

Zur Synsystematik der Krähenbeerheiden auf den Ostfriesischen Inseln

Martina Mühl

Abstract: In 1992 and 1993, the heathland vegetation on the East Frisian Islands (North-West-Germany), that is dominated by *Empetrum nigrum* L. was analyzed according to the Braun-Blanquet approach. All of the examined heaths belong to the *Carici arenariae-Empetretum* Tx. et Kawamura 1975 (*Empetrium boreale*, *Nardo-Callunetea*). On the basis of 517 vegetation relevés the association is divided into four subassociations, namely the C.-E. *festucetosum* **arenariae* Dierßen ex Mühl 1993, the C.-E. *typicum* de Smidt 1977, the C.-E. *caricetosum nigrae* Mühl 1993, and the C.-E. *ericetosum* de Smidt 1977. Within the subassociations several variants and subvariants are distinguished. The floristic and ecological characteristics of each syntaxon are given.

1. Einleitung

Über die Synsystematik küstennaher Krähenbeerheiden liegen eingehende Bearbeitungen von den Westfriesischen (vgl. WESTHOFF 1947, DE SMIDT 1977, BARENDREGT 1982) und den Nordfriesischen Inseln (vgl. RAABE 1964, KONRAD 1984, TÜRK 1991) sowie von Jütland (vgl. BÖCHER 1943, RAABE 1981) vor. Im Gegensatz dazu wurden die Krähenbeerheiden der Ostfriesischen Inseln, die sich in den letzten Jahrzehnten sehr stark ausbreitet haben, bisher nur in Vegetationskarten erfaßt (z. B. TÜXEN et al. 1949, WIEMANN & DOMKE 1959, HOBBOHM 1991, ISERMANN & CORDES 1992) bzw. von HEYKENA (1965) mit einigen Aufnahmen in seine vegetationstypologische Gesamtbetrachtung der Küstendünen der östlichen und südlichen Nordsee einbezogen.

Im Rahmen des vorliegenden Beitrags soll daher versucht werden, die bestehende Bearbeitungslücke zu schließen, indem anhand von zahlreichen Vegetationsaufnahmen eine synsystematische Gliederung der Krähenbeerheiden des Untersuchungsgebiets entwickelt wird.

2. Untersuchungsgebiet

Die Ostfriesischen Inseln erstrecken sich in West-Ost-Richtung entlang der südlichen Nordseeküste. Nach Westen bilden die Westfriesischen Inseln eine Fortsetzung der Inselkette, im Osten wird sie durch den Mündungstrichter der Jade begrenzt. Westlichste und zugleich größte der Inseln ist Borkum. Es schließen sich in östlicher Richtung Memmert, Juist, Norderney, Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge an.

Das Klima der Ostfriesischen Inseln ist im Vergleich zum küstennahen Festland noch stärker maritim, was in der ausgeglicheneren Jahresniederschlagsverteilung, den geringeren Temperaturamplituden (jahreszeitlich wie tageszeitlich) sowie in der höheren mittleren Windgeschwindigkeit zum Ausdruck kommt (vgl. SEEDORF & MEYER 1992). Von Bedeutung für das Auftreten von Krähenbeerheiden sind verhältnismäßig niedrige Sommertemperaturen in Verbindung mit gleichmäßig hohen Niederschlagsmengen.

Das Untersuchungsgebiet gehört zu den südlichsten Verbreitungsgebieten küstennaher Krähenbeerheiden (*Empetrium boreale* Böcher 1943). Im Norden dehnt sich das Areal dieses Verbands bis Südsandinavien und Finnland aus, im Süden bis in die Niederlande.

Der landschaftsräumliche Aufbau der einzelnen ostfriesischen Inseln ist aufgrund ihrer weitgehend übereinstimmenden Entstehungsgeschichte (Platen-Hypothese nach BARCKHAUSEN [1969]) sehr ähnlich. Grob schematisch lassen sich zwei Landschaftskomplexe unterscheiden: der durch äolische Materialverlagerung und damit aus relativ grobem

Material entstandene Strand- und Dünenbereich auf der seezugewandten Seite und der aus tonreichen, schlickigen Sedimenten aufgebaute Watten- und Hellerbereich auf der zum Festland gerichteten Seite. Kennzeichnend für die Sandböden der Dünenserie ist eine geringe Wasser- und Kationenaustauschkapazität, Nährstoffarmut und ein zunächst relativ hoher Kalkgehalt (Muschelschill), der allerdings im Verlauf der Bodenentwicklung sehr schnell abnimmt. Der Sand ist im Bereich der Primär- und Sekundärdünen (Weißdünen) noch sehr starken äolischen Umlagerungen unterworfen, weshalb *Empetrum nigrum* hier noch nicht auftritt. Erst in den Tertiärdünen (Grau- und Braundünen), wo der Sand durch die Vegetation bereits weitgehend festgelegt worden ist, sind Krähenbeerheiden zu finden. Sie besiedeln solche Standorte, die sich durch ein vergleichsweise kühl-feuchtes Kleinklima auszeichnen. Dies sind vorwiegend nordexponierte Dünenhänge und Dünentäler.

3. Methoden

Die Arbeit folgt der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964). Von Juni bis Oktober 1992 sowie im Juni und Juli 1993 wurden im Rahmen einer Diplomarbeit (MÜHL 1993) insgesamt 517 Vegetationsaufnahmen auf denjenigen Ostfriesischen Inseln angefertigt, auf denen ausgedehntere Bestände von *Empetrum nigrum* zu finden sind (Borkum, Juist, Norderney, Langeoog, Spiekeroog). Die Mengenschätzung erfolgte nach der gebräuchlichen Artmächtigkeitsskala mit den Schätzwerten r, +, 1, 2, 3, 4 und 5 (vgl. ELLENBERG 1956: 22). Von einer Feinabstufung innerhalb des Schätzwertes 2 in 2a, 2b und 2m, wie man sie in neueren Veröffentlichungen finden kann (vgl. DIERSSEN 1990: 28), wurde abgesehen.

Das Aufnahmematerial wurde durch tabellarischen Vergleich (vgl. z. B. DIERSSEN 1990) mit Hilfe des Tabellenkalkulationsprogramms „Microsoft Excel“ (Version 4.0) synsystematisch geordnet („Originaltabellen“) und abschließend zu einer synthetischen Übersichtstabelle zusammengefaßt (Tab. 3). Die hier vorgestellten Originaltabellen (Tab. 1a, 1b, 2) sind Auszüge aus den entsprechenden Originaltabellen der Diplomarbeit (MÜHL 1993: Tab. 2-4). In diesen ‚Auszugstabellen‘ wird jedes Syntaxon durch ca. 25% der Aufnahmen (mindestens aber zwei Aufnahmen) repräsentiert, die geeignet sind, den Kern der jeweiligen Einheit (vgl. von GLAHN 1968: 7) optimal zu verdeutlichen. Demzufolge sind die Syntaxa in den Auszugstabellen wesentlich schärfer voneinander abgesetzt als in den Originaltabellen bei MÜHL (1993). Um auch die ‚Ränder‘ der Syntaxa einzubeziehen, wird in der synthetischen Übersichtstabelle (Tab. 3) das gesamte Aufnahmematerial zusammengefaßt..

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach EHRENDORFER (1973) und z.T. nach GARVE & LETSCHERT (1991), die der Moose nach FRAHM & FREY (1987) und die der Flechten nach WIRTH (1980). Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften orientiert sich, wenn nicht anders angegeben, an POTT (1992).

4. Ergebnisse

4.1 Floristische und standörtliche Charakterisierung des Carici-Empetretum

Bei den Krähenbeerheiden handelt es sich um eine Gesellschaft, deren Bestände in der Regel von der namensgebenden Art (*Empetrum nigrum*) dominiert sind. Die Krähenbeere ist ein teppichbildender, immergrüner Zwergstrauch, der durch die Ausbildung weit kriechender Seitenzweige große Areale besiedeln kann. Neben der Krähenbeere ist die Sandsegge (*Carex arenaria*) die häufigste Art der Gesellschaft. Auch einige Gräser (z. B. *Agrostis tenuis*, *Ammophila arenaria*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca tenuifolia*, *Holcus lanatus*) sind immer wieder zu finden. Die silbrig glänzenden Büsche der Kriechweide (*Salix repens*), die sich meist über den dunkelgrünen *Empetrum*-Teppich erheben, kommen in gut der Hälfte der Bestände als aspektbestimmende Pflanzen hinzu (bei *Salix repens* handelt es sich auf den Ostfriesischen Inseln in der Regel um *Salix *argentea*, in Dünentälern können jedoch auch Formen auftreten, die sich *Salix *repens* annähern). In einigen Fällen wird die Zwergstrauchschicht durch das helle Grün des Tüpfelfarns (*Polypodium vulgare*) aufgelockert.

In der Mooschicht bilden verschiedene Laubmoose häufig einen dichten Teppich, der oft erst durch das Anheben der Kriechzweige von *Empetrum nigrum* sichtbar wird. Dabei fallen besonders die glänzenden Rasen von *Hypnum jutlandicum* und das bei guter Durchfeuchtung leuchtende Grün von *Dicranum scoparium* auf.

Die Assoziation stellt sich auf Sandböden küstennaher Dünenlandschaften ein, wenn die Sandbewegung weitgehend zum Stillstand gekommen ist. Stark bewegter Sand kann von *Empetrum nigrum* aufgrund seiner langsamen Entwicklung als Jungpflanze (vgl. HAGERUP 1946) nicht besiedelt werden. Wenn sich die Art bzw. die Gesellschaft jedoch im Schutz bereits vorhandener Vegetation angesiedelt hat, wird auch stärkere Übersandung toleriert (vgl. LÖTSCHERT 1968).

Die Standorte des Carici-Empetretum sind durch eine sehr gleichmäßige Bodenfeuchtigkeit ausgezeichnet. Diese ist entweder durch Grundwasserkontakt (feuchte Dünentäler) oder aufgrund von Exposition und Inklination (nordexponierte Dünenhänge) gegeben und wird gleichzeitig durch den sehr dichten Wuchs von *Empetrum nigrum* gefördert (vgl. LACHE 1976, BARKMAN 1990).

4.2 Nomenklatur und syntaxonomische Einordnung des Carici-Empetretum

Nomenklatur: In der Literatur findet man eine ganze Reihe von z. T. synonym verwendeten wissenschaftlichen Namen für die küstennahen Heiden mit *Empetrum nigrum*. Der folgende Abschnitt gibt einen Überblick über die gebräuchlichsten der bisher vorgeschlagenen Bezeichnungen in chronologischer Reihenfolge, um den nach dem ‚Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur‘ (BARKMAN et al. 1986) gültigen Namen der Assoziation bestimmen zu können.

