©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 22	Fasc. 2	289—316	30. 9. 1982

Aus dem Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz in Graz

Erica-reiche Silikat-Föhrenwälder in den östlichen Zentralalpen (III): überregionaler Vergleich

Von

Arnold ZIMMERMANN *)

Mit 6 Abbildungen

Eingelangt am 2. Juli 1981

Key words: Geobotany, plant sociology, synecology, syngenesis, Vaccinio-Pinetum ericetosum. — *Erica carnea*. — Vegetation of eastern Central Alps, Austria, Europe.

Summary

ZIMMERMANN A. 1982. Silicate-pine-forests, rich in *Erica carnea*, in the eastern Central Alps (III): comparison beyond the region. — Phyton (Austria) 22 (2): 289—316, with 6 figures. — German with English summary.

In part III of this publication series it will be attempted to give an ecological and syngenetic interpretation of the acid-soil *Erica*-pine-forest (Vaccinio-Pinetum ericetosum). This will be based on the results of my own investigations in Styria, Lower Austria and Carinthia, published in the first two parts of this series (ZIMMERMANN 1981a, b) and data from literature dealing with southern, western and outer alpine areas to round up the picture.

The area of the silicate-pine forest, rich in *Erica carnea* extends well over several degrees of latitude, but is scattered in isolated subareas. This corresponds to its spreading out into geographic variants. Among the variants influenced by edaphic factors, the *Sphagnum*-variant (Vaccinio-Pinetum ericetosum Var. of *Sphagnum quinquefarium*) is the most strange, although it is almost exclusively anthropogenic.

The autochthone silicate-*Erica*-pine-forest is totally pushed out on to the steep slopes, where it is also tied to an extremely poor soil.

---

*) Dr. Arnold ZIMMERMANN, Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Heinrichstraße 5, A-8010 Graz, Austria.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

The gradient of continental distribution may be said to comprise "moderate subcontinental" to "moderate oceanic" ranges.

Syngenetically the autochthone acid-soil *Erica*-pine-forest may be explained as a remnant of similar late glacial and early postglacial heath-forests. In this respect the surprisingly high soil acidity tolerance of *Erica carnea* must be mentioned, which is probably a break-through of a phylogenetically established relictic behavior pattern.

Zusammenfassung

ZIMMERMANN A. 1982. *Erica*-reiche Silikat-Föhrenwälder in den östlichen Zentralalpen (III): überregionaler Vergleich. — Phyton (Austria) 22 (2): 289—316, mit 6 Abbildungen. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

In Teil III dieser Publikationsreihe wird versucht, den bodensauren Schneeheide-Föhrenwald (Vaccinio-Pinetum ericetosum) ökologisch und syngenetisch zu interpretieren. Dieser Versuch gründet sich auf die in den ersten beiden Abschnitten dieser Serie veröffentlichten eigenen Untersuchungen in der Steiermark, in Niederösterreich und Kärnten (ZIMMERMANN 1981 a, b) sowie, um das Bild abzurunden, auf Daten des Schrifttums, die sich auf süd-, west- und außeralpine Arealteile beziehen.

Das Areal des *Erica*-reichen Silikat-Föhrenwaldes erstreckt sich zwar über mehrere Breitegrade hinweg, ist aber in einzelne Splitterareale aufgelöst. Dem entspricht seine Auffächerung in geographische Varianten. Unter den edaphisch bedingten ist die *Sphagnum*-Variante (Vaccinio-Pinetum ericetosum Var. von *Sphagnum quinquefarium*) die eigenartigste, wenngleich sie fast ausschließlich anthropogener Natur ist.

Der autochthone Silikat-Schneeheide-Föhrenwald ist gänzlich ins Steilrelief abgedrängt, wo er zusätzlich an extrem nährstoffarmes Substrat gebunden ist.

Der Kontinentalitätsgradient *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder dürfte den Bereich von „schwach subkontinental" bis zu „mäßig ozeanisch" umspannen.

Syngenetisch dürfte der autochthone bodensaure Schneeheide-Föhrenwald als Restäquivalent spätglazialer und frühpostglazialer Heidewälder zu deuten sein. In diesem Zusammenhang ist die erstaunlich hohe Säuretoleranz der Schneeheide hervorzuheben, worin möglicherweise ein altes, phylogenetisch verankertes „Reliktverhalten" zum Durchbruch kommt.

1. Vorbemerkung

Das in den ersten beiden Teilen dieser Serie (ZIMMERMANN 1981 a, b) vorgelegte Aufnahmematerial aus Steiermark, Niederösterreich und Kärnten führt zu folgender prinzipieller Überlegung: Können wir den *Erica*-reichen Silikat-Föhrenwald als eine ± zufällige Einzelerscheinung, ein bloßes Kuriosum abtun — oder verbergen sich in diesem eigenartigen Vegetationskomplex weiterreichende Fragestellungen? An diesem Grund-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

gedanken wird sich die Auswertung und Zusammenfassung der bisher veröffentlichten Aufnahmedaten zu orientieren haben. Insofern ist dieser III. Teil als „Diskussionsteil" der gesamten Abhandlung zu verstehen, als der Versuch, aus vergleichenden Felduntersuchungen und einschlägiger Literatur ein Gesamtbild von Areal, Soziologie, Synökologie und Syngenese bodensaurer Schneeheide-Föhrenwälder zu gewinnen.

2. Areal

Der Auflösung des geschlossenen randalpinen Areales von *Erica carnea* L. (= *E. herbacea* L.) in den Zentralalpen (Abb. 1) entspricht eine

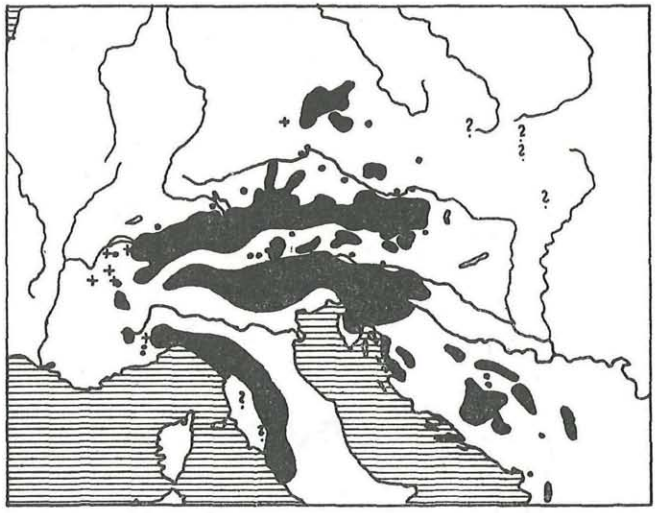

Abb. 1. Verbreitung von *Erica carnea* L. (= *E. herbacea* L.); nach Meusel & al. 1978, leicht verändert; + = Vorkommen erloschen

punktuelle Verbreitung des Silikat-Schneeheide-Föhrenwaldes in dieser Region (Abb. 2). Im Gegensatz zu der oft geradezu landschaftsbeherrschenden Position basiphiler Erico-Pineten ist das azidophile Vaccinio-Pinetum ericetosum nur selten wirklich flächig verbreitet. Dabei ist von den ausgedehnten Beständen in den Serpentingebieten Serbiens und Bosniens abzusehen, da diese — ebenso wie z. B. die Serpentin-Föhrenwälder der Steiermark (Eggler 1955, Maurer 1966) oder diejenigen des nordbayerischen Fichtelgebirges (Gauckler 1954) — substratgebundene Reliktgesellschaften ganz besonderer Prägung sind. Soweit bekannt, dürften die Schwerpunkte des azidophilen Schneeheide-Föhrenwaldes im Granit-, Quarzphyllit- und Quarzporphyrgebiet um Brixen und Bozen liegen (vgl.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

hiezu CAJANDER 1909, PUTZER 1967, MAYER & HOFMANN 1969, PEER 1973, 1975a, b, 1980, CLEMENTI 1979). Von hier setzt sich dieser Waldtyp inselhaft-disjunkt in die östlichen Zentralalpentäler fort (MAYER 1970, 1974, ZIMMERMANN 1975, 1981a, b). Gegen Westen sind die Vorkommen offenbar noch stärker zersplittert (ELLENBERG & KLÖTZLI 1972, SCHWEINGRUBER 1974, KLÖTZLI 1975, BARBERO & OZENDA 1979). Von weit abgesprengten außeralpinen Arealteilen geben uns die Arbeiten von BRAUN-BLANQUET 1926, REINHOLD 1944, LUTZ 1950, OBERDORFER 1957, SCHUBERT 1960, KNOLL 1961, BRESINSKY 1965, MIKYŠKA & al. 1968—1972 und MORAVEC & NEUHÄUSL 1976 Kenntnis.

Abb. 2. Verbreitung bodensaurer Schneeheide-Föhrenwälder in den Alpen und im außeralpinen Grundgebirge (Schrägschraffuren) in Beziehung zum letzteiszeitlichen Gletscherhochstand (dicke Umgrenzungslinien) und zu lokalen Waldrefugien; Orig., zusammengestellt nach Literaturangaben und eigenen Unterlagen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Kurz zusammengefaßt ergibt sich somit folgende Schwerpunktverteilung excl. der Serpentingebiete (Abb. 2): Südalpines Granit- bzw. Quarzporphyrgebiet und östliche Zentralalpentäler — böhmisch-ostbayerisch-sächsisches Grundgebirge — Berner Oberland — Seealpen (?). Die skizzierten „Verbreitungsbahnen" postulieren keine chorogenetischen Zusammenhänge (etwa im Sinne eines „Ausbreitungszentrums Südtirol"), da ja (rezente) „Auffüllung" des Silikatareales von angrenzenden Karbonat-Erico-Pineten, wie z. B. im Semmeringgebiet oder in der Raabklamm (ZIMMERMANN 1975, 1981 a bzw. PRATL 1970), durchaus denkbar erscheint; ebenso sind mancherorts Reliktpositionen in situ denkbar (vgl. hiezu Kap. 4). Nicht zuletzt hat schließlich anthropogene Waldverwüstung zur (lokalen) Erweiterung des Silikatareales der Schneeheide bzw. des Schneeheide-Föhrenwaldes beigetragen; wiederum bieten u. a. Bestände der Raabklamm hiefür ein Beispiel (ZIMMERMANN 1981 a).

