

# Ökologische Grundlagen für Nutzung, Pflege und Entwicklung von Heidevegetation

– Jörg Pfadenhauer, Freising-Weihenstephan –

## Abstract

Maintenance, management and restoration measures define the vegetation of grass and dwarf shrub heathlands with respect to many different factors. So the low availability especially of phosphorous in the soil under grass heathland and that of nitrogen under dwarf shrub heather combined with excess of Ca and Al in the soil solution selects species with high degrees of specialization for efficient uptake and use of the nutritive elements. Addition of nutrients favours phenotypically plastic matrix species (especially grasses) but not the specialists, which are therefore suppressed and vanish from the plant cover. But this reaction is also a consequence of their dispersal properties: Clonally growing guerilla species with only weak clonal integration, like e.g. *Brachypodium pinnatum*, form dense tiller systems under favourable growth conditions, while phalanx species with marked integration are stress-tolerant and depend on open, clear places in the vegetation. Moreover, these species usually form a persistent or even permanent seedbank (except those species the diaspores of which are anemochorally dispersed), so that even after reforestation they are possibly able to survive in the soil for decades. Nevertheless, the plant cover has only successfully been restored after these species have established. Here some insufficiently investigated mechanisms of coexistence are important, indicating that on extreme sites the protective effect of so-called nurse plants plays a major role.

## 1. Einleitung

In deutschsprachigen Ländern wird unter Heide im allgemeinen die ehemals im Gemeindebesitz befindliche Dorfflur verstanden (Allmende), die keiner geregelten Nutzung unterlag, sondern der Gewinnung von Stalleinstreu, Brennholz, Laubheu, Futtergras sowie der düngelosen Triftweide u.a. diente. Heiden waren also Aushagerungsgebiete, deren degradierte Böden nurmehr eine Pflanzendecke aus genügsamen Gräsern und Kräutern sowie – durch Schneiteln überalterte – knorrige Baumgestalten zu tragen vermochten. Soweit sie in Resten trotz Aufforstung und Melioration in die heutige Zeit hinüber gerettet wurden, unterliegen sie wegen ihrer spezialisierten Flora und Fauna sowie wegen ihres ästhetisch ansprechenden Aussehens einer hohen Schutzwürdigkeit.

In der vegetationskundlichen Literatur wird der Begriff Heide dagegen – wie auch im wesentlichen in diesem Buch – auf die von Zwergsträuchern dominierten Pflanzengemeinschaften eingeengt (SPECHT 1979), obwohl regional auch von Gräsern beherrschte Magerwiesen als Heide bezeichnet wurden (vgl. den Begriff „Steppenheide“ bei GRADMANN 1936). Im süd-deutschen Raum ist die Bezeichnung Wacholderheide für Kalkmagerrasen üblich, die von *Juniperus communis* bestanden sind; die „Garchinger Haide“ als Rest der weiten Weideflächen auf der nördlichen Münchner Schotterebene (SENDTNER 1854, HEPP & POELT 1979) repräsentiert den Typus des subkontinentalen Steppenrasens. In diesem Artikel wird der Begriff „Heide“ sowohl für Gras- als auch Zwergstrauch-beherrschte Vegetation auf meist degradierten Böden verwendet, und zwar sowohl wegen der Gegensätzlichkeit als auch wegen der Gemeinsamkeit beider Formationen: Der Gegensatz bezieht sich auf die geographische Verbreitung (mit dem Schwerpunkt der Zwergstrauchheiden im subatlantisch/atlantisch geprägten Westen und Nordwesten Europas, der Grasheiden dagegen im eher kontinental geprägten

Osten und Südosten) und resultiert aus dem unterschiedlichen Verhaltensmuster der beteiligten Wuchsformen (Tab. 1). Gemeinsam ist den Heiden jedoch ihre Abhängigkeit von Streß und Störung (GRIME 1986). Diese beiden Faktoren selektionieren die Artenzusammensetzung und bestimmen das charakteristische äußere Erscheinungsbild. Streß bezieht sich dabei im wesentlichen auf den besonderen Chemismus der armen Heideböden und ist – wie vieles auch sonst in der Ökologie – ein komplexer Faktor, der nicht nur mit „Nährstoffmangel“ beschrieben werden kann; Störung ist die durch Tritt, Mahd, Abfressen, Brand oder sonstwie verursachte Entfernung von Phytomasse.

Der folgende Beitrag soll aufzeigen, wie Pflanzen auf diese Art von Streß und Störung reagieren, also welche Verhaltensmuster („Strategien“: LOVETT DOUST & LOVETT DOUST 1982) durch die traditionelle Bewirtschaftung von Heiden gefördert wurden und werden. Dies geschieht vor dem Hintergrund von Überlegungen, wie zukünftig die verbliebenen Heidereste erhalten (konservierender Naturschutz) oder in der Qualität ihrer Artenzusammensetzung verbessert oder gar neu geschaffen werden können (entwickelnder Naturschutz). Die Nomenklatur der Phanerogamen folgt EHRENDORFER (1973).

Tab. 1:

Zusammenstellung einiger Eigenschaften von grasartigen Pflanzen der Trocken- und Halbtrockenrasen sowie von Zwergsträuchern aus atlantischen Heidegebieten (aus PFADENHAUER 1993).

	Grasartige	Zwergsträucher
Lebensformen nach RAUNKIAER (1910)	überwiegend Hemikryptophyten, einige Geophyten	Chamaephyten
Wuchsformen	eher hochwüchsig, sommergrün, schmalblättrig, mit ober- oder unterirdischen Ausläufern	eher niedrigwüchsig, immergrün; ericoide, d.h. nadel- oder schuppenförmige Blätter
Wurzelmerkmale	eher intensives, dichtes Wurzelsystem	eher extensives, ausgreifendes Wurzelsystem
Lebenszyklus	ständige Erneuerung des Sproßsystems aus Rhizomen oder Ausläufern  Vegetative Ausbreitung wichtiger als generative	wie bei allen Holzgewächsen begrenztes Alter (Calluna 20 bis 30 Jahre), wenn nicht durch Störung verjüngt  Generative Ausbreitung wichtiger als vegetative
Verbreitung	eher subkontinental/kontinental bis submediteran	eher subkontinental/atlantisch bis boreal, z.T. arktisch-alpin
Strategien nach GRIME (1986)	eher S-C-Strategie	eher C-S-R-Strategie

## 2. Bewirtschaftung, Pflege und Entwicklung

Die Begriffe für Tätigkeiten des Menschen, die den Entzug von Phytomasse auf Heiden zur Folge haben, werden nicht immer einheitlich gebraucht. Deshalb sollen sie für den vorliegenden Artikel wie nachstehend gegliedert und definiert werden:

### a) Herkömmliche (traditionelle) Bewirtschaftungsweisen

Aus Analysen der Landnutzungs- und Landschaftsgeschichte ermittelte, z.T. bis in die Frühzeit mitteleuropäischer Agrarkultur datierende, aushagernde, z.T. sogar raubbauartige Verfahren, die zur Auflichtung (Hudewälder) oder Beseitigung von Wäldern führten und damit zur Entstehung und Ausbreitung sekundärer Heidevegetation von den primären Vorkommen aus beitrugen. Hierzu vor allem Beweidung (Schafe, Ziegen), verbunden mit Maßnahmen der Weidepflege (Schwenden, z.T. Brennen; letzteres besonders in *Calluna*-Heiden Großbritanniens; GIMINGHAM 1972), ferner Sommermahd (Grasheiden); in Zwergstrauchheiden Nordwestdeutschlands Abplaggen zur Streugewinnung und zur Ackerdüngung (Plaggenesch; s. u.a. ELLENBERG 1986).

### b) Pflegeverfahren

Die traditionellen Nutzungsweisen ersetzende Maßnahmen zur Erhaltung von Erscheinungsbild und Artenzusammensetzung der Heidevegetation (und -fauna). Hierzu Brennen von Gras- und Zwergstrauchheiden auch in Mitteleuropa, Mulchen von Grasheiden (Mahd, Häckseln und Liegenlassen des Schnittguts, meist im Sommer), Beseitigung von Gehölzaufwuchs (REICHHOFF & BÖHNERT 1978, MUHLE & RÖHRIG 1979, SCHIEFER 1981, HAKES 1987, REYNDERS 1987, NEITZKE 1991, BÖTTCHER & al. 1992, zusammenfassend s. WEGENER 1991, BRIEMLE & al. 1991).