- 1934: Erwähnung eines *Empetretum nigri* als ‚Bestandestypus‘ bei VAN DIEREN (1934: 271, Tab. 46 u. 47); nach Artikel 3c des ‚Codes‘ (BARKMAN et al. 1986) ist dieser Name nicht gültig, da er nicht auf eine ‚Assoziation‘ im Sinne von Braun-Blanquet bezogen ist.
- 1937: TÜXEN stellt die *Empetrum*-Heiden als Subassoziation zum Calluneto-Genistetum (*Calluneto-Genistetum empetretosum* Tx. 1937) innerhalb der Calluno-Ulicetalia. Die Bewertung der Gesellschaft als Subassoziation wird jedoch in der Folgezeit nicht aufrecht erhalten (vgl. TÜXEN 1955).
- 1940: LIBBERT beschreibt für den Darß ein „*Empetrum*-Stadium“ (LIBBERT 1940: 36) und stellt dessen Bewertung als „*Empetrum nigrum*-*Hieracium stenophyllum*-Assoz.“ zur Diskussion*. Der daraus abgeleitete Name *Hieracio-Empetretum* Libbert 1940 ist jedoch nicht gültig, da er unter Einschränkung veröffentlicht (BARKMAN et al. 1986: Art. 3b, vgl. WEBER 1988: 385) und in den Folgejahren nicht validiert wurde.
- 1941: MELTZER (1941: 69) bezeichnet die Gesellschaft als *Empetro-Polypodietum*; WESTHOFF (1947: 93) übernimmt diesen Namen als *Polypodio-Empetretum*. In beiden Fällen wird der Name jedoch als nomen nudum veröffentlicht. DEN HARTOG (1951: 167, 172-174) belegt den Assoziationsnamen mit einer Aufnahme. Damit ist jedoch keine Validierung erfolgt, da diese Aufnahme eine der namengebenden Sippen (*Polypodium vulgare*) nicht enthält (BARKMAN et al. 1986: Art. 3f; WEBER 1988: 386).
- 1955: TÜXEN führt den Namen *Salici repentis-Empetretum* mit Bezugnahme auf die Vegetationstabelle zum Calluno-Genistetum *empetretosum* in TÜXEN (1937) ein. Der Name ist dennoch nicht gültig, da die Stetigkeitstabelle in TÜXEN (1937) eine der namengebenden Sippen (*Salix repens*) nicht enthält (BARKMAN et al. 1986: Art. 3f). Eine nachträgliche Validierung des Namens ist in diesem Fall nicht möglich (ebd.: Art. 6).
- 1961: Der Name *Salici repentis-Empetretum* wird von FUKAREK für eine „fragmentarisch ausgebildete“ Heidegesellschaft kleiner Senken auf dem Vorland des Fischlandes (Mecklenburg-Vorpommern) verwendet und mit fünf Vegetationsaufnahmen belegt (FUKAREK 1961: 251, Tab. 48). FUKAREK gibt an (ebd.: 85), er folge „... in der Anordnung und Benennung der höheren Vegetationseinheiten weitgehend TÜXEN (1955)“. Falls mit dieser Formulierung auch die Assoziationsnamen gemeint sein sollten, wäre die Assoziationsbenennung durch FUKAREK als eine

*) Unter *Hieracium stenophyllum* versteht LIBBERT (1940) eine schmalblättrige Varietät von *Hieracium umbellatum*. Die im Untersuchungsgebiet gefundenen Exemplare von *H. umbellatum* gehören ebenfalls zur schmalblättrigen Küstenform, die z. B. bei OBERDORFER (1990) als *H. *umbellatum* var. *dunense* geführt wird.

nach Artikel 6 (BARKMAN et al. 1986) nicht zulässige Validierung des *Salici repentis*-Empetretum Tx. 1955 anzusehen und der Name somit hinfällig. Andernfalls würde es sich um eine Neubeschreibung des *Salici repentis*-Empetretum Fukarek 1961 (*Empetrium boreale*) handeln. Ob jedoch eine Neubeschreibung auf der Basis einer fragmentarischen Ausbildung der betreffenden Gesellschaft sinnvoll sein kann, bleibt fraglich.

Unabhängig vom *Salici*-Empetretum beschreibt FUKAREK (1961: 119ff.) für den Darß eine *Empetrum*-Gesellschaft als Stadium der Dünensukzession, welche mit dem *Hieracio*-Empetretum Libbert 1940 und mit dem *Polypodio*-Empetretum Meltzer 1941 identisch bzw. vergleichbar, jedoch nicht als eigene Assoziation zu bewerten sei. Der Name *Salici*-Empetretum Fukarek 1961 kann daher nicht als Synonym zu diesen beiden Assoziationsbezeichnungen aufgefaßt werden.

- 1975: Bei TÜXEN & KAWAMURA findet sich der Name *Carici arenariae*-Empetretum, der, obwohl nur mit einer Stetigkeitstabelle belegt, dennoch valide ist, da er vor dem 1.1.1979 veröffentlicht wurde. Daher wird - vorbehaltlich einer eventuell übersehenen Validierung der Namen *Hieracio*-Empetretum oder *Polypodio*-Empetretum - als gültiger Name der hier behandelten Assoziation *Carici arenariae*-Empetretum Tx. et Kawamura 1975 angesehen.

Von den genannten möglichen Namen der Assoziation ist *Carici arenariae*-Empetretum unabhängig von Validität und Priorität der treffendste, da *Carex arenaria* im Aufnahmestadium von den Ostfriesischen Inseln nach *Empetrum nigrum* die Art mit der höchsten Stetigkeit ist. Vergleichbares gilt für Aufnahmestadium von den West- und Nordfriesischen Inseln (vgl. DE SMIDT 1977, BARENDREGT 1982, HEYKENA 1965). *Salix repens* dagegen ist mit geringerer Stetigkeit vertreten und verliert außerdem auf den Nordfriesischen Inseln an Bedeutung. *Polypodium vulgare* und *Hieracium umbellatum* schließlich fehlen in Teilen der Assoziation völlig (vgl. Tab. 3).

Syntaxonomische Einordnung: Das *Carici arenariae*-Empetretum Tx. et Kawamura 1975 wird zu den *Calluno-Ulicetalia* Tx. 1937 innerhalb der *Nardo-Callunetea* Preisling 1949 gestellt (vgl. z. B. PREISLING 1949, TÜXEN 1955, TÜXEN & KAWAMURA 1975, POTT 1992). Als Kennarten der Klasse und Ordnung werden folgende Arten aufgefaßt: *Calluna vulgaris*, *Danthonia decumbens*, *Festuca tenuifolia*, *Hypnum jutlandicum*, *Luzula campestris*, *Luzula multiflora*, *Potentilla erecta* und *Veronica officinalis* (vgl. PREISLING 1949, DIERSSEN et al. 1988, POTT 1992).

Innerhalb der Ordnung gehört die Assoziation zum *Empetrium boreale* Böcher 1943 (vgl. PREISLING 1949, TÜXEN 1955, PASSARGE 1964, WESTHOFF & DEN HELD 1975, WILMANN 1989, OBERDORFER 1990, POTT 1992) und ist als Zentralassoziation des Verbands *Empetrium boreale* Böcher 1943 anzusehen. Charakterart der Assoziation wie auch des Verbands ist *Empetrum nigrum*. Als Differentialarten des *Empetrium* werden *Carex arenaria* und *Salix repens* ssp. *argentea* gewertet. Im Gegensatz zu den zitierten Autoren stellen DIERSSEN et al. (1988) die Aufrechterhaltung des *Empetrium boreale* Böcher 1943 in Frage und ordnen die küstennahen Krähenbeerheiden Schleswig-Holsteins dem *Genistion pilosae* Duvigneaud 42 em. Schubert 60 zu. Dieser Auffassung kann für das Untersuchungsgebiet nicht gefolgt werden, da zum einen *Carex arenaria* und *Salix repens* die Küstenheiden der Ostfriesischen Inseln gut gegen die übrigen Gesellschaften der *Calluno-Ulicetalia* abgrenzen (vgl. TÜXEN & KAWAMURA 1975), und zum anderen die von DIERSSEN et al. angeführten Kennarten des *Genistion*, außer *Hypnum jutlandicum*, in den hier zugrundegelegten Tabellen nicht oder nur in unter 2% der Aufnahmen erscheinen. *Hypnum jutlandicum* kann, den meisten der eingangs zitierten Autoren folgend, als Kennart der Ordnung angesehen werden.

4.3 Synsystematische Gliederung des *Carici*-Empetretum

Innerhalb des *Carici*-Empetretum der Ostfriesischen Inseln lassen sich vier Subassoziationen unterscheiden (vgl. Tab. 3), die man standörtlich einem trockenen und einem feuchten Flügel zuordnen kann. Dem trockenen Flügel gehören, wie in Abbil-

dung 1 schematisch dargestellt, das Carici-Empetretum festucetosum *arenariae (Tab. 1a) und das C.-E. typicum (Tab. 1b) der Dünenhänge an. Die feuchten Dünentäler werden vom C.-E. caricetosum nigrae und vom C.-E. ericetosum tetralicis besiedelt (Abb. 2, Tab. 2).

Trockene und feuchte Ausprägungen der Krähenbeerheiden wurden bereits von GRAEBNER (1925) unterschieden und sind auch von den Westfriesischen (DE SMIDT 1977, WESTHOFF 1990) und Nordfriesischen Inseln (JESCHKE 1962, HEYKENA 1965) sowie von der Westküste Dänemarks (HEYKENA 1965) bekannt.

In der Literatur liegen verschiedene Vorschläge zur Gliederung der Assoziation vor. DE SMIDT (1977) beispielsweise beschreibt drei Subassoziationen von den Westfriesischen Inseln: das C.-E. polypodietosum (Differentialarten: *Polypodium vulgare*, *Hieracium umbellatum*, *Ammophila arenaria*), das C.-E. ericetosum tetralicis (*Erica tetralix*, *Potentilla anserina*, *Carex trinervis*) und das differentialartenfreie C.-E. typicum. DIERSSEN et al. (1988) erwähnen für Schleswig-Holstein eine Subassoziation von *Festuca rubra arenaria* (weitere Differentialarten: *Hieracium umbellatum*, *Ammophila arenaria*, *Jasione montana*) und eine Typische Subassoziation. Bei POTT (1992) werden drei Subassoziationen angeführt: das C.-E. polypodietosum (*Polypodium vulgare*), das C.-E. cladonietosum (*Cladonia portentosa*, *Cl. mitis/arbuscula* agg., *Cl. furcata* agg., *Cl. chlorophaea* agg., *Cornicularia spec.*, *Hypogymnia physodes*) und das differentialartenfreie C.-E. typicum. Dabei wird unterstellt, daß der von POTT (1992) verwendete Name *Hieracio-Empetretum* Libbert 1940 synonym zu *Carici arenariae-Empetretum* Tx. et Kawamura 1975 ist.

Eine Unterteilung der Assoziation nach *Polypodium vulgare* auf der Ebene der Subassoziation konnte für die Bestände auf den Ostfriesischen Inseln nicht nachvollzogen werden, da dies zu Überschneidungen mit dem C.-E. festucetosum geführt hätte. Die Einheiten mit *Polypodium vulgare* zeichnen sich durch keine weiteren Differentialarten aus, während das in Abschnitt 4.3.1 beschriebene C.-E. festucetosum durch sechs Differentialarten gekennzeichnet ist. Letzteres läßt sich darüber hinaus auch standörtlich und bodentypologisch recht deutlich vom C.-E. typicum unterscheiden. Daher wurden die Einheiten mit *Festuca rubra arenaria* syntaxonomisch höher bewertet als diejenigen mit *Polypodium vulgare*, die innerhalb des C.-E. festucetosum und des C.-E. typicum als *Polypodium*-Varianten (Syntaxonnr. 1-2 und 5-9) erscheinen (Abschnitt 4.3.1 und 4.3.2).

Die Syntaxa (Subvarianten) mit *Cladonia*-Arten (Tab. 3, Syntaxonnr. 2, 4, 9, 14, 18) lassen sich im vorliegenden Aufnahmемaterial nicht zusammenfassen und als Subassoziation bewerten, da die hierfür erforderliche floristische Trennschärfe nicht gegeben ist.

Syntaxonnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
Assoziation	Carici arenariae-Empetretum															
Subassoziation	C.-E. festucetosum						C.-E. typicum									
Variante	Polypodium-Variante				Typische Variante				Polypodium-Variante				Typische Variante			
Subvariante	Typ. Subvar.	Clad.-Subvar.	Typ. Subvar.	Clad.-Subvar.	Fest.-Subvar.	Hierac.-Subvar.	Rubus-Subvar.	Typ. Subvar.	Clad.-Subvar.	Fest.-Subvar.	Hierac.-Subvar.	Rubus-Subvar.	Typ. Subvar.	Clad.-Subvar.		
Ch Ass <i>Empetrum nigrum</i>																
D1, dev <i>Festuca rubra arenaria</i> <i>Hieracium umbellatum</i> <i>Lotus corniculatus</i> <i>Galium mollugo</i> <i>Viola canina</i> <i>Rubus caesius</i>																
dv <i>Polypodium vulgare</i>																
dsv <i>Cladonia ciliata</i> <i>Cladonia portentosa</i> <i>Cladonia gracilis</i>																

Bedeutung der Schraffuren: Charakter- bzw. Differentialarten der

Assoziation
 Subassoziation
 Variante
 Subvariante

Abb. 1: Schematische Übersicht über den trockenen Flügel des Carici arenariae-Empetretum.