3. Soziologie und Synökologie

3.1. Gliederungsprinzipien

Wie schon in den ersten beiden Teilen der Abhandlung betont wurde, sind die *Erica*-reichen Silikat-Föhrenwälder im Rahmen dieser Thematik zunächst als (vom Substrat her) ökologisch determinierte Serie gefaßt. Wir haben daher aus soziologischer Sicht eine beträchtliche regionale Differenzierung zu erwarten. Aus dem über mehrere Breitengrade sich erstreckenden Areal resultiert denn auch eine starke Auffächerung in geographische „Varianten" unterschiedlicher synsystematischer Wertigkeit. MAYER 1974 hat sie für südliche und östliche Alpenteile übersichtlich zusammengestellt. ELLENBERG & KLÖTZLI 1972 sowie KLÖTZLI 1975 bringen eine Gesamtübersicht über die Föhrenwaldgesellschaften der Schweiz, worin auch die bodensauren Schneeheide-Typen enthalten sind. Die Reliktföhrenwälder des herzynischen Florengebietes, in denen *Erica carnea* ebenfalls vorkommt, sind hauptsächlich von tschechischen Autoren (MIKYŠKA 1964, MIKYŠKA & al. 1968—1972) näher untersucht worden.

Trotz synthetischer Teilbearbeitungen bringt eine umfassende Synsystematik *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder über 4 Breitengrade hinweg zahlreiche Unschärfen mit sich, speziell bei Anwendung eines streng hierarchisch aufgebauten Ordnungsprinzips (dazu z. B. EHRENDORFER 1954). Einer übersichtlich gestuften Ordnungsreihe stellen sich nicht allein zahlreiche Übergänge und mannigfache Verzahnungen hinderlich entgegen; besonders erschwerend wirkt sich auch die Überschneidung großräumig wirksamer Standortsgradienten (Großklima) mit lokalen Standortsfaktoren (Kleinklima, Substrat u. s. f.) aus. Zur klaren Unterscheidung der von mir untersuchten Einheiten mögen daher die in Tab. 1 schematisch zusammengestellten, auf bestimmte ökologische (geographische) Gradienten ansprechenden „Indikatorgruppen" dienlich sein.

Tabelle 1

Differenzierungsmuster bodensaurer Schneeheide-Föhrenwälder

DIFFERENZIERUNGSSTUFE	INDIKATORART bzw. -GRUPPE	ÖKOL. GRADIENT	PARALLELISIERUNG mit SYNSYSTEMATISCHEN RANGSTUFEN
Dominanztyp Lebensformen	ZWERGSTRÄUCHER zwergstrauchreicher Heidewald	Ozeanität	Formation
azidokline Serie	Präsenz konstanter Azidophyten	MIKROFAKTOREN Azidität des Oberbodens	Klasse (Vaccinio-Piceetea)
Dominanztyp Baumschicht	Pinus sylvestris	Kontinentalität, Relief, anthropogener Einfluß	Ordnung (Vaccinio-Piceetalia bzw. Vaccinio-Pinetalia), Verband (Dicrano-Pinion)
charakteristische Artenkombination	s. Tab. 2	Makrofaktoren, Mikrofaktoren	Assoziation (Vaccinio-Pinetum)
" + Dominanztyp Feldschicht (= Differentialarten nach Abundanzkriterium)	Erica carnea	MIKROFAKTOREN Bodenklima, Nährstoffangebot, Wasserangebot, Lichtstellung anthropogener Einfluß	Subassoziation (Vaccinio-Pinetum ericetosum)
ökologische Differentialarten (nach Präsenzkriterium)	Hypnum Sphagnum	MIKROFAKTOREN Wasserangebot	Varianten (Hypnum, Sphagnum) -edaphisch
geographische Differentialarten (nach Präsenzkriterium)	Silene rupestris	regionalklimatische Differenzierung	Varianten (Silene rupestris) -geographisch

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Diese Indikatorgruppen implizieren an sich kein hierarchisches Prinzip, d. h. sie können — je nach der Fragestellung — verschieden gewichtet werden (dazu z. B. ELLENBERG 1954). Die Parallelisierung mit synsystematischen Rangstufen gibt Kolonne 4 der Tabelle wieder.

3.2. Synsystematik

Im Rahmen der hier zugrunde gelegten Themenstellung können die von mir in Teilen der östlichen Zentralalpen untersuchten Bestände als azidophile, durch stete Artenkombination gekennzeichnete Zwergstrauch-Heidewälder mit meist dominierender Rotföhre und charakteristisch hoher Abundanz von *Erica carnea* zusammengefaßt werden (Tab. 2). Im Sinne der Charakterartenlehre sind sie zum Vaccinio-Pinetum ericetosum MAYER 69 (= V. P. myrtilletosum bei MAYER 1974) zu stellen. Ökologische und geographische Differentialarten ermöglichen eine weitere Untergliederung in lokale und regionale Varianten. (Eine Heraushebung *Erica*-reicher Silikatföhrenwälder als „Erico-Pineta callunetosa, vaccinietosa, cladonietosa, sphagnetosa" u. s. f. ließe zwar eine relativ problemlose Benennung der Einheiten zu, brächte aber Schwierigkeiten grundsätzlicher Art mit sich; dennoch wäre auch diese Möglichkeit im Auge zu behalten.)

Als für die Zuordnung maßgebender Artenblock (charakteristische Arten der Stetigkeitsklassen V und IV) kann folgende Kombination gelten:

Pinus sylvestris	*Vaccinium myrtillus*
Picea abies	*Avenella flexuosa*
Erica carnea	*Betula pendula*
Calluna vulgaris	*Pleurozium schreberi*

Edaphisch bedingte Varianten werden (a) durch *Sphagnum quinquefarium*, *Calypogeia trichomanis*, *Polytrichum commune*, *Lepidozia reptans*, *Cladonia digitata*, *Alnus viridis* u. a. und (b) durch *Hypnum cupressiforme*, *Cladonia chlorophaea* u. a. differenziert. Eine geographische Variante (c) aus der Tauernregion inkl. deren Vorbergen (s. ZIMMERMANN 1981 b) zeichnet sich durch stetes Auftreten der Fels- und Rohbodenpflanze *Silene rupestris* sowie durch etliche weitere Petrophyten aus (MAYER 1974: 201 erwähnt aus den Südalpen ein noch wenig untersuchtes montanes „Sileno rupestris-Pinetum"); edaphisch ist diese Var. der *Hypnum*-Variante gleichzusetzen.

Besonderer Erwähnung bedarf die Variante von *Sphagnum quinquefarium* — schon deshalb, weil die Kombination *Erica carnea-Sphagnum* zweifellos zu den ungewöhnlichsten Erscheinungen pflanzlicher Vergesellschaftung zählt. Die Entstehung dieses merkwürdigen Vegetationskomplexes wurde bereits in ZIMMERMANN 1981 a am Beispiel der Raabklamm dargelegt: Allein schon das Schwerpunktvorkommen auf Waldlichtungen beweist die in der Regel sekundäre Natur der *Sphagnum*-reichen Mischpopulationen.

Tabelle 2

Stetigkeitstabelle zu den Aufnahmen in ZIMMERMANN 1981a (Tab. 1, 2, 5, 6) und 1981b (Tab. 1—3)

	Vaccinio-Pinetum ericetosum		
Variante von	Hypnum cupressiforme	Sphagnum quinquefarium (+ Übergang zum Piceetum)	Silene rupestris (+ Übergang zum Piceetum)
Zahl der Aufnahmen	5	6 (+2)	6 (+1)
Pinus sylvestris	V (3-4)	V (+-5)	V (2-5)
Picea abies	V (1-3)	V (1-4)	V (+-4)
Erica carnea	V (2-5)	V (2-5)	V (4-5)
Calluna vulgaris	V (+-2)	V (+-5)	V (+-3)
Vaccinium myrtillus	V (3-5)	V (3-5)	IV (+-3)
Avenella flexuosa	V (1-5)	V (+-3)	IV (+-1)
Betula pendula	IV (+-1)	IV (+)	V (+-2)
Pleurozium schreberi	IV (+-3)	IV (+-2)	IV (1-4)
Pteridium aquilinum	III (+-1)	IV (+)	IV (1-2)
Sorbus aucuparia	IV (+)	V (+)	III (+)
Hylocomium splendens	III (+-5)	III (+-5)	V (+-2)
Dicranum scoparium	II (+)	II (+)	III (+)
Melampyrum pratense	V (+-2)	V (+-2)	II (2)
Leucobryum glaucum s.l.	IV (+-1)	V (+-1)	
Polytrichum formosum	III (+-1)	III (+-1)	I (+)
Acer pseudoplatanus	III (+)	II (+)	
Frangula alnus	III (+-1)	II (+)	I (1)
Hypnum cupressiforme	V (+)	II (+)	V (+-2)
Vaccinium vitis-idaea	IV (1-2)	II (2)	III (+-2)
Luzula pilosa	III (+)	I (+)	
Cladonia chlorophaea	II (+)		III (+)
Sphagnum quinquefarium		V (+-5)	
Abies alba		IV (+)	
Calypogeia trichomanis		IV (+-1)	
Alnus viridis	I (2)	IV (+-2)	
Lepidozia reptans		III (+)	
Polytrichum commune		III (1)	
Carex pilulifera		II (+)	
Plagiochila asplenioides		II (+)	
Larix decidua	II (1)	IV (+-1)	I (1-2)
Fagus sylvatica	II (+-2)	IV (+-2)	II (+)
Cladonia rangiferina	I (2)	III (+)	
Sphagnum nemoreum	I (+)	III (+)	
Cladonia digitata		IV (+)	II (+)
Luzula luzuloides	I (1)	IV (+)	III (+)
Hieracium sylvaticum	II (+-1)	III (+)	I (+)
Silene rupestris			V (+-1)
Hedwigia albicans			IV (+)
Silene nutans			III (+)
Brachythecium salebrosum			III (+-1)
Grimmia spec.			III (+-1)
Asplenium septentrionale			III (+)
Polypodium vulgare		I (+)	IV (+-1)
Quercus petraea		II (+)	V (+)
Dicranum undulatum	II (+)	II (+)	IV (+-2)
Cladonia fimbriata			III (+)
Scleropodium purum	I (1)	II (+)	III (+-2)
Rhytidium rugosum	I (+)	I (1)	III (+-2)
Goodyera repens	I (+)		III (+-1)

Arten, die mit nur geringer Stetigkeit vorkommen und überdies den Charakter von ± "Zufälligen" aufweisen, sind nicht in die Tabelle aufgenommen.

