

Ericaceen-Zwergsträucher als Schlüsselarten

– Ottilie Wilmanns, Freiburg i.Br. –

Abstract

As an introduction we discuss shortly the terms heath, key species and chamaephyte and ask at just what sites are dwarf shrubs so well adapted that they become dominant, and on what factors is this based. The answer is: The partitioning of assimilates makes this possible at every limit of tree growth whether a natural or anthropogenic one, provided that the soil is poor and/or dry.

Species of Ericaceae function as key species by way of their growth form, by their mycorrhiza and by the physical and chemical constitution of their leaves and litter. As to the first point, especially the creeping habit as a promoter of succession, and contour structures as potential signal givers are mentioned. Regarding the third point, the structure of the ericoid rolled leaf as an adaptation to the bending force of wind is demonstrated; the abundance of cutin and polyphenols promotes podsolization via formation of rawhumus, also making possible a utilization of plaggen and the formation of thufur (Fig. 3).

A tabular comparison of the morphological and ecological parameters of three species (Table 2) brings out how they occupy their own niches.

1. Einführung

Der **Begriff Heide** – heath, heathland, lande – wird heute zwar mit leicht verschiedener Umgrenzung definiert, aber der Bedeutungskern ist doch klar: Es sind von Zwergsträuchern der Ordnung Ericales mit der Hauptfamilie Ericaceae beherrschte und damit auch von diesen geprägte Bestände, abstrahiert zu einer Formation oder zu verschiedenen Pflanzengesellschaften, den Phytocoena.

Daß der heutige Gebrauch des Wortes nicht identisch mit dem früherer Zeiten ist, hat Sprachforscher und Naturwissenschaftler seit langem beschäftigt (hierzu s. z.B. RÜBEL 1930, KRAUSCH 1969, HÜPPE 1993 in diesem Bande). Die Germanen verstanden unter „haithio“ das unbebaute Land, welches ja keinen persönlichen Besitzer hatte. So wurde „Heide“ zum Rechtsbegriff im Sinne von Allmende, unabhängig von der Vegetationsbeschaffenheit im betreffenden, in Allgemeinbesitz befindlichen Gebiet. Diese Verschiedenheit spiegelt sich heute noch in Zusammensetzungen wie „Wacholderheide“ oder „Steppenheide“ gegenüber dem Jagdrevier der „Schorfheide“, die vermutlich diesen Namen trägt, weil den Kiefern bis vor wenigen Jahren „schürfend“ Harz entnommen wurde (PASSARGE mdl.).

Man kann Heiden im heutigen wissenschaftlichen Sinne weiter beschreiben als eu- und subozeanisch verbreitet und als auf nährstoffarmen Böden lebend; man kann auch fordern, – so SPECHT (1979) –, die Haupt-Heidebildner müßten sklerophyll, hartlaubig, sein. Dies alles trifft gewiß auf den Typus der Heiden zu; nimmt man diese Attribute aber in die strengere Definition hinein, so müßte man gewisse Ausbildungen, z.B. Heidelbeerbestände und zentralalpine Windheiden, begrifflich ausgliedern und geriete wohl auch manchmal in Zweifel. Wir lassen es also bei der weiten Definition, verlangen nur Ericales-Dominanz und richten im folgenden das Augenmerk auf jene in der Tat von Sklerophyllen bestimmten, eu- und subozeanischen, auf armen Böden lebenden Kernausbildungen.

2. Der Begriff Schlüsselart

Es gibt nur wenige Familien, welche derart klar wie die Ericaceen ihren eigenen Lebensraum und den ihrer Biozönose-Partner prägen, die damit über die Zusammensetzung ihrer Le-

bensgemeinschaft bestimmen; wir denken noch an die Pinaceen des borealen Nadelwaldgürtels, an die Fagaceen des temperaten Laubwaldgürtels, an die Poaceen der Steppen, allenfalls noch an die Zosteraceen und ihre nächsten Verwandten in den wärmeren Meeren. Bei den Myrtaceen mit der dominierend auftretenden Gattung *Eucalyptus* und den Cactaceen mit ihren lockere-lückigen Beständen ist die Fähigkeit schon nicht mehr so deutlich. Man könnte die erstgenannten als **Biom-Schlüsselfamilien** bezeichnen. Ihnen gehören dann einige ganz bestimmte **Schlüsselarten** an. Dieser Fachausdruck wurde meines Wissens von David EHRENFELD eingeführt, bezeichnenderweise in seinem Buch „Biological Conservation“ (1970); er beschreibt den begrifflichen Inhalt folgendermaßen (p. 74): „Some animals and plants hold central positions in the meshwork of interrelationships that forms a community; if these species are selectively removed, the community structure begins to collapse. These kinds of organisms are referred to here, for convenience, as „key species“.“

Die begriffliche Verwandtschaft zur „**Art von hohem Bauwert**“ bei Josias BRAUN-BLANQUET ist unverkennbar. Dieser schreibt dazu in der 1. Auflage der „Pflanzensoziologie“ (1928, S. 272): „Arten von hohem standortsänderndem Vermögen oder, anders ausgedrückt, von hohem Bauwert sind meist auch für das Bestehen zahlreicher Satelliten ausschlaggebend. Ihr Aufkommen oder Verschwinden zieht notwendigerweise den Wechsel mancher Begleitarten nach sich.“ In der 2. Auflage (1951) ergänzt er nach einem Hinweis auf Bäume und Sträucher „... mancher Begleitarten der ganzen Gesellschaft nach sich“, (ebenso 1964). Hierbei hat man also mehr die Forderung der Sukzession als die Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts im Auge, wie dies ja auch den wissenschaftlichen Blickrichtungen der verschiedenen Epochen entspricht.

3. Die Stellung der Ericaceen als der bezeichnenden mitteleuropäischen Zwergstrauchfamilie

Die Ericaceen sind im temperaten Europa die Zwergstrauchfamilie schlechthin: Es ist hier einerseits die einzige größere Familie, welche ausschließlich Zwergsträucher besitzt, und umgekehrt enthält keine Familie mehr Zwergsträucher als sie; konkurrieren können in dieser Hinsicht allenfalls die Salicaceen in den Alpen dank ihrer Spaliersträucher.

Die systematische Stellung der Ericaceen als Hauptfamilie der Ericales und ihre Verwandtschaft ist aus Abb. 1 ersichtlich. Die nur wenige Arten umfassenden Empetraceen stehen ihnen nahe; wenn im folgenden von Ericaceen die Rede ist, so sind die Empetraceen der Einfachheit halber eingeschlossen.

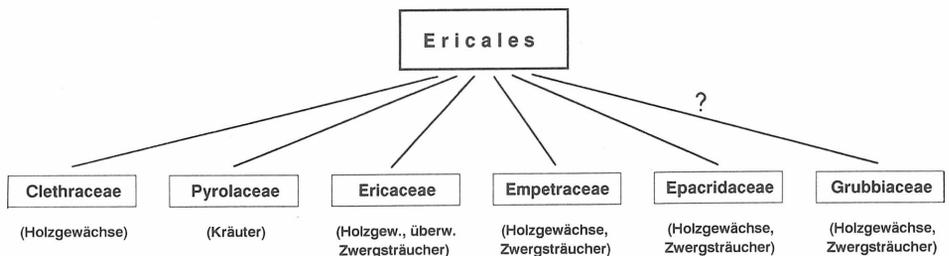


Abb. 1: Die Familien der Ericales. – Nach SCHULTZE-MOTEL (1964). (Die Angehörigkeit der Grubbiaceae ist fraglich; sie werden dort bei den Santalales geführt.)

Die nahezu weltweit verbreiteten Ericaceen werden in Australien durch die verwandten Epacridaceen ersetzt; die Familienareale überlappen sich lediglich auf den pazifischen Inseln, wie der Karte in MEUSEL & JÄGER (1978) zu entnehmen ist.

Nur die Ericaceen mit Einschluß des holarktischen *Empetrum nigrum* agg. sind ökologisch recht gut untersucht. Die älteste Literatur ist von BRAUN-BLANQUET (1926) im HEGI (Bd. V/3) verarbeitet worden.

Wenige Worte zum Begriff **Zwergstrauch**, dem dritten in unserem Thema. Zwergsträucher gehören bekanntlich gemäß dem RAUNKIAERSchen Lebensform-System und dessen

Verfeinerung durch ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967) zu den **Chamaephyten**; diese sind definiert als Gewächse, deren Überdauerungsknospen zwischen einem und rund 50 cm hoch über dem Boden und dabei nicht unter Wasser liegen. Es sind deren holzige und basiton verzweigte Vertreter. Aber auch Nicht-Zwergsträucher, nämlich die Mehrzahl der Flechten und Moose, als Thallophyten ohne eigentliche Knospen, gehören dazu. Viele Arten der Gattungen *Cladonia*, *Cetraria* und *Sphagnum* sind häufige Begleiter der Ericaceen und ähneln diesen in etlichen Eigenschaften. Gedanken über ihre Einnischung sollen eingeflochten werden, wenn die allgemeine Frage besprochen wird:

4. Unter welchen Lebensbedingungen sind Zwergsträucher die Schlüsselarten stellende Lebensform? *

4.1 Lebensräume

Der Rahmen muß weit gespannt werden; dabei zeigt sich zugleich, daß die Ericaceen sich hervorragend ins Bild fügen.

