

Vegetationsentwicklung im hochalpinen Neuland

(Beobachtungen an Dauerflächen im Gletschervorfeld 1958—1962)*

Von Maren Jochimsen

Seit einigen Jahren ist die Vegetationsentwicklung im hochalpinen Neuland Gegenstand eingehender Untersuchungen. Nirgends bietet sich eine bessere Möglichkeit, Einblick in das biozönotische Geschehen zu bekommen, als in den jungen Gletschervorfeldern, die jedes Jahr durch das außergewöhnliche Abschmelzen des Eises an Größe gewinnen. 1958 wurden im Vorfeld des Gaisberggletschers bei Obergurgl (Ötztaler Alpen) 12 Dauerflächen angelegt, um den Ablauf der Besiedlung durch Pflanzen genau zu verfolgen. — Der Talboden liegt 2450 m über dem Meer. Reiche Grasheiden überziehen die steilen Hänge zu beiden Seiten. Hier wächst manche, nicht gerade häufige Art; nicht zuletzt eine Folge der besonderen geologischen Verhältnisse. Die Bergzüge der Umgebung bestehen aus leicht verwitternden Schiefergneisen, in die der sogenannte Schneebergzug, vorwiegend Granatglimmerschiefer mit Hornblende- und Marmorzügen, eingeschaltet ist. Die Bodenbildung steht also unter sehr günstigen Vorzeichen. Im Gletschervorfeld selbst und vor allem in seinen jüngsten Teilen, die erst seit zwei oder drei Jahren eisfrei sind, kann man natürlich noch nicht von einem Boden im Sinne von Erde sprechen. Der Schutt ist mehr oder weniger regellos und verteilt: Blöcke, Steine, Sand. Dazwischen treten Schmelz- und Hangsickerwässer zutage und verschwinden wieder — aber dennoch haben sich bereits einige wenige Pflanzen darauf angesiedelt.

Die Dauerflächen wurden nach verschiedenen Gesichtspunkten ausgewählt. Es sollte nicht nur die rein zeitliche Abfolge der Besiedlung, sondern gleichzeitig der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Vegetationsentwicklung festgehalten werden. Die Sukzession selbst wurde bereits auf induktive Weise erkannt, da wohl kaum ein Menschenleben ausreicht, um diesen Vorgang — vom unbesiedelten Neuland bis zum Vegetationsschluß — zu verfolgen. Dennoch kann man nicht auf Dauerflächen verzichten. Sie liefern sozusagen die statistischen Unterlagen für eine bereits aufgestellte Hypothese und geben andererseits, vor allem in den ersten Jahren der Besiedlung, einen Einblick in das zönotische und ökologische Verhalten der einzelnen Arten.

Alle Dauerflächen liegen innerhalb der Moräne von 1920 sowohl auf dem sanderartigen Talboden wie auf den seitlich an die Granatenwand grenzenden Eisrand-

* Die Arbeit wurde in dankenswerter Weise von der Alpinen Forschungsstelle der Universität Innsbruck in Obergurgl und dem Österreichischen Alpenverein unterstützt.

terrassen. 1958 betrug die Entfernung der äußersten Probefläche von der Gletscherzunge nicht mehr als 250 m. Man kann jedoch daraus nicht auf das Alter ihres Bodens schließen, denn die jährlichen Gletschermessungen beziehen sich immer auf den Rand des lebenden Eises. Das Toteis vor der Gletscherstirn, das unter dem Schutz des Moränenschuttes erhalten bleiben kann, wird dabei nicht berücksichtigt.

Die in der Vegetationskunde sonst üblichen Untersuchungsmethoden konnten im Gletschervorfeld nicht angewendet werden. Schon die Wahl der Probeflächen fiel schwer, weil die Art des Geländes, die Standortverhältnisse und die Besiedlung auf kleinstem Raum wechseln. Die Größe der Dauerflächen wurde deshalb nicht streng festgelegt. Man war so eher in der Lage, sich dem Gelände anzupassen und untypische Züge innerhalb eines kleinen Areals auszuschalten oder umgekehrt auffallende Merkmale miteinzubeziehen. Als Richteinheit diente jedoch immer das Maß eines Quadratmeters, so daß die Aufnahmen bezüglich des Deckungsgrades der Vegetation vergleichbar blieben. Schwierigkeiten bereitete auch die Bestimmung des mengenmäßigen Anteils der einzelnen Arten am Aufbau der Pflanzendecke. Sowohl die Methode BRAUN-BLANQUET's (1912—1951) als auch LÜDI's Skala der Artmächtigkeit (1945) sind für die offene Vegetation des Gletschervorfeldes ungeeignet. Beide Autoren gehen von der Tatsache aus, daß der Deckungsgrad bereits 100% beträgt, und das ist natürlich in der jungen Vegetation nirgends der Fall. Außerdem vermag der Deckungsgrad allein (auch bei der jetzt üblichen Kombination von Dominanz und Abundanz) die tatsächlichen Verhältnisse nicht wiederzugeben. Viele Arten erreichen trotz relativer Häufigkeit keinen großen Deckungsgrad, besitzen jedoch andererseits einen hohen zönotischen und ökologischen Zeigerwert. Aus diesem Grunde wurde eine neue, an die Besonderheiten der Pioniervegetation angepaßte Schätzungsmethode notwendig. Dabei dient nicht wie bisher die Flächeneinheit als Bezugsmaßstab, sondern die Vegetation selbst auf der einzelnen Probefläche. In jedem Fall wird sie = 100 gesetzt, sei es, daß sie sich aus 5 oder 30 Einzelpflanzen zusammensetzt. Dann schätzt man den prozentualen Anteil einer jeden Art an der vorhandenen Besiedlung. Dies scheint mir die einzige Möglichkeit, eine Pioniervegetation auch zahlenmäßig zu erfassen.

