

# Zur floristischen Struktur, Ökologie und Dynamik alpischer Karbonat-Trockenkiefernwälder der Klasse *Erico-Pinetea*

- Norbert Hölzel, Gießen -

## Abstract

A brief overview of floristic structure, ecological site characteristics and dynamics of species-rich alpine pine forests on poor and dry limestone-soils (class *Erico-Pinetea*) is given. *Erico-Pinetea* forests occur as more or less stable communities exclusively on dry, steep dolomite and limestone slopes in southern exposition. In other cases they are highly dynamic ecosystems, representing only stages of primary or secondary successions. In primary successions *Erico-Pinetea* woodlands participate as pioneer stages in vegetation development on immature sites with high geomorphological activity such as young gravel terraces of alpine braided rivers, active talus fans, different kinds of erosion slopes and accumulations of young rockslides. In many cases *Erico-Pinetea* forests are stages of secondary succession after man-made degradation by extensive pasture, litter collecting, clearcutting and man-induced fires. The human impact supported the expansion and maintenance of *Erico-Pinetea* stands all over the alpine and prealpine distribution-area of the class.

Beside a lot of characteristic prealpine species such as *Erica herbacea*, *Polygala chamaebuxus*, *Leontodon incanus* and others, which are more or less restricted to the distribution of the class, floristic composition of *Erico-Pinetea* communities shows a mixture of xerophytic, stress-tolerant species of open habitats mainly from dry lowland and alpine limestone grasslands (*Festuco-Brometea*, *Trifolio-Geranietea*, *Seslerieteae*) and shade-tolerant forest species from the classes *Quercu-Fagetetea* und *Vaccinio-Piceetea* with a higher demand to water und nutrient supply. The typical combination of heliophytes and forest undergrowth species of the forest climax is caused by the transitional character of *Erico-Pinetea* woodlands in terms of structure and ecology, either in more or less stable zonation at drought-induced timberlines or in progressive primary or secondary successions on immature or anthropogenically degraded sites.

During succession the stress-tolerant heliophytes are gradually replaced by more shade-tolerant competitors. This process is triggered by the improving nutrient und water supply caused by soil development, mainly the accumulation of humus. The vanishing of minute, stress-tolerant heliophytes is paralleled by the spread and vigorous development of dominant matrix-species such as *Erica herbacea* and high grasses like *Calamagrostis varia*, *Molinia caerulea* agg. and *Brachypodium rupestre* which in mature successional stages cover almost the entire forest floor with layers of litter und humus. In former times the vitality and cover of dominant matrix-species was reduced by human disturbance like grazing, litter collecting, burning and the creation of clearcuts, which all caused severe losses of biomass. These site degrading activities were always in favour of species of early successional phases, especially small, stress-tolerant heliophytes and on the whole the pine ecosystem remained at a rather immature stage. Most of the rare and threatened relic species in *Erico-Pinetea* forests occur in such immature stages, conserved by human activities. The traditional management of *Erico-Pinetea* woodlands ceased in many places from 1950 onwards, resulting in a spread of

dominant matrix-species followed by a sharp decrease of small heliophytes, forming the majority of rare species. Conservation of secondary *Erico-Pinetea* stands has to maintain or imitate traditional forms of management. Other rare and threatened types of central European pine-forests like for example lichen-rich stands of *Dicrano-Pinion* on poor acid sands have also been identified as disturbance driven ecosystems, depending largely on the degrading influence of man.

## 1. Einführung

Während bei vielen mitteleuropäischen Waldvegetationstypen, wie z. B. bei den bodensauren Eichenwäldern, deren allgemeine Artenarmut und floristische Einförmigkeit eine systematischen Gliederung besonders schwierig gestaltet, so bereitet im Falle der alpinen Karbonat-Trockenkiefernwäldern der Klasse *Erico-Pinetea* eher deren verwirrende floristische und strukturelle Mannigfaltigkeit Probleme bei einer auch ökologisch sinnfälligen Typisierung. Bei früheren Gliederungsansätzen standen häufig einzelne, chorologisch interessante reliktsche Sippen im Vordergrund, während die ökologisch relevante, auch über größere Räume konstantere Gesamtartenstruktur eher vernachlässigt wurde. So erfolgte die Ansprache vieler Gesellschaften der *Erico-Pinetea* bisher fast ausschließlich anhand einzelner, aus regionalem Blickwinkel bemerkenswerter Kennarten oder bestimmter Dominanzstrukturen in der Bodenvegetation. Dadurch wurden nicht selten floristisch und ökologisch heterogene Bestände zusammengefaßt, während andererseits das Auftreten einzelner bemerkenswerter Arten zu einer Aufspaltung ansonsten homogener Einheiten führte. Ökologisch sind entsprechende Gliederungsansätze, denen vielfach hyperorganismische Vorstellungen der frühen Pflanzengeographie zugrunde liegen (vgl. z. B. GAMS 1930, SCHMID 1936) oft sehr unbefriedigend.

Noch in OBERDORFER (1992) werden fast alle süddeutschen *Erico-Pinetea*-Gesellschaften als wenig veränderliche, mehr oder weniger stabile Dauergesellschaften behandelt. Der dynamische Charakter von Schneeheide-Kiefernwäldern blieb bei vielen früheren Gliederungsansätzen ebenso unberücksichtigt wie die mehr oder weniger starke Nutzungsüberformung oder gar Nutzungsabhängigkeit vieler Vorkommen. Eine Ausnahme bildet diesbezüglich lediglich die Arbeit von AICHINGER (1952). Ebenso unbefriedigend war bisher die Untergliederung der Einheiten nach standörtlichen und dynamischen Kriterien, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß bei der Typisierung einzelne bemerkenswerte Sippen und Kennarten allzu sehr im Vordergrund standen bzw. für die Bearbeitungen vorzugsweise „typische“, kennartenreiche Bestände herangezogen wurden, während an sich weit verbreiteten Übergangstypen und Beständen ohne besondere Arten weniger Beachtung geschenkt wurde (vgl. POTT 1995).

Für den Schutz und die Erhaltung von Schneeheide-Kiefernwäldern ist die Kenntnis der Ökologie, die sich hinter bestimmten Typen und Zuständen verbirgt aber von elementarer Bedeutung. Dies gilt umso mehr, als sich in den letzten Jahren Berichte über dramatische floristische Veränderungen in Schneeheide-Kiefernwäldern mehren, wobei insbesondere der Verlust an seltenen, oftmals reliktschen Sippen beklagt wird (z. B. MÜLLER 1991, GRASSER 1992).

Zum tieferen Verständnis der floristischen Struktur von Schneeheide-Kiefernwäldern erscheint es daher vorab notwendig, sich deren spezifische standortökologische Existenzbedingungen zu vergegenwärtigen. Im Nachfolgenden soll ferner aufgezeigt werden, welche biotischen Faktoren und Mechanismen die floristische Struktur von Schneeheide-Kiefernwäldern maßgeblich beeinflussen, wobei nutzungsbedingte Einflüsse auf das Artengefüge eine besondere Würdigung erfahren werden.

## 2. Standortökologie von Schneeheide-Kiefernwäldern

Floristisch, ökologisch und strukturell vermitteln Schneeheide-Kiefernwälder stets zwischen gehölzfreien Offenlandvegetationstypen und klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften (Abb. 1). Dabei können Schneeheide-Kiefernwälder sowohl Glieder einer mehr oder weniger stabilen Zonation als auch Stadien einer primären oder sekundären Sukzession darstellen (AICHINGER 1952, HÖLZEL 1996a). Diese Feststellung trifft im übrigen auch für die meisten anderen natürlichen oder halbnatürlichen Kiefernwaldökosysteme Mitteleuropas zu, wie später noch zu erläutern sein wird.

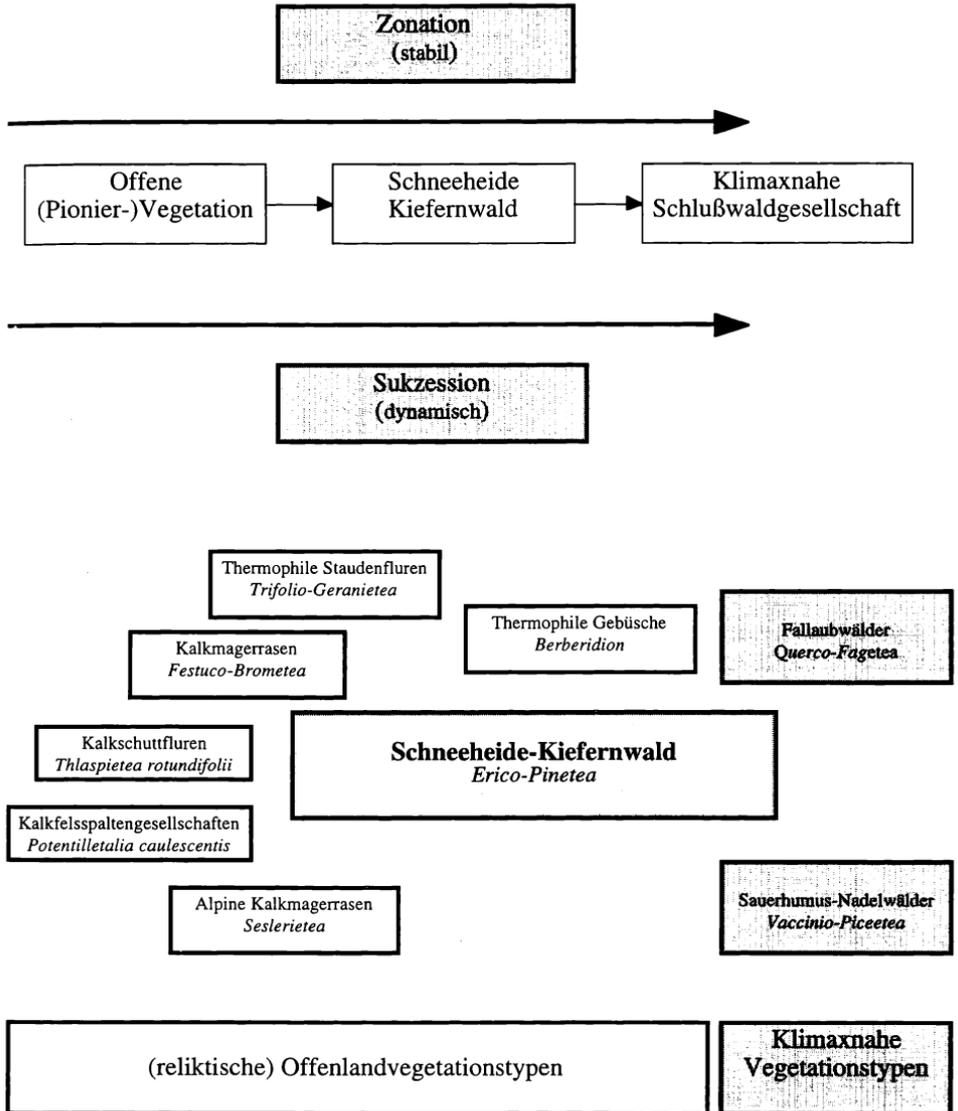


Abb. 1: Schneeheide-Kiefernwälder vermitteln floristisch, strukturell und ökologisch stets zwischen Offenlandgesellschaften und klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften. Die Pfeile repräsentieren einen Gradienten zunehmender Standortgunst