### c) Alternative (nicht-traditionelle) Bewirtschaftungsweisen

Aus unterschiedlichen Gründen und unter Ausnutzung des Strukturwandels in der Landwirtschaft (Zunahme der Produktionsfläche pro Betrieb) etablieren sich derzeit extensive Formen der Weidenutzung mit genügsamen und kleinen Rinderrassen (französische, schottische Hochlandrinder) in Form einer Mutterkuhhaltung. Für Erhaltung und Neuschaffung von Grasheiden möglicherweise geeignete Bewirtschaftungsform. Langfristiger Effekt allerdings noch unbekannt.

### d) Entwicklungs- (Renaturierungs-) Verfahren

Kombinierte Maßnahmenpakete zur Verbesserung der Ressourcenqualität (hier ausschließlich der Artenzusammensetzung und des Erscheinungsbilds) brachgefallener, zwischenzeitlich meliorierter, aufgeforsteter, verbuschter oder sonstwie veränderter ehemaliger Heiden; häufig im Sinn einer Regeneration (= Wiederherstellung eines bestimmten historischen Zustands) gemeint (vgl. PFADENHAUER 1990). Bei Zwergstrauchheiden oft Imitation des Abplaggens oder Brennens zur Regeneration der Heide (zielt v.a. auf Verjüngung von *Calluna vulgaris*), kombiniert mit Beweidung durch genügsame Schafrassen usw. Hierzu zahlreiche Publikationen (z.B. GIMINGHAM 1972, MUHLE & RÖHRIG 1979, REININGHAUS & SCHMIDT 1982, BAKKER 1989, MARRS & LOWDAY 1992). In brachgefallenen Grasheiden v.a. Triftweide mit Schafen als Entwicklungsmaßnahme; seltener Mahd, diese dann oft zum Zweck der Aushagerung eingesetzt (s. z.B. REICHHOFF & BÖHNERT 1978, SCHIEFER 1983, 1984).

## 3. Streßtoleranz

Die meist ausgehagerten, degradierten Böden der Gras- und Zwergstrauchheiden sind durch eine Reihe von physikalischen und chemischen Eigenschaften gekennzeichnet, die den Pflanzenwuchs deutlich einschränken, also als Streßfaktoren wirksam werden. Hierzu gehört einmal die allgemein geringe Verfügbarkeit der Hauptnährstoffe Stickstoff und Phosphor. Im

Oh- und Ah-Horizont der Eisen-Humuspodsole, die für nordwestdeutsche Sandginsterheiden typisch sind, ist mit einer jährlichen Mineralstickstoff-Nachlieferung aus der organischen Substanz von 5 bis max. 30 kg N/ha. Jahr zu rechnen (LACHE 1974, ELLENBERG 1977); in den Rendzinen und flachgründigen Braunerden unter Trespen-Halbtrockenrasen variieren die Werte zwischen 10 und 30 kg (GIGON 1968, SCHIEFER 1981). Im letzten Fall überwiegt als Stickstoffform Nitrat, im ersten Fall führt die Mineralisation bei den extremen pH-Werten um 4 (HORST 1964) fast ausschließlich nur bis zur Stufe des Ammonium. Ähnlich defizitär (im Vergleich zu landwirtschaftlich genutzten Flächen) ist die Konzentration an pflanzenverfügbarem Phosphat (in Böden unter Sandginsterheiden 5 bis 15, unter Kalk-Halbtrockenrasen 0 bis 3 mg austausbares P/100 g Trockenboden; SCHIEFER 1981, REYNDERS 1987); da Phosphat bei pH > 6 und Anwesenheit von Ca<sup>++</sup> als schwerlösliches Hydroxylapatit vorliegt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1989), sind Kalkböden deutlich P-ärmer als die sauren Böden der Zwergstrauchheiden. Neben diesem Defizit-Streß wird auch ein Überschuß-Streß im Chemosmus der Heideböden pflanzenwirksam, nämlich Ca<sup>++</sup> in der Bodenlösung der Kalkböden und Al<sup>+++</sup> in derjenigen der Heidepodsole. Beide Ionen sind für viele Pflanzenarten toxisch (KINZEL 1982).

Die Reaktion der Pflanzen in Gras- und Zwergstrauchheiden auf NP-Mangel und Ca- bzw. Al-Überschuß ist äußerst differenziert und aus dem Zusammenspiel mehrerer einzelner Mechanismen zu erklären. In Kalk-Halbtrockenrasen lassen sich zunächst zwei Gruppen von Arten unterscheiden (RORISON 1987, 1990): Die erste Gruppe bilden phänotypisch plastische Taxa mit variablem Nährstoffbedürfnis; sie entwickeln sich vegetativ und generativ bei guter Versorgung zwar am besten, kommen aber auch bei reduziertem NPK-Angebot noch zur Blüte und Fruchtreife bei allerdings niedrigerem Wuchs. Hierzu gehören einige mittel- bis hochwüchsige Gräser und Kräuter wie *Brachypodium pinnatum* und *Scabiosa columbaria*.

Zur zweiten Gruppe gehören schwachwüchsige, niedrige Arten mit allgemein geringem Nährstoffbedürfnis, die den besonderen Reiz der Kalkmagerrasen ausmachen. Die meisten sind calcicol (KINZEL 1982) und weisen eine Reihe von spezielleren Anpassungsstrategien auf (Streß-Tolerante nach GRIME 1986): Erstens ist bei grasartigen Calcicolen typisch, daß sie die Ca- zugunsten der K-Aufnahme zu bremsen vermögen, sodaß ihr K : Ca-Verhältnis im Zellsaft trotz der hohen Ca-Konzentration in der Bodenlösung bei durchschnittlich 3:1 liegt (KINZEL 1982). Zweitens ist die NPK-Aufnahmeeffizienz durch eine vesiculär-arbuskuläre (endotrophe) Mykorrhiza erhöht; es wird sogar vermutet, daß die Mycelstränge sowohl Individuen derselben Art als auch solche verschiedener Taxa miteinander verbinden, sodaß ein Austausch von Assimilaten möglich wäre (NEWMAN 1988). Drittens dürfte bei den meisten sommergrünen Hemikrypto- und Geophyten der Grasheiden eine hohe NPK-Gebrauchseffizienz (ERNST 1983) ausgeprägt sein; sie verlagern einen beträchtlichen Anteil (über 50%) ihres Nährstoffpotentials von den im Herbst absterbenden Blättern und Sprossen in Speicherorgane (Rhizome, Knollen, Wurzeln, basale Sproßteile). Dieser Vorgang läßt sich allerdings durch Düngung reduzieren oder gar verhindern, wie WERNER (1983) für *Brachypodium pinnatum* nachwies.

Von den Arten der atlantischen und subatlantischen Zwergstrauchheiden ist *Calluna vulgaris* besonders intensiv ökologisch und ökophysiologisch untersucht (GIMINGHAM 1972, GIMINGHAM & al. 1979). Die Pflanze produziert eine an Phenolen reiche, deshalb schwer zersetzliche Streu (Rohhumus-Bildner). Da deshalb fast ausschließlich Ammonium als mineralische Stickstoffform zur Verfügung steht, ist damit zu rechnen, daß die Heidepflanzen (außer den Leguminosen, wie *Ulex*-Arten oder *Genista anglica* mit symbiontischer N<sub>2</sub>-Fixation) obligatorische NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-Pflanzen sind. Tatsächlich zeigt sich bei *Calluna vulgaris* und *Vaccinium myrtillus* im Experiment eine hohe Empfindlichkeit gegenüber Nitrat und eine „Vorliebe“ für saure Reaktion des Nährmediums (BOGNER 1968), während azidophytische Gräser (als Antagonisten der Chamaephyten; s.u.) wie *Nardus stricta* und *Avenella flexuosa* bei Zugabe von NO<sub>3</sub><sup>-</sup> Nitratreduktase zu bilden vermögen (STEWART & al. 1974, zitiert nach KINZEL 1982; vgl. auch STEUBING in diesem Band). *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* und andere Zwergsträucher sind Mykorrhiza-infiziert (HASELWANDTNER 1979) und besitzen vermutlich ein komplexes Al-Bindungssystem (GRIME & HODGSON 1969).