- Zwergsträucher gelangen zur Dominanz oberhalb der natürlichen **Waldgrenze im Gebirge**, wo die Kürze der Vegetationsperiode für die Lebensform Baum (von >2m Höhe) und Krummholz von geringerer Höhe, also Phanerophyten, eine pauschal als Kältengrenze zu erklärende Schranke bedeutet. Im Grenzbereich zu dichtem, symmorphologisch den Mänteln der Tieflagen gleichendem Krummholz können Zwergsträucher sogar ein eigenes Strukturelement aufbauen, das wir Zwergmantel genannt haben; Beispiele sind *Empetrum japonicum* (aus dem *nigrum*-Aggregat) und *Rhododendron aureum* vor *Pinus pumila*-Krummholz in den Japanischen Alpen (WILMANN et al. 1985) (Photos a, b). Zwergmantel-ähnliche Kleinstrukturen deuten sich auch im schwach durchweideten (und vermutlich auch im natürlichen) *Pinus mugo*-Krummholz bei uns an. Die europäischen Alpen bieten meist Beispiele für die Entfaltung von Zwergsträuchern unterhalb der natürlichen Waldgrenze nach Auflichtung oder gar Schlag des Gebirgswaldes und damit anthropogener Reduktion der konkurrenzstarken Lebensform Baum; so kann *Rhododendron ferrugineum* ja geradezu Stufendominante werden, an Stelle von Lärche und Arve (Photo c).
- An **Trockengrenzen des Waldes** ist entsprechendes zu beobachten; Beispiele sind Phrygana und Tomillares im Mediterrangebiet (Photo d), aber auch Zwergstrauch-Halbwüsten, wo nur an Spezialstandorten mit besser erschließbaren Wasservorräten noch Baumwuchs möglich ist. Seit dem Altertum sind viele dieser Gebiete einer Beweidung und damit Verbißdruck ausgesetzt; hier kann die lebensformtypische Regenerationsfähigkeit der Zwergsträucher von der Basis her existenzentscheidend sein (Photos e, f). Erst recht findet man (eine relative) Zwergstrauchdominanz in den vorderasiatischen Gebirgen, wo die Kombination von Kälte und Trockenheit eine Dornpolsterstufe bewirkt (s.z.B. KÜRSCHNER 1986). In den ariden Gebieten spielen aber Ericaceen nirgends eine Rolle.

Geht man bei der Analyse von den weiträumig-territorialen Grenzen zu den regionalen bis lokalen über, so zeigt sich eine grundsätzlich gleiche Situation.

- **Windbedingte** und zugleich **Schneemangel-Grenzen** in den Alpen markieren bekanntlich *Loiseleuria*-Flechten-Heiden; feinste standörtliche Unterschiede machen sich in Facies-Unterschieden bemerkbar (Photo g). Im ozeanischen Nordwesteuropa werden Sturmlagen vielfach von Vertretern der Gattung *Erica* bewältigt (Photo h).
- Flächen, von denen **Nährstoff- und Sauerstoffmangel** geschlossenen Wald fernhalten, sind ebenfalls eine Domäne von Ericaceen; Prototyp sind ja Bulte in nährstoffarmen Nieder- und in Hochmooren sowie Moorrandwälder mit *Vaccinium uliginosum* – beide mit chamaephytischen Sphagnen (Photo i).

*Der Vortrag, insbes. dieses Kapitel wurde durch eine größere Anzahl von Farb-Diapositiven veranschaulicht, von denen einige hier in Schwarzweiß wiedergegeben werden.



a) *Rhododendron-Zwergmantel* vor *Pinus pumila*; Japan. Alpen; Aug. 1984.

Alle Photographien von O. Wilmanns mit Ausnahme von c: K. Rasbach und k: A. Bogenrieder.



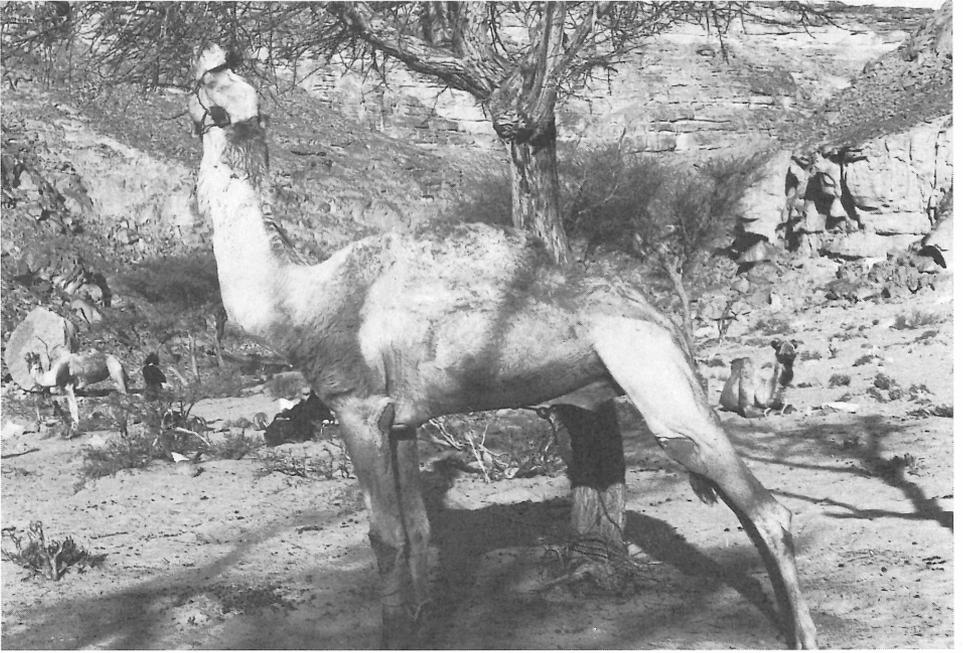
b) *Empetrum japonicum-Zwergmantel* am Grat des Komagatake/Japan. Alpen. Aug. 1984.



c) Einzelne Wetter-Arven als letzte Zeugen des Larici-Cembretum; als Ersatz Heide von Rhododendron ferrugineum. Ötztaler Alpen. Juli 1974.



d) Phrygana mit einzelnen Bäumen von Pinus halepensis und dornigen Euphorbia acanthothamnus-Kugelpolstersträuchern. Attika. April 1958.



e) Einzelbäume von *Acacia raddiana* an der Grenze zur Zwergstrauch-Halbwüste in einem Wadi des Sinai. Febr. 1993.



f) Trockenheit und Verbiß bewirken Grenzen des Lebens. Sinai. Febr. 1993.



g) Der standortsökologische Gradient vom windexponierten Grat mit typischem *Cetrario-Loiseleurietum* zum Nordhang spiegelt sich in der Zunahme von *Vaccinium uliginosum* und *V. myrtillus*. Lechtaler Alpen. Juli 1992.



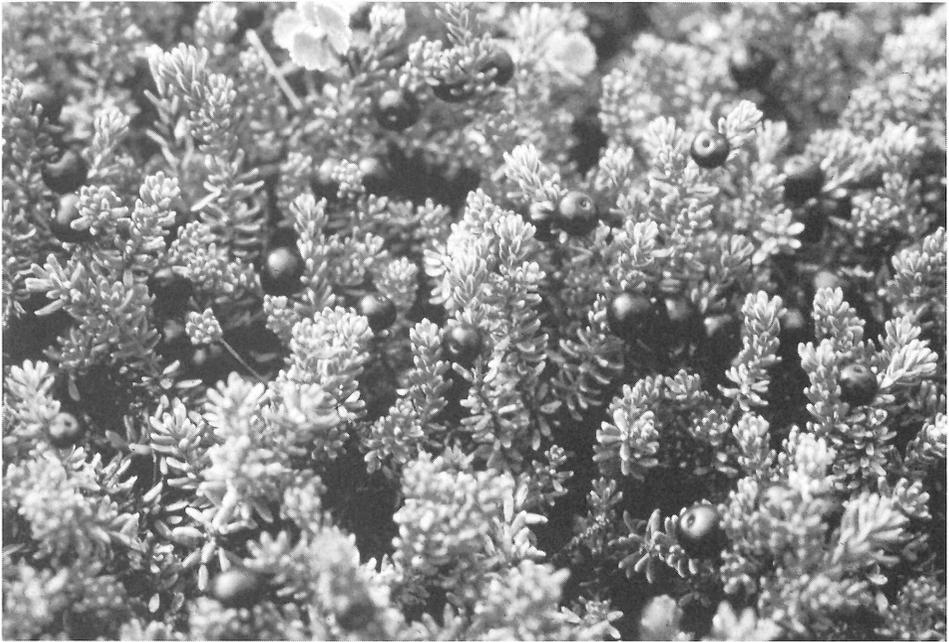
h) *Erica cinerea* auf der neblig-stürmischen Orkney-Insel Hoy. Aug. 1963.