Weitere Aufnahmebeispiele: s. MAYER 1970, ZIMMERMANN 1975.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Auch aus anderen Gebieten sind *Erica-Sphagnum*-Mosaikelemente in Verbindung mit dem Föhrenwald bekannt geworden: aus den Südalpen (PUTZER 1967, MAYER & HOFMANN 1969, PEER 1973, 1975a), Westalpen (SCHWEINGRUBER 1974, KLÖTZLI 1975) und dem außeralpinen Grundgebirge (REINHOLD 1944, LUTZ 1950, GAUCKLER 1954, OBERDORFER 1957). REINHOLD gibt für die „feuchte Variante" seines Ericeto-Pinetum variscum *Sphagnum robustum* an. LUTZ macht auf äußerst ungewöhnliche Vorkommen der Schneeheide in Waldföhren-Spirkenmooren der Oberpfalz aufmerksam (vgl. dazu auch WAGNER 1956: 118, das steirische Ennstal betreffend!). SCHWEINGRUBER beschreibt aus dem Berner Oberland und vom Vierwaldstättersee ein Sphagno-Pinetum silvestris, in dem *Erica carnea* und *Sphagnum* spec. sowie *Calluna* teilweise hohe Deckungswerte erreichen; darüber hinaus hat diese Gesellschaft jedoch mit ihrem ostalpinen Äquivalent wenig Gemeinsamkeiten. (Das von MAYER 1974: 204 erwähnte „Sphagno-Pinetum sylvestris" der Ostalpen ist dagegen ein Hochmoorrand-Wald.)

Ziehen wir für die Gesamtheit der in den östlichen Zentralalpen untersuchten Bestände einen überregionalen Vergleich, so zeigt es sich, daß die Vaccinio-Pineta ericetosa des Ostalpenrandes zu außeralpinen analogen Gesellschaften vermitteln: Beziehungen bestehen namentlich zum Ericeto-Pinetum variscum (REINHOLD 1944, OBERDORFER 1957) und zur *Erica*-Ausbildung des Pineto-Quercetum callunetosum (SCHUBERT 1960). Geographische Differentialarten sind: *Larix decidua* und *Alnus viridis* für den Alpenraum bzw. *Trientalis europaea*, *Galium harcynicum* und *Arnica montana* für den mitteldeutschen Raum. Demgegenüber zeigen die Aufnahmen aus Oberkärnten (ZIMMERMANN 1981b) bereits Anklänge an südalpine Typen, die z. B. von PUTZER 1967 und PEER 1973, 1975a, b dem Erico-Pinion, von MAYER 1974 dagegen dem „Vaccinio-Pinion" zugerechnet werden (floristisch intermediäre Position südalpiner Silikat-Föhrenwälder!).

Vielfach ergeben sich Überschneidungen mit Vaccinio-Pineten ohne Erica carnea (ZIMMERMANN 1981a). Zu einem (relativ schwachen) Differentialartenblock schließen sich zusammen: *Cetraria islandica*, *Ptilidium ciliare*, *Bazzania trilobata*, *Cladonia squamosa*, *Cladonia deformis*; *Calluna*, *Sphagnum nemoreum* und diverse weitere Cladonien erreichen meist höhere Deckungs- bzw. Stetigkeitswerte. Im übrigen handelt es sich im wesentlichen um „gleitende Reihen", so daß die Rangstufe von Subassoziationen am ehesten adäquat sein sollte (die alte Auffassung eigener „Calluneto-Ericeten" — z. B. ONNO 1933, RITTER-STUDNICKA 1953 — dürfte dagegen kaum haltbar sein). Die Zuordnung zu höheren Einheiten ergibt sich aus Tab. 1. Bezüglich dieser höheren Einheiten haben sich in der Syntaxonomie zum Begriffsinhalt der „Vaccinio-Piceetalia" unterschiedliche Auffassungen eingebürgert, indem manche Autoren die sonst inbegriffenen azidophilen Föhrenwälder den „Eurosibirischen Fichtenwäldern" als „Vaccinio-Pinetalia" gleichrangig zur Seite stellen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Grundsätzlich darf aber nicht übersehen werden, daß dem Bemühen um eine synsystematisch gediegene Gliederung *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder auf Grund des naturgemäß spärlichen Aufnahmematerialeses enge Grenzen gezogen sind.

3.3. Synökologie

Ausgehend von den in Kap. 2 dargelegten Arealverhältnissen fällt auf, daß der *Erica*-reiche Silikat-Föhrenwald — im Gegensatz zur beherrschenden Position basiphiler Erico-Pineten in den Kalkalpen — in den Zentralalpen nur sehr wenige Stellen seines potentiellen Standortspektrums besetzt. Offenbar befindet er sich hier, ± regressiv, in Grenzbereichen, wo bereits geringfügige Gradientenverschiebungen sein Vorkommen entscheidend beeinflussen: Relief, Nährstoffgehalt bzw. Azidität des Grundgesteines, das Temperatur-Niederschlagsverhältnis und menschliche Einflußnahme (Streunutzung, Kahlhieb) sind diejenigen Faktoren, die auf die Konkurrenzkraft *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder wesentlich einwirken.

3.3.1. Relief

Die Relief-Abhängigkeit des *Erica*-reichen Silikat-Föhrenwaldes ist — zumindest bei den von mir untersuchten Beständen am Ostalpenrand und in Oberkärnten — am augenfälligsten. Als Dauergesellschaft kann er sich nur im offenen Steilgelände behaupten. Wo er tiefgründige Böden auf Verflachungen besiedelt, mußte zuvor die Konkurrenzkraft der entsprechenden Klimax- bzw. klimaxnahen Waldgesellschaft geschwächt werden, wie es vornehmlich durch anthropogene Eingriffe geschieht.

3.3.2. Substrat und Bodenreaktion

Die geologische Palette ist reichhaltig. Sie umfaßt lithologisch: Magmatite (Granit, Pegmatit, Quarzporphyr), Metamorphite (Gneis, Glimmerschiefer, Quarzit, Quarzphyllit, Serpentinit) und Sedimente (Sandstein, Moränenschotter, Torf). Es fällt auf, daß die Aufzählung vorwiegend sehr SiO_2-reiche (mit Ausnahme der Serpentinite) und dabei nährstoffarme Gesteine enthält. Basenreiche Silikate wie Hornblendegneise, Basalte oder Amphibolite werden dagegen — obwohl dem Kalkstein hinsichtlich ihres Ca-Gehaltes näher verwandt als die erstgenannte Gesteinsserie — weitestgehend gemieden. Die Erklärung hiefür mag in der diesen Gesteinen eigentümlichen eugeogen-lehmigen Verwitterung liegen, die dem Laubholz besonders zusagt. (Die von Onno 1933 über nährstoffreicherem Untergrund beobachteten „Calluno-Ericeten" dürften — ebenso wie die Bestände in der Raabklamm, Zimmermann 1975, 1981a — im wesentlichen auf Oberbodendegradation zurückgehen.)

Die über SiO_2-reichen Gesteinen sich entwickelnden Böden — im gegenständlichen Fall Ranker und (mitunter ± pseudovergleyte) Braun-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

erden aller Podsolierungsgrade bis zum Podsol, vereinzelt sogar Torfböden! — sind durchwegs stark sauer, gewöhnlich flachgründig, doch nicht immer so „mineralkräftig", wie dies SCHUBERT 1960 bei den *Erica*-reichen Silikat-Föhrenwäldern des Vogtlandes festgestellt hat.

Da *Erica carnea*, die Leitart der hier in den Mittelpunkt der Betrachtung gestellten Waldgesellschaften, im geobotanischen Schrifttum meist als Indikator basenreicher Böden gilt, sei in diesem speziellen Zusammenhang auf ihre in den Meßdaten der Tab. 3 zum Ausdruck kommende, erstaunlich hohe Säuretoleranz besonders aufmerksam gemacht (s. Abschnitt 4.5.). Die — teils in H_2O, teils in KCl ermittelten — pH-Werte (nach Literatur und eigenen Bestimmungen), insbesondere diejenigen von Quarzit- und Granitverwitterungsböden, liegen in der Regel weit über der von ZOLLITSCH 1927 für (allerdings alpine) Calciphyten angegebenen Toleranzgrenze.

Tabelle 3

Boden-pH in H_2O (zusammengefaßte Übersicht aus ZIMMERMANN 1981a: Tab. 7 und 1981b: Tab. 4)

Profil	Raabklamm	Mürztal	Kirchkogel	Millstätter Alpe	Mirnock
A,T	3,55-4,00	3,10-3,35	3,85-3,90	3,20-4,00	4,00
B	4,15-4,50	3,20	4,95-5,35	3,75-4,15	4,95
C	-	3,20	-	-	-
Gestein	quarzit. Glimmerschiefer	Quarzit, Quarzphyllit	Antigorit-Serpentinit	Paragneis, quarzitischer Glimmerschiefer	Paragneis

3.3.3. Kontinentalität in Beziehung zur Bodenreaktion, Temperaturfaktor

Viel schwieriger faßbar als die Substratfrage ist die Klimaabhängigkeit von Pflanzengesellschaften. Gerade in den Alpen überschneiden sich noch dazu klimatische Gradienten vielfach mit den geologischen Grundkomponenten (Abb. 3).