Die Konsequenzen für ein Heidemanagement lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. In Kalkmagerrasen ist chemischer Streß wohl die Hauptursache für hohe Artenzahlen: Die Niedrigwüchsigkeit phaenotypisch plastischer graminoider Matrix-Arten (z.B. *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Arrhenatherum elatius*) läßt Raum für kleinbleibende, konkurrenzschwache Arten. Zu diesen gehören Lückenbüßer (GIGON 1981) mit wenig spezifischen Ansprüchen an bestimmte Bodeneigenschaften (wie *Euphorbia cyparissias*, *Linum catharticum*, *Briza media*), aber auch ausgesprochen calcicole Arten wie *Teucrium montanum*, *Globularia punctata*, *Carex humilis*.
2. Umgekehrt werden durch Düngungseffekte Prozesse in Gang gesetzt, die zur Verminderung von Abundanz und Deckung dieser Arten, wenn nicht gar zu ihrem weitgehenden Verschwinden aus der Pflanzendecke führen: Gräser mit unterirdischer Stoffspeicherung wie *Brachypodium pinnatum* werden nämlich dadurch zu Ausbildung zahlreicher Sprosse und intolerantem Verhalten gegenüber den o.g. Arten veranlaßt, während sich bei Stoffentzug (z.B. sommerliches Mulchen oder Mähen) Sproßzahl und -höhe reduzieren (STÖCKLIN & GISI 1989). Dagegen werden offensichtlich Untergräser wie *Festuca rubra* und die konkurrenzschwachen Arten durch Düngung nicht gefördert oder sogar geschwächt (BOB-BINK & al. 1988).
3. Solche Düngungseffekte sind auf Einschwemmung v.a. von Phosphaten aus hangaufwärts gelegenen landwirtschaftlichen Nutzflächen oder allein schon durch fehlende Bewirtschaftung (Auteutrophierungseffekte; KLÖTZLI 1979) zurückzuführen, wohl weniger durch trockene oder nasse Depositionen mit nur geringem P-Anteil. Die Folgen sind ruderalisierte Grasländer (FISCHER 1985). Derartige Stoffeinträge lassen sich durch Stoffentzug, aber auch durch sommerliches Mulchen vermeiden (SCHREIBER & SCHIEFER 1985, SCHREIBER 1987, NEITZKE 1991): Die im Vergleich zu Brache längere Vegetationsperiode intensiviert den Stoffumsatz, sodaß das Mulchmaterial noch im selben Jahr verschwindet; zudem schwächt jeder Schnitt die auf Düngung besonders gut ansprechenden Mittel- und Hochgräser (u.a. auch *Brachypodium pinnatum*) durch Verlust des in den oberirdischen Pflanzenteilen vorhandenen Nährstoffpotentials.
4. Die in Zwergstrauchheiden häufig beobachtete Zunahme von Gräsern wie *Avenella flexuosa* oder *Nardus stricta* (vgl. POTT & HÜPPE 1991) ist dagegen offensichtlich u.a. auch eine Folge der Zunahme aerosoler NO<sub>x</sub>-Deposition (s. STEUBING im selben Band). Bei Überalterung von *Calluna vulgaris* kann z.B. der Rohhumuszehrer *Avenella* Fuß fassen und sich durch die Fähigkeit behaupten, auch Nitrat verwerten zu können. Erwartungsgemäß ist die Vergrasungstendenz in Heiden auf lehmigen (besser gepufferten) Sandböden deshalb stärker ausgeprägt als in solchen aus reinem Sand (vgl. DIERSSEN im selben Band). Nährstoffökologisch läßt sich auch der im allgemeinen eher aushagernde Effekt der Pflege durch Brennen erklären: Vor allem bei heißem Feuer mit Temperaturen über 500 °C entweichen mehr als 60% des in der organischen Masse vorhandenen Stickstoffs in die Atmosphäre (GIMINGHAM 1972, MUHLE & RÖHRING 1979). Bei der augenblicklichen Höhe des N-Eintrags ist zur Erhaltung der nordwestdeutschen Zwergstrauchheiden deshalb ein regelmäßiger radikaler Stoffentzug nötig, wie er durch Plaggen oder Brand gewährleistet ist.

#### 4. Vegetative Ausbreitung

Die Reaktion von Pflanzen auf Störung ist in hohem Maß aufgrund von Merkmalen zu erklären, die im Lebenszyklus die vegetative und generative Ausbreitung betreffen. Unter vegetativer *Ausbreitung* versteht man den von der Mutterpflanze ausgehenden Beförderungsvorgang von spezialisierten vegetativen Propagulen oder klonal erzeugten Tochterindividuen (URBANSKA 1992; im Gegensatz zu *Verbreitung* = räumliche Verteilung von Diasporen, Taxa, Syntaxa usw.). Hier soll nur die Ausbreitung mittels Stolonen bzw. Rhizomen betrachtet werden, die man als klonales Wachstum einer Population definieren kann, sofern eine Fragmentation (Loslösung) der Tochter sprosse von der Mutterpflanze durch Selbstklonierung oder erzwungene Klonierung möglich ist.

Einen Hinweis auf Art und Intensität vegetativer Ausbreitung (und natürlich auch auf andere Verhaltensmuster z.B. gegenüber chemischem Streß) geben Lebens- und Wuchsformen. Sie werden deshalb auch öfter zur Interpretation der Ergebnisse von Sukzessionsuntersuchungen verwendet (z.B. in SCHIEFER 1981). Während die Lebensform „die Gestalt der Pflanze im Hinblick auf mehr oder weniger deutlich ausgeprägte ökologische Anpassungen“ (z.B. an die Überdauerung ungünstiger Jahreszeiten; vgl. RAUNKIAER 1910) beschreibt, wird die Wuchsform, der umfassendere Begriff, als „äußere (vorwiegend vegetative) Gestalt von Pflanzen, die Lagebeziehung der einzelnen Organe zueinander, zur Gesamtorganisation und zur Umwelt“ (BORNKAMM & al. 1991) definiert. Die bekannteste Einteilung der Pflanzen nach Lebens- und Wuchsform ist diejenige von ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS (1967).

Die in Tab. 2 für einige Heidearten zusammengestellten Lebens-/Wuchsformen zeigen, daß einfache Merkmale des äußeren Erscheinungsbilds einer Pflanze recht brauchbare Hinweise auf ihr Verhalten gegenüber Störung geben können. Ein aklonaler (d.h. keine oder eine unbedeutende vegetative Ausbreitung aufweisender) Rosetten-Hemikryptophyt wie *Leontodon hispidus* wird durch Phytomassentzug der höheren Konkurrenten eher gefördert; auch Pflanzen mit unterirdischen Ausläufern wie die Horsthemikryptophyten *Carlina acaulis* und *Potentilla neumanniana* und natürlich auch Rhizom-Geophyten (*Brachypodium pinnatum*) sind resistenter gegenüber Beweidung und Feuer als Arten ohne diese Eigenschaften (vgl. ZIMMERMANN 1977), zumal wenn sie Nährstoffe – ohne die notwendige unterirdische Speicherkapazität – in den basalen (grün überwinternden) Sproßteilen konservieren müssen (*Bromus erectus*). Die Förderung von *Vaccinium* gegenüber *Calluna* durch Feuer unter eher borealem Klima (HOBBS & GIMINGHAM 1984) wird aus der Fähigkeit der Heidelbeere zur unterirdischen vegetativen Ausbreitung (im Gegensatz zu *Calluna*) verständlich.