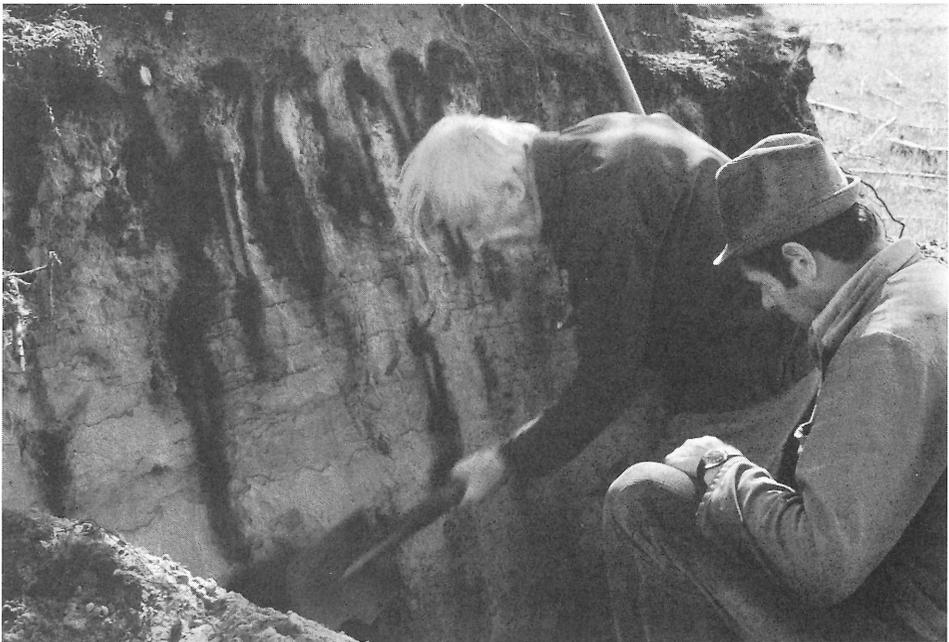
i) Am Rande eines Moorwaldes: *Sphagnum fuscum*-Bulte mit Facies von *Andromeda polifolia*. Südfinnland. Sept. 1987.



j) *Erica*-Restionaceen-Heiden auf dem Tafelberg bei Kapstadt. Nov. 1968.



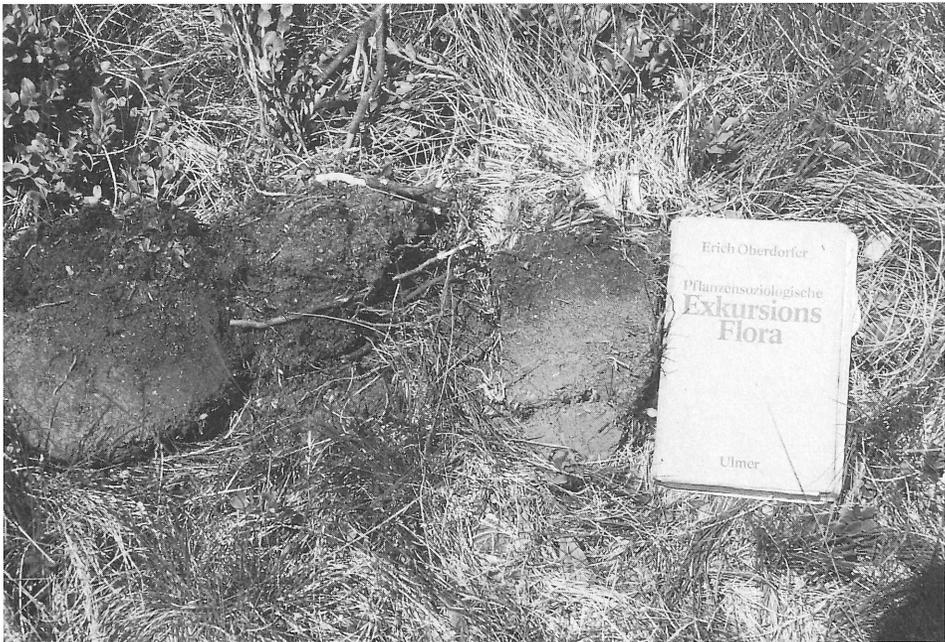
k) *Empetrum hermaphroditum*. – Island. Aug. 1986.



l) Reinhold Tüxen präpariert ein unter Feuchtheide entstandenes Podsol-Profil in der Lüneburger Heide bei Döhle, Juli 1978.



m) Erste Stadien bei der Entstehung von Thufur, hier noch im Bereich des potentiellen Aceri-Fagetum in den Hochvogesen. Sept. 1992.



n) Boden-Sodens unter Ericaceen-Facies (links) bzw. unter Nardus-Facies (rechts) des Pulsatillo albae-Vaccinietum uliginosi. Hochvogesen. Sept. 1992.



o) Plaggen werden auf der Azoren-Inseln Sao Miguel als Substrat für die Ananaskultur in Gewächshäusern genutzt. April 1972.

- Die Standortsfaktoren-Kombination von Nährstoffarmut, Bodentrockenheit, Sturm, Feuer, aber auch Nebelreichtum zeichnen den hinsichtlich seiner Natürlichkeit allerdings nicht ganz klaren *Erica*-reichen Fynbos-Typ der Capensis aus; dort gesellen sich oft Restionaceen dazu, Chamaephyten, die ebenfalls zur Dominanz neigen (Photo j).

Unsere vertrauten, durch den wirtschaftenden Menschen bedingte nordwesteuropäischen Heiden fügen sich hier zwanglos ein; sie leben ja an den „armen, alten, atlantischen“ Standorten, wie sie TÜXEN zu charakterisieren pflegte (z.B. 1968).

4.2. Die relevanten Eigenschaften

Eine Erklärung für dieses Verhalten der Zwergsträucher kann man in deren **Produktionsbiologie** finden und zwar in der Relation von autotrophem zu heterotrophem Gewebe oder anders ausgedrückt: von Photosynthese zu Atmung. Man kann dieses Verhältnis theoretisch ausdrücken als das von

$$\frac{\text{Apparenter Photosynthese} + \text{Atmung}}{\text{Atmung}}$$

Berechnet man aus Meßwerten für Tag und Nacht und über einen längeren Zeitraum einen Durchschnittswert, so erhält man den sog. Ökonomischen Koeffizienten der Primärproduktion, ÖK_{PP} . Für Zwergstrauchgesellschaften liegen nur wenige solche aufwendige Messungen vor (s. LARCHER 1977). Man kann sich aber behelfen mit dem zwar sehr ungenauen, aber doch den Kern der Sache treffenden Gewichtsverhältnis von assimilierenden zu nicht-assimilierenden Organen; die Grenzen des Verfahrens liegen auf der Hand, da in diesen weder alle Zellen Photosynthese betreiben, noch alle Zellen den Stoffwechsel durch Atmung belasten. Aus einer Tabelle von LARCHER (3. Aufl. 1980) lassen sich grobe, aber aufschlußreiche Näherungswerte entnehmen; als Verhältnis des Trockengewichts von photosynthetisch aktiven Organen zu

dem von oberirdischen verholzten Achsen und Wurzeln und unterirdischen Sproßteilen ergeben sich folgende Verteilerschlüssel: für sommergrüne Laubbäume der gemäßigten Zonen 1–2%, für immergrüne Nadelbäume der Bergwälder und der Taiga 5%, für Ericaceen in Heiden und Tundra 10–20%; dazu erreichen hemikryptophytische Wiesenpflanzen 50%, hemikryptophytische Steppenpflanzen in feuchten Jahren 30%, in trocknen aber nur 10%. Der auf Zellen bezogene Verteilerschlüssel für Strauchflechten liegt mit Sicherheit sehr niedrig, derjenige der Moose muß sehr viel günstiger sein; unabhängig davon wird bei diesen Thallophyten eben die Konkurrenzskraft durch ihre rasche Ausstrocknung als Folge ihrer „Quellkörper-Organisation“ herabgesetzt, so daß sie auf lückige Feldschichten beschränkt sind.

Tab. 1: Experimentelle Daten zum Wasserhaushalt von Heide- und Moorpflanzen; Auszug aus einer Tabelle von O. STOCKER (1923, S. 18). Messungen an eingetopften Pflanzen unter Standortsbedingungen („Heideklima“); alle Transpirationswerte normiert auf *Erica tetralix* = 1,0.