Für den azidophilen Schneeheide-Föhrenwald der Ostalpen manifestiert sich die Wechselwirkung von Klima (speziell des Kontinentalitätsgradienten) und Azidität des Substrates etwa folgendermaßen:

Die Schwerpunktvorkommen liegen in den subkontinental getönten Talsystemen, weitere Lokalvorkommen im subillyrisch bzw. pannonisch beeinflußten Vorland. In den wärmeren und trockeneren Alpentälern zieht sich der azidophile Schneeheide-Föhrenwald von den freien Hanglagen in geschützte, luftfeuchtere Einschnitte (bzw. an die Schatthänge) zurück. Analoges beobachteten SCHMID 1936 und BRAUN-BLANQUET 1961 in den eigentlichen inneralpinen Trockengebieten in bezug auf basiphile Erico-Pineten.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Darüber hinaus läßt sich dem Schrifttum entnehmen, daß die Klima-Substrat-Beziehung *Erica*-reicher Föhrenwälder wohl vielschichtig ist, daß aber offensichtlich doch ein gewisser Konnex zwischen klimatischer Trockenheit, Bodenazidität und der Verbreitung des Föhrenwaldes besteht. So weist PUTZER 1967: 9 darauf hin, daß bodensaure, zwergstrauchreiche Schneeheide-Föhrenwälder den typischen Kalk-Schneeheide-Föhrenwald „im niederschlagsarmen inner- und zwischenalpinen Raum überall dort ersetzen, wo ärmere silikatische Grundgesteine vorkommen". Desgleichen hebt

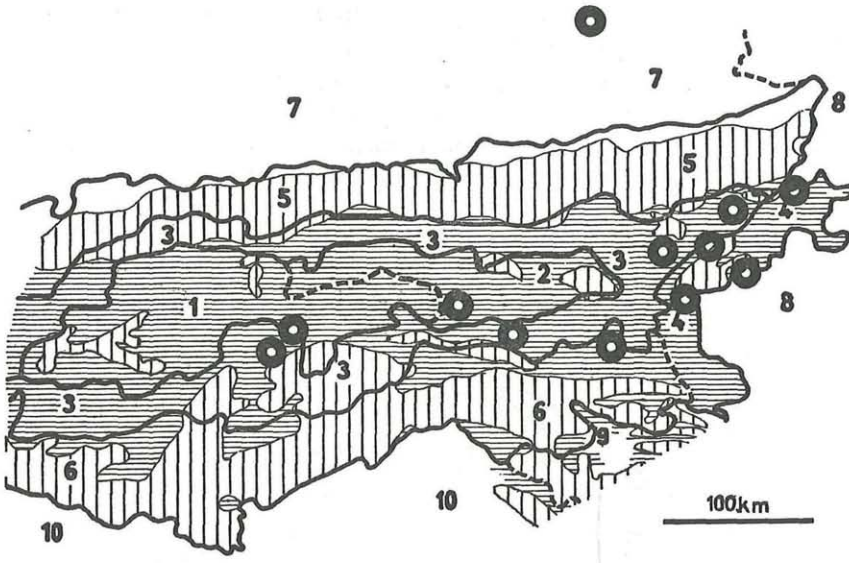

Abb. 3. Bodensaure Schneeheide-Föhrenwälder des Ostalpenraumes (Ringsignaturen) in Beziehung zu Geologie (Vertikalschraffuren: karbonatreiche Gesteine; Horizontalschraffuren: Silikatgesteine) und klimatisch definierten Waldgebieten bzw. Wuchsbezirken (starke, z. T. gerissene Umgrenzungslinien mit Nummernbezeichnung); kombiniert und vereinfacht nach MAYER 1974. — 1—2 = Innenalpen, 3 = Zwischenalpen, 4—6 = Randalpen, 7—10 = Alpenvorland

ELLENBERG 1978: 324 unter Berücksichtigung außeralpiner Gebiete den ökophysiologischen Zusammenhang zwischen klimatischer Trockenheit und Aziditätsamplitude hervor („zwischen den Erico-Pinetea und den Vaccinio-Piceetea gibt es ... je nach dem pH-Wert des Bodens zahlreiche Übergänge, zumal *Erica herbacea* sehr säuretolerant ist und bei trockenem Klima sogar in Gesellschaften des acidophilen Verbandes Dicrano-Pinion auftreten kann ..."), während CHARPIN & SALANON 1972: 244 interessanterweise von einer strengen Kalkbindung der Schneeheide in niederschlagsarmen Teilen der französischen Westalpen berichten („... la préférence que manifeste

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

l'*Erica herbacea* L. pour les sols calcimorphes dans toute l'étendue de son aire occidentale principale s'exacerbe ici en une exigence très stricte ...").

Mit LÖTSCHERT 1959 können wir somit den pH-Wert als ein „Symptom" im ökologisch-physiologischen Komplex aus Substrat, Klima und Wettbewerb sehen, wobei LÖTSCHERT die Kompensationsmöglichkeit hoher Azidität durch hohe Wärmesummen herausstreicht. Es läßt sich so ein für das Gesamtareal *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder relativ einheitliches, mit dem Phänomen der „relativen Standortskonstanz" verknüpftes (s. die Substratbindung und Hangposition *Erica*-reicher Föhrenwälder in den niederschlagsbegünstigten Randalpen!) Bild entwerfen. Abb. 4 versucht, hievon einen anschaulichen Eindruck zu vermitteln.

Die im Vergleich zum ± flächigen Areal basiphiler Erico-Pineten inselhaft-disjunkte Verbreitung des Silikat-Schneeheide-Föhrenwaldes wird nun aus den unterschiedlichen klimatischen Ansprüchen der beiden Leitarten *Pinus sylvestris* (gemäßigt kontinental) und *Erica carnea* (sub-

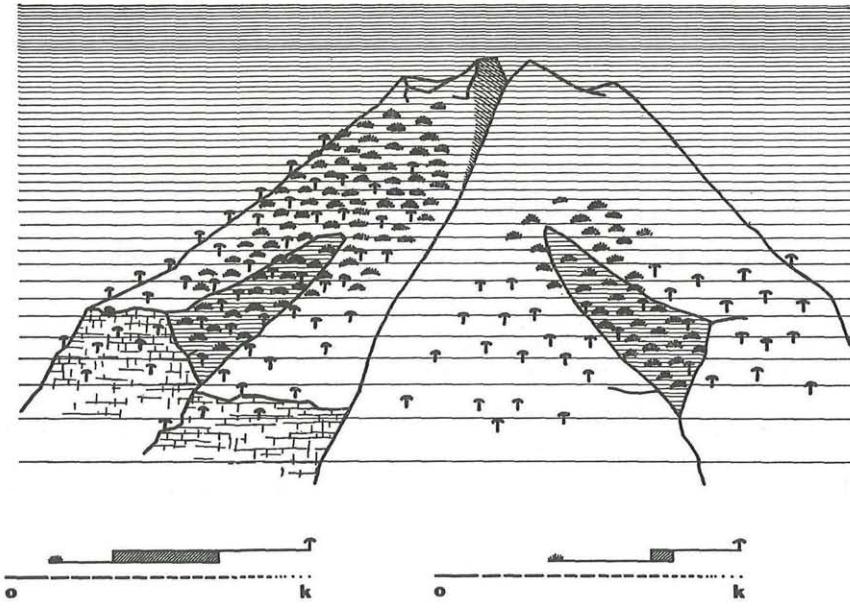

Abb. 4. Relative Standortskonstanz des Schneeheide-Föhrenwaldes (links: Kalk; rechts: Silikat). Über Karbonatgestein ist der Überscheidungsbereich (Schrägschraffur unten im Diagramm) von *Pinus sylvestris* (T-Symbol) und *Erica carnea* (Büschel-Symbol) breit, speziell in bezug auf den Kontinentalitätsgradienten (o—k); über Silikatgestein ist die Berührungszone viel schmäler und mehr gegen den kontinentalen Bereich verschoben. Dichtere Rasterung (horizontale Linien) symbolisiert eine Zunahme der Ozeanität mit zunehmender Seehöhe bzw. in Hangeinschnitten. Orig.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ozeanisch, nach ELLENBERG 1978 fraglich) bei gemeinsamer Fähigkeit, edaphisch extreme Standorte zu besiedeln, verständlich: Regelmäßig treten sie in den niederschlagsreichen Nördlichen und Südlichen Kalkalpen, nur unter spezifischen Standortsbedingungen dagegen (subkontinentales Allgemeinklima, subozeanisch beeinflußtes Bodenklima, nährstoffarmes, meist trockenes Substrat, Steilrelief) in den niederschlagsarmen Zentralalpen zu Dauergesellschaften eigener Prägung zusammen.

Die Wärme-Ansprüche einer Pflanzengesellschaft lassen sich indirekt aus ihrer Höhenamplitude ablesen. Dabei ist hier in Rechnung zu stellen, daß *Erica carnea* eine gegenüber *Pinus sylvestris* nach oben hin verschobene Amplitude hat, sich also unter klimatischen Randbedingungen aus ihrer Abhängigkeit vom Föhrenwald löst (gleiches gilt, wie schon bei ZIMMERMANN 1981b ausgeführt wurde, für den Niederschlagsgradienten; bemerkenswert in diesem Zusammenhang auch das von PEER 1980 erwähnte charakteristische Vorkommen von *Erica carnea* in Luzulo-Fageten um Bozen und Meran!); umgekehrt besitzt *Pinus sylvestris* ein ungleich ausgedehnteres Tieflandareal. Der relativ schmale Überdeckungsbereich konzentriert sich auf die submontan-montane Stufe mit einem Durchschnitts-„Optimum" um ±700 m (Tab. 4). Regionale Unterschiede machen sich insofern bemerkbar, als erwartungsgemäß im Süden und mit steigender Überhöhung (Westalpen!) die Höhengrenze des azidophilen Schneeheide-Föhrenwaldes nach oben rückt.

3.3.4. Anthropogener Einfluß

In erster Linie sind Streunutzung und Kahlhieb zu nennen. Die Streunutzung — sie wird vielfach auch heute noch ausgeübt, ZIMMERMANN 1981a — hat in der Vergangenheit zu großflächigen Bodendegradationen geführt (vgl. dazu besonders AICHINGER 1952, 1958, 1965 u. a.). Über eutrophen, feinkörnigen Gneisen und Glimmerschiefern wirkt sich die Streuentnahme offensichtlich zugunsten der physiognomisch bestimmenden Art, *Erica carnea*, aus: Der Oberboden verhagert und schwächt dadurch die Konkurrenzkraft großblättriger Schattenkräuter, während im Unterboden aber noch Nährstoff-(Ca-)Reserven erhalten bleiben. Wie am Beispiel der Raabklamm gezeigt werden konnte (ZIMMERMANN 1981a), ist bei Fortdauer schädigender Einflüsse progressive Verheidung und schließlich Vermoorung mit *Sphagnum* die Folge.