Anteil an der vorhandenen Vegetation 70%	5
50%	4
30%	3
auffallend vorhanden	2
mehrmals vorhanden	1
vorhanden	+
(! bedeutet mehr als der angegebene Richtwert)	

Die Zahlenwerte in den einzelnen Aufnahmen entsprechen einander allerdings nicht, d. h. zwei Probeflächen mit einem *Saxifraga aizoides*-Anteil = 4 gleichen sich nur, wenn auch der absolute Deckungsgrad (auf die Fläche projiziert) übereinstimmt. Bei der Untersuchung einer Pioniervegetation gilt es jedoch nicht so sehr zu erfahren

wie weit die Pflanzen bereits von dem Neuland Besitz genommen haben, sondern in welcher Weise und in welchem Verhältnis die Pflanzendecke in den verschiedenen Entwicklungsstadien von ihnen gebildet wird. Bestimmt man zusätzlich den Deckungsgrad der gesamten Vegetation auf der Probefläche, bleibt die relative Vergleichbarkeit der Aufnahmen gewahrt, und aus den Zahlen läßt sich jederzeit ein Bild von der vorhandenen Besiedlung entwerfen. Daher halte ich diese Methode zur Schätzung der Mengenverhältnisse für berechtigt.

Die Diskussion der Vegetationsaufnahmen stützt sich neben den in den Tabellen 1 bis 12 zusammengestellten Werten auf Beobachtungen über Veränderungen am Wuchsort.

Die Dauerfläche 1 (Tabelle 1) wurde 1958 auf verhältnismäßig feinem Material in einem alten „Bachbett“ angelegt. Damals beherrschte *Saxifraga aizoides* das Bild, und in den folgenden Jahren änderte sich wenig daran. Allerdings war eine geringe Zunahme von *Poa alpina* und *Saxifraga oppositifolia* zu verzeichnen. 1961 lief mitten durch das Quadrat ein Murschuttstreifen. Er schien jedoch die Vegetationsentwicklung kaum zu beeinträchtigen. Der Anteil von *Poa alpina* und der einiger anderer Arten, besonders *Deschampsia caespitosa*, vergrößerte sich weiterhin. Sie machten den Einfluß deutlich, den die oberen Hangteile durch die Schutzzufuhr auf den Besiedlungsgang ausüben. Im letzten Jahr hatte die Vitalität von *Saxifraga aizoides* auffallend abgenommen, und es entstand der Eindruck, als sei sie im Absterben begriffen. Dafür beherrschten die Gräser das Bild. — Wesentlich scheint, daß, obwohl sich die Vegetation im Laufe der Jahre wieder lichtete (Deckungsgrad 1959 — 40%, 1962 — 30%), die Sukzession der Pflanzen nicht gehemmt wurde, wie die Zunahme der Artengruppe um *Poa alpina* beweist. Natürlich störte die erneute Ablagerung von Schutt die Entwicklung. Sie brachte aber andererseits auch frische Siedlungseinheiten in Form von Wurzelballen, losgerissenen Trieben und Samen aus den besser besiedelten Teilen des Hanges heran. In der Folge wichen diejenigen Pioniere, denen der langsam austrocknende Standort nicht mehr zusagte und die der Konkurrenz der neuen Siedler nicht gewachsen waren.

Die Lage der Dauerfläche 2 war von vornherein problematisch, da die Schmelzwasserabflüsse auf dem Talboden ständig ihren Lauf verlegen. So konnte man bereits 1961 die Markierung nicht mehr genau erkennen, und 1962 lag eine Schicht feinen, feuchten Schwemmsands über der ehemaligen Oberfläche. Wenn die kümmerliche Besiedlung (Deckungsgrad 1959 — 5%) auch kaum den Namen einer Pflanzengemeinschaft verdiente, so kann man doch aus der Tabelle entnehmen, daß es sich um eine *Saxifraga aizoides* — Pioniergemeinschaft, ein *Saxifragetum*, handelte.