Syntaxonnummer	15	16	17	18	19	20	21
Assoziation	Carici arenariae-Empetretum						
Subassoziation	C.-E. caricetosum nigrae		C.-E. ericetosum tetralicis				
Variante	Festuca-Variante	Typische Variante	Carex nigra-Variante	Typische Variante		Aulacomnium-Variante	
Subvariante				Cladonia-Subvariante	Typische Subvariante	Typische Subvariante	Sphagnum-Subvariante
Ch Ass	<i>Empetrum nigrum</i>						
D3, dv	<i>Carex nigra</i> <i>Nardus stricta</i> <i>Phragmites australis</i> <i>Juncus conglomeratus</i>						
D4	<i>Erica tetralix</i> <i>Vaccinium uliginosum</i>						
dv	<i>Aulacomnium palustre</i> <i>Carex trinervis</i>						
dv	<i>Festuca rubra arenaria</i>						
dsv	<i>Cladonia portentosa</i> <i>Cladonia ciliata</i> <i>Cladonia gracilis</i>						
dsv	<i>Sphagnum fimbriatum</i> <i>Sphagnum palustre</i> <i>Calliergon stramineum</i> <i>Sphagnum fallax</i>						

Abb. 2: Schematische Übersicht über den feuchten Flügel des Carici arenariae-Empetretum.

4.3.1 Carici arenariae-Empetretum festucetosum *arenariae sensu DIERSSEN et al. (1988) (Tab. 1a)

Das Carici-Empetretum festucetosum (Abb. 3) ist eine Gesellschaft der jungen Tertiärdünenhänge, die noch einer gewissen Sand- und Nährstoffzufuhr ausgesetzt sind. Differentialarten des C.-E. festucetosum sind solche Arten, die auch in Dünenrasen benachbarter Wuchsorte (z. B. im Agrostio-Poetum humilis) auftreten: *Festuca rubra arenaria*, *Hieracium umbellatum*, *Lotus corniculatus*, *Galium mollugo*, *Viola canina* und *Rubus caesius*. Auch an Standorten, die sekundär (z.B. durch Windanrisse) wieder unter Flugsandeinfluß geraten sind, findet man das C.-E. festucetosum. Sandanflug bewirkt das völlige Fehlen der gegen Übersandung sehr empfindlichen Klassencharakterart *Calluna vulgaris* in dieser Subassoziation.

Im Aspekt fallen die Differentialarten nur wenig auf. Die Zwergstrauchschicht ist allerdings oft aufgelockert, z. B. durch dichte Büschel des Strandhafers oder durch Jungwuchs von Straucharten wie Sanddorn, Kartoffelrose und Eberesche.

Die Böden unter dem C.-E. festucetosum zeigen ein Regosol-Profil mit einem durch leichte Humusanreicherung grau gefärbten A-Horizont und einer schwach entwickelten Rohhumusauflage.

Die Hauptverbreitung im Untersuchungsgebiet hat diese Subassoziation auf Spiekeroog, Juist und Langeoog.

Für Schleswig-Holstein bzw. die Nordfriesischen Inseln wird von DIERSSEN et al. (1988) innerhalb des „Hieracio-Empetretum Libbert 1940“ die „Subassoziation von *Festuca rubra arenaria*“ der Typischen Subassoziation gegenübergestellt (dort Tabelle 18, Spalten 4 u. 5). Dieser Subassoziationsname ist nicht gültig veröffentlicht, da ihm lediglich eine Stetigkeitstabelle zugrunde liegt. Aufgrund der floristischen Ähnlichkeit wird der von DIERSSEN et al. vorgeschlagene Name als Carici arenariae-Empetretum festucetosum *arenariae Dierßen ex Mühl 1993 für die hier behandelte Subassoziation übernommen. Als nomenklatorischer Typus wird die Aufnahme 19 in Tabelle 1a bewertet.

Neben *Festuca *arenaria* werden von DIERSSEN et al. noch *Hieracium umbellatum*, *Amphiphila arenaria* und *Jasione montana* als Differentialarten der *Festuca*-Subassoziation genannt. *Jasione montana* ist auf den Ostfriesischen Inseln nur äußerst selten im Ca-

rici-Empetretum vertreten, weshalb sie nicht als Differentialart bewertet werden konnte. *Ammophila arenaria* kam ebensowenig als Differentialart in Betracht, da sie sehr stark auf das C.-E. typicum übergreift. Dies könnte auf dünenpflegerische Maßnahmen (Ausbringung von Stroh als Schutz vor Sandausblasungen) zurückzuführen sein, da *Ammophila arenaria* von dieser zusätzlichen Nährstoffquelle profitiert (Gerlach, mdl.). KNAUER (1953) beobachtete auf Föhr, daß gelegentliche Überwehung mit Sand solchen Arten das Eindringen in die Krähenbeerheiden ermöglicht; die beim Übergang von der ‚Grasdüne‘ zur ‚Heidedüne‘ als Trennarten einer Initialphase zu betrachten sind. Er nennt *Ammophila arenaria*, *Hieracium pilosella*, *Hypochoeris radicata*, *Rumex acetosella* und *Jasione montana* als Trennarten dieser Initialphase bzw. einer durch Übersandung bedingten Degenerationsphase der Krähenbeerheiden.

Weiterhin wurde von JESCHKE (1962) auf Sylt eine Initialphase der Krähenbeerheiden vorwiegend an luvseitigen Dünenhängen beobachtet. Als Trennarten werden *Corynephorus canescens*, *Festuca rubra arenaria* und *Jasione montana* angegeben. Auf der dänischen Insel Röm fand RAABE (1981) als charakteristische Arten einer „jungen *Empetrum*-Heide“ unter anderem *Festuca rubra*, *Lotus corniculatus*, *Viola canina*, *Galium verum*, *Veronica officinalis* und *Poa pratensis*. LOHMEYER (1975) berichtet von der Insel Læsø, daß *Carex arenaria*, *Lotus corniculatus*, *Hieracium umbellatum*, *Galium verum* und *Jasione montana* als Reste ehemaliger ‚Graudünen-Rasengesellschaften‘ in den *Empetrum*-Heiden gedeihen.

Innerhalb des C.-E. festucetosum läßt sich eine Variante mit *Polypodium vulgare* (Tab. 1a, Syntaxonnr. 1-2, Aufn.-nr. 1-16) von einer Typischen Variante (Tab. 1a, Syntaxonnr. 3-4, Aufn.-nr. 17-23) abgrenzen.



Abb. 3: Das *Carici arenariae*-Empetretum festucetosum (rechter Bildbereich) auf Spiekeroog (28.7.92).

Polypodium vulgare-Variante

In steileren oder durch höhere Vegetation stärker beschatteten Bereichen der Dünenhänge wächst *Polypodium vulgare* im C.-E. festucetosum. Diesen Stellen ist eine erhöhte Boden- und Luftfeuchtigkeit bei gleichzeitig guter Wasserdurchlässigkeit des Bodens gemeinsam. Der Tüpfelfarn kann hier relativ hohe Bedeckungswerte erreichen. Feuchte und nasse Dünentäler werden von *Polypodium* ebensowenig besiedelt wie stärker exponierte, trockenere Bereiche der Dünenhänge.

Das Carici-Empetretum polypodietosum de Smidt 1977 der Westfriesischen Inseln kann aufgrund seiner floristischen Ähnlichkeit mit der *Polypodium*-Variante des C.-E. festucetosum in diese einbezogen werden.

Auf den Nordfriesischen Inseln tritt *Polypodium vulgare* kaum in Erscheinung (Neuhaus mdl., vgl. DIERSSEN et al. 1988, HEYKENA 1965, KONRAD 1984), und auch in den Vegetationsaufnahmen von BÖCHER (1943), RAABE (1981) und HEYKENA (1965) aus dänischen *Empetrum*-Heiden findet sich der Tüpfelfarn höchstens als relativ seltener Begleiter mit geringem Bedeckungswert.

Innerhalb der Variante läßt sich von einer Typischen (Tab. 1a, Syntaxonnr. 1, Aufn.-nr. 1-14) eine flechtenreiche Subvariante (Syntaxonnr. 2, Aufn.-nr. 15-16) abgrenzen, die sich durch die Differentialarten *Cladonia ciliata*, *Cl. portentosa* und *Cl. gracilis* auszeichnet. Bestände dieser Subvariante sind durch weniger dichten Vegetationsschluß gekennzeichnet und finden sich im Kontaktbereich mit den Sandtrockenrasen der Tertiärdünen oder an Dünenkuppen.

Typische Variante

Zur Typischen Variante wurden die Aufnahmen zusammengefaßt, denen *Polypodium vulgare* fehlt. In der Regel sind solche Bestände an Dünenhängen mit geringerer Neigung zu finden. Ebenso wie in der *Polypodium*-Variante läßt sich auch in der Typischen Variante eine flechtenreiche (Tab. 1a, Syntaxonnr. 4, Aufn.-nr. 22-23) von einer Typischen Subvariante (Tab. 1a, Syntaxonnr. 3, Aufn.-nr. 17-21) abgrenzen. Differentialarten sind die bereits für die *Polypodium*-Variante genannten *Cladonia*-Arten.

4.3.2 Carici arenariae-Empetretum typicum de Smidt 1977 (Tab. 1b)

Diese artenarme Subassoziation, der die Differentialarten der anderen drei Subassoziationen fehlen (vgl. aber die Trennarten der Subvarianten), ist besonders großflächig auf Spiekeroog ausgebildet. Dort bedeckt das C.-E. typicum nördlich und östlich der Ortschaft in dichten Matten ausgedehnte Bereiche des alten Dünenkerns (Abb. 4). Dabei werden nord- und nordwestexponierte Dünenhänge sowie flache Täler bevorzugt besiedelt. Oft wächst *Empetrum nigrum* so üppig, daß sich kaum andere Arten halten können und im Aspekt höchstens *Carex arenaria* auffällt.

Die Bodenentwicklung ist in dieser Gesellschaft weiter fortgeschritten als im C.-E. festucetosum. Der Ah-Horizont zeichnet sich durch stärkere Humusanreicherung aus. Außerdem ist eine Rohhumusaufgabe von beachtlicher Stärke vorhanden. Die Bildung von Rohhumus unter *Empetrum* wird durch dessen Wuchsform stark begünstigt. Ein dichtes Geflecht von lebenden und abgestorbenen Kriechzweigen bedeckt den Boden, so daß sich anfallende Streu darin sammeln kann. Zersetzung und Durchmischung mit dem Mineralboden werden dadurch erschwert, und es kann zur Ausbildung eines primären Podsoles kommen (Abb. 5).

Ergänzungen zu Tabelle 1a:

außerdem in 1: *Cladonia rangiformis* 1, *Epilobium parviflorum* r, *Euphrasia stricta* agg. r, *Homalothecium lutescens* r, *Leontodon hispidus* r, *Taraxacum officinale* agg. r; 2: *Plagiothecium denticulatum* r, *Ptilidium ciliare* r, *Thalictrum minus* r; 7: *Mnium hornum* +, *Plantago lanceolata* r; 8: *Cladonia phylophora* r, *Cl. subulata* r, *Elymus arenarius* r, *Plagiothecium denticulatum* r; 9: *Galium verum* r, *Lathyrus pratensis* r; 10: *Epilobium angustifolium* 1, *Eurhynchium striatum* 2; 11: *Mnium hornum* r; 13: *Euphrasia stricta* agg. r; 14: *Eurhynchium striatum* 2; 15: *Agrostis stolonifera* r, *Dryopteris carthusiana* r, *Hieracium lachenalii* r; 18: *Eryngium maritimum* r; 19: *Rhinanthus serotinus* r, *Rumex acetosa* r; 21: *Vicia cracca* r; 22: *Vicia cracca* r; 23: *Corynephorus canescens* r.