Über dystrophen Quarziten (wohl auch grobkörnigen Graniten und Gneisen) dürfte die Wegnahme der Streu auf *Erica*-Kolonien jedoch hemmend wirken: Nach Analysen von KILIAN 1964 enthalten vergleichbare Podsolranker über den Quarziten des Mürztales nur im A_0-Horizont geringfügige Mengen an CaO (in tieferen Horizonten nur noch Spuren). Karbonate sind überhaupt nicht nachweisbar, der Gesamtnährstoffgehalt (insbesondere K_2O) ist außerordentlich niedrig. Da diese an sich schon geringen Nährstoffmengen noch dazu fast ganz an den A_0-Horizont ge-

Tabelle 4

Durchschnittlicher Höhenstufenrahmen bodensaurer Schneeheide-Föhrenwälder

REGION	Ø HÖHENRAHMEN (MITTELWERT)*	AUTOREN
pannonisch beeinflußter Ostalpenrand	submontan(-montan) 400-600m (500m)	MAYER 1970
außeralpines Grundgebirge	(kollin)-montan 300(?)-750(?)m (525m)	REINHOLD 1944, OBERDORFER 1957, SCHUBERT 1960, MIKYSKA & al. 1968-72
subillyrisch beeinflußtes Vorland	submontan-montan 500-700m (600m)	ZIMMERMANN 1975, 81a
östliche Zentralalpentäler	montan 700-800m (750m)	ZIMMERMANN 1981a
mittlere Zentralalpentäler	montan 600-900m (750m)	ZIMMERMANN 1981b
Westalpen	montan 600-1100m (850m)	ELLENBERG & KLÖTZLI 1972, SCHWEINGRUBER 1974, KLÖTZLI 1975
Südalpen	(sub)montan-hochmontan 500-1250(?)m (875m); bis 900m: klimaxnah über 900m: dijunkte Dauerges., inkl. Kiefernvariante des montanen Fichtenwaldes	PUTZER 1967, MAYER & HOFMANN 1969, MAYER 1974, PEER 1973, 75a, 80

*Hauptsächlich nach Vegetationstabellen und -karten ermittelt

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bunden sind, wird klar, daß bei Störung der Bodenkrume die letzten Reserven verlorengehen und damit *Erica carnea* der anspruchsloseren Besenheide (*Calluna*) den Platz räumen muß. Unterstellt man der Schneeheide darüber hinaus höheren Ca-Bedarf (s. Abschnitt 4.5.), so wird der gleiche Vorgang wirksam, da dieser Bedarf nun auch aus der humifizierten Streu nicht mehr gedeckt werden kann, während in tieferen Bodenschichten kein löslicher Kalk vorrätig ist (vgl. dazu CLEMENTI 1979). Damit könnte eine der möglichen Erklärungen für die inselhaft-punktuelle Verteilung des azidophilen Schneeheide-Föhrenwaldes im lokalen Rahmen gefunden sein; hinsichtlich des großräumigen Verbreitungsmusters sind freilich andere Komponenten vorrangig.

4. Syngenetische Deutung
unter besonderer Berücksichtigung der Autökologie von *Erica carnea*

Das bisher zusammengetragene Diskussionsmaterial regt zum Versuch einer syngenetischen Deutung *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder an. Als Rekonstruktionshilfen können folgende Kriterien dienen:

1. Beziehung zu eiszeitlichen Refugialräumen
2. Geoelemente mit besonderem florengeschichtlichen Zeigerwert, Mosaikstrukturen
3. Spontaneität bzw. Bindung an Extrem-(Relikt-)Standorte
4. Spätglaziale und frühpostglaziale Waldgeschichte
5. Autökologie (Reaktionsverhalten) von *Erica carnea*

4.1. Beziehung zu eiszeitlichen Refugialräumen

Vergleicht man das rezente Verbreitungsbild *Erica*-reicher Silikat-Föhrenwälder mit würmeiszeitlichen Gletscherhochständen (Abb. 2), so ergeben sich daraus höchstens lockere Beziehungen zu glazialen Refugialräumen i. w. S. und praktisch keine Kongruenzen mit (lokalen) Gehölz- bzw. Waldrefugien. (Solche bestanden im letzten Hochglazial außer in südwestlichen Alpenteilen und am südlichen Alpenrand vereinzelt auch am Alpenostrand und im pannonischen Becken — u. a. FRENZEL 1964, NIKLFELD 1972, KRAL 1979 —, sind aber hinsichtlich ihrer genaueren Lage und Ausdehnung sowie ihrer Artenzusammensetzung noch mit vielen Fragezeichen zu versehen.) Diese Beziehungslosigkeit entspricht letztlich den Erwartungen, da ja auch die Leitarten *Pinus sylvestris* und *Erica carnea* keine ausgeprägten Reliktareale aufweisen.

4.2. Geoelemente mit besonderem florengeschichtlichen Zeigerwert, Mosaikstrukturen

Die besondere Bedeutung von Endemiten, Dealpinen, reliktären Oreophyten und Wärmezeigern für vegetationsgeschichtliche Überlegungen (speziell dann, wenn sie in Form kleiner Vegetationsflecken sich mosaikartig zusammenfügen) ist schon oft dargelegt worden (für Randzonen der Ost-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

alpen z. B. von GAMS 1930, WENDELBERGER 1963, NIKLFELD 1972, 1979). Im Silikat-Föhrenwald des Ostalpenrandes spielt diese Gruppe von Geoelementen i. a. nur eine bescheidene Rolle (Serpentin-Föhrenwälder auf Grund ihrer bodenchemischen und mikroklimatischen Spezifität ausgenommen); selbst an ausgesprochenen Extremstandorten (wie z. B. dem Quarzithang des Wackenbergerkogels im Mürztal, vgl. ZIMMERMANN 1981 a) bleibt die Artenzusammensetzung trivial (vgl. dazu analoge Beobachtungen von NIKLFELD 1979 im oberen Murtal!). Hingegen treten in subkontinentalwarmen Tälern der Südalpen (reliktäre) Florenglieder mit spezifischer Arealkonifiguration („Geoelemente mit besonderem florengeschichtlichen Zeigerwert") auch über basenarmem Silikatgestein stärker hervor: So geben z. B. dem Antherico liliaginis-Pinetum ericetosum Wärmezeiger, dem expositionsmäßig alternierenden Vaccinio-Pinetum rhododendretosum ferruginei Dealpine das Gepräge (MAYER & HOFMANN 1969, MAYER 1974). Wo in den von mir untersuchten Beständen in den östlichen Zentralalpen floristische Mosaikstrukturen vorkommen, handelt es sich um edaphische Indikatorgruppen, weniger um eine Vielfalt an unterschiedlichen Geoelementen. Sie sind dann nicht etwa „Residuen" von Florentransgressionen, sondern lediglich Ausdruck rezenter Umweltfaktoren; diese Aktualitätsvorstellung besagt natürlich nicht, daß der Silikat-Schneeheide-Föhrenwald keine in die erdgeschichtliche Vergangenheit zurückreichende Syngenese hätte (s. dazu besonders Kap. 4.4.).

4.3. Spontaneität bzw. Bindung an Extrem-(Relikt-)Standorte

Der Frage, ob auch der Silikat-Föhrenwald primärer Natur (und damit potentielle Reliktgesellschaft) sein kann, wurde schon vor Jahrzehnten Beachtung geschenkt; zuletzt wurde sie für den Alpen-Ostrand zur Diskussion gestellt (MAYER 1970, ZIMMERMANN 1976). Es zeigt sich, daß eine differenzierte Beurteilung nötig ist. Wohl ist der azidophile Rotföhrenwald, wie z. B. von AICHINGER 1952 vielfach belegt, überwiegend aus „Raubwirtschaft" hervorgegangen, ebenso unzweifelhaft gibt es aber, wie schon SCHMID 1936 betont hat, auch autochthone Bestände; es sei nur an die artenarmen Deschampsio-Pineten westalpiner Trockentäler (BRAUN-BLANQUET 1961, BARBERO, LEJOLY & POIRION 1977, BARBERO & OZENDA 1979) erinnert, an extreme *Cladonia*-Föhrenwälder, an das von KNAPP & BÖHNERT 1978 bzw. KNAPP 1979 als „Grenzwaldgesellschaft" bezeichnete Hieracio-Pinetum im herzynischen Florengebiet, an subkontinentale Sand-Föhrenwälder aus dem Verband Dicrano-Pinion, an Reliktwälder in den Durchbruchstälern der Moldau und Otava (MIKYŠKA & al. 1968—72), an die von NEUHÄUSL & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1972 aus ostböhmischen Sandsteingebieten beschriebene artenarme Ausbildung des Leucobryo-Pinetum, an das Cardaminopsio-Pinetum an warmen Gneis-Felshängen der Wachau in Niederösterreich (HOLZNER, HÜBL & RICEK 1978) u. s. f. Gleicherweise sind auch *Erica*-reiche Ausbildungen des Silikat-Föhren-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

waldes teils sekundärer, teils aber auch primärer Natur (s. Abschnitt 3.3.). In Mitteldeutschland dringt *Erica carnea* wohl bevorzugt an anthropogen gestörten Stellen in die Pineten ein (SCHUBERT 1960), doch gilt die Rotföhre selbst hier als bodenständig. REINHOLD 1944 zieht für das von ihm aus derselben Region beschriebene Ericeto-Pinetum variscum sogar letzteiszeitliches Alter in Betracht, was allerdings mit neueren Ergebnissen zur spätglazialen Waldgeschichte im Widerspruch steht (vgl. KRAL 1979). In den östlichen Zentralalpen zählt der autochthone Silikat-Schneeheide-Föhrenwald zu den absoluten Raritäten. Hier stockt er durchwegs auf ausgeprägten Extrem-Standorten. Bei den ausgedehnteren Beständen südlicher Alpenteile handelt es sich gewöhnlich um montane Dauergesellschaften, z. T. auch um submontane, klimaxnahe Ausbildungen (MAYER & HOFMANN 1969, MAYER 1974).