Tab. 2:

Daten zur vegetativen und generativen Ausbreitung einiger Heidepflanzen.

a: Nach SCHIEFER 1981 ergänzt (Bezeichnungen nach ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS 1967), b: akl = aklonal, Pha = Phalanx, Gu = Guerilla, Üb = Übergang zwischen Phalanx und Guerilla, pra = pragmatische, Dom = Dominanz-, kon = konservative, Ep = Expansionsstrategie (Bezeichnung nach STÖCKLIN 1992); c = aus POSCHLOD 1991, U = Utriculus, P = Pappus; d: z. T. nach LUFTENSTEINER 1982, MÜLLER-SCHNEIDER 1986; e, f, g: aus POSCHLOD 1991, h: nach POSCHLOD 1993, GRIME & al. 1986.

	Lebens-/ Wuchsformen	vegetative Ausbreitung	generative Ausbreitung					
			Diasporen- typ	Ausbrei- tungstyp (-chor)	Fernausbreitung			Samen- banktyp
					Luft	Wasser	Tiere	
a	b	c	d	e	f	g	h	
Calluna vulgaris	Ch frut caesp	akl	1 Same	sema-	-	-	+	pm
			2 Frucht	anemo-	+	+	-	
Vaccinium myrtillus	Ch frut caesp rhiz	Üb-pra?	Beere	zoo-	-	-	+	vg?
Bromus erectus	H caesp gram	Pha-Dom	Spelzfr.	sema-	-	-	-	vg
Carex humilis	H caesp gram	pha-kon	Nuß m.U.	sema-	-	-	+	ps/pm
Carlina acaulis	H caesp rhiz b	Üb-pra	Ach.m.P.	anemo-	+	-	+	vg
Potentilla neumanniana	H ros rhiz b	Üb-pra	Nuß	sema-	-	-	-	pm
Leontodon hispidus	H ros	akl	Ach.m.P.	anemo-	+	-	-	vg
Brachypodium pinnatum	G rhiz d	Gu-Exp	Spelzfr.	sema-	-	-	-	vg
Linum catharticum	T	-	Same	sema-	-	-	-	pm

Über Wuchs- und Lebensformen hinaus gibt es aber einige weitere Merkmale, die noch detaillierter klonales Wachstum beschreiben. Hierzu gehören die Dichte des Sproßsystems, sowie Länge der Ausläufer bzw. Rhizome, aber auch als physiologisches Kennzeichen der Grad der Integration (Stoffhaushalt vorwiegend zugunsten der Tochterpflanzen = schwache Integration, oder zugunsten aller Sprosse eines Klons = starke Integration; STÖCKLIN 1992). Die bekannteste Einteilung nach LOVETT DOUST & LOVETT DOUST (1982; Phalanx: Hochintegrierte Klone mit dichtgepackten Sprossen, eher langsamem, lateralem, vorwiegend deterministischem Wachstum; Guerilla: Schwachintegrierte Klone mit lose aggregierten Sprossen, raschem, lateralem, eher opportunistischem Wachstum) gibt zwei Extrempositionen wider, zwischen denen sich die Pflanzenarten entlang eines Kontinuums einordnen lassen.

STÖCKLIN (1992) hat versucht, dieses Kontinuum weiter zu differenzieren (vgl. Tab. 2); im folgenden wird versucht, seine klonalen Wachstumsstrategien auf Heidepflanzen anzuwenden, wobei eine geringfügige Modifizierung unumgänglich ist.

#### 1. Klonal wachsende Pflanzen (mit ausgeprägter vegetativer Ausbreitung)

- 1.1 Guerilla-Arten mit variabler (oberiridischer) Stoffproduktion, hoher phänotypischer Plastizität, schwacher Integration (Expansions-Strategie). Pflanzen sind in der Lage, beispielsweise auf unterschiedliches Nährstoffangebot flexibel zu reagieren. Sie bauen u.U. auch dichte Sproßsysteme bei ihnen zusagenden Umweltbedingungen auf. Hierzu Rhizom-Geophyten mit langen Ausläufern wie *Pteridium aquilinum* (Konkurrent von Zwergsträuchern bei Brand auf besseren Böden), *Brachypodium pinnatum* (Zuordnung nicht ganz eindeutig; s. auch STÖCKLIN 1992; Wechsel von Guerilla- zu Phalanx-Strategie bei hohem Ressourcenangebot könnte aber auch als Ausdruck der phänotypischen Plastizität der Art interpretiert werden). Möglicherweise gehören hierzu auch manche Wurzelausläufer-bildende Holzpflanzen (wie *Prunus spinosa* oder *Vaccinium myrtillus*).
- 1.2 Guerilla-Arten mit geringer (oberiridischer) Stoffproduktion, hoher phänotypischer Plastizität und schwacher Integration (Explorations-Strategie): Hierzu Hemikryptophyten mit langen oberirdischen Ausläufern, die nach ihnen zusagenden Umweltbedingungen „suchen“ („foraging plants“: SUTHERLAND & STILLMANN 1988). Beispiele sind *Trifolium repens*, *Ranunculus repens*, *Glechoma hederacea*. In Heiden wohl kein Vertreter dieser Gruppe.
- 1.3 Phalanx-Arten mit variabler, häufig mittlerer bis großer (oberiridischer) Stoffproduktion, niedriger phänotypischer Plastizität und starker Integration (Dominanz-Strategie): Hierzu mittel- bis hochwüchsige Horst-Hemikryptophyten, auf Heiden eher durch Mahd begünstigt, durch Feuer oder Beweidung geschwächt. Beispiele sind *Molinia caerulea*, *Bromus erectus*.
- 1.4 Phalanx-Arten mit geringer (oberiridischer) Stoffproduktion, geringer phänotypischer Plastizität (reagieren kaum oder eher negativ auf Erhöhung des Ressourcenangebots, s. Kap. 3), starker Integration, streßtolerant (GRIME 1986) und meist kleinwüchsig (konservative Strategie): Horsthemikryptophyten wie *Festuca ovina* agg., *Carex humilis*; gefördert durch Schwächung v.a. der Arten mit Expansionsstrategie sowie Neigung zu kompakter Wuchsform bei Beweidung (GRIME 1990).
- 1.5 Übergänge zwischen Phalanx- und Guerilla-Strategie ohne eindeutige Merkmalskombination (pragmatische Strategie): Hierzu Hemikryptophyten mit kurzen Rhizomen bzw. Stolonen und Geophyten wie *Potentilla neummanniana*, *Thymus*-Arten, *Carlina acaulis*.

2. Aklonale Pflanzen (ohne oder mit stark reduzierter vegetativer Ausbreitung, statt dessen häufig Schwerpunkt auf generativer Vermehrung).
  - 2.1 Eher niedrigwüchsige Rosetten-, Halbrosetten- und Schaft-Hemikryptophyten (z.B. *Leontodon hispidus*), natürlich auch alle Therophyten (*Linum catharticum*). Heterogene Gruppe.
  - 2.2 Aklonale Holzpflanzen (Phanero-, holzige Chamaephyten) mit ausgeprägtem, den gesamten Pflanzenbestand prägendem zyklischem Entwicklungsprozess: In *Calluna*-Heiden (WATT 1955, GIMINGHAM 1972) wie in natürlichen Wäldern (REMMERT 1985) als Pionier- oder Verjüngungs-, Aufbau-, Reife- oder Optimal- und Zerfallsphase beschrieben. Solche Arten sind auf Bestandesverjüngung durch Samen angewiesen, oder sie werden durch ständigen Rückschnitt (Bäume z.B. durch Schneiteln, Zwergsträucher durch Mahd oder vorsichtiges Brennen; MILLER 1979) zum Neuaustrieb angeregt.

## 5. Generative Ausbreitung

Der Komplex „generative Ausbreitung“ umfaßt bei Blütenpflanzen (im strategischen Sinn) Bildung und Beförderungsvorgang von sexuell oder asexuell erzeugten Diasporen (Samen), den Aufbau einer Diasporenbank sowie die Keimung und Etablierung des Keimlings bzw. der Jungpflanze. Die Wirkung von Nutzung und Pflege auf die Pflanzendecke ist oft auch daraus zu erklären; denn bei vielen Heidearten ist die Vermehrung durch Samen mindestens ebenso bedeutsam für die Erhaltung oder Neugründung einer Population wie die vegetative; Therophyten und aklonale Hemikrypto-, Chamae- und Geophyten sind ausschließlich auf diese Form der Ausbreitung angewiesen.