Sehr interessant ist das Ergebnis von Tabelle 3. Ursprünglich (1958) war der feine Murschutt auf einer der Terrassen in unmittelbarer Nähe des Eisrandes unbesiedelt. Im folgenden Jahr hatten sich die ersten Pioniere eingefunden. Sie konnten ihre Herrschaft 1961 unter besonderer Vermehrung von *Poa alpina* und *Arabis alpina* ausdehnen. Auch 1962 lag der Deckungsgrad der Vegetation immer noch unter 5%; wahrscheinlich ist jedoch eine gewisse Bodenunruhe daran beteiligt. Der Rückgang

einiger Arten und die auffallende Vorrangstellung von *Arabis alpina* deuten darauf hin.

Die Verhältnisse auf der Probefläche 4 sind den vorigen sehr ähnlich: frisch eingeschwemmtes und daher unbesiedeltes Feinmaterial in etwas größerer Entfernung von der Gletscherstirn als vorher. 1958 fehlte jegliche Besiedlung, und die dauernde Überformung durch Schutt und rieselndes Wasser während der folgenden Jahre ließen keine rechte Vegetation aufkommen. 1962 hatte jedoch ein Schuttstrom sehr viel „Pflanzenreste“ aus den höher gelegenen Grasheiden mitgebracht, die nun spreuartig herumlagen. — In den kommenden Jahren wird man verfolgen können, wieweit sich dieser Einfluß geltend macht, und ob es möglich ist, daß das erste Pionierstadium (*Saxifragetum*) übersprungen wird.

Zu dieser Annahme verleiten nämlich die Ergebnisse von der Dauerfläche 5. Die Bedingungen sind im wesentlichen gleich, nur wurde etwas größerer Schutt und ein noch größerer Abstand vom Eisrand gewählt. Diese Maßnahme soll beweisen, wie wenig der Grad der Vegetationsentwicklung von der Entfernung zum Gletscher und vom Alter des Bodens, denn mit zunehmendem Abstand vom Ferner muß ja auch der Boden älter sein, zu tun hat. — Glücklicherweise bleiben in den Jahren 1959—1962 alle störenden Umwelteinflüsse der Probefläche fern, so daß die Besiedlung auf dem, mit Ausnahme von zwei Individuen, anfangs nackten Boden normal ablaufen kann. Im Gegensatz zu den bisherigen Erfahrungen steht das Verhalten von *Poa alpina*. Sie tritt als Pionier auf, und zwar in einem Ausmaß, wie es sonst nur den späteren Entwicklungsstadien eigen ist. Das legt natürlich die Vermutung nahe, die Entwicklung brauche nicht mit dem *Saxifragetum* zu beginnen und könnte sofort mit dem zentralen Stadium des *Poetums* einsetzen. Die Aufnahme aus dem Jahre 1962 zeigt jedoch, daß das nicht zutrifft, denn jetzt treten mit einem Mal die Komponenten des 1. Pionierstadiums auf. Sie würden niemals in ein bereits gefestigtes *Poetum* einwandern und beweisen damit, daß sich *Poa alpina* nur durch Begünstigung von außen (Murtätigkeit bzw. Erdbeben und Schafpläger) derart entwickeln kann.

Tabelle 6 zeigt einen ähnlichen Fall. Da die Besiedlung aber außerordentlich spärlich und zudem in den beiden letzten Jahren noch durch Mureinbruch gestört wurde, kann man sehr wenig über die vorhandene Vegetation aussagen.

Bereits 1961 hatte ein Schuttstrom die Markierungen der Probefläche 7 überfahren. 1962 war sie dann völlig von frischem Hangschutt bedeckt und nur noch bedingt für eine Vegetationsanalyse tauglich.

Wesentlich erfreulicher sind dagegen die Verhältnisse auf der Dauerfläche 8. Sie liegt in einer mit Schutt aller Größenklassen (Blöcke — Sand) angefüllten Rinne. Der Wasserhaushalt ist daher ausgesprochen günstig, denn das feine Material speichert die Feuchtigkeit, während die größeren Steine den Boden vor Austrocknung schützen. So konnte sich in den fünf Jahren eine recht beachtliche Pflanzendecke bilden. 1959 betrug der Deckungswert noch 25%, 1961 waren es 40% und 1962 wurden bereits die größeren Steine überwachsen. Wenn keine Störung von außen

eintritt, dürfte in ein paar Jahren der Vegetationsschluß erreicht sein. Zu diesem Zweck muß die jetzige Pflanzengemeinschaft — ein ausgesprochen reiches *Saxifragetum* — umgeformt werden, denn die Pioniere sind nicht konkurrenzfähig genug. Sie bereiten nur den Boden für die nachfolgenden Siedler und weichen, sobald die Vegetation dichter wird. Im allgemeinen kann die Zunahme von *Poa alpina* und *Festuca halleri* als sicheres Anzeichen für die beginnende Umwandlung zum *Poetum* gelten.