	<u>Transpiration</u>			<u>Dicke der</u> <u>oberseitigen</u> <u>Epidermis-</u> <u>außenwand</u>
	pro Blatt- fläche	pro Blatt- Trock.gew.	pro Wurzel- Frischgew.	[μ]
<i>Erica tetralix</i>	1,0	1,0	1,0	9
<i>Calluna vulgaris</i>	0,7	1,1	1,4	5
<i>Andromeda polifolia</i>	1,4	1,0	0,6	6
<i>Empetrum nigrum</i>	0,8	0,7	1,0	8
<i>Genista anglica</i>	3,2	6,9	0,4	6
<i>Arnica montana</i>	2,8	7,2	0,3	1,3
<i>Hieracium umbellatum</i>	3,6	11,2	0,3	3
<i>Epilobium angustifolium</i>	3,7	9,6	1,4	1
<i>Sempervivum tectorum</i>	0,6	0,5	0,3	7,5
<i>Cereus spec.</i>	0,4	0,06	0,08	5,5
<i>Anemone nemorosa</i>	4,5	14,5	0,8	2
<i>Aegopodium podagraria</i>	1,7	6,0	0,5	2
<i>Viola odorata</i>	1,5	4,2	0,7	2,5

Trotz aller Variabilitäten und Ungenauigkeiten ist die Tendenz sehr deutlich: Zwergsträucher können ceteris paribus unter produktionsbiologisch ungünstigeren Bedingungen leben als die ihnen sonst im Wettbewerb überlegenen Bäume; sofern allerdings rasch- und zugleich hochwüchsige Stauden standörtlich geeignet sind, d.h. bei gutem Nährstoff- u. Wasserhaushalt, gewinnen diese, wie Hochstaudenfluren und Großseggenrieder zeigen. Dann ist aber auch klar, weshalb gerade in erster Linie Ericaceen, in zweiter übrigens Leguminosen zur Vorherrschaft gelangen: Sie besitzen mit ihren Pilz- bzw. Bakterien-Symbionten, mit Mykorrhiza bzw. Wurzelknöllchen, eine Strategie zusätzlichen Ionenerwerbs. Daß schließlich Ericaceen

gerade für die ozeanisch getönten Landstriche bezeichnend sind (dazu s. STOCKER 1963), findet im noch zu analysierenden Blattbau, dem sog. ericoiden Rollblatt, eine Erklärung.

Diese 3 Parameter: **Wuchsform**, **Mykorrhiza** und **Blatt-** bzw. **Streubeschaffenheit** mit ihren Konsequenzen sollen im folgenden besprochen werden. Dabei sollen einzelne Befunde, die zumeist als solche bereits in der Fachliteratur publiziert worden sind, unter **ökosystemaren Aspekten** zusammengestellt werden. Der eine ist ein ökologisch-evolutionsbiologischer, er läßt sich in die Frage kleiden: Wie sind die Ericaceen insgesamt oder einzelne Arten an ihren Lebensraum angepaßt? Dieses Eingepaßtsein wird auch als **Epharmonie** bezeichnet (z.B. GAMS 1918, TÜXEN 1980) der andere Aspekt ist ein **ökologisch-biozöologischer**; in Frageform: Wie beeinflussen alle oder einzelne Ericaceen ihren Lebensraum und andre Glieder der Biozönose? Es geht also um ihre determinierende Wirkung, die man eben auch als Bauwert bezeichnen kann (BRAUN-BLANQUET 1928).

5. Epharmonie und Schlüsselarten-Charakter

5.1 Zu Wuchsform, Strukturbildung und ihren Konsequenzen.

5.1.1 Spalierwuchs

Hierbei entstehen dem Substrat angepreßte Pflanzen, welche in der Regel Adventivwurzeln bilden; die Wuchsweise ist manchmal genetisch fixiert, kann aber auch phänotypisch, z.B. durch Windschur zustandekommen. In beiden Fällen wirkt sie standortsprägend: Die Pflanzen sammeln organisches Material, eigenes wie fremdes, das dann durch den Adventivwurzelfilz gefestigt wird; eine Humusanreicherung, die rascher vonstatten geht als die Zersetzung von Muttergestein, ist makroskopisch beobachtbar. Allmählich siedeln sich Krautige in den Decken an und überwachsen diese langfristig. Der Bauwert des Spalierstrauches auf mineralischem Substrat ist deutlich.

Wenn es zu Verletzungen mit Zerstörung der Hauptwurzel kommt, ist die Reaktion der einzelnen Zwergsträucher verschieden: Die Polykormone von *Arctostaphylos uva-ursi* sterben dann als ganze ab, so daß größere, offene und leicht vom Humus entblößte Flecken entstehen und die Sukzession auf ein Frühstadium zurückgeworfen wird; bei den Windheidebildnern *Loiseleuria procumbens* und *Arctostaphylos alpina* muß dies dagegen nicht der Fall sein; sie sind offenbar nicht auf die Hauptwurzel angewiesen (BRAUN-BLANQUET 1926).

Die Windberuhigung in *Loiseleuria*-Decken und ihre Bedeutung für die Pflanze selbst ist eines der beeindruckenden Forschungsergebnisse der Innsbrucker Schule, u.a. von G. GRABHERR; er berichtet selbst darüber in diesem Bande.

5.1.2. Die Höhenentwicklung der Zwergsträucher ist in dreifacher Weise für Tiere wichtig:

- a) Das Mikroklima wird beeinflusst;
- b) ein Nahrungsangebot ist bei nur dünner Schneedecke sowie im zeitigen Frühjahr vor dem Austrieb anderer Pflanzen zugänglich;
- c) es könnten auf solche Weise Signale gegeben werden; vorsichtshalber sei dabei noch der Konjunktiv verwendet.

Zu a (**Mikroklima**): Hier sei an die fesselnde vergleichende Darstellung von BARKMAN (1979) erinnert: *Calluna* mit ungleichförmiger Oberfläche bzw. *Empetrum* mit gleichförmiger bewirken eine geringe bzw. starke Dämpfung der strahlungsbedingten Faktoren (vgl. auch Kap. 6, Tab. 2). Es sei weiter erinnert an den Wechsel der Höhe im *Calluna*-Entwicklungszyklus, wie er von GIMINGHAM (1972) und anderen dargestellt wurde, an die damit verbundenen verschiedenen pflanzlichen Satelliten der Besenheide (GIMINGHAM 1978) wie an die Abhängigkeit des Tierlebens, z.B. die bekannte *Lochmaea*-Massenvermehrung bei dicker Streu und hoher Luftfeuchte (z.B. De SMIDT 1977).

Faunistisch wichtig ist es auch, ob die Bestände in sich geschlossen oder durch Schneisen unterbrochen sind: sandig-offene Stellen sind unverzichtbar für erdbrütende Wildbienen (so die Seidenbiene *Colletes succinctus* und die Sandbiene *Andrena fuscipes*; WESTRICH 1989). Es

Tab. 2: Vergleichende Übersicht ökologisch erheblicher Eigenschaften von 3 Zwergstraucharten. Daten aus BARKMAN (1990), BELL & TALLIS (1973), GIMINGHAM (1960), OBERDORFER (1990), RITCHIE (1956) u. eigene Beobachtungen.

	<u>Calluna vulgaris</u>	<u>Empetrum nigrum agg.</u>	<u>Vaccinium myrtillus</u>
Wuchsweise und Altersstruktur	horizontal und vertikal etwa gleich; Bestandesoberfläche im Alter "unruhig"	überw. horizontal dank oberirdischer Kriechtriebe, zum Spreizklimmen befähigt; gleichmäßige, dichte Oberfläche	überwiegend horizontal dank unterirdischer Kriechtriebe bis >40 cm/Jahr; gleichmäßige, lockere Oberfläche, in Bodennähe locker-durchgängig
Fortpflanzungstyp und Polykormonbildung	überwiegend generativ; Polykormonbildung unbedeutend	überwiegend vegetativ; Polykormonbildung ausgeprägt	so gut wie ausschließlich vegetativ; Polykormonbildung ausgeprägt
Höchstalter einzelner Stämmchen	bis etwa 40 Jahre	bis 140 Jahresringe gezählt	bis 30 Jahresringe gezählt
Bewurzelung	dauerhaftes Herzwurzelsystem; bei feuchtem Substrat leicht astbürtige Adventivwurzeln bildend, die in Kultur zur Ernährung ausreichen	zum dauerhaften Herzwurzelsystem regelmäßige sekundäre Bewurzelung an niederliegenden, oberirdischen Trieben	regelmäßige sekundäre Bewurzelung an unterirdischen Sproßachsen; primäres Wurzelsystem wird bedeutungslos
Sproßachsen	nicht assimilierend	nicht assimilierend	assimilierend; Stoffgewinn als gewisser Ausgleich für Kurzlebigkeit der Blätter
Blattmorphologie und -alter	Rollblatt in Schuppenform, ganzjährig grün, mehrjährig (2-3 Jahre)	typisches "ericoides" Rollblatt, ganzjährig grün, mehrjährig (mind. 3 Jahre)	Flachblatt, nur sommergrün, weniger als einjährig
Blürrhythmus	1 x jährlich	1 x jährlich	2 x jährlich, u.U. auch 2 x fruchtend
Bestäubung	Insekten	wahrscheinlich Wind überwiegend, aber Nektarbildung und Insektenbesuch zu beobachten	Insekten
Früchte	Kapsel mit 20-32 Samen	Steinfrucht mit 6-9 Samen	Beere mit \varnothing 18 Samen
Ausbreitungsagentien	Wind Anemochorie	Tiere, besonders Vögel Endozoochorie	Tiere, besonders Vögel Endozoochorie
Samenkeimung	Dormanz wenig ausgeprägt	ausgeprägte Dormanz, experimentell schwer zu brechen	sehr selten Keimlinge im Gelände zu finden
Pioniercharakter	ausgeprägt, dabei für Felsspalten geeignet	ausgeprägt	mäßig, dabei geeignet für skelettreiche Böden
Überschüttungsfestigkeit	mäßig	gut (bei Sand)	vermutlich mäßig
Trittfestigkeit	hoch	gering	vermutlich mäßig
Feuerfestigkeit	hoch	mäßig	vermutlich mäßig
Schattenfestigkeit	gering	gering	hoch
Frostfestigkeit als Kombination von Resistenz gegen Frost-trocknis und Kälte	mäßig	<i>E. nigrum</i> s.str. mäßig <i>E. hermaphroditum</i> hoch	gering (schneeschutzbedürftig)
Einfluß auf das Mikroklima des Bestandes	Temperaturextreme wenig dämpfend	Temperaturextreme deutlich dämpfend	offensichtlich im Jahreslauf stark schwankend