Für den Reliktcharakter einer Pflanzengesellschaft ist ihre Bindung an sog. „Reliktstandorte" maßgebend. Unter gegebenen Extrembedingungen kommt nun dem historischen Moment entscheidende Bedeutung zu. Bezogen auf den azidophilen Sektor des Schneeheide-Föhrenwaldes reicht dieses „historische Moment" wahrscheinlich kaum über das Frühpostglazial hinaus, wie im folgenden Kapitel näher erläutert werden soll.

4.4. Spätglaziale und frühpostglaziale Waldgeschichte

Mißt man den Status bodensaurer Schneeheide-Föhrenwälder an Reichhaltigkeit und Exklusivität der Artengarnitur (Abschnitt 4.2.), können im wesentlichen nur die Serpentin-Föhrenwälder als Reliktgesellschaften im engeren Sinn gelten, wenngleich auch sie durchschnittlich denselben quartären Klimabedingungen unterworfen waren, wie die übrigen azidophilen Föhrenwaldgesellschaften des Alpenbogens. Da sich nun aus den vorangegangenen Betrachtungen zur vegetationsgeschichtlichen Einstufung artenarmer Schneeheide-Föhrenwälder noch keine präzisen Anhaltspunkte gewinnen ließen, sei zu ihrer genaueren zeitlichen Umgrenzung als palynologische Grundlage die spätglaziale und frühpostglaziale Waldgeschichte herangezogen.

Als Pioniergehölz hat sich die Gattung *Pinus* schon im Spätglazial (erste Nachweise aus dem Bölling-Interstadial; vgl. KRAL 1979) von den Alpenrandlagen her eisfrei gewordene Binnenbereiche erobert, darunter auch Lokalitäten des rezenten azidophilen Schneeheide-Föhrenwaldes. Bereits im Präboreal beherrschten Pineten nahezu konkurrenzlos den gesamten zentraleuropäischen Raum (Abb. 5), wobei unter diesen „Pineten" vorzugsweise Heide- und Steppenwaldtypen mit *Pinus sylvestris* (z. T. auch *Pinus cembra, Larix*) zu verstehen sind. Nach dem Ausklingen des Präboreals, insbesondere aber seit der mittleren Wärmezeit, verlief die Arealentwicklung des frühpostglazialen Heide-Föhrenwaldes stark regressiv, sodaß die heutigen, äußerst disjunkten „Inselareale" des Silikat-Schneeheide-Föhrenwaldes (die basikline Serie bleibt hier außer Betracht) als

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

deren letzte Restäquivalente gelten können (s. dazu MAYER 1970, 1974). Hievon ausgenommen sind natürlich anthropogene Bestände sowie (rezente) „Auffüllungen" von benachbarten Karbonatstandorten her (Semmeringgebiet, Raabklamm ?). Eine gegenüber der sonstigen Arealregression abweichende Entwicklung machten die bodensauren Pineten aus den tieferen Lagen des Puster-, Eisack- und Etschtales mit (Pollenprofile Natz/Elfas/Viums, Montiggl/Girlan—Kaltern), wo eine kontinuierliche Föhren-Dominanz bis zur Gegenwart nachgewiesen werden konnte; diese Wälder sind,

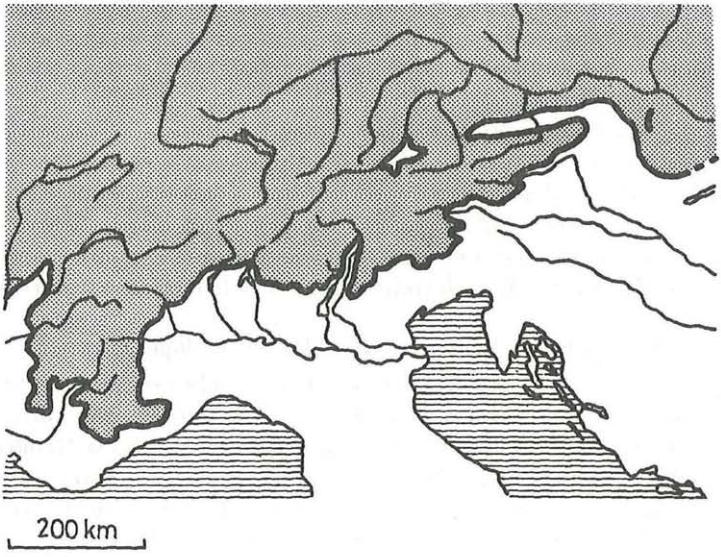

Abb. 5. Verbreitung des Pinetums im Präboreal (nach KRAL 1979)

wie bereits erwähnt, teils klimaxnah, teils reliktäre Dauergesellschaften (MAYER & HOFMANN 1969, MAYER 1970, 1974).

4.5. Autökologie (Reaktionsverhalten) von *Erica carnea*

Die Synökologie einer Pflanzengesellschaft ist bis zu einem gewissen Grad das Spiegelbild der Autökologie ihrer Leitarten. Insofern wurden die Grundzüge der Autökologie von *Erica carnea* bereits in den Abschnitten 3.2. und 3.3. umrissen. Eine knappe diesbezügliche Darstellung wurde auch schon von ZIMMERMANN 1976 gegeben.

An dieser Stelle bleibt daher nur noch auf das Aziditätsverhalten der Schneeheide näher einzugehen. Hiebei werden zum einen die in ZIMMERMANN 1981 a, b tabellarisch zusammengestellten pH-Werte silikatischer *Erica*-Standorte mit den Ergebnissen in der einschlägigen Literatur zu vergleichen sein (s. auch Tab. 3), zum anderen soll die Möglichkeit einer

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

phylogenetisch begründeten Erklärung für die beachtlich hohe Säuretoleranz von *Erica carnea* geprüft werden.

Hinsichtlich ihrer pH-Amplitude gilt *Erica carnea* gewöhnlich als basiphile bzw. zumindest stark saure Böden meidende Art (z. B. BRAUN-BLANQUET 1926, auch noch ELLENBERG 1974). In Anbetracht ihres ausgedehnten Kalkalpen-Areales (Abb. 1) ist diese Bewertung ökologisch zweifellos begründet. Andererseits sind — zumindest seit CAJANDER 1909 — auch Vorkommen in kristallinen Teilen der Alpen (z. B. Granite um Brixen) bekannt. Inzwischen haben sich derartige Beobachtungen gehäuft. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit seien genannt: für den Alpenbogen (vgl. hiezu auch die in ZIMMERMANN 1981 a, b zitierte Literatur!) RÜBEL 1912, BRAUN-BLANQUET 1926, SCHMID 1936, WIDDER 1970, ELLENBERG & KLÖTZLI 1972, CHARPIN & SALANON 1972, SCHWEINGRUBER 1974, TREPP 1977, BARBERO & OZENDA 1979, PEER 1980; für Mittelgebirgszüge nördlich der Alpen REINHOLD 1944, LUTZ 1950, GAUCKLER 1954, OBERDORFER 1957, SCHUBERT 1960, KNOLL 1961, BRESINSKY 1965, MIKYŠKA & al. 1968—72, MORAVEC & NEUHÄUSL 1976, ELLENBERG 1978, KAULE, SCHALLER & SCHOBER 1978; für die Dinariden BECK-MANNAGETTA 1901, RITTER-STUDNICKA 1953, STEFANOVIC & BEUS 1978; zusammenfassend für Südosteuropa HORVAT, GLAVAČ & ELLENBERG 1974. Somit läßt sich heute folgendes Resumé ziehen:

CHODAT und ZLATNIK (zit. nach GAMS 1930) unterscheiden sog. „amphikatantische" Arten mit einem Aziditätsoptimum um pH 7,5 und einem schwächeren um pH 6 (Kritik an CHODATs z. T. experimentell ermittelten Aziditätsoptima: s. ZOLLITSCH 1927: 105 f.). GAMS 1930 zählt zu diesen Arten auch *Erica carnea*. Spätere Arbeiten (s. oben) belegen, daß die H^+-Ionentoleranz der Schneeheide aber bedeutend größer ist, als zunächst angenommen worden war. Als niedrigste pH-Werte wurden bisher gemessen: 2,55 in KCl bei Brambach im Vogtland auf Granit-Ranker (SCHUBERT 1960), 3,10 in H_2O im Mürztal über Quarzphyllit (ZIMMERMANN 1981 a; Tab. 3). Bezüglich einer Kompensation niedriger pH-Werte durch hohen Mineralstoffgehalt des Bodens (LÖTSCHERT 1959, SCHUBERT 1960; vgl. auch Kap. 3.3.2.) ist anzumerken: *Erica carnea* gilt als Mineralbodenzeiger, sie vermag sich jedoch auch bei starker Humifizierung des Oberbodens (bis zur Vertorfung!) noch zu halten, wie z. B. die *Sphagnum*-Variante des Vaccinio-Pinetum ericetosum beweist.

Die Ca-Frage wurde bereits in Abschnitt 3.3.4. angeschnitten. Hier steht zunächst der Umstand, daß *Erica carnea* sowohl auf den fast Ca-freien, äußerst nährstoffarmen Semmering-Quarziten des Mürztales gedeiht, als auch in Einzelfällen auf Moorböden übergeht (ZIMMERMANN 1981 a, LUTZ 1950, WAGNER 1956), den von KINZEL & HORAK 1969 aus Trockensubstanzanalysen gewonnenen und von PEER 1975 a auf Grund von Bodenanalysen bestätigten Untersuchungsergebnissen entgegen; letztere weisen für *Erica carnea* einen erhöhten Erdalkali-Ionenbedarf (Ca, Mg) nach, wobei

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(unter Bezugnahme auf ILJIN, zit. in PEER 1975a) ein selektives Ca-Aufnahmevermögen angenommen wird. Der Widerspruch zu den oben erwähnten Beobachtungen ließe sich aber möglicherweise durch das Erklärungsmodell eines erhöhten Nährstoffkapitals im Humushorizont (PEER 1975a), d. h. eines gewissermaßen „kurzgeschlossenen" Ca-Kreislaufes lösen (Kap. 3.3.4.). Wie immer man nun den Ca-Bedarf der Schneeheide beurteilen mag, Tatsache bleibt jedenfalls, daß *Erica carnea* u. U. auch mit minimalen Ca-Konzentrationen bei gleichzeitig hoher Azidität das Auslangen findet. Sie kann damit nicht als Basenzeiger im strengen Sinn eingestuft werden. PEER 1975a bezeichnet die Schneeheide denn auch als „basiphil-azidotolerant", während sie z. B. SCHWEINGRUBER 1974 und später auch ELLENBERG 1978, 1979 — zumindest gebietsweise — bereits zu den pH-Indifferenten zählen. In Mitteldeutschland, an ihrer nördlichen Arealgrenze, kann *Erica carnea* sogar unter die Indikatoren „zwar mineralkräftiger und nicht zu trockener, zugleich aber saurer Standorte" (SCHUBERT 1960: 182) gereiht werden. Insgesamt bietet *Erica carnea*, wie schon im Abschnitt 3.3.3. ausgeführt wurde und wie es auch PEER 1975a hervorhebt, ein Beispiel für das Gesetz der „relativen Standortskonstanz", indem ein Einzelmerkmal (pH-Amplitude) von der Gesamtheit der Standortsfaktoren (insbesondere Klima, Konkurrenz) überprägt wird.