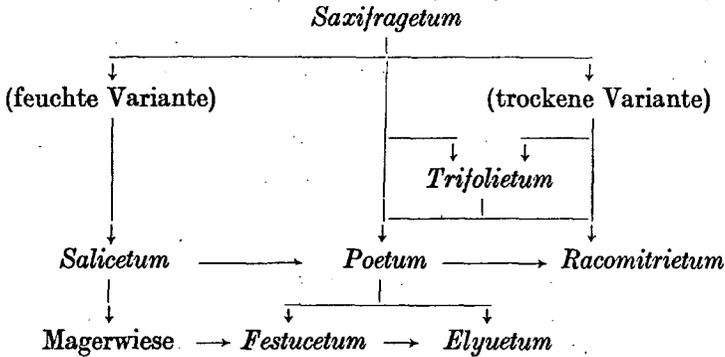
1961 widerfuhr der Probefläche 9 das übliche Mißgeschick, sie wurde von Schutt überfahren. Doch schon 1962 hatte sich die Vegetation im unteren Teil des Rechteckes wieder erholt. Der Deckungsgrad stieg gegenüber 1959 (15%) um 10%, obwohl mehrere Pflanzen, die keine ausgesprochenen Pioniereigenschaften aufweisen, diesem Ereignis zum Opfer fielen. Es ist daher verständlich, daß sich die Pflanzendecke trotz dem an sich günstigen Standort (Feinmaterial in einer Rinne) noch immer im Stadium eines frühen *Saxifragetums* befindet.

Die Dauerfläche 10 liegt in einer hin und wieder Quellwasser führenden Rinne mit größeren Steinen. Dem entspricht das Vorherrschen von *Saxifraga aizoides* und *Bryum schleicheri*. Da außerdem viele Pioniere trockener Standorte vertreten sind, beweist das nur, welchen großen Schwankungen die Wasserführung unterliegt. 1962 war *Saxifraga aizoides* (*Bryum schleicheri* merkwürdigerweise nicht) stark im Absterben begriffen. Das mag wohl als Anzeichen für die zunehmende Austrocknung des Wuchsortes gelten, vielleicht aber auch die Andeutung einer Entwicklung zum *Poetum* sein. Diese beiden Vorgänge sind ja in gewisser Hinsicht miteinander verquickt und können nicht immer getrennt werden. Der hohe Wert von *Deschampsia caespitosa* ist ohne Bedeutung, da diese Art von den weidenden Schafen eingeschleppt und ihre Entwicklung sozusagen „künstlich“ gefördert wird. 1959 betrug der Deckungsgrad 35%, 1962 — 40%; der schwache Anstieg steht in Einklang mit den herrschenden Verhältnissen.

Von der Dauerfläche 11 fehlte 1961 jede Spur.

Auch das Dasein der Probefläche 12 ist gefährdet; auf beiden Seiten umrahmt sie frischer Murschutt. Allerdings war die Anlage auf einem breiten Schuttfächer von Anfang an problematisch. Da jedoch alle Erdbewegungen, je nach dem Ausmaß, das sie erreichen, sowohl störenden wie fördernden Einfluß auf den Besiedlungsgang nehmen können, muß es dem Zufall überlassen bleiben, ob die positive Vegetationsentwicklung auf dieser Dauerfläche anhält. Obwohl alle Pioniere vorhanden sind spielen die bereits 1958 gegenüber *Poa alpina* und *Deschampsia caespitosa* eine untergeordnete Rolle. 1961 treten sehr viele sekundäre Siedler auf, deren Stellung 1962 weiter ausgebaut wird. Beachtenswert ist das Verhalten von *Poa alpina* während der fünf Jahre. Ursprünglich Dominante des *Saxifragetums* (*Deschampsia caespitosa* Sonderstellung) hat sie sich zur absoluten Beherrscherin der Pflanzengemeinschaft entwickelt und bestimmt in gewisser Hinsicht deren Zusammensetzung. Noch sind die Pioniere nicht ganz verschwunden, doch haben sie in diesem frühen *Poetum* keine aufbauende Bedeutung mehr und sind eher als Reste des 1. Pionierstadiums aufzufassen.