Besonders wichtig ist die generative Ausbreitung bei Renaturierungsmaßnahmen. Deren Erfolg hängt davon ab, ob es in überschaubarer Zeit gelingt, den größten Teil der Arten einer Heidevegetation an dem fraglichen Standort anzusiedeln oder nicht. Hieraus ergeben sich Fragen nach der Art und Effizienz der Fernausbreitung, nach der Qualität und Quantität der Samenbank und nach der optimalen Etablierungsweise.

### 5.1 Fernausbreitung

Die natürliche (d.h. nicht vom Menschen beeinflusste) Fernausbreitung (definitionsgemäß Verfrachtung von Samen in über 100 m Entfernung von der Mutterpflanze; LUFTENSTEINER 1982) von Heidepflanzen über die Medien Luft, Wasser oder Tiere ist lokal äußerst unterschiedlich und kann kaum quantifiziert werden. Bei einigen in Tab. 2 aufgeführten Arten ist sie theoretisch möglich; wieviele Samen aber in welcher Zeit bis zu welcher Entfernung tatsächlich verschleppt oder verdriftet werden, und wieviele davon keimen und wieviele Keimlinge überleben, läßt sich in der Regel nicht angeben (HARPER 1977). So wird die Fernausbreitung anemochorer Diasporen in der Regel weit überschätzt; über 90 % der Samen mit Flugeinrichtungen fallen im Umkreis von 15 m um die Mutterpflanze zu Boden (LUFTENSTEINER 1982, FISCHER 1987). Dies mag wohl auch für die in Tab. 2 aufgeführten Arten *Carlina acaulis* und *Leontodon hispidus* gelten.

Für die Heiden dürfte die Fernausbreitung durch Tiere eine größere Bedeutung haben. So werden die Nüsse von *Carex humilis* von Ameisen verschleppt (MÜLLER-SCHNEIDER 1986); die Vorratshaltung durch Tiere (z.B. vegetativer, stärkehaltiger Teile von *Plantago media*, *Ranunculus bulbosus*, *Trifolium pratense* u.a. durch die Feldmaus; LEUTERT 1983) trägt zu einer weiten Verbreitung mancher Pflanzen bei. Vermutlich ist aber der wirtschaftende Mensch mit seinen Weidetieren das bedeutendste Medium für die Ausbreitung von Heidepflanzen, insbesondere wenn man bedenkt, daß Wanderschäfer mit ihren Herden in der vorindustriellen Zeit einige 100 km pro Jahr zurücklegten (ELLENBERG 1986). Ebenso ist nachweislich der Prozess der Heuernte ein wichtiger Faktor (wie für *Rhinanthus* nachgewiesen: BORG 1985). Umge-

kehrt kann bei Renaturierungsmaßnahmen (etwa der Neuetablierung von Grasheiden auf ehemaligen Äckern oder Rohböden) selbst bei unmittelbarer Nachbarschaft der gewünschten Vegetation nicht mit einer natürlichen Einwanderung in absehbarer Zeit gerechnet werden (GRAHAM & HUTCHINGS 1988 a, b). Hieraus ergibt sich im übrigen auch die Notwendigkeit, durch Pflanzung oder Ansaat autochthonen Materials den Renaturierungserfolg zu verbessern.

## 5.2. Samenbank

Nach MAAS (1987), BAKKER & al. (1991), POSCHLOD (1991, 1993) werden folgende Samenbanktypen unterschieden:

- a) Vorübergehende Samenbank  
bei Arten, deren Samen sofort nach dem Ausstreuen oder spätestens im nächsten Jahr keimen; im letzten Fall mit angeborener Dormanz, die durch Temperaturfluktuation, z.B. Kälte/Frost gebrochen werden kann. Dadurch wird dafür gesorgt, daß die Samen zu einer für die Entwicklung der Jungpflanzen günstigen Jahreszeit keimen.
- b) Mittelfristige (persistente) Samenbank  
bei Arten, deren Samen gänzlich oder teilweise bis zu fünf Jahren keimfähig bleiben. Die Dormanz wird durch Dunkelheit oder durch fehlende Temperaturschwankungen aufgezungen bzw. induziert (HARPER 1957), indem die Diasporen in den Boden durch Bewirtschaftungsmaßnahmen oder Tiere eingearbeitet werden. Bei manchen Arten genügt zur Keimungshemmung aber bereits Beschattung durch andere Pflanzen oder durch Streu.
- c) Langfristige (permanente) Samenbank  
bei Arten, deren Samen gänzlich oder teilweise mehr als fünf Jahre, oft Jahrzehnte oder gar Jahrhunderte, keimfähig bleiben können. Die Dormanz ist aufgezungen oder induziert wie oben durch Dunkelheit, fehlende Temperaturschwankungen oder Beschattung.

Die Dauer der Samenbank der einzelnen Heidearten ist natürlich wichtig für die Überlebensfähigkeit einer Population während und nach einer Störung: Arten mit nur vorübergehender Samenbank wie die meisten Gramineen (*Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Koeleria cristata*, *Festuca ovina* agg.), aber auch anemochore Kompositen wie *Leontodon hispidus*, *Carlina acaulis* verschwinden rasch, wenn ein Kalkmagerrasen mit Gehölzen zuwächst oder aufgeforstet wird. Andere, v.a. auch viele kleinwüchsige Pflanzen wie *Carex humilis*, *Potentilla neumanniana*, *Euphorbia cyparissias*, und die Einjährigen wie *Linum catharticum* bilden dagegen eine persistente oder gar permanente Samenbank; sie lassen sich u.U. noch Jahrzehnte nach solchen Veränderungen im Boden nachweisen und können nach Beseitigung der Gehölze und flacher Bodenbearbeitung zur Keimung gebracht werden (POSCHLOD & al. 1991, POSCHLOD & JORDAN 1992). Eine kontinuierliche Samenbank ist somit als ein wichtiges Renaturierungs- oder gar Regenerationspotential anzusehen (PFADENHAUER & MAAS 1987). Die Konservierung von Samen im Boden funktioniert natürlich nur bei weitgehend ungestörter Situation. Unter Ackernutzung verschwinden auch langlebige Samen durch die Bodenbearbeitung rasch, so daß eine Wiederbesiedlung von aufgelassenem Ackerland aus der Samenbank der früheren Pflanzendecke nicht mehr möglich ist (GRAHAM & HUTCHINGS 1988 a,b).

Darüberhinaus sollte bedacht werden, daß eine Pflanzengemeinschaft ohne Berücksichtigung der dormanten Diasporen nicht vollständig beschrieben ist. Bei der Erstellung von Roten Listen gefährdeter Pflanzenarten müßte also berücksichtigt werden, daß Arten ohne permanente Samenbank durch zeitliche Isolation (vorübergehend andere Bewirtschaftung, auch Brache, mit drastischer Veränderung der oberirdischen Pflanzendecke) gefährdeter sind als solche, deren Samen lange keimfähig bleiben (POSCHLOD 1993).