Fortsetzung Tab. 2:

z.B. Schneedecke	oft lückenhaft	gleichmäßig	gleichmäßig
wuchsbedingte Isolation der Binnenräume	mangelhaft	gut	gut
wichtiges Nahrungsangebot	Jungtriebe für Moorschneehuhn	nichts Spezielles bekannt	Knospen für Auerhuhn
Verzehr durch monophage Spezialisten	ja, mehrere bekannt (Lochmaea, Thripse)	nein	nein
Arealtyp (nach Oberdorfer-Flora)	no-eurassubozean	<i>E. nigrum</i> no-pralp <i>E. hermaphroditum</i> arkt-alp	(arkt-)no (-eurassubozean)

ist fraglich, ob hier nur das Mikroklima determiniert. Dies kann vorerst nur angedeutet werden, ehe nicht die eben aufblühende Osnabrücker Biozönologie Genaueres erforscht hat.

Zu b (**Nahrungsangebot**): Es ist bemerkenswert und exakter Untersuchung wert, wie gern offenbar Ericaceen, auch z.B. alte *Calluna*-Pflanzen verzehrt werden! Einige Beispiele: Das bekannteste ist wohl das des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*); das Tier hat eine ausgesprochene Vorliebe für *Vaccinium myrtillus*-Knospen, und seine Küken sind darauf angewiesen. Über das Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) in den Alpen-Hochlagen schreibt Glutz v. BLOTZHEIM (1973 S. 162): „Im Frühjahr werden an aperi Stellen neben den energiereichen Alpenrosenblättern vor allem die eiweißreichen Heidelbeertriebe verbissen.“ Das Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*) in Schottland ist im Frühling (laut GIMINGHAM 1960) zu fast 100% auf *Calluna* angewiesen; das Schottische Alpenschneehuhn (*Lagopus mutus scoticus*) verzehrt überwiegend Triebe von *Calluna* sowie alle oberirdischen Teile von *Vaccinium myrtillus* und *Empetrum nigrum* (Glutz v. BLOTZHEIM, seinerseits zitierend). Schließlich sollen die schottischen Schafe im Winter nur alte *Calluna*-Triebe fressen, junge aber nur im Sommer; auch für das schottische hill cattle sei *Calluna* wichtige Ressource (GIMINGHAM 1960).

Insgesamt ist also die nahrungsökologische Bedeutung der Ericaceen-Pflanzen, nicht nur die ihrer Früchte, eindeutig belegt. Worin aber ist sie begründet?

Heidelbeertriebe werden oft als besonderes eiweißreich genannt; ob diese Pflanzen wirklich merklich proteinreicher sind oder ob sie schlicht deshalb oft verzehrt werden, weil sie (wie es Ericaceen auch in andern Fällen tun) in großer Menge in sehr lichten Wäldern vorkommen – das sollte geprüft werden. Einen weiteren Hinweis bietet ein Befund, der im Rahmen des IBP-Projektes „Zwergstrauchheide Patscherkofel“ erhoben wurde; LARCHER (1977) berichtet, daß die dortigen Ericaceen in allen Organen reichlich Fett speichern, besonders in Sprossen. Da mehrfach eine Begünstigung der Fett-Produktion durch tiefe Temperaturen belegt ist, könnte hier über den hohen Energiegehalt ein nahrungsökologischer Zusammenhang bestehen.

Zu c (**Signalcharakter**): Kann eine strukturelle Gliederung von Zwergstrauchbeständen als Zeiger für eine biologisch sinnvolle Habitatwahl dienen? Damit ist gemeint: als indirekter Zeiger für erst in der Zukunft wirksam werdende Faktoren. Ergebnisse von Untersuchungen, die Stefan HAFNER (Freiburg) an einigen typischen Moor-Faltern durchführt, lassen sich so deuten. Das Beispiel betrifft den bekanntesten unter ihnen, den Moor-Gelbling (*Colias palaeno*). Er legt seine Eier an freistehendes *Vaccinium uliginosum*, wo bald die Raupen schlüpfen, sehr ortsfest fressen und überwintern. Es zeigte sich, daß die Eier nicht beliebig abgelegt werden, sondern fast nur an herausragenden Trieben oder am Bestandesrande. HAFNER spricht von attrahierender „Oberflächenruhe“. Zwei noch hypothetische Deutungsmöglichkeiten bieten sich an; die erste: Solche Stellen sind halt besser erreichbar – dies wäre nicht besonders interessant; von Signal keine Rede. Wahrscheinlicher ist die zweite Deutung: Diese Triebe dürften im Frühling und Sommer thermisch bevorzugt sein, die Entwicklung der überwinterten Raupe würde also gefördert. In der Tat ist *Colias palaeno* thermophil; er ist im Hochschwarzwald als Falter überwiegend im Juli aktiv. Auch nimmt seine Populationsdichte gegen den atlantischen Raum hin ab; dieses Phänomen kann, muß allerdings nicht von der Temperatur bestimmt sein;

denn *Colias palaeno* braucht ein Mosaik von Gesellschaften, wozu neben offenem *Vaccinium uliginosum*-Gestrüch für die Raupe auch Flachmoore oder Magerwiesen, z.B. mit *Arnica*, für den Falter gehören; derartige Komplexe sind jedoch in großen Teilen des weiteren Küstenraumes selten. Hier liegt der Bezug zur Sigmasoziologie auf der Hand.

5.2. Zu Mykorrhiza-Bildung und ihren Konsequenzen (s. dazu auch STEUBING in diesem Bande)

Konnte man schon aus ökologischen Überlegungen heraus seit jeher nicht an deren Bedeutung zweifeln, so ist jetzt doch endlich Zuverlässiges über Pilz, Zellbiologie und Stoffaufnahme bekannt, zusammengesetzt von READ (1983), dem wir hier folgen. In unserem Zusammenhang ist folgendes von Belang: Die Ericaceen bilden keine Wurzelhaare; sie sind also schon aus diesem Grunde – jedenfalls im Gelände – auf einen oberflächenvergrößernden Symbionten angewiesen. Impfversuche haben gezeigt, daß dieser für die wichtigen Gattungen *Erica*, *Calluna*, *Vaccinium* und *Rhododendron* derselbe, also gattungsunspezifisch ist; er heißt *Pezizella ericae*. Er dürfte auch freilebend sehr häufig sein.

Experimentell wurde die Aufnahme von Stickstoff und Phosphor demonstriert. Bei sehr geringem und bei sehr hohem N-Angebot in der Nährlösung trat kein Unterschied im Gedeihen von pilzhaltigen und pilzfreien Wirtspflanzen ein, wohl aber bei mittleren: im ersten Falle dürfte der Verlust an C-Verbindungen an den Pilz den N-Gewinn wettgemacht haben, im zweiten Falle war das Angebot ohnehin überreich. Wie aber ist die Situation auf schwermetallreichem Substrat? – Fördert der Pilz nicht gerade eine Vergiftung durch überhöhte Ionen-Aufnahme ins Symbiose-System? In der Tat kommt es dort zu erhöhten Gehalten; indessen besteht zwischen Pilz und Wirt offenbar für Schwermetallionen eine Schranke – der Pilz toleriert sie, die Höhere Pflanze bleibt arm daran; legt man einen solchen Mechanismus zugrunde, so wird z.B. das Vorkommen von *Calluna* auf Abraumhalden verständlich.