Seit 1958 wird alljährlich die Vegetation der Dauerflächen registriert. Noch ist der abgelaufene Zeitraum zu klein, um die einzelnen Stadien der Besiedlung deutlich werden zu lassen. Aus früheren Untersuchungen ergab sich für das Gaisbergtal folgende Sukzession:



Das erste Stadium der Vegetationsentwicklung besteht in einer Pflanzengemeinschaft, die nach der häufig sogar dominanten Charakterart, dem Quellsteinbrech, benannt wurde. An ihrem Aufbau sind nur Pioniere beteiligt. Die Phase des *Saxifragetums* besteht im allgemeinen während der ersten Jahre nach dem Eisfreiwerden des Schuttes. Natürlich hat die Zusammensetzung der Pflanzendecke nirgends stationären, sondern dynamischen Charakter; ein ständiges „Kommen und Gehen“ der Arten verändert immer wieder das Bild. Dennoch bildet bereits das *Saxifragetum* eine gewisse Einheit. Anspruchslosigkeit zeichnet alle seine Vertreter aus. Sie haben nur die eine Aufgabe, von dem Boden Besitz zu ergreifen und für die sekundären Siedler vorzubereiten. Deshalb macht der Artenwechsel innerhalb des *Saxifragetums* niemals den Eindruck eines Konkurrenzkampfes (dafür ist die Besiedlung noch viel zu offen), sondern eher den eines harmonischen Zusammenspiels. Sobald sich der Standort ändert, nehmen jene Pioniere, deren Lebensbedingungen dadurch optimal erfüllt werden, zahlen- und mengenmäßig zu, ohne die anderen Arten vollkommen zu verdrängen. Äußere Einwirkungen wie Murgang und Überschwemmung können eine derartige Veränderung hervorrufen. Doch auch die Bedingungen im Moränenschutt selbst sind keineswegs überall gleichartig, obwohl die „Einöde“ eher uniform als mannigfaltig wirkt. Diese feinen Unterschiede in der ökologischen Amplitude der verschiedenen Erstbesiedler darzustellen, wurde in Abb. 1 versucht. Die Abszisse gibt den Grad des Wassergehaltes im Boden von naß bis trocken an, während man an der Ordinate die Größenklasse des Schuttes abliest, wobei grob — große Steine und fein — Sand bzw. Kies bedeutet. *Bryum schleicheri* besiedelt vorwiegend quellige Stellen im groben Blockwerk. *Artemisia laxa* gedeiht dagegen am besten auf völlig trockenem Feinschutt. Im Gletschervorfeld ist es sehr gut möglich, daß diese beiden Arten nebeneinander vorkommen. Wer die Verhältnisse kennt, löst diese Rätsel sehr bald auf. Eine der beiden Arten siedelte sich zu einer Zeit an, in der andere Standortbedingungen herrschten. Man könnte in diesem Fall eine alte Bachrinne