Verwendete Abkürzungen: BO - Borkum, JU - Juist, LA - Langeoog, NY - Norderney, SP - Spiekeroog, Ch Ass - Charakterart der Assoziation, D(1-4) - Differentialarten der Subassoziationen 1 bis 4, dv - Differentialart(en) der Varianten, dsv - Differentialart(en) der Subvarianten, D V - Differentialarten des Verbands, Ch K/O - Charakterarten der Klasse und Ordnung, B - Begleitarten.

Die Differentialartenblöcke wurden in den Tabellen 1-3 rangstufenspezifisch umrahmt: kräftige Linie - Differentialarten der Subassoziationen, einfache Linie - Differentialarten der Varianten, punktierte Linie - Differentialarten der Subvarianten.

Tab. 1b: Trockener Flügel des Carici arenariae-Empetretum Tx. et Kawamura 1975: C.-E. typicum de Smidt 1977 (Abkürzungen s. Ergänzungen zu Tab. 1a).

		Polypodium-Variante																										
		Fest.-Sv		Hier.-Sv		Rub.-Sv		Typische Subvariante																				
Syntaxonnummer		5		6		7		8																				
	Aufnahmenummer	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48		
	Originalaufnahmenummer	2	14	15	73	93	34	79	31	85	66	56	51	20	67	48	107	109	4	27	114	75	5	32	13	97		
	Ort	BO	JU	JU	LA	BO	SP	NY	JU	SP	SP	SP	NY	JU	BO	JU	LA	LA	BO	JU	SP	SP	BO	JU	JU	LA		
	Fläche in qm	5	6	6	8	6	6	6	6	8	5	5	5	5	5	6	7	5	5	8	5	5	5	6	8	5		
	Neigung in °	15	10	20	15	30	15	30	20	30	40	5	20	20			10	15	15	20	30	10	10	20	5	45		
	Exposition	N	NO	O	N	N	NO	NO	N	NO	W	N	N	N	N		NO	N	NO	N	N	N	N	N	N	N	N	
	Höhe Zwergstrauchsch. in cm	10	20	50	30	25	45	35	25	30	30	25	30	25	25	40	40	40	15	30	30	35	15	30	25	35		
	Bedckg. Zwergstrauchsch. %	70	95	85	75	90	70	95	90	50	70	90	90	90	90	95	95	90	80	90	85	95	85	98	95	95		
	Höhe Mooschicht in cm	3	2	4	5	4	4	5	4	5	3	6	3	4	4	3	2	4	4	4	3	8	4			1	3	
	Bedeckung Mooschicht %	80	<1	30	80	30	40	5	40	70	80	70	5	10	40	<5	5	50	70	40	60	90	60			<1	15	
	Artenzahl	14	11	10	12	15	11	14	11	16	15	15	14	11	15	11	9	9	10	7	7	8	10	5	6	5		
Ch Ass	<i>Empetrum nigrum</i>	4	5	4	4	5	4	5	5	2	4	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	4	5	5	5	5		
dsv	<i>Festuca rubra arenaria</i>	r	r																									
dsv	<i>Hieracium umbellatum</i>																											
	<i>Lotus corniculatus</i>																											
	<i>Galium mollugo</i>																											
dsv	<i>Viola canina</i>																											
dsv	<i>Rubus caesius</i>																											
dv	<i>Polypodium vulgare</i>	r	+	1	1	1	r	+	2	1	+	r	+	2	r	2	2	r	r	+	1	1	r	2	+	+		
dsv	<i>Cladonia portentosa</i>																											
	<i>Cladonia ciliata</i>																											
	<i>Cladonia gracilis</i>																											
D V	<i>Carex arenaria</i>	+	r	r	1	1	1	2	+	1	+	1	1	+	+	+	+	+	r	+	+	2	+	1	r	1		
	<i>Salix repens argentea</i>		3		1	3				3	2	2				r	+		2	r		3			r			
Ch K/O	<i>Hypnum jutlandicum</i>	2	+	3	1	2	2	r	3	3	4	2	1	1	3	1	1	2	4	3	3	3	2			r	2	
	<i>Luzula campestris</i>	r	r																									
	<i>Veronica officinalis</i>																											
	<i>Festuca tenuifolia</i>	r				r		1	r				+	1	r	r												
	<i>Calluna vulgaris</i>																											
	<i>Danthonia decumbens</i>	+																										
	<i>Potentilla erecta</i>																											
B	<i>Dicranum scoparium</i>	1	r	+	1	r	2	1	+	1	+	2	1	+	r	+	1	1	1	+	1	1						
	<i>Ammophila arenaria</i>		+	+	1	+	r	r	+	r	r		1	+			1	2			r					r	+	1
	<i>Pleurozium schreberi</i>	3			5	2		+	2	2		3	1	2	1		1	2	2	2		3	3					
	<i>Scleropodium purum</i>	2			1	+		1	1	3	2	1	r	1		1		2	r	2	3	2						
	<i>Agrostis tenuis</i>	r	r		r	r	+	+				r	+	r													r	
	<i>Lophocolea bidentata</i>		r	r					+	1	1	r		r	r		+										+	
	<i>Hypnum lacunosum</i>				r		2					r																
	<i>Anthoxanthum odoratum</i>					r					r	+	r	r				1	r									
	<i>Poa pratensis</i>							r										r										
	<i>Cladonia scabriuscula</i>																											
	<i>Holcus lanatus</i>																											
	<i>Brachythecium rutabulum</i>					1	r					+				r												
	<i>Sorbus aucuparia</i>										r																	
	<i>Cladonia furcata</i>											r																
	<i>Hylocomium splendens</i>					2		+				2	1	1														
	<i>Cladonia chlorophaea</i> agg.	r									+																	
	<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>																											
	<i>Hypnum cupressiforme</i>					+																						
	<i>Stellaria graminea</i>																											
	<i>Linaria vulgaris</i>																											
	<i>Hieracium pilosella</i>																											
	<i>Hypochoeris radicata</i>																											
	<i>Koeleria arenaria</i>																											
	<i>Eurhynchium praelongum</i>										+						r											
	<i>Avenella flexuosa</i>																											
	<i>Betula pubescens</i>																										+	
	<i>Lophocolea heterophylla</i>										r						r										r	
	<i>Populus tremula</i>																											
	<i>Peltigera canina</i>																											
	<i>Rosa rugosa</i>																											
	<i>Vicia lathyroides</i>																											
	<i>Rosa canina</i>																											
	<i>Hippophae rhamnoides</i>																											
	<i>Calamagrostis epigejos</i>					2																						

Ergänzungen zu Tabelle 1b:

25: *Lonicera periclymenum* r; 35: *Rosa pimpinellifolia* r, *Sanionia uncinata* +; 37: *Quercus robur* r⁰; 43: *Cladonia* spec. r; 52: *Polytrichum commune* r; 53: *Cladonia glauca* r; 54: *Sanionia uncinata* 1; 57: *Polytrichum juniperinum* r; 60: *Trientalis*

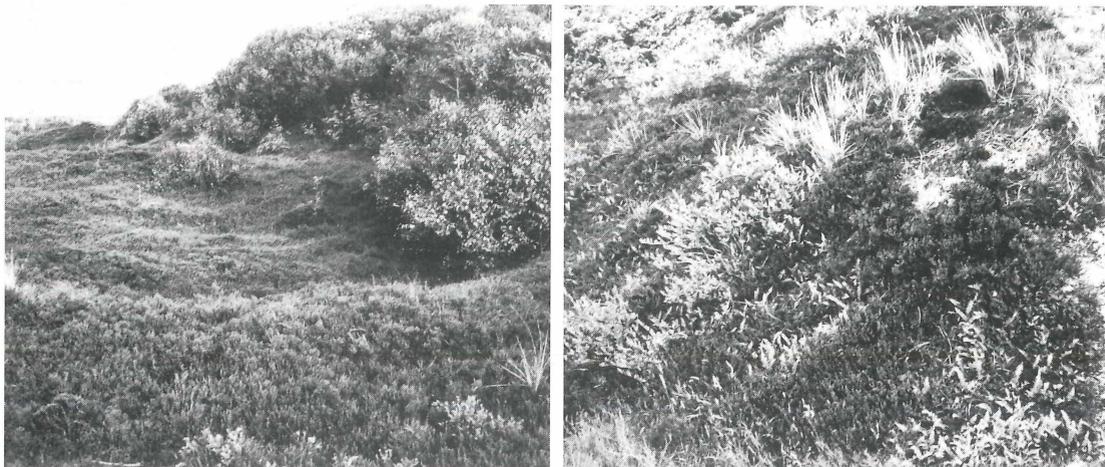


Abb. 4: Das *Carici arenariae*-*Empetretum typicum*, links die typische Variante (Spiekeroog, 20. 8. 1993), rechts die *Polypodium*-Variante (Langeoog, 20. 6. 1993).

Von den Westfriesischen Inseln hat DE SMIDT (1977) bereits ein C.-E. *typicum* beschrieben, jedoch keine nomenklatorische Typusaufnahme angegeben. Daher wird hier Aufnahme 30 in Tabelle 1 bei DE SMIDT (1977) als Typus für das *Carici arenariae*-*Empetretum typicum* de Smidt 1977 herangezogen. Inhaltliche Unterschiede zwischen dem von DE SMIDT beschriebenen und dem hier behandelten C.-E. *typicum* ergeben sich daraus, daß das von DE SMIDT beschriebene C.-E. *polypodietosum* nicht übernommen wird. Daher muß ein Teil dieser Subassoziation (derjenige ohne die Differentialarten des C.-E. *festucetosum*) dem C.-E. *typicum* angeschlossen werden, welches dadurch hier etwas weiter gefaßt wird als bei DE SMIDT.

Das C.-E. *typicum* läßt sich ebenso wie das C.-E. *festucetosum* in eine Variante mit *Polypodium vulgare* (Tab. 1b, Syntaxonnr. 5-9, Aufn.-nr. 24-53) und eine Typische Variante (Syntaxonnr. 10-14, Aufn.-nr. 54-82) gliedern. *Polypodium* bevorzugt auch

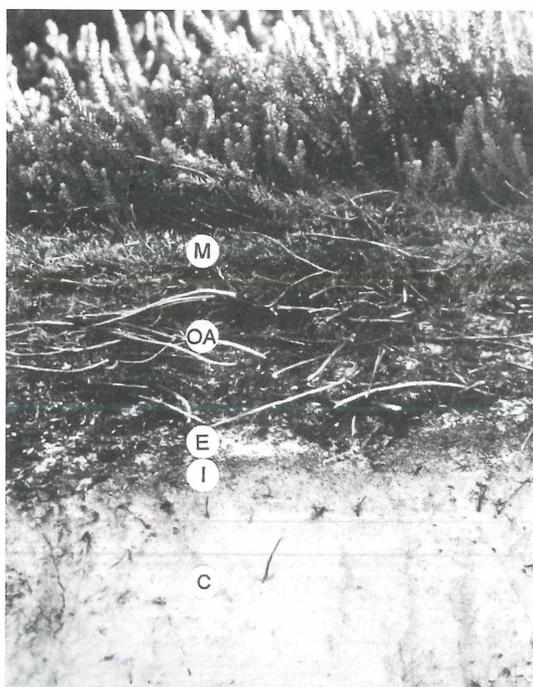


Abb. 5: Bodenprofil unter dem *Carici*-*Empetretum typicum* (Spiekeroog, 20. 8. 1993), M: Moosschicht, OA: Geflecht aus lebenden und abgestorbenen Zweigen von *Empetrum nigrum* und Streu mit inselartiger Ausbildung des Ah-Horizonts, E: Eluvial-(Ae)-Horizont aus hellem Sand, I: Illuvial-(Bh)-Horizont aus dunkelgrauem Sand, C: humusarmer Sand des C-Horizonts.

in dieser Subassoziation die etwas steileren, feuchteren Bereiche der Dünenhänge und meidet die trockenen Dünenkuppen.