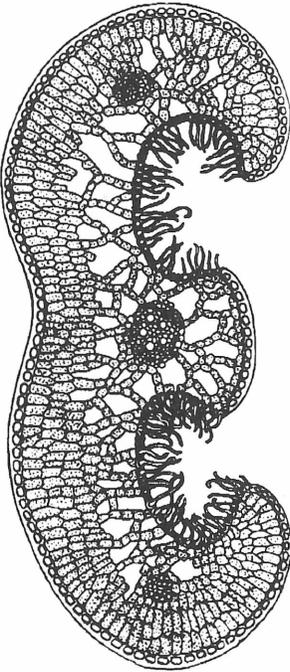
5.3. Zur Beschaffenheit von Blättern und Streu und ihren Konsequenzen

Obwohl die physikalischen und chemischen Eigenschaften des typischen Ericaceenblattes, eines Rollblattes von lederartiger Konsistenz, für den Schlüsselartencharakter und damit ökologisch grundsätzlich entscheidend sind, gibt es nur wenige gute Abbildungen ihres Baues, solche, die mehr abzulesen erlauben als eben den Besitz einer abaxialen Höhlung. (Diese kommt auf entwicklungsgeschichtlich verschiedenartige Weise zustande, was für unsere Fragen aber unerheblich ist.) Es ist nicht gleich, ja nicht einmal in Analogie zu setzen mit dem Gramineen-Rollblatt, wie es z.B. *Stipa* besitzt, denn dieses ist dank eines Turgormechanismus beweglich, eben einrollbar, wobei die Oberseite mit den Stomata vor Transpirationsverlusten geschützt wird. Das Ericaceen-Rollblatt (s.l., Photo k) ist nicht nastisch beweglich; die Stomata liegen nur in der Höhlung, welche in der in Abb. 2 dargestellten Weise meist von einem Haarfilz ausgekleidet oder randlich abgeschlossen ist. Daß auch Haarfilz und Höhlenbildung verdunstungshemmend wirken, ist einsichtig und wurde kürzlich von SCHROETER et al. (1987) auch experimentell für *Empetrum nigrum* bewiesen. Es bestehen weitere Unterschiede: Die beim *Stipa*-Typ so markante Aussteifung mit Sklerenchymplatten fehlt den Ericaceen; was STOKKER (1923) als „Festigungsgewebe“ bezeichnete, ist eine Epidermis mit ungewöhnlich dicker Außenwand (s. Tab. 1). Wir konnten leider keine Angaben finden, inwieweit es sich um reine Cutin-Wachs-Wechsellagen, also eine typische Cuticula, und inwieweit es sich um Mischkörper von Cutin und Zellulose, um sog. Cuticularschichten handelt; dies wäre durchaus von Belang, weil letztere kaum zum Verdunstungsschutz, wohl aber zur Festigung beitragen (dazu s. KLEINIG & SITTE 1992, P. SITTE mdl.).

Während der Anpassungscharakter des *Stipa*-Rollblattes klar und als Xeromorphie mit Schutz vor hohen Wasserverlusten und damit einhergehenden Schrumpf-Verletzungen zu verstehen ist, liegen die Dinge bei den Heidekrautgewächsen nicht so einfach. Die armen Böden lassen schon standortsökologisch einen hohen Wasserdurchsatz fordern, und auch das Heideklima der ozeanischen Gebiete läßt keine Konstruktion auf Wasserersparnis hin erwarten. Otto STOCKER ist in einer auch heute noch lesenswerten Arbeit von 1923 diesem

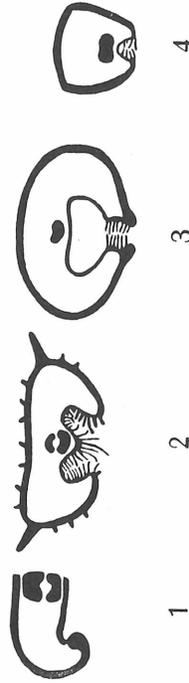
Abb. 2: Anatomie zweier verschiedener Typen von sog. Rollblättern (vgl. Text). Herkunft der Zeichnungen: A aus HEGI 5/3 (ca. 1926); B WILMANN'S, Orig. 1951; C aus STOCKER 1923; D WILMANN'S, Orig. 1951

A.



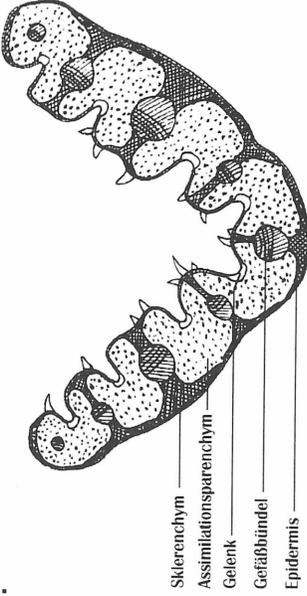
Rollblatt von *Loiseleuria procumbens*, quer

C.



Lage von Festigungsgewebe bei
4 Heide-Zweigsträuchern, schematisch

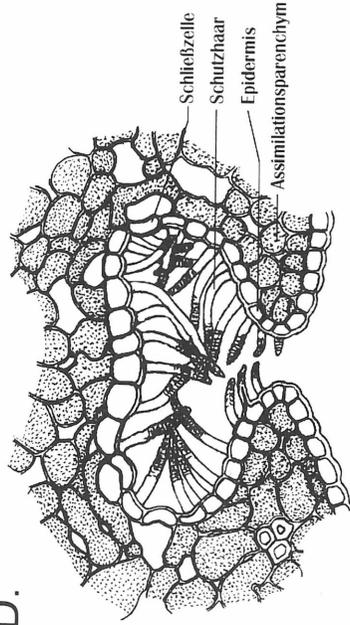
B.



Sclerenchym
Assimilationsparenchym
Gelenk
Gefäßbündel
Epidermis

Rollblatt von *Stipa pennata*, quer, schematisch

D.



Schließzelle
Schutzhaar
Epidermis
Assimilationsparenchym

Rollblatt von *Erica carnea*

Problem nachgegangen. Die Tab. 1 ist ein kleiner Auszug daraus und zeigt, daß die Transpiration der sklerophyllen Ericaceen zwar bezogen auf Blattfläche und -gewicht ziemlich (nicht sehr) gering ist, daß aber die ökologisch relevante Wasserabgabe bezogen auf das Wurzelgewicht hoch ist; dies liegt daran, daß zum einen die Zahl der Blättchen pro Pflanze sehr groß ist, zum andern ist das Wurzelwerk recht schwach entwickelt, was wiederum durch die Mykorrhiza-Bildung verständlich wird. Für entscheidend hält STOCKER vielmehr – und sicher zu recht – den folgenden Zusammenhang: Das mechanisch wirksame Gewebe ist als Epidermis entwickelt; seine Anordnung als umschließende „Haut“ ist dann physikalisch optimal, wenn Biegefestigkeit angestrebt wird; diese läßt sich auch nur bei kleinen Blättern mit vertretbarem Aufwand erzielen. Und eben eine solche ist an windigen Standorten unerlässlich. Schon ab Geschwindigkeiten von 3 m/sec., was einer „leichten Brise“ entspricht, kann der Wind bei weichen Blättern Wasser aus den Zellen in die Interzellularen auspressen. Das Ericaceen-Rollblatt ist also als Anpassung an Wind zu verstehen. Zu dieser Interpretation paßt sehr gut der Befund von TAYLOR (1978), der bei seiner Schilderung des capensischen fynbos einen „ericoid type“ beschreibt, der für die sehr windreichen höheren Lagen bezeichnend sei.

Als letztes sei der Chemismus der Blätter und der Streu beleuchtet, dessen pedogenetische Wirksamkeit ja zur Genüge bekannt, wenn auch unvollständig erklärt ist. Drei Eigenschaften sind dafür verantwortlich:

- Ericaceenstreu ist stark sauer; für *Calluna* gibt GIMINGHAM (1960) pH^- -Werte von 3,4–3,9 an.
- Der Cutingehalt ist hoch, wie schon aus histologischen Schnitten erlesbar ist. Cutin, ein hochvernetztes, N-freies Polymer, gilt als diejenige biologische Substanz, die am schwersten abbaubar ist.
- Ericaceen werden als „typische Polyphenolpflanzen“ bezeichnet, so HEGNAUER (1966); 5–15% d.TrGew. kann diese Substanzgruppe ausmachen (WILLIAMS & GRAY 1974). Polyphenole wirken nachweislich ihrerseits abbauhemmend, denn sie treten, gerbstoffartig wirkend, mit andern Substanzen zusammen unter Bildung stabiler, z.B. Protein-Komplexe.

Ein Überschuß an Polyphenolen wird ausgewaschen und bewirkt zusammen mit den ohnehin anfallenden Protonen die rasche, schon nach wenigen Jahren meßbare Versauerung und die anhaltende Podsolierung (s.z.B. GRUBB et al. 1969).

Die verschiedenen Typen von Podsolen, nach Entwicklungsstadien definiert, entsprechen bestimmten Pflanzengesellschaften; dies hat HORST (1964) für die Lüneburger Heide dargestellt (s. auch Photo l).

Die besondere, vom Gras- und Kraut-Humus abweichende Qualität des Ericaceen-Humus ist auch eine Voraussetzung für die Entstehung von Thufur (Erdhügelböden), in den Vogesen und wahrscheinlich auch in anderen Landstrichen mit ähnlichem Klima, wie dies CARBIENER aufklärte (u.a. 1966). Hierzu sei lediglich auf die Abb. 3 und Photos m und n verwiesen.