Abb. 1

Ökologische Gruppe der Pioniere

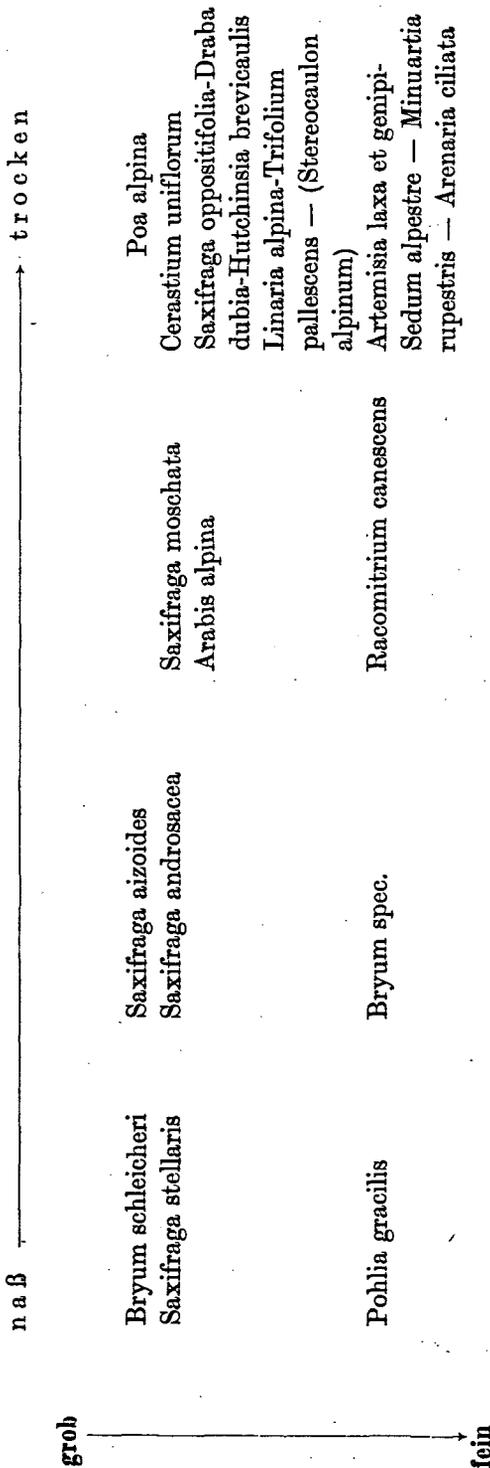
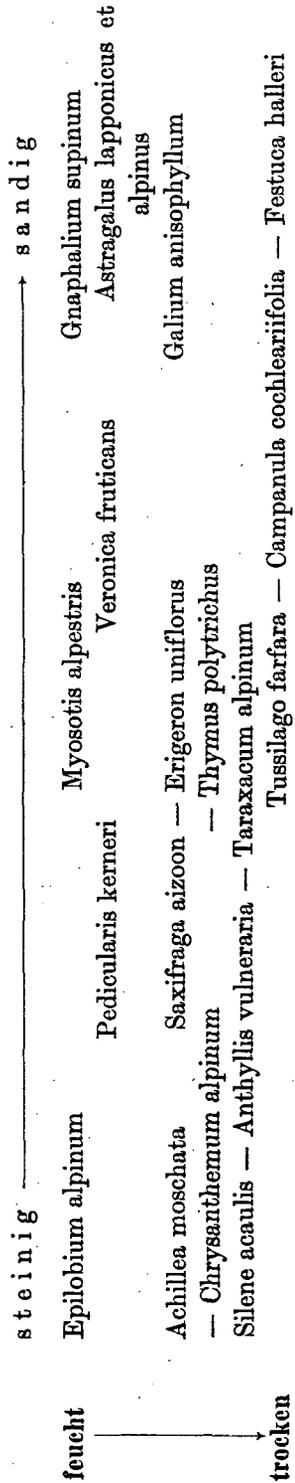


Abb. 2

Ökologische Gruppe der sekundären Siedler



annehmen, in der das Wasser versiegt ist und die jetzt langsam austrocknet. Damit gewährt sie neuen Arten Lebensraum. Naturgemäß besitzen die Arten von ausgesprochen feuchten Standorten eine viel kleinere ökologische Amplitude als die Bewohner trockenen Schutts. *Poa alpina*, *Trifolium pallescens* und die zwei *Artemisien* sind einer Überschwemmung ohne weiteres gewachsen und können ihren Wuchsort lange Zeit unter veränderten Lebensbedingungen behaupten, während *Pohlia gracilis* und *Bryum schleicheri* einer lang anhaltenden Dürre sehr leicht zum Opfer fallen. Ein Individuum allein sagt nichts über den Standort aus. Eindeutig sind die Bedingungen erst dann, wenn eine Art mehrmals und in Gemeinschaft mit anderen Pionieren der gleichen ökologischen Gruppe auftritt. Der Einwand, man müsse doch an Ort und Stelle sofort erkennen, ob ein Wuchsort feucht oder trocken und der Schutt grob oder fein sei, mag theoretisch richtig sein, für die Verhältnisse im Gletschervorfeld trifft er dagegen nicht zu. Sicher, der Moränenschutt läßt sich, was seine Korngröße anlangt, leicht klassifizieren, obwohl eigentlich keine Sortierung vorliegt und die reinen Steinwälle wie die Kiesterrassen relativ selten vorkommen. Meistens treten sämtliche Schuttarten nebeneinander auf. Die Frage des Wasserhaushaltes im Boden kann man jedoch nur mit Hilfe der vorgenannten ökologischen Reihen erklären. In dieser Hinsicht besitzen die einzelnen Pioniere geradezu einen Zeigerwert. Die Kuppe eines durch Erosion geschaffenen Riedels braucht keineswegs unter extremer Trockenheit zu leiden, wenn zum Beispiel genügend große Steine und Platten den Boden vor allzu starker Verdunstung schützen. Woran will man aber die herrschenden Bedingungen erkennen, wenn nicht an der Vegetation? Da diese jedoch erst am Anfang ihrer Entwicklung steht, vermag nur das Studium der einzelnen Arten und ihrer Verhaltensweise Aufschluß über die Zusammenhänge bei der Bildung einer Pflanzendecke zu geben.

Ein weiterer, wesentlicher Faktor, der darüber entscheidet, welche Pflanzen sich ansiedeln können, ist die Bodenbewegung. Dabei lassen sich drei Arten unterscheiden: die reine Schuttsetzung des frisch abgelagerten Materials, das Erdrutschen an steilen Hängen infolge der Schwerkraft und die durch die Fließbewegungen des Wassers und der Muren ausgelöste Bodenunruhe. Dabei werden die Wurzeln der Pflanzen ganz erheblich beansprucht. Entscheidend ist wohl nicht so sehr ihre Reißfestigkeit als vielmehr die Dehnungsfähigkeit des Gewebes. Doch verdient diese Erscheinung eine eigene Untersuchung.