Wenn nun, wie dem Kapitel als Grundgedanke vorangestellt wurde, die Synökologie einer Pflanzengesellschaft — wenigstens in ihren wesentlichen Komponenten — das Spiegelbild der Autökologie ihrer Leitarten ist, so stellt sich gerade bei einer so dominierenden Art wie *Erica carnea* die Frage, aus welchen Zusammenhängen sich deren gelegentliche Abweichungen von der „autökologischen Norm" verstehen (bzw. ableiten) lassen. SCHARFETTERS „Biographien von Pflanzensippen" (1953) geben hiezu Fingerzeige: Können wir das Übergreifen der Schneeheide auf saure Substrate als „Mitgift" ihrer sippensystematischen Verwandtschaft auffassen und damit als ein altes, phylogenetisch verankertes „Verhaltensmuster" interpretieren? In dieser Richtung ließe sich folgendermaßen argumentieren:

1. Die Ozeanitätsformel für Ericoideen (oz_{1-3} nach MEUSEL & al. 1978) deutet auf Verbreitungsschwerpunkte der diversen Gattungen in relativ humiden Klimaten: „atlantische Oreophyten" nach HANSEN 1950.

2. Für humide Klimate sind ± lessivierte Böden kennzeichnend. SCHARFETTER 1953 bezeichnet die Ericaceen geradezu als „Podsolfamilie" (dazu auch: BRAUN-BLANQUET 1926).

3. Unter den europäischen *Erica*-Arten sind etwa zwei Drittel ausgesprochene Azidophyten mit ± strenger Ozeanitätsbindung (Abb. 6), die übrigen verhalten sich ± indifferent; lediglich *Erica carnea* selbst (mit Einschränkung auch noch *E. multiflora*) hat ihr Verbreitungsoptimum auf Karbonatgesteinen (s. diesbezüglich aber Punkt 8!). Es muß in diesem

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenhang allerdings eingeräumt werden, daß HANSEN 1950 innerhalb des europäischen Formenkreises von *Erica* sect. *Callicodon* sowohl morphologisch wie auch ökologisch und chorologisch eine Sonderstellung zubilligt.

4. *Erica purpurascens*, die *E. carnea* nächstverwandte Sippe, bewohnt feucht-sandige Böden (Moore, Heiden, Sümpfe) im atlantischen Raum.

5. *Erica carnea* selbst repräsentiert als ausgeprägt kontinentale Trockenräume meidende Art (oz_2 nach MEUSEL & al. 1978) den „Gebirgsheidetyp" (ZIMMERMANN 1976; Abb. 1).

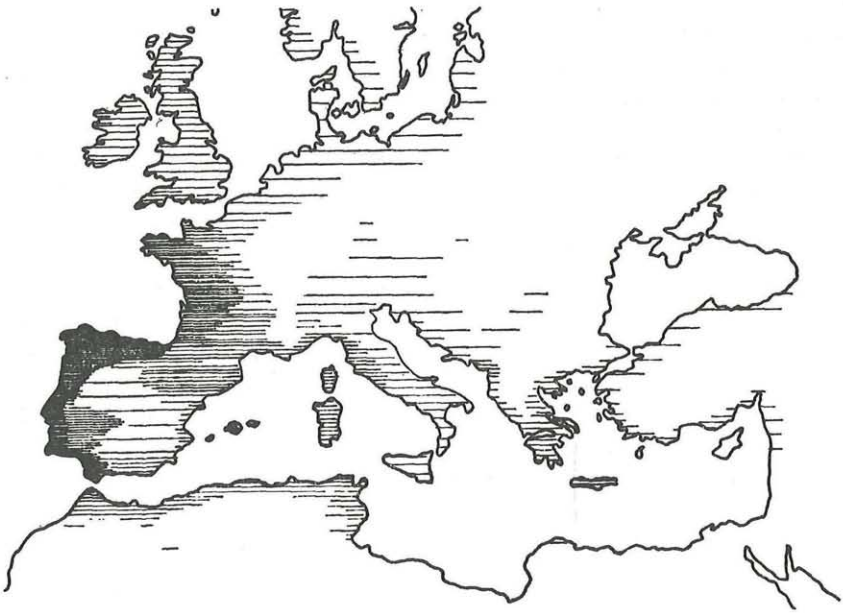

Abb. 6. Verbreitungszentren europäischer *Erica*-Arten. Die höchsten Artenzahlen (dichte Schraffuren) fallen mit atlantischen Klimaten zusammen (nach Unterlagen aus HANSEN 1950)

6. Die Morphologie der Schneeheide ist nur in bezug auf ihr nadelartiges Blattwerk eher xerischen Verhältnissen angepaßt. Im übrigen weist sie Züge mild-humiden Klimaten entstammender Verwandtschaftsgruppen auf: monopodiales Wachstum in der Jugend, wintergrünes Assimilationssystem, mangelhaftes Wasserleitungssystem, ungeschützte Blütenknospen; in Anpassung an das Gebirgsklima (Schneeschutz!) Zwergstrauchwuchs (dazu BRAUN-BLANQUET 1926, HANSEN 1950, SCHARFETTER 1953).

7. Die Physiologie der Schneeheide wird geprägt durch genetisch festgelegte Vorblütigkeit sowie das Fehlen einer fixierten Winterruhe (abermals Querverbindung zum Ozeanitätsgradienten!). Die Verbindung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

mit Mykorrhizapilzen ermöglicht *Erica carnea* die Besiedlung nährstoffarmer Böden.

8. Ihre Vorliebe für grusig verwitterndes Dolomitgestein deutet schon eine — auf den ersten Blick vielleicht überraschend anmutende — „kryptische" Präferenz für (oberflächlich) versauernde Böden an (ZIMMERMANN 1976).

9. Die im ausklingenden Spätglazial die mitteleuropäische Landschaft weithin beherrschenden Heidewälder, wohl Vorläufer unserer rezenten, Ericaceen-reichen Föhren-Heidewälder (Kap. 4.4.), könnten im Verein mit dem noch kühlen Klima im Laufe der Jahrtausende zu oberflächlichen Bodenversauerungen Anlaß gegeben haben (sofern nicht Kalkstaub- oder Lößverwehungen diesbezüglich hemmend wirkten). Oberflächlich ± versauerte Böden mögen daher diejenige Lebensgrundlage gewesen sein, die einer Heidewaldpflanze wie *Erica carnea* einst — vermutlich im Wettbewerb mit *Calluna* — im Übermaß zur Verfügung stand. (Eine im Prinzip ähnliche Erklärung zieht PEHR 1928, 1936 für Silikat-Ericeten in Kärnten in Betracht; hier soll vorübergehende klimatische Trockenheit das Übergreifen von *Erica carnea* auf Silikatgestein induziert haben.)

Mit dieser Argumentationsreihe läßt sich — in bezug auf die Silikattransgressionen von *Erica carnea* — der Kalkpflanzen-Problematik und dem Phänomen der „relativen Standortskonstanz" ein weiterer Aspekt hinzufügen: die These eines alten, phylogenetisch verankerten „Reliktverhaltens", das einerseits unter der speziellen Faktorenkonstellation eines Reliktstandortes, andererseits auch sekundär, nach Beseitigung bzw. Hemmung der Konkurrenten, zutage treten kann.

5. Literatur

AICHINGER E. 1952. Rotföhrenwälder als Waldentwicklungstypen. — Angew. Pflanzensoziologie 6.

— 1958. Der natürliche Aufbau und die Entwicklung der Kärntner Wälder. — Allg. Forstztg. 69: 273—278.

— 1965. Wann können wir die Fichtenjugend bodentrockener Rotföhrenwälder freistellen? — Allg. Forstztg. 76: 110—113.

BARBERO M., LEJOLY J. & POIRION L. 1977. Carte écologique des Alpes au 1/100 000: Feuille de Castellane. — Doc. Cartogr. écolog. 19: 45—64.

— & OZENDA P. 1979. Carte de la végétation potentielle des Alpes Piemontaises a 1/400 000. — Doc. Cartogr. écolog. 21: 139—162.

BECK-MANNAGETTA G. 1901. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. — In: ENGLER A. & DRUDE O., Vegetation der Erde 4. — Leipzig.

BRAUN-BLANQUET J. 1926. *Ericaceae*. — In: HEGI G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa 5 (3): 1609—1712. — München.

— 1961. Die inneralpine Trockenvegetation. — Geobot. selecta 1. — Stuttgart.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

BRESINSKY A. 1965. Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelements im Vorland nördlich der Alpen. — Ber. bayer. bot. Ges. 38: 5—67.

CAJANDER A. K. 1909. Über Waldtypen. — Acta forest. fenn. 1.

CHARPIN A. & SALANON R. 1972. L'aire de répartition de la Bruyère des neiges (*Erica herbacea* L. = *E. carnea* L.) dans la partie française de l'arc alpin. — Candollea 27: 229—247.

CLEMENTI H. 1979. Das Ausklingen der submediterranen Vegetation im unteren Eisacktal. — Diss. Univ. Innsbruck.

EGGLER J. 1955. Ein Beitrag zur Serpentinvegetation in der Gulsen bei Kraubath in Obersteiermark. — Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 85: 27—72.

EHRENDORFER F. 1954. Gedanken zur Frage der Struktur und Anordnung der Lebensgemeinschaften. — Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. E. Aichinger 1: 151—167.