Die Anreicherung von Streu und Humus in Heiden ist bekanntlich von höchster Bedeutung für Mensch und Tier:

- Sie ermöglicht Plaggennutzung als unabdingbares Glied in dem über Jahrhunderte hin funktionierenden Wirtschaftssystem der friesisch-niedersächsischen Heidebauern, wie es schon oft geschildert worden ist (z.B. TÜXEN 1968, ELLENBERG 1982/86, BUCHWALD 1984, POTT & HÜPPE 1991). (Dazu s. auch Photo o.)
- Es entsteht, teils jeweils neu, teils sich addierend, ein Speziallebensraum für Bodentiere. Regenwürmer (Lumbriciden) z.B. meiden diesen, an ihre Stelle treten Enchytraeiden als Humusbildner.
- Rohhumusanreicherung fördert Pflanzen, welche diesen abbauen; TÜXEN & KAWAMURA machten schon 1975 aufgrund älterer Aufnahmen eine *Deschampsia flexuosa*-Abbau-Phase des *Genisto-Callunetum* namhaft. *Deschampsia*-reiche Bestände stehen heutzutage auch im Zentrum der Immissionsproblematik (s. Beitrag STEUBING in diesem Bande).

Beobachtete Situation:

Erdhügel, Buckel (buttes gazonnées, Thufur) mit einem Netz von Furchen (sillons). Bewuchs verschieden: *Pulsatillo (albae) - Vaccinietum uliginosi cladonietosum* auf den Thufur, *nardetosum* in dem Furchennetz; sehr deutliche Dominanz-Unterschiede: Zwergsträucher vs. Gräser. Untergrund Solifluktionsschutt aus Granit oder Grauwacke. Ozeanisch getöntes Klima.

Bodenanalyse: (Ø 6-10 Messungen aus 0-6 cm Tiefe)

		Buckel	Furche
<u>Organ. Material:</u> Moder	beträgt	60% d.Tr.g.	40,5% d.Tr.g.
<u>Porenvolumen</u>	gesamt	84,5%	78,5%
	davon Grobp. (> 10µ)	50,5%	24,0%
	Mittel- und Feinporen	34,0%	54,5%

Klimasituation im Winter: häufiger Frostwechsel bei hoher Luftfeuchte, Stürme, Schneeverlagerung (Nov. - April)

Bodensituation im Winter:

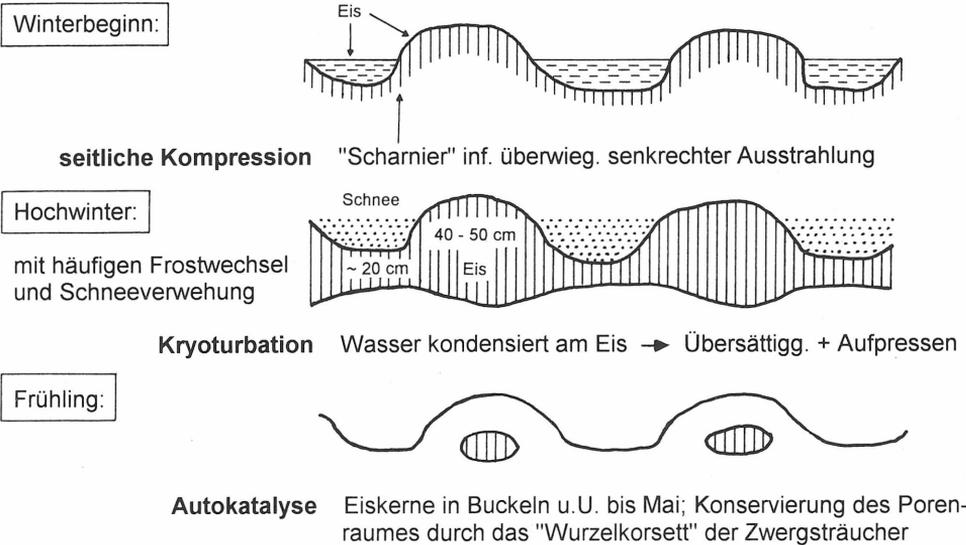


Abb. 3: Die Entstehung der Vogesen-Thufur, dargestellt nach R. CARBIENER in: Oecologia Plantarum 1, 1966.

6. Nischenbildung einzelner Ericaceen-Arten.

Wir haben bisher unser Augenmerk auf Gemeinsamkeiten der Heidekrautgewächse gerichtet; man könnte auch umgekehrt gerade Fragen nach den ökologisch relevanten Unterschieden zwischen einzelnen Gattungen und Arten ins Zentrum stellen, anders formuliert: nach ihrer Nischenbildung – ein weites, evolutionsbiologisch interessantes Feld. Da oft miß-

braucht, sei der Begriff mit den Worten G. OSCHES (hier: von 1986, Auszug) präzisiert: „Die **ökologische** Nische beschreibt die Gesamtheit der Beziehungen zwischen einer Art und ihrer Umwelt, wobei sowohl biotische Umweltfaktoren (...) als auch abiotische Faktoren (...) berücksichtigt werden. Die ö.N. ist also kein Raum, der besetzt, sondern ein Beziehungsgefüge, das im Verlauf der Evolution einer Art (...) gebildet (hergestellt) wurde.“

Ein bekanntes, einfaches Beispiel für die Bildung zweier verschiedener Nischen, also ein Eingenischtsein, sind unsere vikariierenden Alpenrosen, von denen *Rhododendron hirsutum* auf basischem, *Rh. ferrugineum* auf saurem Substrat siedelt; ihre Blütezeiten sind zeitlich ein wenig gegeneinander versetzt, wodurch verständlich wird, daß auch bei syntopem Vorkommen die Zahl der Hybrid-Individuen gering bleibt. Wie aber steht es z.B. mit der Einnischung der rund 500 *Erica*-Arten der Capensis? Wie mit jener der gemeinsam vorkommenden westeuropäischen *Erica*-Arten? Feinere ökophysiologische Unterschiede, welche auch für die Beurteilung der Zeigerfunktion wichtig sein können, enthüllt nur das Experiment; dies zeigte BÜCKING (1985) modellartig für *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea* im Hinblick auf ihre Reaktion auf düngende Stickstoff-Verbindungen. Ohne daß hier weiter darauf eingegangen wird, versuchen wir in Tab. 2 Nischenparameter dreier Arten, die durchaus in ein- und demselben Bestände vorkommen können, aber doch verschiedene Schwerpunkte haben, vergleichend zusammenzustellen.

7. Schlußbemerkung

Mit diesem Beitrag zum Heide-Symposion soll die Verknüpfung biozöologischer und evolutionsbiologischer Aspekte mit jenen der klassischen Pflanzensoziologie, die ihrerseits ja schon in vielfältiger Weise mit andern, oft angewandten Wissensbereichen verbunden ist, gefördert werden (vgl. dazu WILMANN 1987, 1993). Der Einsatz des Begriffes Schlüsselart und eine Analyse konkreter Beispiele, seien es Arten, seien es Gesellschaften, ist dafür geeignet. Dabei gilt es Erscheinungen, Vorgänge und Befunde aus wohl allen Zweigen der Naturwissenschaften zu berücksichtigen.

Es ist dies auch ein Versuch, der übersteigerten Spezialisierung, der Atomisierung des Wissens und damit der Zersplitterung des biologischen Weltbildes entgegenzuwirken. Das Wort des Mineralogen Paul NIGGLI von 1945, das Reinhold TÜXEN (1956) in seiner grundlegenden Arbeit über die potentielle natürliche Vegetation als Motto gab, gilt heute mehr als damals: „Auch für den Fortschritt der Naturwissenschaften ist das wichtigste, Brücken herzustellen, Zusammenhänge zu schauen“.

8. Zusammenfassung

Nach der Darstellung einiger Begriffe wie Heide, Schlüsselart, Chamaephyt, wird die Frage gestellt, an welche Standorte Zwergsträucher allgemein und Ericaceen im besonderen so gut angepaßt sind, daß sie dominant werden, und wie sich dies begründen läßt. Antwort: Der Verteilerschlüssel der Assimilate ermöglicht dies jeweils an den Grenzen des Baumwuchses, seien sie natürlich oder anthropogen, sofern die Böden arm und/oder trocken sind.

Ericaceen wirken als Schlüsselarten über ihre Wuchsform, über ihre Mykorrhiza und über die physikalische und chemische Beschaffenheit von Blättern und Streu. Zum ersten Punkt werden speziell Spalierwuchs als Sukzessionsförderer sowie Oberflächenstrukturen als mögliche Signalgeber besprochen. Zum dritten Punkt wird die Struktur des ericoiden Rollblattes als Anpassung an die verbiegende Wirkung des Windes herausgestellt; der Reichtum an Cutin und an Polyphenolen fördert über die Bildung von Rohhumus die Podsolierung, ermöglicht die Plaggennutzung und eine Entstehung von Thufur (Abb. 3).

Ein tabellarischer Vergleich der morphologischen und ökologischen Parameter dreier Arten (Tab. 2) verdeutlicht deren Einnischung.