Als wenig veränderliche Dauergesellschaften sind Schneeheide-Kiefernwälder fast ausschließlich im Bereich extrem flachgründiger, sonenseitiger Dolomit- und Hartkalksteilhänge zu finden, deren angespannter Wasserhaushalt keine anderen Baumarten als die Kiefer zuläßt. Im sehr niederschlagsreichen Klima der Randalpen muß es sich dabei zugleich obligatorisch um ausgesprochenene thermische Gunststandorte wie exponierte, verdunstungsintensive Föhnprallhänge handeln, während im trockeneren Zentralalpenraum bereits Standorte besiedelt werden, die in den Randalpen hinsichtlich ihrer Gründigkeit noch von Bergmischwäldern eingenommen würden (HÖLZEL 1996a). Als Dauergesellschaften vermitteln Schneeheide-Kiefernwälder an der Trockengrenze des Waldes als mehr oder weniger breite Ökotope zwischen offenen Rasen- und Felsspaltengesellschaften auf nicht waldfähigen Standorten und den klimanahen Schlußwaldgesellschaften. Dabei können Schneeheide-Kiefernwälder durchaus auch großflächig entwickelt sein, insbesondere wenn eine nachhaltige Reifung des Bodens in extremen Steillagen durch latente Abtragungsprozesse wie Steinschlag, Schneeschurf und Abschwemmung immer wieder gestört wird oder die primärstandörtlichen Bedingungen derart extrem sind (z. B. blanker Fels), daß die Bodenentwicklung auch langfristig nicht über ein relativ unreifes Stadium hinauskommt. Durch vegetations- und standortsdegradierende anthro-po-zoogene Störungen wurde die natürliche Grenze zwischen Schneeheide-Kiefernwäldern und klimanahen Schlußwaldgesellschaften in der Vergangenheit häufig beträchtlich zugunsten der konkurrenzschwachen *Erico-Pinetea*-Phytocoenosen verschoben.

Als Glieder von Primärsukzessionen finden sich Schneeheide-Kiefernwälder in erster Linie im Bereich morphodynamischer Aktivitätszonen, auf Standorten also, wo durch zyklisch oder „event-artig“ auftretende Erosions- und Akkumulationsvorgänge immer wieder junge, unentwickelte Rohböden entstehen (Abb. 2). Dabei handelt es sich im Bereich der Alpen vor allem um kiesige Alluvionen der Alpenflüsse, Dolomitschuttfächer, Lateralerosionshänge, Mergelrutschhänge sowie vergleichsweise junge, oft erst in historischer Zeit nie-

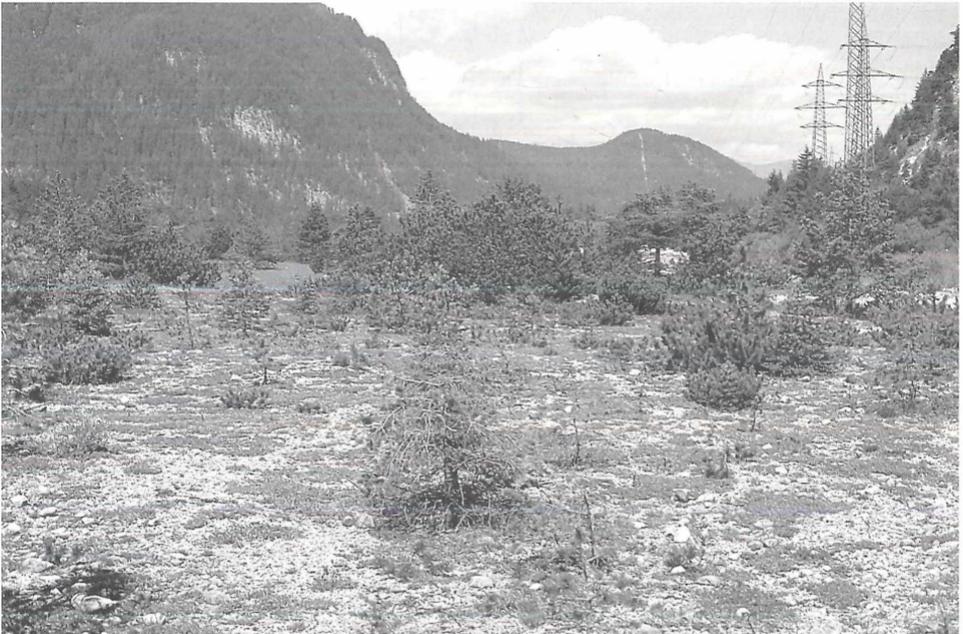


Abb. 2: Initiales *Calamagrostio-Pinetum dryadetosum* auf junger Grobschotterterrasse an der Isar bei Scharnitz. In der extrem lückigen Bodenvegetation finden sich zahlreiche Rohbodenbodenspezialisten; aspektbestimmend sind die Spaliere von *Dryas octopetala*.

dergegangene Bergsturzmassen. Im Bereich der nördlichen Randalpen und Südostalpen, wo edaphische Trockenstandorte infolge des sehr feuchten Allgemeinklimas nur vergleichsweise kleinflächig auftreten oder in von Lockersedimenten dominierten Landschaften wie dem Alpenvorland bilden morphodynamische Aktivitätszonen die bedeutendsten und oft einzigen Überdauerungszentren von Schneeheide-Kiefernwald-Phytocoenosen. Im Bereich morphodynamischer Aktivitätszonen entwickeln sich Schneeheide-Kiefernwälder nach Substratkonsolidierung meist direkt aus Schuttfluren oder pionierhaften Rasengesellschaften. Treibende Kraft der Sukzession ist die fortschreitende Bodenentwicklung, wozu die Vegetation selbst durch Humusakkumulation aus dem Bestandesabfall den entscheidenden Beitrag leistet. Mit zunehmender Humusanreicherung verbessern sich Wasser- und Nährstoffhaushalt der Standorte. Parallel hierzu erfolgt ein verstärkter Bestandesschluß in Baumschicht und Bodenvegetation, wodurch sich die Existenzbedingungen für zahlreiche heliophile und konkurrenzschwache Offenlandarten zunehmend verschlechtern, während sich gleichzeitig anspruchsvolle, mesophytische Arten der klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften ausbreiten. Der Abbau des Schneeheide-Kiefernwaldes vollzieht sich häufig während einer einzigen Kiefern- generation, da sich die Kiefer unter ihrem eigenen Schirm kaum mehr zu verjüngen vermag, während die Gehölze der Schlußwaldes zunehmend günstigere Etablierungs- und Wuchsbedingungen vorfinden. Die Geschwindigkeit, mit der sich der Abbau der Schneeheide-Kiefernwälder vollzieht, ist in hohem Maße abhängig von der Textur und damit den Wasserhaushaltseigenschaften des Substrats. Auf feinkörnigeren Substraten vollzieht sich der Abbau besonders rasch, während beispielsweise auf extrem feinerdearmen Grobschottern die Sukzession nur sehr langsam voranschreitet. Häufig wird aber das Endstadium der Sukzession gar nicht erreicht, da die Standorte immer wieder der Überformung oder gar vollständigen Zerstörung durch Abtrag oder Überschüttung unterliegen. Die anthropogene Unterbindung morphodynamischer Aktivität im alluvialen Bereich durch wasserbauliche Maßnahmen und die damit einhergehende „Vergreisung“ infolge autogener Sukzessionsprozesse bildet langfristig eine der Hauptgefährdungsursachen für Schneeheide-Kiefernwälder, insbesondere in Südbayern, wo Alluvialbestände eine besonders große flächenmäßige Bedeutung haben (vgl. z. B. MÜLLER 1991, POTT 1995, HÖLZEL 1996a).

Bei einem Großteil der Schneeheide-Kiefernwälder des Alpenraumes und der nördlichen Dinariden handelt es sich um Sekundärbestände, die sich nach anthro-po-zoogener Vegetations- und Standortsdegradation durch Kahlschlag, Brände, Waldweide und Streunutzung auf trockenen prädisponierten Grenzstandorten von Bergmischwäldern etablieren konnten (vgl. z. B. AICHINGER 1952, BRAUN-BLANQUET 1954, HORVAT et al. 1973, FRANK 1991, HÖLZEL 1996a). In der Regel leiten Schneeheide-Kiefernwälder dabei als Stadien sekundärer Sukzessionen die Wiederbewaldung offener sekundärer Kalkmagerrasen der *Festuco-Brometea* oder *Seslerietea* ein. Durch fortgesetzte sukzessionshemmende Nutzungseinflüsse oder selektiven Wildverbiß an Laubgehölzen können entsprechende Sekundärbestände langfristig konserviert werden. Vor Eingreifen des Menschen in die Landschaft spielten Schneeheide-Kiefernwälder als Stadien von Sekundärsukzessionen wohl nur nach Waldbränden auf trockenen Grenzstandorten klimaxnaher Schlußwaldgesellschaften eine größere Rolle (vgl. z. B. GRABHERR 1936). Nach dem weitgehenden Wegfall bestandeserhaltender Nutzungsformen unterliegen derzeit viele Sekundärbestände einer progressiven Sukzession (HEMP 1995, HÖLZEL 1996a)

### **3. Grundzüge der floristischen Struktur von Schneeheide-Kiefernwäldern**

In der floristischen Struktur der Schneeheide-Kiefernwälder findet der zwischen Offenland- und Schlußwaldgesellschaften vermittelnde Charakter seinen deutlichen Niederschlag

(Abb. 1). So enthalten Kiefernwald-Phytocoenosen stets sowohl Arten der Offenlandvegetationstypen, mit denen sie in direktem räumlichem Kontakt stehen oder aus denen sie über Sukzession hervorgegangen sind, als auch bereits Arten der klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften. Das Zusammentreten ökologisch und soziologisch recht gegensätzlicher Artengruppen kann dabei geradezu als ein spezifisches Charakteristikum der Kiefernwald-Phytocoenosen angesehen werden (ELLENBERG 1986).