In beiden Varianten treten *Cladonia*-Subvarianten auf (Syntaxonnr. 9 u. 14), die sich durch die gleichen Differentialarten auszeichnen wie die entsprechenden Einheiten innerhalb des C.-E. festucetosum. Besonders auffällig sind die beiden Strauchflechten *Cladonia portentosa* und *Cl. ciliata*. Sie bilden oft große geschlossene Polster und können dadurch auch höherwüchsige Arten erdrücken.

Weiterhin konnten innerhalb beider Varianten des C.-E. typicum Subvarianten von *Festuca *arenaria* (Tab. 2b, Syntaxonnr. 5 u. 10), von *Hieracium umbellatum* (Syntaxonnr. 6 u. 11) und von *Rubus caesius* (Syntaxonnr. 7 u. 12) abgegrenzt werden. Aus syndynamischer Sicht können die drei letztgenannten Subvarianten als Übergangphasen zwischen dem C.-E. festucetosum und dem C.-E. typicum gedeutet werden.

Die Ergebnisse von RUNGE (1979) unterstützen die Annahme, daß das C.-E. typicum durch Bestandesalterung aus dem C.-E. festucetosum hervorgeht. Während zehnjähriger Beobachtung einer Dauerfläche im Pirolatal auf Langeoog stellte RUNGE fest, daß u. a. *Hieracium umbellatum*, *Lotus corniculatus* und *Festuca rubra arenaria* allmählich zurückgingen, um schließlich ganz aus der Fläche zu verschwinden. Nach 10 Jahren konnten neben *Empetrum nigrum* nur noch *Salix repens*, *Carex arenaria* sowie Moose und Flechten registriert werden (vgl. die folgende Tabelle).

Vegetationsbedeckung einer Dauerbeobachtungsfläche in der Krähenbeerheide auf Langeoog in den Jahren 1967 bis 1977 (RUNGE 1979: 72, übernommen wurden nur die prozentualen Bedeckungswerte).

Aufnahmejahr	1967	1969	1971	1973	1975	1977
<i>Empetrum nigrum</i>	60	80	90	95	95	98
<i>Carex arenaria</i>	3	3	3	2	2	2
<i>Salix repens</i>	35	20	10	10	10	5
<i>Festuca rubra</i>	<1	<1	<1	<1	<1	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	5	2				
<i>Lotus corniculatus</i>	1	1				
<i>Aira praecox</i>	<1	<1				
<i>Luzula campestris</i>	<1	<1	<1	<1		
<i>Hieracium umbellatum</i>	20	2	20	10		
<i>Agrostis tenuis</i>	1	2	1	<1	<1	
Moose	90	90	90	80	70	70
Flechten	5	5	5	10	10	5

Auch aus dem Aufnahmestoff von RAABE (1981) aus Dünenheiden der dänischen Insel Röm geht hervor, daß *Festuca rubra* und *Hieracium umbellatum* als einzige der für „junge *Empetrum*-Heiden“ typischen Arten noch in einem Teil der „gereiften *Empetrum*-Heiden“ auftreten, so daß auch hier vermittelnde Untereinheiten auszumachen sind.

Vergleicht man Vegetationskarten verschiedenen Alters miteinander, wie dies für Spiekeroog möglich ist, so stellt man fest, daß zur Zeit der Erstkartierung durch TÜXEN et al. (1949) die Krähenbeerheiden nur sehr kleinflächig auftraten. Weite Bereiche des alten Spiekerooger Dünenkerns wurden von niedrigen „Graudünen-Rasen“, z. B. vom *Tortulo-Phleetum*, vom *Agrostio-Poetum humilis* oder vom *Violo-Corynephorum* eingenommen. Auch in einer Karte von 1957 (WIEMANN & DOMKE 1959) überwiegen diese Gesellschaften. Dagegen geht aus der neuesten Karte von 1990 (ISERMANN 1991, vgl. ISERMANN & CORDES 1992) hervor, daß sich die Krähenbeerheiden in der Zwischenzeit enorm ausgebreitet haben. *Empetrum nigrum* ist offenbar, ausgehend von den nordexponierten Hängen, in die Kontaktgesellschaften eingewandert und hat diese verdrängt. An verschiedenen Stellen ist das *Carici-Empetretum* sogar bis auf die südexponierten Dünenhänge vorgedrungen. In trockenen Jahren ist dort jedoch die Wasserversorgung zu ungünstig, und die Temperaturen sind zu hoch, so daß der Ausbreitung des *Carici-Empetretum* Grenzen gesetzt sind. Abbildung 6 zeigt eine solche Fläche mit starken Trockenschäden (abgestorbene Blätter und Zweige) an *Empetrum nigrum*.

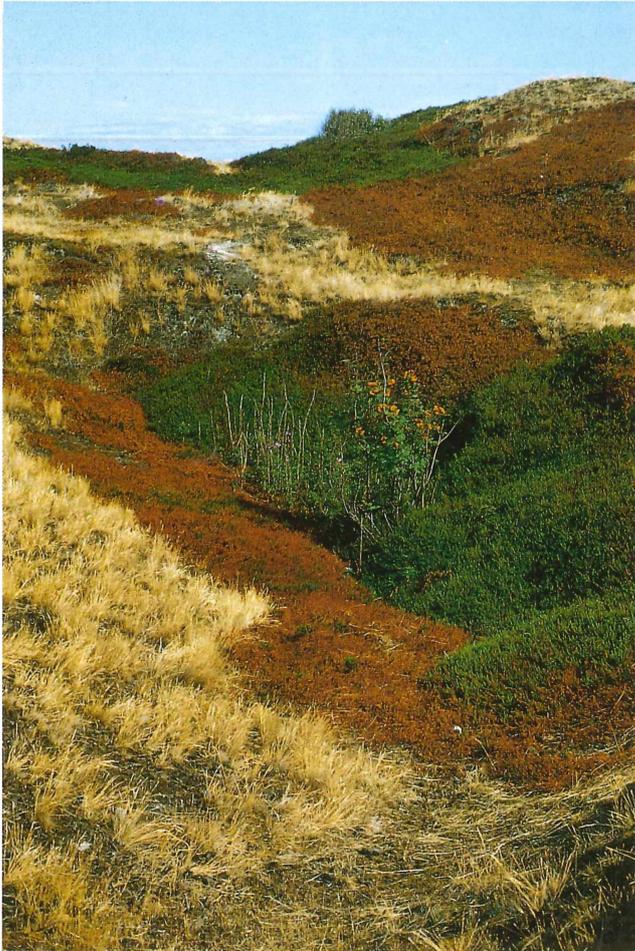


Abb. 6: Trockenschäden (orangebraun) an *Empetrum nigrum* im Carici-Empetretum typicum während eines sehr trockenen Sommers (Spiekeroog, 31. 7. 1992).

4.3.3 Carici arenariae-Empetretum caricetosum nigrae subass. nov. (Tab. 2)

Das Vorkommen dieser durch *Carex nigra*, *Nardus stricta*, *Phragmites australis* und *Juncus conglomeratus* gekennzeichneten Subassoziation (Abb. 7) beschränkt sich fast völlig auf Langeoog und dort auf die tiefer gelegenen Bereiche des ausgedehnten Pirolatals nördlich der Herrenhus-Dünen (= Rauhe Dünen). Das Pirolatal ist erst vor ca. 80-100 Jahren entstanden und somit noch relativ jung (vgl. BACKHAUS 1943). Das Auftreten von *Phragmites australis*, *Carex nigra* und *Juncus conglomeratus* deutet auf noch bestehenden Grundwassereinfluß bei gleichzeitig nicht zu niedrigem pH-Wert hin. Die Bodenversauerung ist hier vermutlich durch puffernde Muschelschillablagerungen im Boden verzögert, so daß sich *Erica tetralix* (noch ?) nicht einstellen konnte.

Es fällt auf, daß die in den anderen Subassoziationen mit sehr hoher Stetigkeit vertretenen Laubmoose *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi* und *Scleropodium purum* nur in wenigen Aufnahmen erscheinen oder völlig fehlen. Selbst das sonst im Carici-Empetretum allgemein verbreitete Moos *Hypnum jutlandicum* tritt nur in knapp über 40% der Probestellen auf. *Agrostis tenuis* dagegen ist in dieser Subassoziation als sehr steter Begleiter in über 70% der Flächen vorhanden.

Eine Subassoziation innerhalb des Carici-Empetretum mit vergleichbarer Artenkombination ist bisher noch nicht beschrieben worden, und in der Literatur existieren nur wenige Hinweise auf ähnliche ökologische Bedingungen in anderen Regionen.

Für Sylt (Listland) wird *Carex nigra* als häufige Art der *Empetrum*-Heiden feuchter Dünentäler genannt (KONRAD 1984). Nach HEYKENA (1965) werden auf Sylt sekundäre Dünentäler, die wenig über dem Grundwasserniveau liegen, von *Carex nigra* besiedelt. *Em-*

petrum nigrum und *Erica tetralix* stellen sich in den Randbereichen solcher Dünentäler ein oder besiedeln Täler, die über dem Grundwasserniveau liegen und im Winter nicht oder nur kurzfristig überschwemmt werden. Vereinzelt fand HEYKENA auch *Nardus stricta* und *Phragmites australis* in solchen Flächen.

Die Benennung der hier neu zu beschreibenden Subassoziation erfolgt nach *Carex nigra*, der Art mit der höchsten Stetigkeit in dieser Einheit. Als nomenklatorischer Typus des Carici arenariae-Empetretum caricetosum nigrae Mühl 1993 wird die Aufnahme 11 in Tabelle 2 herangezogen.

Trotz ihres eher lokalen Auftretens (hauptsächlich auf Langeoog) wird die Gesellschaft hier als Subassoziation bewertet, da sich die Bestände keiner der anderen Subassoziationen zwanglos anschließen lassen. Die ökologische Situation kennzeichnet das C.-E. caricetosum eindeutig als zum feuchten Flügel der Assoziation gehörend, weshalb ein Anschluß an das C.-E. typicum ungerechtfertigt wäre. Das Fehlen von *Erica tetralix* schließt auch die Zuordnung zum C.-E. ericetosum aus. Außerdem weist das auffällige Fehlen charakteristischer Begleitarten der anderen Subassoziationen auf eine Sonderstellung des C.-E. caricetosum hin.

Innerhalb des C.-E. caricetosum läßt sich von der Typischen Variante (Tab. 2, Syntaxonnr. 16, Aufn.-nr. 6-13) eine Variante mit *Festuca *arenaria* (Syntaxonnr. 15, Aufn.-nr. 1-5) abgrenzen, die zum trockenen Flügel der Assoziation vermittelt.

4.3.4 Carici arenariae-Empetretum ericetosum de Smidt 1977 (Tab. 2)

Diese Subassoziation (Abb. 8) ist in Dünentälern zu finden, die bezüglich ihres Bodenwasserhaushalts eine Zwischenstellung zwischen den relativ trockenen Sandböden der Dünenhänge und den nassen, anmoorigen Böden des Empetro-Ericetum tetralicis (vgl. POTT 1992: 195) einnehmen.

Neben *Erica tetralix* kommt auf Norderney, dem Verbreitungsschwerpunkt des C.-E. ericetosum, regelmäßig *Vaccinium uliginosum* als Differentialart hinzu. Die Rauschbeere tritt in den Krähenbeerheiden der anderen Ostfriesischen Inseln nicht auf. *Vaccinium uliginosum* wurde neben *Empetrum nigrum* bereits von FOCKE (1873) als Charakterpflanze von Norderney bezeichnet, da zu dieser Zeit beide Arten auf den anderen Inseln fehlten (vgl. NÖLDEKE 1872).

Im Aspekt fällt besonders die rosa blühende *Erica tetralix* auf, die oft mit hoher Artmächtigkeit (bis Bedeckungsgrad 3) vertreten ist. Auch *Salix repens* prägt das Erscheinungsbild sehr stark und bildet häufig zusammen mit Birkenjungwuchs eine zweite Vegetationsschicht aus.



Abb. 7: Das Carici arenariae-Empetretum caricetosum nigrae (Langeoog, 23.6.1992).

Tab. 2: Feuchter Flügel des Carici arenariae-Empetretum Tx. et Kawamura 1975: C.-E. caricetosum nigrae Mühl 1993 und C.-E. ericetosum tetralicis de Smidt 1977 (Abkürzungen s. Ergänzungen zu Tab. 1a).