ELLENBERG H. 1954. Zur Entwicklung der Vegetationssystematik in Mitteleuropa. — Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. E. AICHINGER 1: 134—143.

— 1974, 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas (1. Aufl., 2. Aufl.). — Scripta geobot. 9.

— 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. — Stuttgart.

— & KLÖTZLI F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte in der Schweiz. — Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 48: 587—930.

FRENZEL B. 1964. Über die offene Vegetation der letzten Eiszeit am Ostrande der Alpen. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 103—104: 110—143.

GAMS H. 1930. Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. — Veröff. geobot. Inst. ETH Stiftg. Rübel, Zürich 6: 32—80.

GAUCKLER K. 1954. Serpentinvegetation in Nordbayern. — Ber. bayer. bot. Ges. 30: 19—26.

HANSEN I. 1950. Die europäischen Arten der Gattung *Erica* L. — Bot. Jb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 75: 1—81.

HOLZNER W., HÜBL E. & RICEK E. W. 1978. Ecology of *Pinus sylvestris* stands in Austria. — Environ. Physiol. Ecol. Plants 1978: 473—482.

HORVAT I., GLAVAČ V. & ELLENBERG H. 1974. Vegetation Südosteuropas. — Geobot. selecta 4. — Stuttgart.

KAULE G., SCHALLER J. & SCHOBER H. M. 1978. Auswertung der Kartierung schutzwürdiger Biotope in Bayern. Allgemeiner Teil — außeralpine Naturräume. — Schutzw. Biotope Bayern 1.

KILIAN W. 1964. Standortserkundung im Revier Hönigsberg (Roßkogel, Mürztaler Alpen). — Forstl. Bundesversuchsanst. Abt. Standort 12.

KINZEL H. & HORAK O. 1969. Zur vergleichenden Physiologie der vikariierenden Ericaceen. — Österr. bot. Z. 116: 112—118.

KLÖTZLI F. 1975. Ökologische Besonderheiten *Pinus*-reicher Waldgesellschaften. — Schweiz. Z. Forstwesen 126: 672—710.

KNAPP H. D. 1979. Geobotanische Studien an Waldgrenzstandorten des hercynischen Florengebietes. Teil 1. — Flora 168: 276—319.

— & BÖHNERT W. 1978. Geobotanische Beobachtungen an natürlichen Waldgrenzstandorten im Böhmischen Mittelgebirge (České středohoří). — Feddes Repert. 89: 425—451.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

KNOLL S. 1961. Über das Vorkommen von *Erica carnea* und *Chamaebuxus alpestris* im Südvogtland und in den angrenzenden Gebieten der CSSR. — Ber. Arbeitsgem. sächs. Bot. NF 3: 150—152.

KRAL F. 1979. Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalysen. — Wien.

LÖTSCHERT W. 1959. Kalkpflanzen auf saurem Untergrund. Ein Beitrag zur Frage der relativen Standortskonstanz. — Flora 147: 417—428.

LUTZ J. 1950. Über den Gesellschaftsanschluß oberpfälzischer Kiefernstandorte. — Ber. bayer. bot. Ges. 28: 64—124.

MAURER W. 1966. Flora und Vegetation des Serpentingebietes bei Kirchdorf in Steiermark. — Mitt. Abt. Zool. Bot. Landesmus. „Joanneum" Graz 25: 13—76.

MAYER H. 1970. Zum Reliktvorkommen von *Alnus viridis* und *Rhododendron ferrugineum* in Tieflagen der Ostalpen. — Mitt. int. Ver. Vegetationsk., ostalp.-dinar. Sekt. 10: 59—63.

— 1974. Wälder des Ostalpenraumes. — Stuttgart.

— & HOFMANN A. 1969. Tannenreiche Wälder am Südabfall der mittleren Ostalpen. — München, Basel, Wien.

MEUSEL H., JÄGER E., RAUSCHERT S. & WEINERT E. 1978. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, II (Text, Karten). — Jena.

MIKYŠKA R. 1964. Příspěvek k fytosociologii reliktních borů na Šumavě. — Čas. Nár. mus., Praha, sect. natur. 133: 185—195.

— & Mitarb. (Botanický ústav ČSAV) 1968—72. Geobotanická mapa ČSSR: 1. České země (Textová část Mapová část). Geobotanische Karte der Tschechoslowakei: 1. Böhmische Länder (Textteil, Kartenteil). — Vegetace ČSSR, A2. — Praha.

MORAVEC J. & NEUHÄUSL R. 1976. Geobotanická mapa České socialistické republiky: Mapa rekonstruované přirozené vegetace 1 : 1 000 000. Geobotanical map of the Czech socialist republic: Map of the reconstructed natural vegetation 1 : 1 000 000. — Praha.

NEUHÄUSL R. & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ Z. 1972. Bory pískovcových Maštali u Proseče a jejich kontaktní společenstva. Kiefernwälder des Sandsteingebietes Maštale bei der Gemeinde Proseč (Ostböhmen) und ihre Kontaktgesellschaften. — Preslia 44: 254—269.

NIKLFELD H. 1972. Der niederösterreichische Alpenostrand — ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. — Jb. Ver. Schutze Alpenpfl. — Tiere 37: 42—94.

— 1979. Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nordöstlichen Alpen. — Stapfia 4.

OBERDORFER E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — Pflanzensoziologie 10. — Jena.

ONNO M. 1933. Über das „Calluno-Ericetum" in den südlichen Ostalpen. — Österr. bot. Z. 82: 235—244.

PEER T. 1973. Die Föhrenwälder am Ritten in ihren räumlichen und ökologischen Beziehungen. — Diss. Univ. Salzburg.

— 1975a. Vegetationskarte des Ritten bei Bozen (Tirol). — Doc. Cartogr. écolog. 15: 21—40.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

PEER T. 1975b. Die Pflanzengesellschaften des Ritten. — Der Schlern 49: 77—92.

— 1980. Karte der aktuellen Vegetation Südtirols 1/100 000: Blatt Bozen. — Doc. Cartogr. écolog. 23: 25—47.

PEHR F. 1928. Über das Vorkommen der *Erica carnea* in Unterkärnten. — Carinthia II 117 (=37): 37—41.

— 1936. Das Mirnockgebiet in Kärnten. — Carinthia II, Sonderh. 5.

PRATL F. 1970. Erläuterungen zur Vegetationskarte des Weizer Berg- und Hügellandes. — Weiz, Geschichte Landschaft Einzeldarst. 9 (2): 25—36. [1971 publiziert als: Vegetationskarte des Berg- und Hügellandes von Weiz (Steiermark). — Doc. Carte Végét. Alpes 9: 133—145].

PUTZER J. 1967. Pflanzengesellschaften im Raum von Brixen mit besonderer Berücksichtigung der Trockenvegetation. — Diss. Univ. Innsbruck.

REINHOLD F. 1944. Ergebnisse vegetationskundlicher Untersuchungen im Erzgebirge, den angrenzenden Gebirgen und im nordostsächsischen Heidegebiet. — Tharandter forstl. Jb. 3: 167—191.

RITTER-STUDNICKA H. 1953. Das Calluneto-Ericetum in Bosnien. — Österr. bot. Z. 100: 80—90.

RÜBEL E. 1912. Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. — Leipzig. (Sonderabdr. aus: Bot. Jb. Syst. 47/1—4).

SCHARFETTER R. 1953. Biographien von Pflanzensippen. — Wien.

SCHMID E. 1936. Die Reliktföhrenwälder der Alpen. — Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 21.

SCHUBERT R. 1960. Die zwergstrauchreichen azidiphilen Pflanzengesellschaften Mitteldeutschlands. — Pflanzensoziologie 11. — Jena.

SCHWEINGRUBER F. H. 1974. Föhrenwälder im Berner Oberland und am Vierwaldstättersee. — Ber. schweiz. bot. Ges. 83: 175—204.

STEFANOVIC V. & BEUS V. 1978. Ekološki uslovi rasprostranjenja nekih predstavnika prizemne flore u bukovim šumama Bosne i Hercegovine (*Pteridium aquilinum, Calluna vulgaris, Erica carnea*). — Mitt. ostalp.-dinar. Ges. Vegetationsk. 14: 363—374.

TREPP W. 1977. Der Preiselbeer-Engadinerföhrenwald (*Vaccinium-Pinus silvestris*-Gesellschaft). — Studia phytologica in honor. jub. A. O. HORVÁT (1977): 149—156.

WAGNER H. 1956. A. Niederösterreich bis Salzburg. — In: Exkursionsführer für die XI. I. P. E. durch die Ostalpen 1956. — Angew. Pflanzensoziologie 16: 109—128.

WENDELBERGER G. 1963. Die Relikt-Schwarzföhrenwälder des Alpenostrandes. — Vegetatio 11: 265—287.

WIDDER F. J. 1971 (Voraus-Druck 1970). Umfang und Areal von *Primula villosa*. — Jb. Ver. Schutze Alpenpfl.- Tiere 36: 74—109.

ZIMMERMANN A. 1975. Bodensaure Schneeheide-Kiefernwälder im Gebiet der Raabklamm (Weizer Bergland). — Mitt. Ludwig Boltzmann-Inst. Umweltwiss. Naturschutz 1: 59—67.

— 1976. Montane Reliktföhrenwälder am Alpen-Ostrand im Rahmen einer gesamteuropäischen Übersicht. — In: Mitteleuropäische Trockenstandorte in pflanzen- und tierökologischer Sicht. Tagungsber. 2. Fachtagung Ludwig Boltzmann-Inst. Graz: 29—61. — Graz.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ZIMMERANN A. 1981a. *Erica*-reiche Silikat-Föhrenwälder in den östlichen Zentralalpen (I): Steiermark und angrenzende Teile Niederösterreichs. — Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 111: 157—174.

— 1981b. *Erica*-reiche Silikat-Föhrenwälder in den östlichen Zentralalpen (II): Oberkärnten. — Carinthia II 171 (=91): 175—188.

ZOLLITSCH L. 1927. Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Aziditäts- und Konkurrenzfaktors. — Flora 122: 93—158.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 22_2

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Arnold

Artikel/Article: Erica-reiche Silikat-Föhrenwälder in den östlichen Zentralalpen (III): überregionaler Vergleich. 289-316