Aus den benachbarten Offenlandvegetationstypen dringen als überaus bezeichnende Begleiter insbesondere Arten der Kalkmagerrasen tieferer Lagen (*Festuco-Brometea*), der alpinen Kalkmagerrasen (*Seslerietea*), der thermophilen Staudenfluren (*Trifolio-Geranietea*) und der thermophilen Gebüsch (*Berberidion*) ein. In standörtlich extremen oder initialen Ausbildungsformen sind ferner auch Arten der Steinschuttfuren (*Thlaspietea rotundifolii*) und der Kalkfelsspaltengesellschaften (*Potentilletalia caulescentis*) verbreitet. Dagegen konzentrieren sich Arten aus den zonalen Waldgesellschaften der Fallaubwälder (*Quercu-Fage-tea*) und der Sauerhumus-Nadelwälder (*Vaccinio-Piceetea*) vor allem auf reifere, standörtlich weniger extreme Ausbildungen.

Die heliophilen Begleiter aus Offenlandökosystemen, die im Halbschatten der Kiefer - mit teilweise bereits deutlich verminderter Vitalität und Fertilität - noch zu gedeihen vermögen, sind zugleich die bedeutendsten Differentialarten gegenüber den klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften, in denen bereits eindeutig schattentolerante, mesophytische Waldarten dominieren.

Gleichwohl sind Schneeheide-Kiefernwälder floristisch gesehen mehr als ein Verschnitt aus Arten der benachbarten Offenlandvegetationstypen und klimaxnahen Wäldern. Vielmehr zeichnen sich gerade die Schneeheide-Kiefernwälder des Alpenraumes durch eine ganze Reihe von Arten aus, die auch bei überregionaler Betrachtung hinsichtlich Stetigkeit und Massenentfaltung eine ausschließliche oder doch schwerpunktmäßige Bindung an diesen Vegetationstyp zeigen. Hierzu zählen insbesondere Arten der präalpinen montanen Trockenflora (vgl. NIKLFELD 1979) wie *Erica herbacea*, *Polygala chamaebuxus*, *Bupthalmum salicifolium*, *Rhamnus saxatilis* und *Leontodon incanus*, deren Areal sich weitgehend mit dem der *Erico-Pinetea* deckt. Hinzu treten ferner eine Reihe von weiter verbreiteten Begleitern lichter Karbonat-Trockenwälder wie etwa *Epipactis atrorubens* und *Viola collina*, die innerhalb des Areals der Klasse gleichfalls als Kennarten gewertet werden können, außerhalb der Alpen aber auch in anderen Vegetationstypen auftreten. Diese Kennarten treten im gesamten Kernraum der Klasse von den Dinariden bis in den Nordalpenraum und dessen Vorland mit erstaunlicher Konstanz auf und bestätigen die Ausscheidung der *Erico-Pinetea* als eigenständige Klasse (vgl. HÖLZEL 1996b). Ähnliches gilt für eine Reihe hochsteter Differentialarten aus Kalkmagerrasen, thermophilen Staudenfluren und alpinen Kalkmagerrasen wie etwa *Brachypodium rupestre*, *Carex humilis*, *Anthericum ramosum* oder *Sesleria varia*, die teilweise sogar aufbauenden Wert in der Bodenvegetation erlangen können.

Daneben tragen aber gerade die Einstrahlungen aus benachbarten Offenlandvegetationstypen und klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften, die einen wesentlichen Anteil des Artenbestandes der Schneeheide-Kiefernwälder stellen, zu einer auffälligen regionalen floristischen Differenzierung innerhalb des Areals der Klasse bei. Anhand dieser floristischen Einstrahlungen kommen insbesondere die regional deutlich voneinander abweichenden klimatischen Bedingungen innerhalb des Alpenbogens zum Ausdruck. So unterscheiden sich die *Erico-Pinion*-Wälder des *Calamagrostio-Pinetum* der kühlfeuchten nördlichen Randalpen durch das Auftreten zahlreicher *Seslerietea*-Arten, mesophytischer Laubwaldarten und Wechsellöcher floristisch markant von den stärker durch Xerothermarten und Sauerhumusbesiedler geprägten Beständen des *Erico-Pinetum* im zentralalpischen Tiroler Oberinntal und spiegeln damit sehr deutlich den steilen hygrischen und thermischen Klimagradienten zwischen

Rand- und Zentralalpen wider (HÖLZEL 1996a). Als weiteres Beispiel können die *Erico-Pinion*-Wälder der warmen Alpensüdseite und nördlichen Dinariden angeführt werden, die sich entsprechend ihrer geographischen Lage durch das Auftreten zahlreicher submediterraner Florenelemente wie *Pinus nigra*, *Ostrya carpinifolia* und *Fraxinus ornus* auszeichnen (MARTIN-BOSSE 1967, HORVAT et al. 1973, PEER 1994).

Teilweise handelt es sich bei der floristischen Differenzierung der *Erico-Pinetea*-Wälder innerhalb des Alpenbogens aber auch um vorwiegend historisch-chorologisch bedingte Phänomene, die sich einer standörtlich-ökologischen Interpretation weitgehend entziehen. So zeichnen sich die *Erico-Pinion* Wälder der im jüngeren Pleistozän eisfreien Bereiche des nordöstlichen Alpenrandes bei Wien (vgl. ZIMMERMANN 1972, KARRER 1985) oder der Südostalpen und nördlichen Dinariden (vgl. HORVAT et al. 1973) durch das Auftreten zahlreicher Reliktendemiten wie z. B. *Euphorbia saxatilis* (Alpenostrand) oder *Genista januensis*, *Daphne blagayana* und *Cytisus purpureus* (Dinariden, Südostalpen) aus, die in den mehrfach vergletscherten Bereichen der Alpen vollständig fehlen. Eine weitere, disjunkt an der Peripherie der Alpen verbreitete typische „Reliktart“ (GAMS 1930) ist das ausgesprochen konkurrenzschwache und ausbreitungsträge Heideröschen (*Daphne cneorum*), das nacheiszeitlich nur über relativ kurze Distanzen oder unter besonders günstigen ökologischen Rahmenbedingungen wie etwa auf den Schotterflächen der Alpenflüsse Isar und Lech tiefer in das würmzeitliche Vereisungsgebiet der Alpen zurückwandern konnte (WITSCHEL & SEYBOLD 1986, HÖLZEL 1996a).

Kennzeichnend für die floristische Struktur von Schneeheide-Kiefernwald-Phytocoenosen ist, ähnlich wie bei anderen in der heutigen mitteleuropäischen Landschaft stark verinselten, reliktsichen Vegetationstypen, ein besonders hohes Maß an räumlicher Autokorrelation, die bei einer zu starken Betonung lokaler floristischer Abwandlungen oder der Übergewichtung des Vorkommens einzelner Arten zu einer unüberschaubaren synsystematischen Vielfalt führen würde, die chorologische und ökologische Zusammenhänge eher verschleiert als aufhellt (vgl. z. B. SCHUHWERK 1990, POTT 1995). Sofern die Schwelle floristischer Abwandlung, die zur Ausscheidung eigenständiger Typen auf Assoziationsniveau führt, aber nicht zu tief angesetzt wird und ein grundlegender Wandel des Gesamtartenspektrums als wesentliches Kriterium herangezogen wird, korrelieren die floristisch definierten Typen der Schneeheide-Kiefernwald-Gesellschaften im Alpenraum sehr eindrucksvoll mit einem Wandel in der gesamten Vegetationslandschaft und sind daher auch ökologisch sehr gut interpretierbar (vgl. z. B. SOMMERHALDER 1990, HÖLZEL 1996b).

#### 4. Ökologische Artengruppen in Schneeheide-Kiefernwäldern

In der floristischen Struktur der einzelnen Schneeheide-Kiefernwald-Phytocoenosen ist bei aller regionalen Abwandlung ein geradezu regelhaft wiederkehrendes Schema der internen floristischen Differenzierung zu erkennen, das letztlich in ihrem floristischen, strukturellen und ökologischen Übergangscharakter begründet ist. So lassen sich innerhalb der Schneeheide-Kiefernwälder stets Typen, die floristisch und ökologisch noch Offenlandökosystemen näher stehen, von solchen unterscheiden, die bereits stärker zu den klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften hin tendieren (Tab. 1). Dieses Grundprinzip der internen floristischen Differenzierung läßt sich auch bei großräumiger Betrachtung und über Gebiete mit stärker voneinander abweichender Florenausrüstung hinweg nachvollziehen.

Für die interne floristische Differenzierung von Schneeheide-Kiefernwäldern sind dabei insbesondere folgende Artengruppen von Bedeutung (vgl. HÖLZEL 1996a):

Tab. 1.: Standörtliche Differenzierung von Schneeheide-Kiefernwäldern, dargestellt anhand alluvialer Bestände des *Calamagrostio-Pinetum* in den mittleren Bayerischen Kalkalpen, stark gekürzte Stetigkeitstabelle aus HÖLZEL (1996a).