	C.-E. caricetosum nigrae																	C.-E. ericetosum tetralicis																
	Festuca-Variante					Typische Variante					Carex nigra-Variante							Typische Variante					Atlacanidium-Var.											
	15					16					17							18					19		20		21							
	Syntaxonnummer																																	
	Aufnahmenummer																																	
	Originalaufnahmenummer																																	
	Ort																																	
	Fläche in qm																																	
	Neigung in °																																	
	Exposition																																	
	Höhe/Severitätschicht in cm																																	
	Bedschng. Zwerrschichtchicht %																																	
	Höhe Mooschicht in cm																																	
	Bedschng. Mooschicht %																																	
	Artenzahl																																	
Ch Aas																																		
D3, dv																																		
D4																																		
dv																																		
dv																																		
dsv																																		
dsv																																		
D V																																		
Ch K/O																																		
B																																		

3 r
1 r
1

+ 2
1
1
r
r
+

r r + 2 r
r r + + r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

r r + 1 r
r r + 2 r

Das C.-E. *ericetosum tetralicis* ist bereits von DE SMIDT (1977) von den Westfriesischen Inseln beschrieben worden und stimmt in seiner Typischen Variante relativ gut mit den entsprechenden Einheiten auf den Ostfriesischen Inseln überein. Als Typusaufnahme kann Aufnahme 25 in Tabelle 1 bei DE SMIDT (1977) herangezogen werden. Neben *Erica tetralix* führt DE SMIDT als weitere Differentialarten *Potentilla erecta* und *Carex trinervis* an. Die letztgenannte Art zeigt auch im Untersuchungsgebiet eine enge Bindung an das C.-E. *ericetosum*, während *Potentilla erecta* sehr vereinzelt auch in den anderen Subassoziationen auftritt. Daneben erscheinen in den Tabellen von DE SMIDT einige Arten, die im Untersuchungsgebiet nicht im C.-E. *ericetosum* gefunden wurden, z.B. *Genista anglica*, *Molinia caerulea* und *Oxycoccus macrocarpus*. Dagegen ist *Vaccinium uliginosum* im Aufnahmematerial bei DE SMIDT nur in einer einzigen Aufnahme (ebd.: Tab. 1, Aufn. 20) von Vlieland vertreten.

Auf den Nordfriesischen Inseln läßt sich das C.-E. *ericetosum* ebenfalls finden, wie u. a. aus dem Aufnahmematerial von HEYKENA (1965) und KONRAD (1984) hervorgeht. JESCHKE (1962) bezeichnet die feuchte Ausprägung der *Empetrum*-Heiden im Listland auf Sylt als eine zur feuchten *Erica*-Heide vermittelnde *Erica*-Variante innerhalb der „Optimalphase“ der Krähenbeerheide.

Die Vergesellschaftung von *Empetrum nigrum* mit *Erica tetralix* und *Vaccinium uliginosum* erreicht auf Vlieland und Norderney offenbar ihr südlichstes Vorkommen. Diese Artenkombination wurde noch auf Sylt (JESCHKE 1962, HEYKENA 1965) und Amrum (TÜRK 1991) gefunden, ist sonst jedoch eher für Feuchtheiden der südschandinavischen Küste bezeichnend (BÖCHER 1943).

Innerhalb des C.-E. *ericetosum* konnten drei Varianten unterschieden werden: eine Variante mit den Differentialarten des C.-E. *caricetosum nigrae* (*Carex nigra*-Variante, Tab. 2, Syntaxonnr. 17, Aufn.-nr. 14-23), eine Typische Variante (Syntaxonnr. 18-19, Aufn.-nr. 24-33) und eine den feuchten Heiden des *Ericion tetralicis* (*Oxycocco-Sphagnetea*) besonders nahestehende Variante, die als *Aulacomnium*-Variante (Syntaxonnr. 20-21, Aufn.-nr. 34-38) bezeichnet wird.

Carex nigra-Variante

Diese Variante ist als Übergangsphase zwischen dem C.-E. *caricetosum nigrae* und dem C.-E. *ericetosum tetralicis* anzusehen. Neben *Erica tetralix* treten die Differentialarten der *Carex nigra*-Subassoziation mit mittlerer Stetigkeit auf.

Bei syntaxonomischen Einordnung der *Carex nigra*-Variante mußte entschieden werden, ob sie als *Erica tetralix*-Variante zum C.-E. *caricetosum nigrae* oder als *Carex nigra*-Variante zum C.-E. *ericetosum* zu stellen ist. Die Entscheidung wurde aus verschiedenen Gründen zugunsten der letztgenannten Möglichkeit getroffen. Von vorrangiger Bedeutung ist das Übergreifen der Ordnungscharakterart der *Erico-Sphagnetalia papilloso* (*Oxycocco-Sphagnetea*), *Erica tetralix*, auf das *Empetrium* bzw. die *Nardo-Callunetea*. Dies deutet auf außergewöhnliche ökologische Bedingungen hin, welche die Zuordnung aller Einheiten mit *Erica tetralix* zu derselben Subassoziation (C.-E. *ericetosum*) nahelegen. Der in den meisten Fällen engere räumliche Kontakt zum C.-E. *ericetosum* sowie die Stetigkeits- und Dominanzverhältnisse sprechen ebenfalls für diese Zuordnung.

Die von JESCHKE (1962) abgegrenzte, oben bereits erwähnte *Erica tetralix*-Variante der *Empetrum*-Heiden im Listland auf Sylt zeichnet sich ebenfalls durch das Auftreten von *Carex nigra* aus (JESCHKE 1962: 73, Tab. 2) und läßt sich der hier beschriebenen *Carex nigra*-Variante im C.-E. *ericetosum* anschließen.

Ergänzungen zu Tabelle 2:

2: *Agrostis stolonifera* +; 7: *Hydrocotyle vulgaris* r; 9: *Sorbus aucuparia* +; 11: *Cladonia fimbriata* r; 14: *Epilobium angustifolium* r; 15: *Ammophila arenaria* r; 19: *Polytrichum formosum* +; 21: *Epilobium angustifolium* r; 22: *Cladonia scabriuscula* r; *Hypogymnia physodes* r; 24: *Cladonia chlorophaea* agg. r, *Cl. furcata* +, *Cl. scabriuscula* r, *Hypnum lacunosum* 1; 25: *Cladonia furcata* +, *Hypnum cupressiforme* r, *H. lacunosum* r; 29: *Ammophila arenaria* r; 34: *Calamagrostis epigejos* 1, *Cladonia chlorophaea* agg. r, *Cl. fimbriata* r, *Cl. scabriuscula* r, *Hypogymnia physodes* r, *Mnium hornum* 1; 36: *Cladonia spec. r*, *Hypnum cupressiforme* r, *Lophocolea heterophylla* r; 37: *Cladonia spec. r*, *Lophocolea heterophylla* r; 38: *Cladonia chlorophaea* agg. r.



Abb. 8: Das Carici arenariae-Empetretum ericetosum tetralicis (Langeoog, 23. 6. 1992).

Typische Variante

Innerhalb der Typischen Variante läßt sich von einer Typischen Subvariante (Tab. 2, Syntaxonnr. 19, Aufn.-nr. 26-33) noch eine Subvariante mit *Cladonia*-Arten (Syntaxonnr. 18, Aufn. 24-25) abgrenzen. Differentialarten sind wiederum die bereits im Zusammenhang mit den *Cladonia*-Subvarianten des C.-E. festucetosum und des C.-E. typicum erwähnten *Cladonia*-Arten.

In einigen Aufnahmen der Typischen Subvariante fehlt *Erica tetralix*, aber *Vaccinium uliginosum* ist vorhanden. Da sie standörtlich und in ihrer floristischen Zusammensetzung den Aufnahmen mit *Erica tetralix* ähneln, sind sie zum C.-E. ericetosum gestellt worden.

Ergänzungen zu Tabelle 3: außerdem in Spalte 1: *Achillea millefolium* r, *Campylopus introflexus* r, *Cerastium holosteoides* r, *Cladonia rangiformis* r, *Dryopteris carthusiana* r, *Elymus arenarius* r, *Epilobium parviflorum* r, *Euphrasia stricta* agg. r, *Eurhynchium striatum* +, *Galium verum* +, *Geranium dissectum* r, *Hieracium lachenalii* r, *Hippophae rhamnoides* +, *Homalothecium lutescens* r, *Jasione montana* v. *litoralis* r, *Lathyrus pratensis* r, *Leontodon hispidus* r, *Linaria vulgaris* +, *Plagiothecium denticulatum* r, *Plantago lanceolata* +, *Ptilidium ciliare* r, *Rhytidiadelphus triquetrus* r, *Taraxacum officinale* agg. r, *Thalictrum minus* r, *Vicia grandiflora* r, *V. lathyroides* r; Spalte 2: *Cladonia foliacea* l, *Cl. mitis* l, *Cl. rangiformis* l, *Cl. verticillata* v. *cervicornis* l, *Dryopteris carthusiana* l, *Hieracium lachenalii* l, *Rhytidiadelphus triquetrus* l; Spalte 3: *Achillea millefolium* r, *Cerastium holosteoides* r, *Epilobium parviflorum* r, *Eryngium maritimum* +, *Hippophae rhamnoides* +, *Leontodon hispidus* r, *Linaria vulgaris* l, *Plantago lanceolata* +, *Rhinanthus serotinus* r, *Vicia cracca* +, *V. lathyroides* +; Spalte 4: *Cladonia anomaea* l, *Cl. mitis* l, *Corynephorus canescens* l, *Plantago lanceolata* l, *Vicia cracca* l; Spalte 6: *Cladonia anomaea* +, *Eurhynchium striatum* +, *Hippophae rhamnoides* +, *Plagiothecium undulatum* +, *Rubus laciniatus* +; Spalte 8: *Barbilophozia barbata* r, *Campylopus introflexus* r, *Galium hircynicum* r, *Ptilidium ciliare* r, *Rosa pimpinellifolia* r; Spalte 9: *Cladonia floerkeana* +, *Cl. pleurota* +, *Cl. verticillata* v. *verticillata* +, *Dicranum polysetum* +, *Plagiothecium undulatum* +, *Polytrichum commune* +, *Vicia lathyroides* +; Spalte 10: *Galium hircynicum* l; Spalte 13: *Agropyron repens* r, *Campylopus introflexus* r, *Cladonia anomaea* r, *Cl. foliacea* r, *Rubus fruticosus* agg. r; Spalte 14: *Agrostis vinealis* r, *Cladonia floerkeana* r, *Cl. foliacea* +, *Cl. mitis* r, *Cl. pleurota* r, *Cl. subcervicornis* r, Spalte 15: *Linaria vulgaris* l; Spalte 16: *Dicranum polysetum* r, *Eriophorum angustifolium* r, *Hydrocotyle vulgaris* +, *Juncus effusus* r, *Rubus nemorosus* r, *Senecio viscosus* r, *Vaccinium vitis-idaea* r; Spalte 17: *Carex distans* r, *Cerastium holosteoides* r, *Dicranum polysetum* r, *Ptilidium ciliare* r; Spalte 18: *Cephaloziella* spec. l; Spalte 19: *Asparagus officinalis* r, *Cladonia pleurota* r, *Stellaria uliginosa* r; Spalte 20: *Agrostis canina* +; Spalte 21: *Cephaloziella* spec. 1.

Die römischen Zahlen sowie + und r stehen für folgende Stetigkeitsklassen: V (> 80 - 100%), IV (> 60 - 80%), III (> 40 - 60%), II (> 20 - 40%), I (> 10 - 20 %), + (> 5 - 10%), r (bis 5%).

Tab. 3: Synthetische Übersicht über das Carici arenariae-Empetretum Tx. et Kawamura auf den Ostfriesischen Inseln (Abkürzungen s. Ergänzungen zu Tab. 1a).

Syntaxonnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Mittlere Artenzahl	18,3	23,6	17,3	21,7	12	12,1	12,3	10	13,5	11,8	10	11,3	8,9	12,8	11,4	9,5	12,4	17,3	13,2	15,6	14,5	
Anzahl der Aufnahmen	70	5	20	6	3	17	9	98	19	5	2	3	90	29	20	32	38	6	31	10	4	
Ch Ass	<i>Empetrum nigrum</i>	V	V	V	V	3	V	V	V	V	2	3	V	V	V	V	V	V	V	V	V	4
D1, dv/sv	<i>Festuca rubra arenaria</i>	IV	III	IV	V	3				V				r	V			+				
	<i>Hieracium umbellatum</i>	IV	IV	IV	V		V				2			+		+						
	<i>Lotus corniculatus</i>	III	II	IV	I										r						r	
	<i>Galium mollugo</i>	III	III	III	I					+												
	<i>Viola canina</i>	III	III	III	II					+												
	<i>Rubus caesius</i>	III	I	II				V				3										
dv	<i>Polypodium vulgare</i>	V	V			3	V	V	V	V												
dsv	<i>Cladonia ciliata</i>	IV		V					III					IV				I			+	
	<i>Cladonia portentosa</i>	II		IV					I					IV				V			+	
	<i>Cladonia gracilis</i>	I		I					IV					II				II				
D2, dv	<i>Carex nigra</i>													V	IV	IV						
	<i>Nardus stricta</i>													V	II	III					I	
	<i>Phragmites australis</i>													III	II	II						
	<i>Juncus conglomeratus</i>													II	I	II						I
D3	<i>Erica tetralix</i>																	V	V	IV	V	4
	<i>Vaccinium uliginosum</i>																	I	V	III	V	4
dv	<i>Aulacomnium palustre</i>												r	+							IV	4
	<i>Carex trinervis</i>																				IV	4
dsv	<i>Sphagnum fimbriatum</i>																r					3
	<i>Sphagnum palustre</i>																					3
	<i>Calliergon stramineum</i>																					3
	<i>Sphagnum fallax</i>																					1
DV	<i>Carex arenaria</i>	V	V	V	V	3	V	V	V	V	2	3	V	V	V	V	IV	V	V	V	IV	
	<i>Salix repens argentea</i>	II	III	III	V	1	IV	III	II	II	1		II	III	V	V	V	IV	IV	V	V	4
Ch K/O	<i>Hypnum julandicum</i>	V	V	IV	V	2	IV	V	V	V	2	3	IV	V	II	III	IV	V	V	V	V	1
	<i>Luzula campestris</i>	III	I	III	III	2	I	II	I	II	III	1	I	II	+	+	IV	II	V	III	I	
	<i>Veronica officinalis</i>	I	III	II	II			r	r	+	I		r	+			r	r	r	r	+	
	<i>Danthonia decumbens</i>	+	I	r	II			r	r	+			r	+		III	II	IV	II	II	+	
	<i>Festuca tenuifolia</i>	II		I		1	I	IV	II	II	I	1	2	III	II	II	r	I	III	IV	III	
	<i>Calluna vulgaris</i>	r	r			1	+	II	II	II	1	1	1	II	II	I		II	V	III	II	
	<i>Potentilla erecta</i>	r			I			r	+				+	r	r		r	I	I	I	III	3
	<i>Luzula multiflora</i>																	I				
B	<i>Dicranum scoparium</i>	V	V	III	V	2	IV	IV	V	V	IV	1	3	IV	V	II	II	III	V	V	IV	2
	<i>Pleurozium schreberi</i>	II	II	II	IV	1	IV	IV	IV	IV	II	1	2	IV	V	+	+	II	V	IV	V	1
	<i>Scleropodium purum</i>	IV	I	III	III	1	III	V	IV	II	III	1	3	III	II	r	+	+	III	III	IV	IV
	<i>Lophocolea bidentata</i>	III	III	II	III	1	II	III	II	II	II	1	1	I	II	+	+	+	I	II	III	3
	<i>Agrostis tenuis</i>	III	V	IV	IV	2	III	III	II	II	II	1	II	II	V	IV	IV	IV	I	III	I	
	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	III	IV	III	IV	1	II	II	I	I	III	1	1	I	II	II	III	IV	II	III	II	
	<i>Holcus lanatus</i>	III	II	II	II	1	+	+	+	+	1	1	1	I	II	II	II	II	I	II	II	
	<i>Ammophila arenaria</i>	V	IV	IV	II	2	V	IV	III	IV	II	1	1	II	III	r	r	+	+	+		
	<i>Poa pratensis</i>	III	III	IV	III	1		I	r	+	II	1	1	I	r	II	r	+	I	I	r	
	<i>Sorbus aucuparia</i>	II	I	+	II		I	II	+	II				+	I	+	+	r	r	r	+	
	<i>Stellaria graminea</i>	I	I	II	II	1											r	r	r	r	+	
	<i>Hylacomium splendens</i>	I	II	I			I	I	+	+					r	r	r	r	r	r	+	
	<i>Koeleria arenaria</i>	II	II	II	III	1			r	r	r				I							+
	<i>Hypochaeris radicata</i>	I	I	I	I		+		r	r					r							
	<i>Cladonia phyllophora</i>	r	r	r	II				+	+				r	I				I	r	r	
	<i>Cladonia fimbriata</i>	r		+	I		+	r	+	+				r	r		r		r	r	+	
	<i>Cladonia furcata</i>	+	III	I	III	+		r	+	+				r	III				II	r	r	
	<i>Cladonia scabriuscula</i>	III	III	I	IV		I	r	III	II				II	III			r	r	II	r	+
	<i>Hypnum lacunosum</i>	III	V	II	V	II	I	I	I	II	II	1		II	III	r	+	+	+	V	+	+
	<i>Cladonia chlorophaea</i> agg.	+	II	I	III	1	I	I	I	III				+	II	r	r	I	r	II	+	I
	<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	II	I	I	II		+	+	+	+	II		1	+	+	+	+	+	II	I	r	II
	<i>Brachythecium rutabulum</i>	II	I	II	I		II	I	I	+		1		+	+	+	+	+	+	I	II	+
	<i>Hypnum cupressiforme</i>	II	II	II	II		II	II	+	+				+	+	+	+	+	+	III	r	+
	<i>Eurhynchium praelongum</i>	+	I	r			I	I	+	+			2		r					+	I	II
	<i>Betula pubescens</i>	r	I	r	r		+	+	+	+				I	I						I	+
	<i>Lophocolea heterophylla</i>				I			I	r	r				+						I	I	I
	<i>Sanionia uncinata</i>			+	I				r	+	II			+	r				III	III	I	I
	<i>Calamagrostis epigejos</i>	r	I	r					r	+							r	+	+	+	+	+
	<i>Cladonia spec.</i>	r							r				1	+	+	r	r	r	r	r	+	2
	<i>Betula pendula</i>	r							r					1	r	r	+				I	II
	<i>Hypogymnia physodes</i>				I				r					r	r	r				r	I	r
	<i>Avenella flexuosa</i>	r			I	1			I	I			1	+							r	+
	<i>Cladonia subulata</i>	r	I		I				I	I				r	r						I	r
	<i>Lonicera periclymenum</i>	I		r		1	I		+							+	II					
	<i>Hieracium pilosella</i>	I	I	I	I						II			r	r	r						
	<i>Peltigera canina</i>	r	I	+	I						+	II			r	r		r				
	<i>Peltigera polydactyla</i>	+							+	I	+									+	II	r
	<i>Epilobium angustifolium</i>	r					+	I	+		+	I								+		
	<i>Mnium hornum</i>	r							+		+				r							I
	<i>Populus tremula</i>	r		r					r						r	I						
	<i>Rosa rugosa</i>	+					+		r									r				
	<i>Rosa canina</i>	+	I	r				I	r													
	<i>Polytrichum formosum</i>	r							r						r			+	I			
	<i>Trientalis europaea</i>	r					+		r						r							+
	<i>Agrostis stolonifera</i>		I	+					r						r					r		
	<i>Cladonia glauca</i>		I						r	I					r							r
	<i>Carex flacca</i>								r						r		+					r
	<i>Polytrichum juniperinum</i>						+															

Aulacomnium palustre-Variante

Diese Variante vermittelt auf Norderney zum *Empetro-Ericetum tetralicis*, aus dem die Gesellschaft vermutlich infolge exogener Sukzession hervorgegangen ist. Wie ein von HÜSING (1993) durchgeführter Vergleich zeigt, war das *Empetro-Ericetum* auf Norderney bis vor ca. 15 Jahren noch sehr großflächig ausgebildet. Heute werden viele dieser Flächen von Beständen bedeckt, die sich dem C.-E. *ericetosum* zuordnen lassen. Ursache für den Rückgang des *Empetro-Ericetum* bzw. das verstärkte Eindringen von *Empetrum nigrum* ist das Austrocknen der anmoorigen Dünentäler in den oberen Bodenlagen. Dies kann auf eine Grundwasserabsenkung zurückgeführt werden, die durch Trinkwassergewinnung am nahegelegenen Wasserwerk hervorgerufen wurde (vgl. HOBOHM 1991: 14). *Empetrum nigrum* konnte erst nach Austrocknung des Oberbodens großflächig in das *Empetro-Ericetum* eindringen, da seine Wurzeln kein ausgedehntes Interzellulärsystem besitzen und daher durch längerfristige Überflutung oder Staunässe geschädigt werden (BELL & TALLIS 1973).

Innerhalb der *Aulacomnium*-Variante sind eine Typische (Tab. 2, Syntaxonnr. 20, Aufn.-nr. 34-36) und eine *Sphagnum*-Subvariante (Syntaxonnr. 21, Aufn.-nr. 37-38) zu unterscheiden. Insbesondere die *Sphagnum*-Subvariante mit den Differentialarten *Sphagnum fimbriatum*, *S. palustre*, *S. molle* und *Calliergon stramineum* deutet auf die oben skizzierten syndynamischen Vorgänge hin.

Die *Sphagnum*-Subvariante zeichnet sich nicht nur durch das Vorhandensein der genannten Differentialarten aus, sondern zusätzlich durch das fast vollständige Fehlen der sonst hochsteten Begleiter *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi*, *Scleropodium purum* und *Agrostis tenuis*. Auch *Carex arenaria* fehlt, und die Kennarten der übergeordneten Syntaxa (Calluno-Ulicetalia/Nardo-Callunetea) sind nur durch *Potentilla erecta* und (in einer Aufnahme) *Hypnum jutlandicum* vertreten, so daß die hier getroffene Zuordnung der Variante in Frage gestellt werden kann. Es fehlen jedoch auch die Kennarten der *Oxycocco-Sphagnetea*, die eine Zuordnung zum *Ericion tetralicis* rechtfertigen würden.

Offensichtlich handelt es sich bei dieser Subvariante um eine echte Übergangsphase zwischen *Ericetum* und *Empetretum*. Die hier skizzierten Sukzessionsvorgänge werden überlagert von einer Entwicklung zum Birkenbuschwald. Dies deutet sich durch zahlreich vorhandenen Jungwuchs von *Betula pubescens* und *B. pendula* an, der vermutlich zu einem zunächst *Empetrum*-reichen Birkenbuschwald aufwachsen wird (vgl. HÜSING 1993).

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird eine syntaxonomische Gliederung des *Carici arenariae-Empetretum* Tx. et Kawamura 1975 der Ostfriesischen Inseln vorgestellt. Insgesamt werden 517 Vegetationsaufnahmen folgenden vier Subassoziationen zugeordnet: *Carici-Empetretum festucetosum *arenariae* Dierßen ex Mühl 1993, C.-E. *typicum* de Smidt 1977, C.-E. *caricetosum nigrae* Mühl 1993 und C.-E. *ericetosum tetralicis* de Smidt 1977. Innerhalb der Subassoziationen lassen sich jeweils mehrere Varianten und Subvarianten unterscheiden. Die einzelnen Syntaxa werden anhand von 120 exemplarisch ausgewählten Vegetationsaufnahmen (Tab. 1a, 1b, 2) vorgestellt. In einer synthetischen Übersichtstabelle (Tab. 3) wird das gesamte Aufnahmematerial zusammengefaßt. Außerdem werden die floristischen und ökologischen Besonderheiten der einzelnen Syntaxa dargestellt.

6. Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Akad. Oberrat H. v. Glahn (Oldenburg) für die engagierte Betreuung dieser Arbeit sowie die kritische Durchsicht des Manuskripts. Außerdem danke ich Herrn Dipl.-Biol. T. Homm (Oldb.) für seine Unterstützung bei der Determination der Moose. Den Herren Dr. A. Gerlach (Oldb.) und Dipl.-Biol. R. Neuhaus (Kiel) danke ich für Hinweise zu ökologischen Gegebenheiten der Krähenbeerheiden auf den Ost- bzw. Nordfriesischen Inseln. Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe Terrestrische Ökologie möchte ich für manche nützliche Anregung danken.

- BACKHAUS, H. (1943): Die ostfriesischen Inseln und ihre Entwicklung. - Schr. wirtschaftswiss. Ges. zum Studium Nieders. N. F. **12**: 1-143. Oldenburg.
- BARCKHAUSEN, J. (1969): Entstehung und Entwicklung der Insel Langeoog. - Oldenburger Jahrbuch **68**: 239-281. Oldenburg.
- BARENDREGT, A. (1982): The coastal heathland vegetation of the Netherlands and notes on inland *Empetrum* heathland. - Phytocoenologia **10** (4): 425-462. Stuttgart, Braunschweig.
- BARKMAN, J. J. (1990): Ecological differences between *Calluna*- and *Empetrum*-dominated dry heath communities in Drenthe, The Netherlands. - Acta Bot. Neerl. **39** (1): 75-92.
- BARKMAN, J. J., J. MORAVEC & S. RAUSCHERT (1986): Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur. - Vegetatio **67**: 145-195. Den Haag.
- BELL, J. N. B. & J. H. TALLIS (1973): Biological flora of the British Isles. *Empetrum nigrum* L. - J. Ecol. **61**: 289-305. Oxford.
- BÖCHER, T. W. (1943): Studies on the plant geography of the north-atlantic heath formation. II. Danish dwarf shrub communities in relation to those of northern europe. - Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Skr. **2** (7): 1-130. Kopenhagen.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. - 3. Aufl. (1. Aufl. 1928): 865 S. Wien, New York.
- DIEREN, J. W. VAN (1934): Organogene Dünenbildung. Eine geomorphologische Analyse der Dünenlandschaft der westfriesischen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. - Dissertation Amsterdam: 304 S. Den Haag (Nijhoff).
- DIERSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). - 241 S. Darmstadt.
- DIERSEN, K. unter Mitarbeit von H. v. GLAHN, W. HÄRDLE, H. HÖPER, U. MIERWALD, J. SCHRAUTZER & A. WOLF (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. - Schriftenr. des Landesamtes für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein **6** (2. Aufl.): 157 S. Kiel.
- EHRENDORFER, F. (Hrsg.) (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - 2., erw. Aufl.: 318 S. Stuttgart (Fischer).
- ELLENBERG, H. (1956): Grundlagen der Vegetationsgliederung. 1. Teil: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. (= Bd. IV/1 der „Einführung in die Phytologie“ von H. WALTER.) - 136 S. Stuttgart (Ulmer).
- FOCKE, W. O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der Flora der ostfriesischen Inseln. - Abh. Naturwiss. Ver. Bremen **3** (3): 305-323. Bremen.
- FRAHM, J.-P., W. FREY (1987): Moosflora. - 2., überarb. Aufl.: 525 S. Reihe UTB. Stuttgart (Ulmer).
- FUKAREK, F. (1961): Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. - Pflanzensoziologie **12**: 1-321. Jena.
- GARVE, E. & D. LETSCHERT (1991): Liste der wildwachsenden Farn- und Blütenpflanzen Niedersachsens (1. Fassung vom 31. 12. 1990). - Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen **24**: 1-152. Hannover.
- GLAHN, H. von (1968): Der Begriff des Vegetationstyps im Rahmen eines allgemeinen naturwissenschaftlichen Typenbegriffes. - In TÜXEN, R. (Hrsg.): Pflanzensoziologische Systematik. - Ber. Internat. Sympos. Internat. Vereinig. Vegetationskunde **1964**: 1-14. Den Haag (Junk).
- GRAEBNER, P. (1925): Die Heide Norddeutschlands und die sich anschließenden Formationen in biologischer Betrachtung. - In ENGLER, A. & O. DRUDE (Hrsg.): Die Vegetation der Erde V. 2. Aufl. Leipzig (Engelmann).
- HAGERUP, O. (1946): Studies on the Empetraceae. - Kgl. Danske Vidensk. Selskab, Biol. Meddelelser **20** (5): 1-49. Kopenhagen.
- HARTOG, C. DEN (1951): De plantensociologische structuur van de Binnen-Geul. - Nederl. Kruidk. Archief **58**: 141-175. Amsterdam.
- HEYKENA, A. (1965): Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee. - Mitt. Arbeitsgem. Flor. Schleswig-Holstein u. Hamburg **13**: 1-135. Kiel.
- HOBBOHM, C. (1991): Die Vegetation von Norderney. - Dissertation Univ. Hannover: 150 S.
- HÜSING, C. (1993): Birkenbuschwälder und ihre Kontaktgesellschaften auf den ostfriesischen Inseln Borkum und Norderney unter vorwiegend synsystematischen und syntaxonomischen Gesichtspunkten. - Diplomarbeit Carl-von-Ossietzky-Univ. Oldenburg: 73 S.
- ISERMANN, M. (1991): Vergleichende Untersuchungen zur Dünenvegetation auf Spiekeroog. - Diplomarbeit Univ. Bremen: 78 S.
- ISERMANN, M. & H. CORDES (1992): Changes in dune vegetation on Spiekeroog (East Friesian Islands) over a 30 year period. - In CARTER, R. W. G., T. G. F. CURTIS & M. J. SHEENY-SKEFFINGTON (Hrsg.): Coastal Dunes. Proc. third Europ. Dune Congr., Galway/Ireland, 17.-21. June 1992. - S. 201-209. Rotterdam/Brookfield (Balkema).
- JESCHKE, L. (1962): Vegetationskundliche Beobachtungen in Listland (Insel Sylt). - Beitr. Bezirks-Naturkundemuseum **1**: 67-84. Stralsund.
- KNAUER, N. (1953): Untersuchungen der Pflanzengesellschaften auf Föhr. - Dissertation Christian-Albrechts-Univ. Kiel: 143 S.

- KONRAD, C. (1984): Vegetationskundliche Untersuchungen in Dünentälern auf Listland. - Staats-examensarbeit Christian-Albrechts-Univ. Kiel: 41 S.
- LACHE, D.-W. (1976): Umweltbedingungen von Binnendünen- und Heidegesellschaften im Nordwesten Mitteleuropas. - *Scripta Geobotanica* **11**: 96 S. Göttingen.
- LIBBERT, W. (1940): Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darß (Vorpommern). - *Repert. spec. nov. reg. vegetab. Beih.* **64**: 1-95. Berlin-Dahlem.
- LÖTSCHERT, W. (1968): Krähenbeerheiden und Dünenbildung durch die Krähenbeere (*Empetrum nigrum* L.). - *Natur und Museum* **98** (10): 425-429. Frankfurt/Main.
- LOHMEYER, W. (1975): Über Sproßkolonien auf Flugsand- und Kiesböden. - *Natur und Landschaft* **59** (2): 39-42. Stuttgart.
- MELTZER, J. (1941): Duinbosschen. - *Nederl. Kruidk. Archief* **51**: 67-69. Amsterdam.
- MÜHL, M. (1993): Untersuchungen zur Synsystematik der Krähenbeerheiden auf den Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung von synökologischen und synchorologischen Aspekten. - Diplomarbeit Carl-von-Ossietzky-Univ. Oldenburg: 76 S.
- NÖLDEKE, C. (1872): Flora der ostfriesischen Inseln mit Einschluss von Wangeroog. - *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* **3** (1): 93-198. Bremen.
- OBERDORFER, E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 6. Aufl.: 1050 S. Stuttgart (Ulmer).
- PASSARGE, H. (1964): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I. - *Pflanzensoziologie* **13**: 324 S. Jena.
- POTT, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. - 427 S. Reihe UTB. Stuttgart (Ulmer).
- PREISING, E. (1949): Nardo - Callunetea: Zur Systematik der Zwergstrauch-Heiden und Magertriften Europas mit Ausnahme des Mediterran-Gebietes, der Arktis und der Hochgebirge. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* **1**: 12-25. Rinteln.
- RAABE, E.-W. (1964): Die Heidetypen Schleswig-Holsteins. - *Die Heimat* **71** (6): 169-175. Neumünster.
- RAABE, E.-W. (1981): Über Heiden auf der jütischen Halbinsel. - In SCHWABE-BRAUN, A. (Hrsg.): *Vegetation als anthropo-ökologischer Gegenstand*. - *Ber. Internat. Sympos. Internat. Vereinig. Vegetationskunde* **1971**: 217-236. Vaduz (Cramer).
- RUNGE, F. (1979): Dauerquadrat-Untersuchungen von Küsten-Assoziationen. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* **21**: 59-73. Göttingen.
- SEEDORF, H. H. & H.-H. MEYER (1992): *Landeskunde Niedersachsen*. Bd. 1: Historische Grundlagen und naturräumliche Ausstattung. - 517 S. Neumünster (Wachholtz).
- SMIDT, J. T. DE (1977): Heathland vegetation in the Netherlands. - *Phytocoenologia* **4** (3): 258-316.
- TÜRK, W. (1991): Beitrag zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse der Nordfriesischen Insel Amrum. Pflanzengesellschaften der Geest und Marsch. - *Tuexenia* **11**: 149-170. Göttingen.
- TÜXEN, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen* **3**: 1-170. Hannover.
- TÜXEN, R. (1955): Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* **5**: 155-176. Stolzenau.
- TÜXEN, R. & Y. KAWAMURA (1975): Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen *Genisto-Callunetum*. - *Phytocoenologia* **2** (1/2): 87-99. Stuttgart, Lehre.
- TÜXEN, R. & A. NEUMANN (1956): Vegetationskarte der Ostfriesischen Inseln: Baltrum (1: 10.000). - Bundesanstalt f. Vegetationskartierung Stolzenau/Weser.
- TÜXEN, R., S. JAHN & A. NEUMANN (1949): Vegetationskarte der Ostfriesischen Inseln: Spiekeroog (1: 10.000). - Zentralstelle für Vegetationskartierung, Stolzenau/Weser (unveröff.).
- WEBER, H. E. (1988): Zur praktischen Anwendung des Codes der pflanzensoziologischen Nomenklatur und Vorschläge zur Ergänzung der Regeln. - *Tuexenia* **8**: 383-392. Göttingen.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt-marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. - *Dissertation Rijks-Univ. Utrecht*: 131 S.
- WESTHOFF, V. (1990): Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der Westfriesischen Inseln. - *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **2**: 11-23. Hannover.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD (1975): *Plantengemeenschappen in Nederland*. - 2. Aufl. (1. Aufl.: 1969). Zutphen (Thieme).
- WIEMANN, P. & W. DOMKE (1959): Vegetationsübersicht der ostfriesischen Insel Spiekeroog (1: 5.000). - Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg.
- WILMANN, O. (1989): *Ökologische Pflanzensoziologie*. - 4. Aufl.: 378 S. Reihe UTB. Heidelberg, Wiesbaden (Quelle & Meyer).
- WIRTH, V. (1980): Flechtenflora. - 552 S. Reihe UTB. Stuttgart (Ulmer).

Anschrift der Verfasserin:

Martina Mühl, FB Biologie der Carl-von-Ossietzky-Universität, AG Terr. Ökologie,
Postfach 2503, D-26111 Oldenburg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Drosera](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [1993](#)

Autor(en)/Author(s): Mühl Martina

Artikel/Article: [Zur Synsystematik der Krähenbeerheiden auf den Ostfriesischen Inseln 11-32](#)