Schließlich sei auch auf die Bedeutung von Samenproduktion und Samenbank für die anthropogene Regeneration von Zwergstrauchheiden hingewiesen. Die dominanten Chamaephyten (besonders *Calluna vulgaris* und *Erica tetralix*) sind diesbezüglich gut untersucht. So haben die meisten Ericaceen (soweit sie nicht zoochore Beeren produzieren) kleine

semachore Samen, die nicht nur in großen Mengen erzeugt werden (bei *Calluna* mehr als 500 000 pro m<sup>2</sup> je nach Vitalität und Entwicklungsphase, in der sich die Heide befindet: MILLER 1979, MILLER & CUMMINGS 1987); sie bauen auch eine permanente Samenbank auf (GRIME & al. 1988), wobei bis zu 30 000 keimfähige Samen pro m<sup>2</sup> fast ausschließlich im O- und Ah-Horizont der Böden gefunden wurden (PUTWAIN & GILLHAM 1990, LEGG & al. 1992). Auf die Bedeutung der Samenbank für die Regeneration der Heiden durch Maßnahmen wie Brennen und Plaggen weisen u.a. MUHLE & RÖHRIG (1979) hin; ähnlich wie bei Grasheiden werden Samen von *Calluna* und *Erica* nach Aufforstungen in ungestörten Waldböden jahrzehntelang in keimfähigem Zustand konserviert (GRANSTRÖM 1988). *Avenella flexuosa* verhält sich im übrigen auch hinsichtlich ihrer Keimungsbiologie (und nicht nur nährstoffökologisch) als Antagonist zu *Calluna*: Ihre Samen sind ohne angeborne Dormanz, keimen sofort und auch im Dunkeln und bilden nur eine vorübergehende Samenbank (PONS 1989).

### 5.3 Etablierung

Für die Wiederherstellung von Heiden nach Brache, Aufforstung u.a. Eingriffen ist es nicht nur nötig, daß die gewünschten Arten als keimfähige Samen eingetragen oder eingebracht werden und/oder aus der Samenbank aktiviert werden können. Letztlich entscheidet über den Erfolg oder Mißerfolg, ob diese Samen überhaupt keimen und die Keimlinge sich zu adulten Individuen weiterentwickeln, also sich etablieren können. So wird die Keimung von *Calluna*-Samen auf nackten Rohhumus- und Torfböden nicht nur durch physikalisch ungünstige Eigenschaften des Substrats (z.B. Austrocknung der Oberfläche; MILLER & CUMMINGS 1987), sondern auch durch Überzüge aus Krustenflechten und Algen mit allelopathischer Wirkung verhindert (LEGG & al. 1992). Die Beseitigung und Reduzierung der (von *Calluna*-Streu selbst gebildeten) Rohhumusdecken ist für die Erhaltung der Sandginsterheiden deshalb von essentieller Bedeutung (MUHLE & RÖHRIG 1979); so entwickelt sich *Calluna* auf feuchten Sandböden, wie sie durch Abplaggen entstehen, besonders reichlich aus Samen (WITTIG 1980).

Weitaus schwerer ist die Frage nach optimalen Etablierungsbedingungen für Grasheiden zu beantworten. Ihr Artenreichtum verbietet – im Gegensatz zu den nordwestdeutschen Zwergstrauchheiden – ein Einzelartenmanagement. Deshalb wird auch in Pflegeanweisungen der Naturschutzverwaltung ein zeitlich und räumlich versetztes Management empfohlen, um potentielle Überlebens- oder Wiederansiedlungsmöglichkeiten für viele Arten zu schaffen. Über Etablierungsstrategien ist bisher wenig bekannt; in artenreichen Grasheiden dürften aber positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten sowie zwischen Tier- und Pflanzenarten eine ganz entscheidende Rolle spielen (GIGON 1981, 1993).

Derzeit kann man folgende Typen der Koexistenz in Grasheiden unterscheiden (vgl. GIGON & RYSER 1986, GRIME 1990, GIGON 1993):

1. Koexistenz durch Zwergwüchsigkeit  
Durch Nährstoffmangel- bzw. Trockenstreß und durch Störung (Beweidung, Mahd) hervorgerufene Zwergwüchsigkeit ermöglicht ein Nebeneinander von mehr Arten pro Flächeneinheit als bei guter Nährstoffversorgung. Ein Beispiel – allerdings aus mageren Feuchtwiesen – ist der Versuch, konkurrenzschwache aklonale Rosetten-Hemikryptophyten (z.B. *Primula farinosa*) in Pfeifengraswiesen durch Einsaat zu etablieren (MAAS 1988). Diese Maßnahme hatte nur Erfolg, wenn die zur Dominanz neigenden Expansions-Strategen wie *Molinia caerulea* durch Sommermahd (!) zu niedrigem und lückigem Wuchs gezwungen wurden.
2. Koexistenz durch räumliche und zeitliche Nischendifferenzierung  
Räumliche Differenzierung meint die Heterogenität des Substrats: Auf flachgründigen Kalkböden ermöglicht die unregelmäßige Verteilung feinerde-, skelettreicher und felsiger Mikrohabitate das Überleben von Arten mit unterschiedlicher physiologischer Konstitution (s. GIGON 1981). Die zeitliche Differenzierung kann durch „Regenerationsmuster“ (GRUBB 1977) beschrieben werden: Jährlich unterschiedliche Mengen an Samen werden zu

unterschiedlichen Witterungsbedingungen in den umgebenden Pflanzenbestand ausgestreut, dessen Arten wiederum von Jahr zu Jahr unterschiedliche Wüchsigkeit und Deckung aufweisen (s. BORNKAMM 1961 für Trespen-Halbtrockenrasen): Kaum vorhersehbare zeitliche Variabilität der Vegetation kann also ebenso verantwortlich sein für hohe Artenzahlen wie räumliche Heterogenität.

### 3. Koexistenz durch Ammenpflanzen

Die Keimung und Etablierung mancher konkurrenzschwacher Arten kann im Schutz großer, adulter „Ammenpflanzen“ (URBANSKA 1992) erfolgreicher sein als in Vegetationslücken. In Experimenten von RYSER (1990) auf Kalkmagerrasen überlebten z.B. signifikant mehr Individuen von *Arabis hirsuta* und *Primula veris* am Rand oder im Zentrum von *Bromus erectus*- und *Onobrychis viciifolia*-Horsten als dazwischen. Gründe sind eine geringere sommerliche Erwärmung, eine bessere Wasserversorgung und fehlende Frosthebung des Substrats im Halbschatten der hochwüchsigen Pflanzen. Solche Schutzmechanismen scheinen generell eine große Bedeutung zu haben (URBANSKA 1992); sie sind im übrigen auch bei der Wiederbesiedlung nackter Torfflächen nach industriellem Torfabbau wirksam (PFADENHAUER n.p.).

### 4. Koexistenz durch Mikroorganismen

Hierzu zählen Symbiosen von höheren Pflanzen mit Pilzen und Bakterien (Mykorrhiza; symbiontische N<sub>2</sub>-Fixation), Interaktionen, die im weiteren Sinn auch Koexistenz verschiedener Arten ermöglichen: Leguminosen verbessern die Ernährungssituation anderer Heidearten (GIGON & RYSER 1986); die in Grasheiden verbreitete, wenig wirtsspezifische VA-Mykorrhiza trägt möglicherweise zum Assimilataustausch nicht nur zwischen Individuen derselben Art, sondern auch zwischen Individuen verschiedener Arten bei (NEWMAN 1988).

### 5. Koexistenz durch Aktivität von Tieren

Wühlende Tiere wie Maulwurf, Feldmaus, aber auch Ameisen schaffen in Grasheiden offene, vegetationsfreie Stellen. Da das aus dem Unterboden stammende Material oft relativ nährstoffarm ist, können sich selbst in gedüngten und brachgefallenen Wiesen mit geschlossener Pflanzendecke und dicker Streuschicht kleinwüchsige Arten ansiedeln, die entweder eingeschleppt werden oder aus der Samenbank stammen (z.B. *Thymus*-Aufwuchs auf Ameisenhäufen; LEUTERT 1983). Besonders wirksam erwiesen sich künstlich erzeugte Lücken in nordseitigen Brachen, die dann zur Wiederetablierung von Arten aus der Samenbank führten (HILLIER 1990). Managementverfahren, die immer wieder Lücken erzeugen und dominante Arten schwächen, erweisen sich deshalb für die Renaturierung von Grasheiden als besonders effizient.

Meinen Mitarbeitern Jan SLIVA und Petra TOETZ danke ich für die Hilfe bei der Literaturrecherche.