- 1: C.-P. dryadetosum  
 2: C.-P. thesietosum  
 3: C.-P. vaccinietosum  
 4: C.-P. epipactietosum

Einheit Nr.:	1	2	3	4
Anzahl der Aufnahmen	18	17	10	12
Mittlere Artenzahl	41	52	48	46
<b>Matrixarten (mittlere Deckung)</b>				
<i>Erica herbacea</i>	10	40	50	15
Hochgräser *	<1	10	30	70
<b>Rohbodenspezialisten</b>				
<i>Dryas octopetala</i>	V	I	.	I
<i>Hieracium glaucum</i>	V	I	.	.
<i>Tortella inclinata</i>	IV	.	.	.
<i>Saxifraga caesia</i>	IV	.	.	.
<i>Carex ericetorum</i>	IV	.	.	.
<i>Gypsophila repens</i>	III	+	.	II
<i>Petasites paradoxus</i>	III	+	.	+
<i>Hieracium piloselloides</i> agg.	III	.	.	.
<i>Tolpis staticifolium</i>	II	.	.	.
<b>Lückenbüßer</b>				
<i>Globularia cordifolia</i>	IV	III	.	I
<i>Linum catharticum</i>	IV	III	.	.
<i>Leontodon incanus</i>	IV	III	.	.
<i>Teucrium montanum</i>	IV	II	.	.
<i>Carex humilis</i>	IV	II	.	I
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	III	II	.	+
<i>Thymus polytrichus</i> (sp.)	V	IV	.	I
<i>Thesium rostratum</i>	III	IV	I	II
<i>Coronilla vaginalis</i>	II	IV	II	+
<i>Antennaria dioica</i>	III	IV	I	.
<i>Gentiana clusii</i>	II	V	.	II
<i>Daphne cneorum</i>	+	IV	I	.
<b>Mesophyten und Sauerhumusbesiedler</b>				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	.	II	V	.
<i>Homogyne alpina</i>	.	II	V	.
<i>Calluna vulgaris</i>	.	I	V	.
<i>Melampyrum pratense</i>	.	III	V	.
<i>Fragaria vesca</i>	+	.	V	.
<i>Astrantia maior</i>	.	+	V	II
<i>Agrostis capillaris</i>	.	I	V	.
<i>Carex montana</i>	.	I	IV	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	.	III	.
<i>Knautia dipsacifolia</i>	.	+	III	I
<i>Fagus sylvatica</i> K+S	.	.	III	.
<i>Luzula nivea</i>	.	.	III	.
<i>Anemone nemorosa</i>	.	.	II	.
<i>Mercurialis perennis</i>	.	.	II	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	.	.	II	+
<b>betont frischebedürftige Mesophyten</b>				
<i>Epipactis palustris</i>	.	.	.	IV
<i>Gentiana asclepiadea</i>	.	+	.	IV
<i>Carex panicea</i>	I	.	.	III
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	.	.	.	III
<i>Succisa pratensis</i>	.	.	.	III
<i>Plagiochila asplenioides</i> s.l.	.	+	I	III
<i>Sanguisorba officinalis</i>	.	.	.	III
<i>Laserpitium latifolium</i>	.	I	.	III
<i>Angelica sylvestris</i>	.	+	.	III

\* *Calamagrostis varia*, *Molinia caerulea* agg., *Brachypodium rupestre*

– Fels- und Rohbodenspezialisten

Die Gruppe der Fels- und Rohbodenpioniere ist bezeichnend für die edaphisch extremsten und/oder pionierhaften standörtlichen Ausbildungen der Schneeheide-Kiefernwälder mit sehr schütterer oder fast gänzlich fehlender Bodenvegetation (Abb. 2). Bei den Vertretern dieser Gruppe handelt es sich um ausgesprochen lichtbedürftige, sehr konkurrenzschwache und zumeist kleinwüchsige Streßstrategen. Alle diese Arten zeigen eine enge oder sogar ausschließliche Bindung an offene, konkurrenzarme Rohböden und verfügen oft über ausgesprochene Pioniereigenschaften. Bereits in mehr oder weniger geschlossenen, aber immer noch niederwüchsigen und lückigen Rasen vermögen sie kaum mehr zu existieren und unterliegen der Konkurrenz anderer Arten. Auffallend groß ist in dieser Gruppe der Anteil von Vertretern der alpinen Felsrasen, Felsspalten- und Schuttgesellschaften, die hier teilweise extraetageale Vorposten in der Montanstufe besitzen (z. B. *Dryas octopetala*), während Arten, die entsprechend konkurrenzarme Standorte in tieferen Lagen besetzen (insbesondere *Sedo-Sclerantheta*-Arten) fast vollständig fehlen. An nichtalpischen Sippen sind lediglich Heidesegge (*Carex ericetorum*) und Sandveilchen (*Viola rupestris*) regelmäßig anzutreffen.

– Kleinwüchsige, konkurrenzschwache Lückenbüßer

Im Gegensatz zu den auf extrem offene, fast gänzlich konkurrenzfreie Standorte angewiesenen Fels- und Rohbodenspezialisten vermögen sich die Vertreter dieser Gruppe auch noch in mehr oder weniger geschlossenen Vegetationsbeständen zu halten. Voraussetzung hierfür ist aber angesichts der Kleinwüchsigkeit und Konkurrenzschwäche der Arten, daß die umgebende Matrixvegetation nicht wesentlich höher entwickelt ist als sie selbst und/oder immer noch eine gewisse Lückigkeit aufweist (Abb. 3). Diese Bedingungen werden insbesondere in *Carex humilis*-, *Sesleria varia*- und lückigen *Erica herbacea*-Beständen erfüllt. Besonders



Abb. 3: *Calamagrostio-Pinetum thesietosum* mit dominierender *Carex humilis* auf einer Schotterterrasse an der Isar bei Wolfratshausen. In der bereits geschlosseneren, aber immer noch sehr niederwüchsigen Bodenvegetation finden sich zahlreiche konkurrenzschwache Lückenbüßer wie *Daphne cneorum*, *Dorycnium germanicum* und *Thesium rostratum*.

empfindlich reagieren diese Arten auf eine stärkere Abdeckung durch Streuauflagen und üppig entwickelte Moosdecken. Ähnlich wie die Fels- und Rohbodenspezialisten haben auch die Vertreter dieser Gruppe ein ausgesprochenes Lichtbedürfnis und gedeihen unter Freilandbedingungen oft wesentlich besser als bei Überschirmung.

Innerhalb der Schneeheide-Kiefernwälder kennzeichnen sie somit sowohl standörtlich extreme Bestandestypen und jüngere Sukzessionsstadien als auch Bestände mit stärkerer anthro-po-zoogener Überformung. In schattigeren Beständen oder bei flächendeckend und/oder besonders hochwüchsig entwickelter Bodenvegetation verschwinden sie dagegen sehr rasch. Im Gegenzug erfahren sie bei einer Schwächung der umgebenden Matrixvegetation durch Beweidung oder Freistellung eine deutliche Förderung.

Bezeichnenderweise sind in dieser Gruppe auffallend viele aklonale Pflanzen (Arten ohne oder mit stark reduzierter vegetativer Ausbreitung) zu finden, die auf eine regelmäßige generative Vermehrung über Samen angewiesen sind. Hierzu zählen Schaft-Hemikryptophyten wie *Leontodon incanus*, Therophyten wie *Linum catharticum* und insbesondere auch verholzende Chamaephyten wie *Teucrium montanum*, *Coronilla vaginalis*, *Dorycnium germanicum*

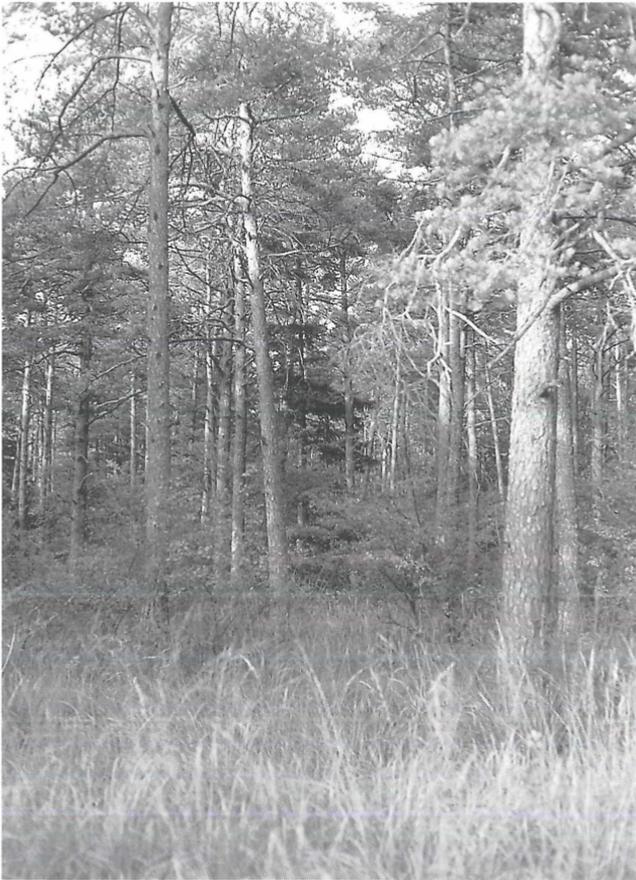


Abb. 4: Hochgrasreicher, durch frühere Streunutzung überprägter Buntreitgras-Kiefernwald mit dominierender *Molinia caerulea* agg. auf einer älteren Flußterrasse an der Isar bei Wolfratshausen. Im üppigen Hochgrasbestand sind die kleinwüchsigen Lückenbüßer nicht mehr überlebensfähig; stattdessen finden sich bereits zahlreiche anspruchsvolle Mesophyten und Laubbwaldarten, die auf ein fortgeschrittenes Sukzessionsstadium verweisen.

und *Daphne cneorum*. Adäquate Keimungs- und Etablierungsbedingungen finden diese Arten offenbar vor allem im Bereich offener, konkurrenzarmer Störstellen, während sie sich bei geschlossener Bodenvegetation kaum mehr auf generativem Wege zu verjüngen vermögen (vgl. z. B. PFADENHAUER 1993).

– Anspruchsvolle Mesophyten und Laubwaldarten

Während es sich bei den bisher besprochenen Gruppen fast durchweg um Arten handelt, die soziologisch und ökologisch eindeutig zu kalkoligotrophen, mehr oder weniger trockenen Offenlandökosystemen hin tendieren, haben wir es bei der Gruppe der anspruchsvollen Mesophyten mit Arten zu tun, die überwiegend aus den klimaxnahen Schlußwaldgesellschaften auf die Schneeheide-Kiefernwälder übergreifen und damit sowohl standörtliche als auch dynamische Beziehungen zu diesen offenbaren (Abb. 4). Es handelt sich dabei um Arten, die höhere Ansprüche an den Wasserhaushalt und die Nährstoffversorgung stellen, sich zugleich aber meist auch durch eine wesentlich größere Schattentoleranz auszeichnen. Viele dieser Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in relativ trockenen bis mesophilen standörtlichen Ausbildungen anspruchsvoller Laubwaldgesellschaften (*Fagetalia*).

