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ für *S. warnstorffii* 37
- Tab. 9:** Produktivitäts-Werte in $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ für *S. balticum* 38
- Tab. 10:** Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. balticum* 38
- Tab. 11:** Produktivitäts-Werte in $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ für *S. cuspidatum* 39
- Tab. 12:** Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für *S. cuspidatum* 40
- Tab. 13:** Akkumulationsraten in $cm\ a^{-1}$ und $g\ m^{-2}\ a^{-1}$ von *S. cuspidatum* 40

Tab. 14: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. majus</i>	40
Tab. 15: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. pulchrum</i>	41
Tab. 16: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. recurvum</i>	41
Tab. 17: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für <i>S. recurvum</i>	42
Tab. 18: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ von <i>S. recurvum</i>	42
Tab. 19: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. angustifolium</i>	43
Tab. 20: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für <i>S. angustifolium</i>	43
Tab. 21: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. fallax</i>	44
Tab. 22: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für <i>S. fallax</i>	45
Tab. 23: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. flexuosum</i>	46
Tab. 24: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. riparium</i>	46
Tab. 25: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. magellanicum</i>	48
Tab. 26: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für <i>S. magellanicum</i>	50
Tab. 27: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ von <i>S. magellanicum</i>	50
Tab. 28: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. palustre</i>	50
Tab. 29: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. papillosum</i>	51
Tab. 30: Zersetzungsrate in % Verlust a^{-1} für <i>S. papillosum</i>	52
Tab. 31: Akkumulationsraten in cm a^{-1} und $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ von <i>S. papillosum</i>	52
Tab. 32: Produktivitäts-Werte in $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ für <i>S. auriculatum</i>	54
Tab. 33: Zusammenfassung: Standortbedingungen für hohe Produktivität einzelner <i>Sphagnum</i> -Arten	55