## 6. Literaturverzeichnis

- BAKKER, J.P., 1989: Nature management by grazing and cutting. – *Geobotany* 14, 400 S.
- BAKKER, J.P., BOS, A.F., HOOGVELD, J. & MULLER, H.J., 1991: The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grasslands. – In O. RAVERA (ed), *Terrestrial and aquatic ecosystems. Perturbation and recovery*. Ellis Horwood, London, S. 449–454.
- BOBBINK, R., BIK, L. & WILLEMS, J.H., 1988: Effects of nitrogen fertilizers on vegetation structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland. – *Act. Bot. Neerl.* 37, 231–242.
- BÖTTCHER, H., GERKEN, B., HOZAK, R. & SCHÜTTPELZ, E., 1992: Pflege und Entwicklung der Kalkmagerrasen in Ostwestfalen. – *Natur und Landschaft* 67, 276–282.
- BOGNER, W., 1968: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. – *Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung* 18, 3–45.



- BORG, S.J.T., 1985: Population biology and habitat relations of some hemiparasitic Scrophulariaceae. – Handbook of Vegetation Science 3, 463–487.
- BORNKAMM, R., 1961: Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. Ein sechsjähriger Dauerversuch. – Botan. Jb. 80, 466–479.
- BORNKAMM, R., EGGERT, A., KÜPPERS, M., SCHMID, B. & STÖCKLIN, J., 1991: Liste populationsbiologisch relevanter Begriffe. – In B. SCHMID & J. STÖCKLIN (Hsg), Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser-Verlag, Basel, Boston, Berlin, S. 9–13.
- BRIEMLE, G., EICKHOFF, D. & WOLF, R., 1991: Mindestpflege und Mindestnutzung unterschiedlicher Grünlandtypen aus landschaftsökologischer und landeskultureller Sicht. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 60, 160 S.
- EHRENDÖRFER, H., 1973: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – G. Fischer Verlag, Stuttgart, 318 S.
- ELLENBERG, H., 1977: Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. – Oecol. Plant. 12, 1–22.
- ELLENBERG, H., 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Verlag E. Ulmer, Stuttgart, 943 S.
- ELLENBERG, H. & MÜLLER-DOMBOIS, D., 1967: Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. – Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 37, 21–55.
- ERNST, W.H.O., 1983: Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 96, 49–71.
- FISCHER, A., 1985: „Ruderaler Wiesen“. Ein Beitrag zur Kenntnis des Arrhenatherion-Verbandes. – Tuexenia 5, 237–248.
- FISCHER, A., 1987: Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. – Diss. Bot. 110, 234 S.
- GIGON, A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*) im Jura bei Basel. – Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 38, 28–85.
- GIGON, A., 1981: Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen. – Verhandl. Ges. f. Ökologie 9, 165–172.
- GIGON, A., 1993: Positive Interaktionen bei Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen. – Verhandl. Ges. f. Ökologie 22, im Druck.
- GIGON, A. & RYSER, P., 1986: Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. I. Definition und Beispiele aus Grünlandökosystemen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 87, 372–387.
- GIMINGHAM, C.H., 1972: Ecology of heathlands. – Chapman and Hall, London, 266 S.
- GIMINGHAM, C.H., CHAPMAN, S.B. & WEBB, N.R., 1979: European heathlands. – In R.L. SPECHT (ed), Heathlands and related shrublands. Ecosystems of the World 9A, 365–413 (Elsevier Publ. Comp., Amsterdam, Oxford, New York).
- GRADMANN, R., 1936: Vorgeschichtliche Landschaft und Besiedlung. – Geogr. Zeitschr. 42, 378–386.
- GRAHAM, D.J. & HUTCHINGS, M.J., 1988a: Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. – J. appl. Ecol. 25, 41–252.
- GRAHAM, D.J. & HUTCHINGS, M.J., 1988b: A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. – J. appl. Ecol. 25, 253–263.
- GRANSTRÖM, A., 1988: Seed bank at six open and afforested heathland sites in Southern Sweden. – J. appl. Ecol. 25, 297–306.
- GRIME, J.P., 1986: Plant strategies and vegetation processes. – John Wiley & Sons, Chichester, 222 S.
- GRIME, J.P., 1990: Mechanisms promoting floristic diversity in calcareous grassland. – In S.H. HILLIER, D.W.H. WALTON & D.A. WELLS (eds), Calcareous grasslands – Ecology and management. Bluntisham Books, Bluntisham, S. 51–56.
- GRIME, J.P. & HODGSON, J.G., 1969: An investigation of the ecological significance of lime-chlorosis by means of large-scale comparative experiments. – In I.H. RORISON (ed), Ecological aspects of the mineral nutrition of plants. Blackwell Scient. Publ., Oxford, Edinburgh, S. 67–99.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R., 1988: Comparative plant ecology: A functional approach to common British species. – Unwin Hyman, London, 742 S.
- GRUBB, P.J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – Biol. Rev. 52, 107–145.
- HAKES, W., 1987: Einfluß von Wiederbewaldungsvorgängen in Kalktrockenrasen auf die floristische Artenvielfalt und Möglichkeiten der Steuerung durch Pflegemaßnahmen. – Diss. Bot. 109, 151 S.
- HARPER, J.L., 1957: Biological flora of the British Isles. *Ranunculus acris* L., *Ranunculus repens* L. and *Ranunculus bulbosus* L. – J. Ecol. 45, 289–342.
- HARPER, J.L., 1977: Plant population biology. – Acad. Press, London.

- HASELWANDTNER, K., 1979: Mycorrhizal status of Ericaceous plants in alpine and subalpine areas. – *New Phytol.* 83, 427–431.
- HEPP, E. & POELT, J., 1970: Die Garchinger Haide. Alpenflor und Steppenblühen vor den Toren Münchens. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 42, 5–14.
- HILLIER, S.H., 1990: Gaps, seed banks and plant species diversity in calcareous grasslands. – In S.H. HILLIER, D.W.H. WALTON & D.A. WELLS (eds), *Calcareous grasslands – ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham, S. 57–66.
- HOBBS, R.J. & GIMINGHAM, C.H., 1984: Studies on fire in Scottish heathland communities. II. Post-fire vegetation development. – *J. Ecol.* 72, 585–610.
- HORST, K., 1964: Klima- und Bodenfaktoren in Zwergstrauch- und Waldgesellschaften des Naturschutzparks Lüneburger Heide. – *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* 2, 60 S.
- KINZEL, H., 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. – Verlag E. Ulmer, Stuttgart, 534 S.
- KLÖTZLI, F., 1979: Ursachen für Verschwinden und Umwandlung von Molinion-Gesellschaften in der Schweiz. – In R. TÜXEN (Hsg), *Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften*. *Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde*, 451–465.
- LACHE, D.W., 1976: Wasser- und Stickstoff-Versorgung sowie Mikroklima von Heide- und Binnendünen-Gesellschaften NW-Deutschlands. – *Scripta Geobot.* 11, 96 S.
- LEGG, C.J., MALTBY, E. & PROCTOR, M.C.F., 1992: The ecology of severe moorland live on the North York Moors: seed distribution and seedling establishment of *Calluna vulgaris*. – *J. Ecol.* 80, 737–752.
- LEUTERT, A., 1983: Einfluß der Feldmaus, *Microtus arvalis* Pall., auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Ökosystemen. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 79, 126 S.
- LOVETT DOUST, L. & LOVETT DOUST, J., 1982: The battle strategies of plants. – *New Scientist* 8, 81–84.
- LUFTENSTEINER, H.W., 1982: Untersuchungen zur Verbreitungsbiologie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. – *Bibl. Bot.* 135, 68 S.
- MAAS, A., 1987: Keimungsansprüche von Streuwiesenpflanzen und deren Auswirkung auf das Samenpotential. – *Diss. Techn. Universität München, Freising-Weihenstephan*, 172 S.
- MAAS, D., 1988: Keimung und Etablierung von Streuwiesenpflanzen nach experimenteller Aussaat. – *Natur und Landschaft* 63, 411–415.
- MARRS, R.H. & LOWDAY, J.E., 1992: Control of bracken and the restoration of heathland: II. Regeneration of heathland community. – *J. appl. Ecol.* 29, 204–211.
- MILLER, G.R., 1979: Quantity and quality of the annual production of shoots and flowers by *Calluna vulgaris* in NE-Scotland. – *J. Ecol.* 67, 109–129.
- MILLER, G.R. & CUMMINGS, R.P. 1987: The role of buried viable seeds in the recolonization of disturbed ground by heather (*Calluna vulgaris* (C.) Hull) in the Cairngorm Mountains, Scotland, U.K. – *Arctic and Alpine Research* 19, 396–401.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P., 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stifung Rübel, Zürich* 85, 263 S.
- MUHLE, O. & RÖHRIG, E., 1979: Untersuchungen über die Wirkungen von Brand, Mahd und Beweidung auf die Entwicklung von Heidegesellschaften. – *Schriften Forstl. Fak. Univ. Göttingen* 61.
- NEITZKE, A., 1991: Vegetationsdynamik in Grünlandbracheökosystemen. – *Arbeitsberichte Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster* 13, 140 S.
- NEWMAN, E.I., 1988: Mycorrhizal links between plants: Their functioning and ecological significance. – *Adv. Ecol. Res.* 18, 243–270.
- PFADENHAUER, J., 1990: Renaturierung der Agrarlandschaft für den Naturschutz. – *Z.f. Kulturtechnik und Landentwicklung* 31, 273–280.
- PFADENHAUER, J., 1993: Vegetationsökologie – ein Skriptum. – *IHW-Verlag, Eching*, 301 S.
- PFADENHAUER, J. & MAAS, D., 1987: Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. – *Flora* 179, 85–97.
- PONS, T.L., 1989: Dormancy, germination and mortality of seeds in heathland and inland sand dunes. – *Acta Bot. Neerl.* 38, 327–335.
- POSCHLOD, P., 1991: Diasporenbanken im Boden – Grundlagen und Bedeutung. – In B. SCHMID & J. STÖCKLIN (Hsg), *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin, S. 15–35.