Auffallend ist innerhalb dieser Gruppe der hohe Anteil hochschäftiger Arten wie etwa *Knautia dipsacifolia*, *Pteridium aquilinum*, *Laserpitium latifolium* und *Origanum vulgare*, während kleinwüchsige Arten mit Ausnahme etwa der frühblühenden *Hepatica nobilis* fast vollständig fehlen. Leicht verständlich wird dieses Phänomen, wenn man berücksichtigt, daß es sich bei den standörtlichen Ausbildungen, in denen die Vertreter dieser Gruppe auftreten, in der Regel zugleich auch um Typen handelt, in denen die bestandbildenden Matrixarten (insbes. Hochgräser) zu besonders vitaler Massenentfaltung gelangen (Abb. 4). Durch den Konkurrenzdruck der Matrixarten werden auch die anspruchsvollen Mesophyten, insbesondere kleinwüchsige Laubwaldarten, in ihrer Etablierung und Existenz in hohem Maße beeinträchtigt. Bezeichnenderweise ist daher z. B. in mesophilen, hochgrasdominierten standörtlichen Ausbildungen der randalpischen Buntreitgras-Kiefernwälder *Carex alba* erst bei einer deutlichen Schwächung der Hochgräser infolge stärkerer Beschattung durch Mischbaumarten und Sträucher anzutreffen und signalisiert damit oft eine besondere Nähe zu Bergmischwaldgesellschaften der *Fagetalia*.

– Sauerhumusbesiedler

Während zahlreiche Vertreter der zuvor besprochenen Gruppe standörtliche und syndynamische Beziehungen zu den anspruchsvollen Laubwäldern offenbaren, kommen anhand der Sauerhumusbesiedler, insbesondere im von Natur aus nadelholzbeherrschten zentralalpischen Raum, entsprechende Übergänge zu den Sauerhumus-Nadelwäldern der *Vaccinio-Piceetea* zum Ausdruck. Das Auftreten von Sauerhumussiedlern ist eng an Bestandestypen gebunden, die sich durch mächtig entwickelte saure Trockenmoderauflagen auszeichnen. Dementsprechend treten sie vor allem in den *Erica herbacea*-dominierten Beständen der Zentralalpen (Abb. 5) mit stark ausgeprägter Tendenz zur Trockenmoderbildung in den Vordergrund (vgl. HÖLZEL 1996a).

Da die Sauerhumusbesiedler in der Regel keinen Kontakt zum karbonatischen Mineralboden aufnehmen und ausschließlich in der sauren organischen Auflage wurzeln bzw. dieser anhaften oder aufliegen (Moose), sind sie in besonderem Maße von zeitweiser starker Austrocknung betroffen. Ihre Vitalität und Üppigkeit ist daher abhängig von der Länge der Feuchtphasen, die zur Stoffproduktion genutzt werden können. Ein besonders gutes Gedeihen der Sauerhumusbesiedler ist somit in der Regel ein Indikator für vergleichsweise frische Standortbedingungen, zumal parallel hierzu auch meist zusätzlich betont mesophytische, basiphile Laubwaldarten auftreten.

Die oben beschriebenen Artengruppen repräsentieren eine ökologische Abfolge zunehmender Standortgunst sowohl innerhalb mehr oder weniger stabiler Zonationen als auch innerhalb dynamischer Sukzessionsreihen (Tab. 1). Edaphisch zeichnen diese Artengruppen eine Verbesserung des Wasser- und Nährstoffhaushalts nach; lichtökologisch entspricht diese Abfolge einer Abnahme des Lichtgenusses am Boden. Die schwächere Beleuchtung am Boden, die zum Ausfall zahlreicher kleinwüchsiger, heliophiler Sippen führt, ist aber nur teilweise durch einen zunehmenden Schlußgrad der Baum- Strauchschicht bedingt. Ebenso bedeutsam hierfür ist die Massenentfaltung konkurrenzkräftiger Matrixarten in der Bodenvegetation, deren Vitalität mit fortschreitender Bodenreifung beständig zunimmt, und die schließlich oft zu flächenhafter Entwicklung gelangen.

## 5. Bestandsbildende Matrixarten in der Bodenvegetation

Von besonderer Bedeutung als bestandsbildende Matrixarten sind in Schneeheide-Kiefernwäldern neben *Erica herbacea* vor allem *Carex humilis*, *Sesleria varia* und die Hochgrä-

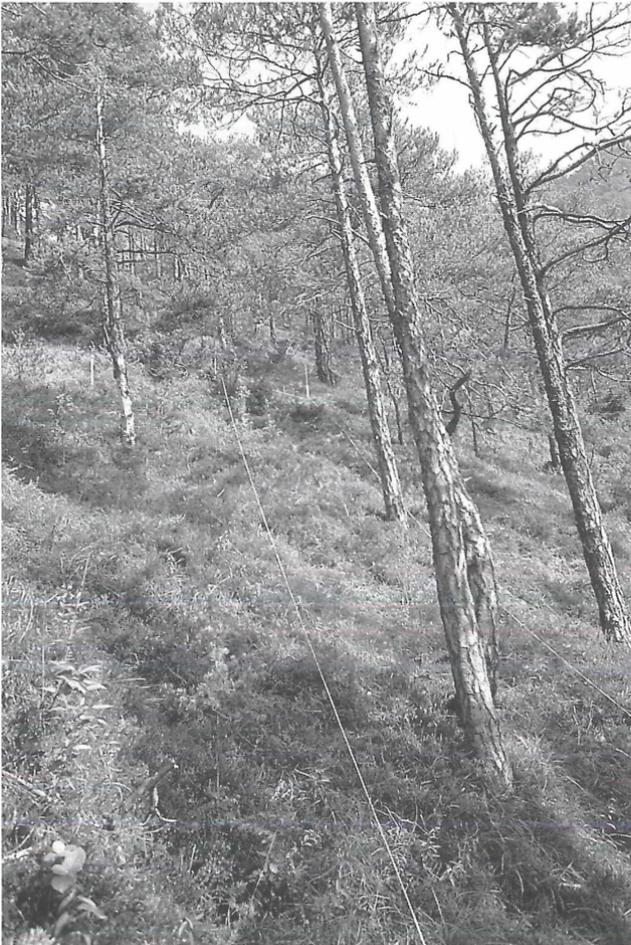


Abb 5: *Erico-Pinetum* mit dominierender *Erica herbacea* im Tiroler Oberinntal bei Zirl. Die Ausbildung mächtiger saurer Trockenmoderauflagen begünstigt das Auftreten von *Goodyera repens*, *Melampyrum pratense* und reichlich acidophytischen Moosen.

ser *Calamagrostis varia*, *Molinia caerulea* agg. und *Brachypodium rupestre*. Zwar kommen diese Matrixarten häufig nebeneinander vor, doch neigen sie je nach Standort zur Ausbildung von Dominanzbeständen einer einzelnen Art bzw. Artengruppe. In Anbetracht ihrer erheblich voneinander abweichenden Physiologie und Morphologie schaffen die jeweils dominierenden Matrixarten sehr unterschiedliche Milieus und bestimmen damit in hohem Maße die floristische Gesamtkomposition der Schneeheide-Kiefernwald-Phytocoenose.

### *Erica herbacea*

Die Schneeheide (*Erica herbacea*) gelangt vor allem in den Beständen des zentralalpischen *Erico-Pinetum* zu uneingeschränkter und meist alleiniger Dominanz (Abb. 5), während sie den kühlfeuchten Randalpen von den dort vitaleren Hochgräsern (*Calamagrostis varia*, *Molinia caerulea* agg. und *Brachypodium rupestre*) meist in die Rolle eines Lückenbüßers gedrängt wird. Zu optimaler Entwicklung gelangt die Schneeheide im warm-trockenen Klima der Zentralalpen nur unter dem Schirm der Kiefer, während sie bei Freistellung infolge Hitze stress einen merklichen Vitalitätsverlust erleidet und oft sogar flächig abstirbt. Sehr empfindlich ist die Schneeheide auch gegenüber stärkerer mechanischer Belastung durch intensiven Viehtritt, Schneedruck, Bodenbewegung und Übersättigung, worauf bereits SCHWEINGRUBER (1972) hinweist.

Durch den Aufbau mächtiger Trockenmoderauflagen aus ihrem eigenen Bestandesabfall bedrängt *Erica herbacea* vor allem kleinwüchsige, konkurrenzschwache Lückenbüßer und bringt diese bei flächendeckender Entfaltung fast vollständig zum Verschwinden. Gleichzeitig ermöglicht aber der Aufbau saurer Trockenmoderauflagen das Auftreten spezifischer, an zeitweilige Austrocknung angepaßter Sauerhumusbesiedler wie *Goodyera repens* und *Melampyrum pratense* sowie säuretoleranter Moose wie *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens* und *Pleurozium schreberi*, wobei letztere insbesondere bei Überalterung der Schneeheide oft zu besonders tüppiger Entwicklung gelangen. Mit zunehmendem Alter werden die organischen Auflagen in der Regel immer feinhumusreicher, wodurch nicht nur hinsichtlich des Wasserhaushalts etwas anspruchsvollere Sauerhumusarten wie *Vaccinium vitis-idaea* oder *Pyrola secunda* neu hinzutreten, sondern sich auch die Existenzbedingungen mesophytischer, im humosen carbonatischen Mineralboden wurzelnder Arten wie etwa *Carex alba* und *Knautia dipsacifolia* deutlich verbessern. Kleinwüchsige, konkurrenzschwache Lückenbüßer vermögen innerhalb von Schneeheide-dominierten Bestandestypen nur dort dauerhaft zu existieren, wo die flächige Entwicklung der von der Schneeheide maßgeblich miterzeugten organischen Auflagen zumindest partiell durch exogene Störungen wie Freistellung, Abtrag, Übersättigung oder anthropo-zoogene Nutzungseinflüsse immer wieder unterbunden wird.