Dank

In technischen Dingen half mir – wie stets – unser Akad. Rat W.-H. MÜLLER; zur Literaturbeschaffung trugen die Kollegen R. POTT, Hannover, K. DIERSSEN, Kiel und R. LÖSCH, Düsseldorf, bei. Allen sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

- BARKMAN, J.-J. (1979): The investigation of vegetation texture and structure. – In: WERGER, M.J.A. (ed.): The study of vegetation, 123–160. Junk, The Hague.
- BARKMAN, J.-J. (1990): Ecological differences between Calluna- and Empetrum-dominated dry heath communities in Drenthe, The Netherlands. – Acta Bot. Neerl. 39, 75–92.,
- BELL, J.N.B. & TALLIS, J.H. (1973): *Empetrum nigrum* L. – Biol. Flora of the Brit. Isles. J. Ecol. 61, 289–305.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1926): Ericaceae. – In: HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. V/3, S. 1609–1715. Empetraceae. Jb. S. 1602–1609.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928): Pflanzensoziologie. – 1. Aufl. 330 S. Springer, Berlin. 2. Aufl. 1951, 631 S., 3. Aufl. 1964, 865 S.
- BUCHWALD, K. (1984): Zum Schutze des Gesellschaftsinventars vorindustriell geprägter Kulturlandschaften in Industriestaaten – Fallstudie Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. – Phytocoenologia 12, 395–432.
- BÜCKING, W. (1985): Kulturversuche an azidophytischen Waldbodenpflanzen mit variierter Stickstoff-Menge und Stickstoff-Form. – Mitt. Verein Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtg. 31, 60–77.
- CARBIENER, R. (1966): Relations entre cryoturbation, solifluxion et groupements végétaux dans les Hautes-Vosges (France). – Oecol. Plant. 1, 335–368.
- EHRENFELD, D. (1970): Biological Conservation. – 226 pp. (Modern Biology Series) Holt, Rinehart & Winston, New York a.o.
- ELLENBERG, H. & MÜLLER-DOMBOIS, D. (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. – Ber. geobot. Inst. ETH Stftg. Rübel 37, 56–73.
- ELLENBERG, H. (1982/86): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 3./4. Aufl. 989 S. Ulmer, Stuttgart. (1. Aufl. 1963)
- GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. – Viertelj.schr. Naturforsch. Ges. Zürich 63, 293–493.
- GIMINGHAM, C.H. (1960): Calluna. – Biol. Flora of the Brit. Isles. J.Ecol. 48, 455–483.
- GIMINGHAM, C.H. (1972): Ecology of Heathlands. – 266 pp. Chapman & Hall, London.
- GIMINGHAM, C.H. (1978): Calluna and its associated species: some aspects of co-existence in communities. – Vegetatio 36, 179–186.
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U.N. (Herausg.) (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5, 700 S.
- GRABHERR, G. (1993): ... in diesem Bande.
- GRUBB, P., J. GREEN, H.E. & MERRIFIELD, R.C.J. (1969): The ecology of chalk heath: its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems. – J.Ecol. 57, 175–212.
- HAFNER, S. (in Vorber.): Die ökologischen Nischen standortstypischer Tagfalter-Arten in einem Sumpfmoor-Gesellschaftsmosaik des Südschwarzwaldes. – Arbeitstitel Dipl.arb. Fakultät f. Biologie, Univ. Freiburg i.Br.
- HEGNAUER, R. (1966): Ericaceae. – In: Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 4, S. 65–94. Birkhäuser, Basel, Stuttgart.
- HORST, K. (1964): Klima und Bodenfaktoren in Zwergstrauch- und Waldgesellschaften des Naturschutzparks Lüneburger Heide. – Natursch. u. Landsch.pflege in Niedersachsen 2, 60 S. Hannover.
- HÜPPE, J. (1993): Entwicklung der Tieflands-Heidellandschaften Mitteleuropas in geobotanisch-vegetationsgeschichtlicher Sicht. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 5, 49–75. Hannover.
- KLEINIG, H. & SITTE, P. (1992): Zellbiologie. – 3. Aufl. 591 S. Fischer, Stuttgart u.a.
- KRAUSCH, H. – D. (1969): Über die Bezeichnung „Heide“ und ihre Verwendung in der Vegetationskunde. – Mitt. Flor. – soz. Arb.gem. N.F. 14, 435–457.
- KÜRSCHNER, H. (1986): Die syntaxonomische Stellung der subalpinen Dornpolsterformationen am Westrand SW-Asiens. – Phytocoenologia 14, 381–397.
- LARCHER, W. (1977): Ergebnisse des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel“. – Sitz.ber. Österr. Akad. Wiss. Math. – nat. Kl. I, 186, 301–371.
- LARCHER, W. (1980/1984): Ökologie der Pflanzen. – 3./4. Aufl. 399 S. Ulmer, Stuttgart.

- MEUSEL, H. & JÄGER (Herausg.), (1965, 1978, 1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – 6 Bd., Fischer, Jena.
- OBERDORFER, E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 6. Aufl. 1050 S. Ulmer, Stuttgart.
- OSCHE, G. (1986): Ökologische Nische. – In: Lexikon der Biologie, Bd. 6, S. 222–224. Herder, Freiburg u.a.
- POTT, R. & HÜPPE, J. (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – 313 S. Westfäl. Museum f. Naturkd., Münster.
- READ, D.J. (1983): The biology of mykorrhiza in the Ericales. – *Canad. J.Bot.* 61, 985–1004.
- RITCHIE, J.C. (1956): *Vaccinium myrtillus* L. – *Biol. Flora of the Brit. Isles.* – *J.Ecol.* 44, 291–299.
- RÜBEL, E. (1930): Pflanzengesellschaften der Erde. – 464 S. Huber, Bern, Berlin.
- SCHROETER, B., LÖSCH, R. & KAPPEN, L. (1987): Die Bedeutung des Rollblattes für den Wasserhaushalt von *Empetrum nigrum* L. – *Verhdl.Ges.Ökol.* 16 (Gießen), 213–217.
- SCHULTZE-MOTEL, W. (1964): Ericales. – In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, S. 381–389. Borntraeger, Berlin.
- DE SMIDT, J.T. (1977): Interaction of *Calluna vulgaris* and the heather beetle (*Lochmaea suturalis*). – In: Tüxen, R. (Herausg.): *Vegetation und Fauna (Ber.Symp.Intern.Vereinig.Veget.kd. 1976, Rinteln)*, 179–186. Cramer, Vaduz.
- SPECHT, R.L. (ed.) (1979/1981): Heathlands and Related Shrublands. – Reihe: *Ecosystems of the World*, 9A and 9B. 497 pp. + 383 pp. Elsevier, Amsterdam a.o.
- STEUBING, L. (1993): Der Eintrag von Schad- und Nährstoffen und deren Wirkung auf die Vergrasung der Heide. – *Ber. der Reinh.-Tüxen-Ges.* 5, 113–133. Hannover.
- STOCKER, O. (1923): Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. – *Z.Bot.* 15,1–41.
- STOCKER, O. (1963): Das dreidimensionale Schema der Vegetationsverteilung auf der Erde. – *Ber.Dt.Bot.Ges.* 75, 168–178.
- STOUTJESDIJK, PH. & BARKMAN, J.J. (1992): Microclimate, vegetation and fauna. – 216 pp. Oplust Press, Knivsta/Sv.
- TAYLOR, H.C. (1978): Capensis. – In: WERGER, M.J.A. (ed.): *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Vol. 1: 171–229. Junk, The Hague.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. – *Angew. Pfl.soz.* 13,5–43. Stolzenau/W.
- TÜXEN, R. (1968): Die Lüneburger Heide – In: Kelle, A. (Herausg.): *Neuzeitl. Biologie* 9, 9–56. Schroedel, Hannover.
- TÜXEN, R., (1980) Eröffnung des Symposium – In: Wilmanns, O. & Tüxen, R. (Red.), *Epharmonie, Ber.Intern.Symp.Intern.Vereinigg. Veget.kde. Rinteln 1979*, 1–55. Cramer, Vaduz.
- TÜXEN, R. & KAWAMURA, Y. (1975): Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften, entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen Genisto-Callunetum. – *Phytocoenologia* 2, 87–99.
- WESTRICH, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. – 2 Bd. 431 S. + 972 S. Ulmer, Stuttgart.
- WILLIAMS, S.T. & GRAY, T.R.G. (1974): Decomposition of Litter on the Soil Surface. – In: Dickinson, C.H. & Pugh, G.J.F.: *Biology of Plant Litter Decomposition*. Vol. 2, 611–632. Acad.Press London, New York.
- WILMANNNS, O. (1987): Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozöologie. – *Tuexenia* 7, 3–12.
- WILMANNNS, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. – 5. Aufl., 479 S. Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- WILMANNNS, O., BOGENRIEDER, A. & NAKAMURA, Y. (1985): Vergleichende Studien des Pinus-Krummholzes in den Japanischen und den europäischen Alpen. – *Tuexenia* 5, 335–358.

Prof. Dr. O. Wilmanns
Institut für Biologie II / Lehrstuhl f. Geobotanik
Schänzlestr. 1
D-79104 Freiburg i.Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Wilmanns Otilie (Otti)

Artikel/Article: [Ericaceen-Zwergsträucher als Schlüsselarten 91-112](#)