In engem Zusammenhang mit der Bodenbewegung steht die Verschüttung der Pflanzen durch Murmaterial, Hangschutt oder Schwemmsand. Die meisten Pioniere sind auf Grund ihrer besonderen Wuchsform einem solchen Ereignis gewachsen und können sich mit unterirdischen Trieben und Ausläufern am Leben erhalten. Manche Pflanzen, die in der Nähe des Gletscherbaches ausgegraben wurden, zeigten einen ausgesprochenen Stockwerkbau, an dem man die Anzahl der Überschüttungen ablesen konnte.

Nicht alle Pionierpflanzen sind diesen verschiedenen Anforderungen gleichermaßen gewachsen. Die Arten ersetzen einander, und man könnte die Abstufungen zwischen

ihnen sehr wohl darstellen. Dies erscheint jedoch wenig sinnvoll, solange keine Möglichkeit besteht, die mehrdimensionale Beziehung aller Faktoren zum Ausdruck zu bringen.

Das Sukzessionsschema zeigt mehrere Wege, die die Entwicklung vom *Saxifragetum* aus sowohl über seine feuchte als auch trockene Variante einschlagen kann. Man darf allerdings nicht erwarten, daß die Vegetation auf den Dauerflächen in einem derart kurzen Zeitraum diese verschiedenen Folgestadien auch nur andeutungsweise ausgebildet hat. Eine Ausnahme machen die Probeflächen 9 und besonders 12. Auffällig wirkt das starke Anwachsen der Artengruppen um *Poa alpina*, auf Grund dessen sich mit Sicherheit die Entwicklung zum *Poetum*, dem zentralen Stadium innerhalb der Sukzession, voraussagen läßt. Auf einigen anderen Probeflächen ist diese Erscheinung, wenn auch nicht im gleichen Ausmaß, ebenfalls zu beobachten. Meistens wird die Umbildung vom *Saxifragetum* zum *Poetum* durch die Zunahme der Gräser (*Poa alpina*, *Festuca halleri*) eingeleitet. Dann erscheinen die sekundären Siedler wie *Campanula cochlearifolia*, *Thymus serpyllum polytrichus*, *Silene acaulis* usw. Diese Bezeichnung wurde gewählt, weil diese Arten nur in ganz seltenen Fällen im frischen Schutt siedeln und fast immer erst auftreten, wenn die Pioniere den Boden erobert und vorbereitet haben. Obwohl auch sie einige Pioniereigenschaften aufweisen, stellen sie bereits gewisse Ansprüche an den Nährstoffgehalt des Bodens, der jedoch noch nicht meßbar ist und wohl auf den Rohhumusansammlungen und der Aufbereitung des Schuttes durch die Pioniere beruht. Diese sekundären Siedler können sowohl dem *Saxifragetum* wie dem *Poetum* angehören; sie nehmen eine vermittelnde Stellung ein. Daraus mag nochmals hervorgehen, daß ein Vegetationsstadium keinen Zustand, sondern eher ein Fließgleichgewicht darstellt. Neben dem bereits erwähnten Austausch (Vikarianz) der Arten innerhalb eines Stadiums besteht ein gleitender Übergang zwischen den einzelnen Stadien, und es erfordert einige Übung und Beobachtung, um diese verschiedenen Vorgänge auseinanderzuhalten.

Die sekundären Siedler lassen sich ebenso wie die Pioniere zu ökologischen Reihen ordnen (Abb. 2). Die beiden Schemata sind allerdings nicht kongruent, da die Standortsansprüche der zwei Gruppen geringfügig voneinander abweichen. Die Darstellung mußte daher etwas geändert werden. — Die Vegetationstabellen wurden nach dem gleichen Prinzip Pioniere — sekundäre Siedler und nach deren Standortsansprüchen aufgestellt, so daß die Veränderungen, die die Vegetation einer Probefläche im Laufe der Jahre erfährt, leicht aus ihnen hervorgehen.