- POSCHLOD, P., 1993: Die Dauerhaftigkeit von generativen Diasporenbanken in Böden am Beispiel von Kalkmagerrasenpflanzen und deren Bedeutung für den botanischen Arten- und Biotopschutz. – Verhandl. Ges. f. Ökologie 22, 229–240.
- POSCHLOD, P., DEFFNER, A., BEIER, B. & GRUNICKE, U., 1991: Untersuchungen zur Diasporenbank von Samenpflanzen auf beweideten, brachgefallenen und aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandorten. – Verhandl. Ges.f.Ökologie 20, 893–904.
- POSCHLOD, P. & JORDAN, S., 1992: Wiederbesiedlung eines aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandorts nach Rodung. – Z. Ökologie u. Naturschutz 1, 119–139.
- POTT, R. & HÜPPE, J., 1991: Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – Abh. Westf. Mus. Naturkunde 53, 313 S.
- PUTWAIN, P.D. & GILLHAM, D.A., 1990: The significance of the dormant viable seed bank in the restoration of heathlands. – Biol. Conserv. 52, 1–16.
- RAUNKIAER, C., 1910: Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. – Beih. Biol. Cbl. 27 II, 171–206-d.
- REICHHOFF, L. & BÖHNERT, W., 1978: Zur Pflegeproblematik von *Festuco-Brometea*-, *Sedo-Scleranthetea*- und *Corynephoretea*-Gesellschaften in Naturschutzgebieten im Süden der DDR. – Archiv Naturschutz Landschaftsforschung 2, 81–102.
- REININGHAUS, D. & SCHMIDT, M., 1982: Versuche zur Regeneration und Erhaltung einer überalterten Zwergstrauchheide. – Landschaft + Stadt 14, 164–185.
- REMMERT, H., 1985: Was geschieht im Klimax-Stadium? – Naturwiss. 72, 502–512.
- REYNDERS, H., 1987: Zwergstrauchheiden am unteren Niederrhein. – Gieß. Geogr. Schriften 61, 165 S.
- RORISON, I.H., 1987: Mineral nutrition in time and space. – New Phyt. 106 (Suppl.), 79–92.
- RORISON, I.H., 1990: Soils, mineral nutrition and climate. – In S.H. HILLIER, D.W.H. WALTON & D.A. WELLS (eds), Calcareous grasslands – ecology and management. Bluntisham Books, Bluntisham, S. 21–28.
- RYSER, P., 1990: Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 104, 71 S.
- SCHIEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P., 1989: Lehrbuch der Bodenkunde. 12. neu bearb. Auflage von P. SCHACHTSCHABEL, H.P. BLUME, G. BRÜMMER, K.-H. HARTGE, U. SCHWERTMANN, W.R. FISCHER, M. RENGER, O. STREBEL. – F. Enke Verlag, Stuttgart, 491 S.
- SCHIEFFER, J., 1981: Bracheversuche in Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 22, 325 S.
- SCHIEFFER, J., 1983: Ergebnisse der Landschaftspflege-Versuche in Baden-Württemberg: Wirkungen des Mulchens auf Pflanzenbestand und Streuzersetzung. – Natur und Landschaft 58, 295–300.
- SCHIEFFER, J., 1984: Möglichkeiten der Aushagerung von nährstoffreichen Grünlandflächen. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 57/58, 33–62.
- SCHREIBER, K.-F., 1987: Sukzessionsuntersuchungen auf Grünlandbrachen und ihre Bewertung für die Landschaftspflege. – In R. SCHUBERT & W. HILBIG (Hsg), Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen, Teil 2, Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg 25, 275–284.
- SCHREIBER, K.-F. & SCHIEFFER, J., 1985: Vegetations- und Stoffdynamik in Grünlandbrachen. 10 Jahre Bracheversuche in Baden-Württemberg. – Münstersche Geogr. Arbeiten 20, 111–153.
- SENDTNER, O., 1854: Die Vegetationverhältnisse in Südbayern nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf Landeskultur. – K. Bayer. Akad. Wissensch.
- SMITH, R.E.N., WEBB, N.R. & CLARKE, R.T., 1991: The establishment of heathland on old fields in Dorset, England (U.K.). – Biol. Conserv. 57, 221–234.
- SPECHT, R.L., 1979: Heathlands and related shrublands of the world. – In R.L. SPECHT (ed), Heathlands and related shrublands. Ecosystems of the World 9A (Elsevier Scient. Publ., Amsterdam, Oxford, New York), 1–18.
- STÖCKLIN, J., 1992: Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen – eine Übersicht. – Bot. Helv. 102, 3–21.
- STÖCKLIN, J. & GISI, U., 1989: Veränderungen der Versorgung der Vegetation mit Stickstoff, Phosphor und Kalium nach Brachlegung von Magerwiesen. – Oecol. Plant. 10, 397–410.
- SUTHERLAND, W.J., & STILLMANN, R., 1988: The foraging tactics of plants. – Oikos 52, 239–244.
- URBANSKA, K.M., 1992: Populationsbiologie der Pflanzen. – Fischer Verlag (UTB 1631), Stuttgart, Jena, 374 S.
- WATT, A.S., 1955: Bracken versus heather, a study in plant sociology. – J. Ecol. 43, 490–506.

- WEGENER, U. (Hsg), 1991: Schutz und Pflege von Lebensräumen. – G. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, 313 S.
- WERNER, W., 1983: Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. – Scripta Geobot. 16, 95 S.
- WITTIG, R., 1980: Vegetation, Flora, Entwicklung, Schutzbedürftigkeit und Probleme der Erhaltung des Naturschutzgebiets „Westruper Heide“ in Westfalen. – Abhandl. Museum für Naturkunde 42, 3–30.
- ZIMMERMANN, R., 1977: Der Einfluß des kontrollierten Brennens auf Esparsetten-Halbtrockenrasen und Folgegesellschaften im Kaiserstuhl. – Diss. Fak. f. Biologie, Universität Freiburg i.Br., 121 S.

Prof. Dr. Jörg Pfadenhauer  
Technische Universität München  
Lehrstuhl für Landschaftsökologie II  
(Angewandte Landschaftsökologie und Vegetationskunde)  
D- 85350 Freising-Weihenstephan

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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): Pfadenhauer Jörg

Artikel/Article: [Ökologische Grundlagen für Nutzung, Pflege und Entwicklung von Heidevegetation 221-235](#)