### *Carex humilis*

Als bestandesbildende Matrixart spielt die auf Trockenstandorten vom submediterranen Raum bis in die Steppen des Kaukasus und Mittelrußlands verbreitete Erdsegge (*Carex humilis*) in *Erico-Pinion*-Wäldern neben der Schneeheide und den noch zu besprechenden Hochgräsern eine herausragende Rolle. Optisch und quantitativ tritt die Art vor allem in standörtlich extremen, trocken-flachgründigen Ausbildungen der Schneeheide-Kiefernwälder hervor (Abb. 3). Dabei handelt es sich um Standorte, auf die ihr die konkurrierenden Matrixarten nicht oder nur mit stark verminderter Vitalität zu folgen vermögen.

Gegenüber *Erica herbacea* kann sich *Carex humilis* vor allem auf instabilen Standorten durchzusetzen, die einer latenten oberflächlichen Überformung durch Schuttkriechen, Stein Schlag und Schneedynamik unterliegen. Derartigen stärkeren mechanischen Belastungen ist

die Schneeheide aufgrund ihrer zugempfindlichen Triebe nur in sehr geringem Maße gewachsen. Dabei handelt es sich häufig zugleich um schwach überschirmte Steillagen mit extremen täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen, auf denen die Schneeheide sowohl durch winterliches Zurückfrieren (Schneearmut) als auch durch extremen sommerlichen Hitzestress (insbesondere in den Trockentälern der Zentralalpen) in ihrer Vitalität zusätzlich erheblich beeinträchtigt wird (vgl. auch BRAUN-BLANQUET 1954, SCHWEINGRUBER 1972). Andererseits ist die Erdsegge im schattigeren Bestandesinnern nahezu hoffnungslos der Konkurrenzkraft der Schneeheide unterlegen. Durch den Aufbau mächtiger, lockerer Trockenmoderauflagen wird die Erdsegge in älteren, von *Erica herbacea* dominierten Beständen oft regelrecht „erstickt“.

Konkurrenzvorteile gegenüber den wuchskräftigen Hochgräsern genießt die Erdsegge wiederum vor allem aufgrund ihrer ausgeprägten Trocken- und Hitzestresstoleranz auf besonders flachgründigen und feinerdearmen Standorten. Aber selbst unter üppig und flächenhaft entwickelten Hochgrasbeständen (z. B. *Molinia caerulea* agg.) vermag sich *Carex humilis* aufgrund ihrer frühen phänologischen Entwicklung erstaunlich lange zu halten. Infolge der Kleinwüchsigkeit, geringen Biomasseproduktion und Ausbreitungsträgheit der Erdsegge zeichnen sich von ihr dominierte Bestände in der Regel durch einen besonderen Reichtum an Fels- und Rohbodenpionieren und anderen kleinwüchsigen, konkurrenzschwachen Lückenbüßern aus.

Eine *Carex humilis* vergleichbare Rolle kann insbesondere in den feuchteren Randalpen auch *Sesleria varia* spielen, deren ökologische Amplitude insgesamt aber wesentlich breiter ist.

## Hochgräser

Im kühleren und niederschlagsreicheren Klima der nördlichen Randalpen tritt *Erica herbacea* als bestandsbildende Marixart zugunsten wuchskräftiger Hochgräser wie *Calamagrostis varia*, *Molinia caerulea* agg. und *Brachypodium rupestre* deutlich in den Hintergrund (vgl. HÖLZEL 1996a). Unter dem lichten Schirm der Kiefer finden die genannten Gräser hier auf allen etwas feinerdereicheren Standorten sehr günstige Wuchsbedingungen und gelangen oft zu unumschränkter, fazieller Dominanz (Abb. 4), solange nicht stärker schattende Baumarten wie Fichte oder Buche ihr Gedeihen beeinträchtigen. Lediglich auf ausgesprochen feinerdearmen Fels- und Schotterstandorten treten die Hochgräser zugunsten von Erdsegge (Hänge) und Schneeheide (Auen) quantitativ stärker in den Hintergrund oder fehlen teilweise sogar vollständig (insbes. *Brachypodium rupestre* und *Molinia caerulea* agg.). Die Vitalität und Dominanz der Hochgräser steigt generell mit zunehmender Niederschlagshöhe und wachsendem Feinerdegehalt und Verlehmungsgrad der Böden.

Durch ihr dominantes Auftreten (Abb. 4) prägen die Hochgräser entscheidend die Lebensbedingungen der übrigen Bodenpflanzen. Neben einer intensiven Wurzelkonkurrenz sind es vor allem die direkte Licht- und Raumkonkurrenz durch die üppige lebende und tote Blattmasse der Hochgräser, die die Existenzmöglichkeiten anderer Arten in hohem Maße beeinträchtigen. Insbesondere in üppig entwickelten *Molinia*-Dominanzbeständen reduziert sich die Zahl der Begleitarten oft drastisch und bedingt eine auffällige Artenarmut. Unter den Arten, die bei derartigen Bedingungen noch mit den Hochgräsern zu koexistieren vermögen, lassen sich zwei Strategietypen unterscheiden:

- relativ kleinwüchsige Arten wie *Carex humilis*, *Carex montana*, *Sesleria varia*, *Erica herbacea* und *Polygala chamaebuxus*, die sich durch eine jahreszeitlich sehr frühe Entwicklung und Blüte in den Lebenszyklus der relativ spät (ab Mai) austreibenden Hochgräser einpassen

- hochschafelige Arten wie *Carex flacca*, *Anthericum ramosum*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Origanum vulgare*, *Carduus defloratus*, *Cephalanthera longifolia* u. a., die in ihrer Wuchshöhe mit den Hochgräsern zu konkurrieren vermögen.

Von besonderer ökologischer Bedeutung sind, wie schon angedeutet, die dichten Streufilzdecken aus der vorjährigen Nekromasse der Hochgräser. Aufgrund ihrer oft flächenhaften und lückenlosen Entwicklung tragen sie in Verbindung mit den ausgeglicheneren Mikroklimabedingungen innerhalb des Hochgrasbestandes in hohem Maße zur Nivellierung (extremer) Kleinstandorte bei, wodurch insbesondere offene konkurrenzarme Rohbodenstellen fast vollständig verschwinden. Diese Entwicklung führt in geschlossenen Hochgrasbeständen (Abb. 4) zum weitgehenden Ausfall konkurrenzschwacher, kleinwüchsiger Lückenbüßer wie *Teucrium montanum*, *Coronilla vaginalis*, *Thesium rostratum*, *Leontodon incanus* u. a.. Ebenso betroffen sind aber auch Arten, die zur Keimung auf direkten Mineralbodenkontakt angewiesen sind, wie etwa die Kiefer selbst, die sich in hochgrasdominierten Beständen kaum mehr auf natürlichem Wege verjüngen kann (HÖLZEL 1996a). Aber auch alle übrigen Gehölze werden in der Keimungs- und Etablierungsphase durch die dichten Steufilzdecken und die Wurzelkonkurrenz der Hochgräser beeinträchtigt, wodurch sich Hochgrasbestände oft durch eine erstaunliche Persistenz auszeichnen. Im Gegenzug finden unter den ausgeglicheneren (luftfeuchteren) mikroklimatischen Bedingungen innerhalb des Grasbestandes großblättrige, transpirationsintensive Arten wie etwa *Knautia dipsacifolia* oder *Salvia glutinosa* sowie Streufilzdecken-besiedelnde Moosarten wie *Scleropodium purum* und *Rhytidiadelphus triquetris* bereits günstigere Existenzbedingungen. Im Gegensatz zur Schneeheide kommt es unter Hochgrasbeständen kaum zur Ausbildung mächtiger, saurer Trockenmoderauflagen. Vielmehr dominieren infolge des feuchteren Klimas der Randalpen und der günstigeren Streu Mull- und bessere Moderhumusformen, die generell das Auftreten von mesophytischen Laubwaldarten begünstigen, während Sauerhumusbesiedler nur sehr spärlich anzutreffen sind.

## 6. Einfluß von Nutzungen auf das Artengefüge

Es dürfte im Bereich der Alpen und Dinariden kaum einen Schneeheide-Kiefernwald-Bestand geben, dessen Artengefüge in der Vergangenheit nicht durch anthropo-zoogene Nutzungen beeinflusst wurde. Ein Großteil der Schneeheide-Kiefernwälder verdankt, wie oben bereits angedeutet, überhaupt seine Existenz vegetations- und standortsdegradieren Nutzungen wie Waldweide, Kahlschlag, Streunutzung oder vom Menschen ausgelösten Bränden (vgl. z. B. GRABHERR 1936).

Menschliche Nutzungen wie z. B. Waldweide und Holzeinschlag sind in aller Regel mit einer Bestandesauflichtung verbunden, wodurch generell heliophile Offenlandsippen in der Bodenvegetation begünstigt werden. Der stärkere Lichteinfall kann aber auch zu einer deutlichen Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse unter den bestandbildenden Martixarten führen. So ist in größeren Lichtlücken des zentralalpischen *Erico-Pinetum* häufig eine regressive Entwicklung der Schneeheide, bis hin zum flächigen Absterben zu beobachten, während im Gegenzug *Carex humilis* und kleinwüchsige Lückenbüßer wie *Teucrium montanum* und *Dorycnium germanicum* den freiwerdenden Raum zu besonders vitaler Entwicklung nutzen. In ähnlicher Weise erleiden in steilen prallsonnigen Hanglagen der Randalpen bei Freistellung großblättrige Hochgräser wie *Molinia caerulea* agg. und *Calamagrostis varia* einen markanten Vitalitätsverlust zugunsten von *Carex humilis*, *Sesleria varia* und kleinwüchsigen Lückenbüßern.

Ebenso bedeutsam für die Struktur der Bodenvegetation sind nutzungsbedingte mechanische Streßfaktoren und Entzüge von lebender und toter Biomasse durch Beweidung, Streunutzung und Brände. Auch hierbei kommt es wiederum zu einer deutlichen Verschiebung der

Konkurrenzverhältnisse unter den bestandsbildenden Matrixarten, die einen tiefgreifenden floristischen Wandel nach sich ziehen können. So reagieren die relativ spät austreibenden Hochgräser, namentlich *Molinia caerulea* agg. und *Calamagrostis varia*, recht empfindlich auf fröhsommerliche Beweidung mit Rindern, Ziegen oder Schafen. Beeinträchtigt durch stärkeren Tritt wird auch *Erica herbacea*, was u. a. daran deutlich wird, daß sie bei scharfer Beweidung nur noch an den Stammbasen der Kiefern oder den Stirnseiten von Viehgangeln zu vitaler Entwicklung gelangt. Profiteure der Schwächung der Hochgräser und der Schneeheide durch Beweidung und Viehtritt sind wiederum relativ kleinwüchsige, verbiß- und tritt-harte Matrixarten wie *Carex humilis*, *Sesleria varia* oder auch *Carex sempervirens*, die bei scharfer Beweidung auch auf frischeren Standorten oft zu faziesbildender Dominanz gelangen. Nutznießer einer solchen Bestandesumschichtung sind neben den genannten niederwüchsigen Seggen und Gräsern konkurrenzschwache Lückenbüßer wie etwa *Thesium rostratum*, *Daphne cneorum* und *Coronilla vaginalis*, deren Auftreten zusätzlich durch trittbedingte Bodenverletzungen und Störstellen begünstigt wird. Bei besonders scharfer Beweidung stellen sich insbesondere auf etwas frischeren Standorten im Bereich der Randalpen zusätzlich weitere typische „Weidezeiger“ wie etwa *Briza media*, *Plantago media*, *Ononis repens* und kleinwüchsige Rosettenpflanzen wie *Gentiana clusii* und *Primula farinosa* ein, die nicht weidegeprägten Primärbeständen in der Regel fehlen (vgl. HÖLZEL 1996a). Entsprechende Bestände, wie sie örtlich im Bereich der Nordalpen noch anzutreffen sind, zeichnen sich infolge der durch die Beweidung erzeugten kleinstandörtlichen Nischenvielfalt oft durch einen besonderen Artenreichtum (auch an *Erico-Pinetea*-Arten!) aus und wurden gerade deshalb früher als besonders „typisch“ oder „gut entwickelt“ angesehen.

Der regelmäßige Biomasseentzug durch Beweidung verhindert zugleich die Akkumulation organischer Biomasse in Form von Streufilzdecken, Trockenmoderauflagen und Mineralbodenhumus, wodurch das Auftreten von mesophytischen Arten und Sauerhumusbesiedlern beeinträchtigt wird und die Standorte in einem relativ unreifen Stadium konserviert werden. Eine dem vergleichbare Wirkung hatte auch die Streunutzung in Schneeheide-Kiefernwäldern, wie sie bis in die Zeit nach dem Zweiten Weltkrieg vielerorts üblich war. In den besonders *Erica*-reichen Beständen des Tiroler Oberinntals (Abb. 5) zog man die Schneeheide - etwa vergleichbar der Plaggennutzung in den norddeutschen *Calluna*-Heiden - mitsamt der organischen Auflage flächig ab und verwendete das gewonnen Material als Einstreu (vgl. HÖLZEL 1996a). Mit dieser Form der Streunutzung, der häufig auch die humosen mineralischen Oberböden zum Opfer fielen, ging eine besonders massive Standortdegradation einher, die ausgesprochene Streßstrategen in hohem Maße begünstigte. Auf den abgeplagkten Flächen finden aklonale Arten, die auf eine regelmäßige Regeneration über Samen angewiesen sind, besonders günstige, weitgehend konkurrenzfreie Etablierungs- und Wachstumsbedingungen. Neben typischen Lückenbüßern mit ausgeprägten Pioniereigenschaften wie *Dorycnium germanicum*, *Teucrium montanum* und *Leontodon incanus* zählt hierzu auch die Schneeheide selbst, die als aklonaler Zwergstrauch gleichfalls auf eine zyklische generative Erneuerung angewiesen ist. Derartige Entwicklungen lassen sich heute noch an freigelegten Wegböschungen innerhalb der Wälder beobachten. Im Gegenzug wurde das Auftreten von Sauerhumusbesiedlern und Mesophyten durch die regelmäßige Entnahme der Trockenmoderauflagen in hohem Maße beeinträchtigt.

Im Bereich der Randalpen und des Alpenvorlandes unterlagen insbesondere Pfeifengrasreiche Bestände (Abb. 4) der herbstlichen Streumahd, wodurch die Ausbildungen verdämmender Streufilzdecken weitgehend unterbunden wurde. Nutznießer dieser Maßnahmen waren auch hierbei insbesondere kleinwüchsige, vergleichsweise konkurrenzschwache Lückenbüßer wie *Tetragonolobus maritimus*, aber auch eine ganze Reihe mahdbegünstigter *Festuco-Brometea*- und *Molinion*-Arten wie etwa *Bromus erectus* oder *Cirsium tuberosum* (vgl. SEIBERT 1958).

## 7. Schlußbetrachtung

Nach der weitgehenden Einstellung der oben angeführten Nutzungen seit dem Zweiten Weltkrieg ist heute in Schneeheide-Kiefernwäldern vielerorts ein Umbau hin zu mesophileren Vegetationsstrukturen zu verzeichnen. Ausbleibende Störungen und Biomasseentzüge haben in der Regel zunächst eine besonders vitale und flächige Entwicklung konkurrenzstarker Matrixarten in der Bodenvegetation zur Folge. Die von den Matrixarten produzierten mächtigen Trockenmoderauflagen und Streufilzdecken (Abb. 4) führen zum schrittweisen Ausfall kleinwüchsiger, konkurrenzschwacher Lückenbüßer, die in den Beständen oft nur noch als abgängige Relikte zu finden sind, kaum mehr aber die Möglichkeit zu einer erfolgreichen Regeneration besitzen. Ein Großteil der besonders seltenen und gefährdeten Sippen in Schneeheide-Kiefernwäldern fällt unter diese Rubrik (vgl. HÖLZEL 1996a). Parallel hierzu vollzieht sich eine Anreicherung von anspruchsvollen Mesophyten und Laubwaldarten sowie eine vitale Entwicklung von Sauerhumusmoosdecken, die von den durch fortschreitende Humusakkumulation sich verbessernden Wasser- und Nährstoffhaushaltseigenschaften (self-mulching) der Standorte profitieren (vgl. z. B. HÖLZEL 1996a).

Der beschriebene Prozeß entspricht im weitesten Sinne dem einer Verbrachung, wie sie verbreitet auch bei Kalkmagerrasen und anderen mageren Halbkulturformationen anzutreffen ist (vgl. z. B. QUINGER et al. 1994). Ein Abbau der Schneeheide-Kiefernwälder durch Baumarten der klimaxnahen Schlußwaldarten findet aber vielerorts nicht oder nur sehr zögerlich statt, da das Aufkommen einer Gehölzverjüngung häufig durch Wildverbiß vereitelt wird bzw. flächig entwickelte mächtige organische Auflagen und Streufilzdecken (Abb. 4) auch für viele Gehölze ein erhebliches Verjüngungshemmnis darstellen (vgl. HEMP 1995, HÖLZEL 1996a). Von der oben geschilderten Entwicklung sind nicht nur die flächenmäßig vielfach dominierenden Sekundärbestände betroffen, sondern auch dynamische Primärbestände die, durch Nutzungen in einem bestimmten Zustand konserviert wurden.

Dem vergleichbare Entwicklungen lassen sich auch für andere mitteleuropäische Kiefernwaldgesellschaften nachweisen. So findet derzeit vielerorts in Mitteleuropa in sekundären Kiefernwäldern des *Dicrano-Pinion* auf stark sauren, durch Streunutzung und Heidewirtschaft degradierten Sandböden eine Entwicklung hin zu mesophytischeren Vegetationsstrukturen statt, die sich zunächst vor allem anhand des weitgehenden Verschwindens standörtlich extremer, flechtenreicher Ausbildungen manifestiert, längerfristig aber zu einem vollständigen Abbau durch Schlußbaumarten wie Buche und Eiche führt (vgl. z. B. HEINKEN 1995). Eine vergleichbare Rolle spielen Kiefernwälder des *Cytiso-Pinion* auf etwas basenreicheren Sanden in den Sandgebieten Osteuropas, wo sie auf großer Fläche die Wiederbewaldung aus Sandrasen oder aufgegebenem Kulturland einleiten. Da diese pionierhaften Sand-Kiefernwälder immer noch eine ganze Reihe von Sukzessionsrelikten der Offenlandökosysteme enthalten, aus denen sie hervorgegangen sind, werden sie gerne, aber durchaus mißverständlich, als „Steppenkiefernwälder“ bezeichnet und gaben sogar zur Aufstellung einer eigenen Waldklasse der *Pulsatillo-Pinetea* Anlaß (OBERDORFER 1992). Letztlich handelt es sich bei diesen „Steppenkiefernwäldern“, wie man sie heute noch großflächig in Ostpolen, der Ukraine, Rußland und Südsibirien findet (vgl. z. B. MATUSKIEWICZ 1962), überwiegend um recht kurzlebige Durchgangsstadien sekundärer und seltener auch primärer Sukzessionen, die nur durch andauernde Nutzungen und Störungen wie Kahlschlagwirtschaft, Waldweide, Streunutzung und Brände längerfristig erhalten werden. In dem von FALINSKI et al. (1993) exakt dokumentierten Beispiel der natürlichen Wiederbewaldung ehemaliger Ackerflächen in Nordostpolen erfolgte eine Ablösung der Kiefer durch die Fichte bereits nach 120 Jahren, wodurch gleichzeitig die kiefernwaldspezifischen Pyrolaceen (z. B. *Chimaphila umbellata*, *Pyrola chlorantha*) und heliophilen Steppenelemente (z. B. *Pulsatilla patens*) weitgehend verschwanden. Auch bei den wenigen „Steppenkiefernwäldern“ (*Pyrolo-Pinetum*) Süddeutschlands auf den

Flugsanden der nördlichen Oberrheinebene (Schwetzingen, Darmstadt, Mainz) und Niederbayerns (Abensberg) handelt es sich durchweg um junge Aufforstungen oder Kiefernanflüge auf ehemaligem Kultur- oder Ödland (vgl. PHILIPPI 1970). Die vielfach beklagte Verarmung dieser Bestände an spezifischen seltenen Arten früher Sukzessionsstadien (z. B. OBERDORFER 1992) ist letztlich eine Folge des Ausbleibens sukzessionshemmender, standortdegradierender Nutzungen und der mit zunehmender Regeneration des Humuspotentials einhergehenden Weiterentwicklung zu Eichen- oder Buchenwaldgesellschaften.

Trotz ihrer in hohem Maße voneinander abweichenden floristischen Struktur und standörtlichen Bindung zeigen Kiefernwälder somit selbst bei großräumiger Betrachtung erstaunliche gemeinsame Wesenszüge hinsichtlich Dynamik und Ökologie (vgl. z. B. auch KLÖTZLI 1975). Begründet ist dieses Phänomen vor allem darin, daß fast alle Kiefernarten Europas von stärkeren Konkurrenten auf Grenzstandorte des Waldes abgedrängt werden bzw. sich nur bei stärkerer natürlicher oder anthropogener Störung im Rahmen primärer oder sekundärer Sukzessionen an der Vegetationsentwicklung beteiligen können.

Die Störungsabhängigkeit vieler Kiefernökosysteme, die, um mit KIMMINS (1987) zu sprechen, als Paradebeispiele für „disturbance driven ecosystems“ angeführt werden können, erweist sich beim Schutz dieser Phytocoenosen zunehmend als Dilemma. Zum einen werden natürliche Störungen, wie sie beispielsweise durch morphodynamische Aktivität oder Brände hervorgerufen werden, in zunehmendem Maße durch den Menschen unterbunden, zum anderen sind aber auch bestandserhaltende anthropogene Störungen wie Waldweide oder Brennen, die zumindest örtlich vermutlich bereits seit dem Neolithikum zum Erhalt von bestimmten Kiefernwaldökosystemen in Mitteleuropa beigetragen haben (vgl. z. B. HEMP 1995), mittlerweile fast vollständig zum Erliegen gekommen. Dieses Problem wird sich in absehbarer Zeit in aller Schärfe auch für die heute noch vergleichsweise großflächigen und vielgestaltigen süddeutschen *Erico-Pinion*-Gesellschaften stellen.

Will man Schneeheide-Kiefernwälder in ihrer für den Arten- und Biocoenosenschutz wertbestimmenden Form erhalten, so ergibt sich in vielen Fällen zwingend die Notwendigkeit der Fortführung oder Wiederbelebung traditioneller, sukzessionshemmender Nutzungsformen wie Waldweide oder Streunutzung. Bedauerlicherweise gilt dies mittlerweile langfristig betrachtet auch für die flächenmäßig so bedeutsamen und floristisch überaus reichen Alluvialbestände des Alpenvorlandes, die sich infolge fehlender Morphodynamik an den fast vollständig ausgebauten Alpenflüssen in Zukunft nicht mehr im Rahmen primärer Sukzessionen erneuern werden. Einen Ausweg aus diesem Dilemma könnte nur eine - aus heutigem Blickwinkel recht illusorisch anmutende - Reaktivierung der Flußdynamik bringen, wie überhaupt gerade am Beispiel der Schneeheide-Kiefernwälder deutlich wird, daß dem Schutz morphodynamischer Prozesse von seiten des Naturschutzes in Zukunft größere Aufmerksamkeit geschenkt werden sollte.

## Dank

Herrn Prof. Dr. A. Fischer, Herrn Dr. C. Abs und Herrn Dipl. Biol. J. Ewald danke ich für zahlreiche Anregungen und Hinweise bei der kritischen Durchsicht des Manuskripts. Die Untersuchungen, die dem vorliegenden Beitrag zugrunde liegen, wurden finanziell in großzügiger Weise von der Reinhold-Tüxen Gesellschaft unterstützt.

## 8. Literatur

- AICHINGER, E. (1952): Rotföhrenwälder als Waldentwicklungstypen. - *Angewandte Pflanzensoziologie* **6**: 5-68.
- BRAUN-BLANQUET, J., PALLMANN, H., BACH, R. (1954): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio Piceetalia*). - *Ergebn. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark N.F.* **4**: 200 S.
- ELLENBERG, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. - 4. Aufl.: 989 S., Stuttgart.
- FALINSKI, J.B., CIESLINSKI, S. & CZYZEWSKA, K. (1993): *Dynamic-Floristic Atlas of Jelonka*. - *Phytocoenosis* **5**: 139 S.
- FRANK, G. (1991): Bestandestypen der Schwarzkiefer (*Pinus nigra* Arnold) im Forêt d'Aitone, Korsika, und am Niederösterreichischen Alpenostrand. - Dissertation der Universität für Bodenkultur Wien **38**: 200 S.
- GAMS, H. (1930): Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. - *Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich* **6**: 32-81.
- GRABHERR, W. (1936): Die Dynamik der Brandflächenvegetation auf Kalk- und Dolomitböden des Karwendels. - *Beih. Botan. Cbl* **55 B**: 1-94.
- GRASSER, M. (1992): Artenschutzwert von Föhrenwäldern bei Brugg, Kanton Aargau, in Abhängigkeit von den ökologischen Standortfaktoren. - *Ber. Geobot. Inst. ETH Zürich* **58**: 147-163.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortbedingungen, Dynamik. - *Diss. Botanicae* **239**: 311 S.
- HEMP, A. (1995): Die Dolomitkiefernwälder der Nördlichen Frankenalb - Entstehung, systematische Stellung und Bedeutung für den Naturschutz. - *Bayreuther Forum Ökologie* **22**: 189 S.
- HÖLZEL, N. (1996a): Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. - *Forschungsberichte der ANL Heft 3*: ca. 165 S.; Laufen (im Druck).
- HÖLZEL, N. (1996b): *Erico-Pinetea* - Alpisch-Dinarische Karbonat-Trocken-Kiefernwälder. - *Pflanzengesellschaften der Bundesrepublik Deutschland, Heft 1*. - Hrsg.: DIERSCHKE, H. für die Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft und die Reinhold Tüxen-Gesellschaft (Tuexenia Sonderheft): ca. 30 S.; Göttingen (in Druck).
- HORVAT, I., GLAVAC, V., ELLENBERG, H. (1974): *Vegetation Südosteuropas*. - 752 S., Stuttgart.
- KARRER, G. (1985): Waldgrenzstandorte an der Thermenlinie (Niederösterreich). - *Stapfia* **14**: 85-103.
- KIMMINS, J.P. (1987): *Forest Ecology*. - 531 S., New York, London.
- KLÖTZLI, F. (1975): Ökologische Besonderheiten *Pinus*-reicher Waldgesellschaften. - *Schweiz. Zeitschr. für Forstwes.* **126**: 672-710.
- MARTIN-BOSSE, H. (1967): Schwarzföhrenwälder in Kärnten. - *Angewandte Pflanzensoziologie* **20**: 1-89.
- MATUSZKIEWICZ, A. (1962): Zur Systematik der natürlichen Kiefernwälder des mittel- und osteuropäischen Flachlandes. - *Mitt. Florist.-Soziol. Arb. gem. N. F.* **9**: 145-186.
- MÜLLER, N. (1991): Auenvegetation des Lech bei Augsburg und ihre Veränderung infolge von Flußbaumaßnahmen. - *Augsb. Ökolog. Schrft.* **2**: 79-108.
- NIKLFIELD, H. (1979): Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nordöstlichen Alpen. - *Stapfia* **4**: 229 S.
- OBERDORFER, E. (1992): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften; Teil IV*. - 2. stark bearb. Auflage: 2 Bde. 282 S. u. 580 S., Jena.
- PEER, T. (1993): Die Föhrenwälder Südtirols in ihren räumlichen und ökologischen Beziehungen. - *Festschrift Zoller, Dissertationes Botanicae* **196**: 191-208.
- PFADENHAUER, J. (1993): Ökologische Grundlagen für Nutzung, Pflege und Entwicklung von Heidevegetation. - *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* **5**: 221-235.
- PHILIPPI, G. (1970): Die Kiefernwälder der Schetzinger Hardt (nordbadische Oberrheinebene). - *Veröff. Landesstelle Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemb.* **38**: 46-92.
- POTT, R. (1995): *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. - 2. Aufl., 662 S., Verlag E. Ulmer, Stuttgart.
- QUINGER, B., BRÄU, M., KORNPORST, M. (1994): *Lebensraumtyp Kalkmagerrasen - Landschaftspflegekonzept Bayern, Band II*: 583 S.; München.

- SCHMID, E. (1936): Die Reliktföhrenwälder der Alpen. - Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **21**: 190 S.
- SCHUHWERK, F. (1990): Relikte und Endemiten in Pflanzengesellschaften Bayerns - eine vorläufige Übersicht. - Ber. Bay. Bot. Ges. **61**: 303-323.
- SCHWEINGRUBER, F. (1972): Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare (schweizerische nordwestliche Randalpen). - Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. **48**(2) 200-504.
- SEIBERT, P. (1958): Die Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet „Pupplinger Au“. - Landschaftspflege und Vegetationskunde **1**: 79 S., München.
- SOMMERHALDER, R. (1988): Natürliche Wälder der Waldföhre (*Pinus sylvestris*) in der Schweiz - eine pflanzensoziologische Analyse mit Hilfe eines vegetationskundlichen Informationssystem. - Diss. ETH Zürich: 191 S.
- WITSCHEL, M. & S. SEYBOLD (1986): Zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung von *Daphne cneorum* L. in Baden-Württemberg, unter Berücksichtigung der zönologischen Verhältnisse in den Teilarealen. - Jh. Ges. Naturkde. Württ. **141**: 157-200.
- ZIMMERMANN, A. (1972): Pflanzenareale am niederösterreichischen Alpenostrand und ihre florenschichtliche Deutung. - Diss. Botanicae **18**: 1-199.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Norbert Hölzel, Landschaftsökologie u. Landschaftsplanung, FB Agrarwissenschaften u. Umweltsicherung, Justus Liebig Universität Gießen, Schloßgasse 7, D-35390 Gießen

# 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: 1996

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Hölzel Norbert

Artikel/Article: [Zur floristischeii Struktur, Ökologie und Dynamik alpischer Karbonat-Trockenkiefenwälder der Klasse Erico-Pinetea 79-98](#)