Die Bildung einer Vegetation auf Neuland gibt zu mehreren Fragen Anlaß. Welcher Zeitraum wird benötigt, um eine geschlossene Pflanzendecke entstehen zu lassen? Im allgemeinen sieht man in der Zeit den wesentlichsten Faktor bei einer Vegetationsentwicklung. Je älter der Boden, in unserem Fall je länger er vom Eis befreit ist, desto dichter müßte das Pflanzenkleid sein. Daß diese Annahme keinesfalls zutrifft, geht wohl mit aller Deutlichkeit aus den Aufnahmen hervor. (Noch besser kommt es natürlich bei einer Betrachtung des gesamten Gletschervorfeldes zum Ausdruck.) Eine dürftige Besiedlung ist nicht allein dem jungen Boden eigen, sie

kann ebensogut in älteren Teilen des Vorfeldes auftreten, da die Umweltfaktoren den Deckungsgrad beeinflussen und darüber entscheiden, in welcher Zeit sich eine geschlossene Pflanzendecke entwickelt. Bodenbewegung, Wasserhaushalt, Art des Schuttes und Überformung können zugleich fördernd und hemmend auf den Besiedlungsgang wirken. Der Nähe des Eises kommt keine wesentliche Bedeutung zu.

Obwohl natürlich die genannten Faktoren den Gang der Besiedlung entscheidend beeinflussen und darüber bestimmen, welche Arten sich ansiedeln, gibt es doch auch treibende Kräfte, die der Vegetation selbst innewohnen. Sie stellt das Artenangebot aus dem die Auswahl getroffen wird. Für den Ablauf der Sukzession hat der Deckungsgrad keine Bedeutung, es ist unwesentlich, ob die vorhandene Vegetation bereits 75% oder nur 30% des Bodens bedeckt. Pionierstadien vom Typ des *Saxifragetums* erreichen oft einen sehr hohen Deckungswert, während manches *Poetum* noch weit vom Vegetationsschluß entfernt ist. Eine eigenartige Tatsache, die aber bei längerer Beobachtung der Dauerflächen wohl ihre Erklärung finden wird. Vermutlich liegt der Grund in der der Vegetation eigenen Dynamik. Sobald der Schutt vom Eis befreit ist, siedeln sich die Pioniere ohne Auswahl an. In den ersten Jahren nimmt ihre Zahl pro Flächeneinheit zu, dann beginnt jedoch eine Differenzierung des Standortes, die die Artenauslese zur Folge hat. Wird die Vegetationsentwicklung nicht durch die Umweltfaktoren begünstigt, dann bleibt der Deckungsgrad niedrig oder verringert sich sogar, wenn der „Abwanderung“ der „ortsfremden“ Pioniere nicht eine Vermehrung der ansässigen Arten gegenübersteht. Dessenungeachtet nimmt die Sukzession ihren normalen Fortgang; den Pionieren folgen die sekundären Siedler und später die Rasenbildner, ohne daß die Pflanzendecke unbedingt dichter zu werden braucht.

Tabelle 1

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>	5!	5!	5	5
<i>Bryum spec.</i>	1	1	1	1
<i>Bryum schleicheri</i>	1		+	1
<i>Saxifraga stellaris</i>	+		+	
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	+	1	+	
<i>Minuartia rupestris</i>	+	+	+	
<i>Trifolium pallescens</i>	+	+		
<i>Arabis alpina</i>	+		+	+
<i>Artemisia genipi</i>				+
<i>Anthyllis vulneraria alpestris</i>				+
<i>Festuca halleri</i>		+		1
<i>Poa alpina</i>	+	1	2	2!
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+		2	2!
<i>Campanula cochlearifolia</i>	+	+	+	2
<i>Pedicularis kernerii</i>		+	+	+
<i>Silene acaulis</i>		+		
<i>Tussilago farfara</i>				+
<i>Taraxacum alpinum</i>				+

Tabelle 2

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>	5	5	5	5
<i>Bryum spec.</i>	+	1	2	2
<i>Linaria alpina</i>	+	1	1	1
<i>Minuartia rupestris</i>	+		+	
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	+		+	
<i>Anthyllis vulneraria alpestris</i>	+			
<i>Artemisia laxa</i>		+		
<i>Trifolium pallescens</i>		+		
<i>Silene acaulis</i>		+		
<i>Festuca halleri</i>		+	+	+
<i>Poa alpina</i>			1	
<i>Saxifraga androsacea</i>			+	

Tabelle 3

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>		+	+	+
<i>Bryum spec.</i>		+	1	+
<i>Poa alpina</i>		+	1	+
<i>Arabis alpina</i>		+	1	1
<i>Festuca halleri</i>		+	1	
<i>Racomitrium canescens</i>		+		
<i>Saxifraga moschata</i>			+	+
<i>Minuartia rupestris</i>				+
<i>Sedum alpestre</i>				+
<i>Cerastium uniflorum</i>				+

Tabelle 4

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>		+	+	+
<i>Bryum spec.</i>		+	+	+
<i>Festuca halleri</i>		+	+	
<i>Trifolium pallescens</i>		+		
<i>Sedum alpestre</i>				+
<i>Hutchinsia alpina brevicaulis</i>				+
<i>Chrysanthemum alpinum</i>				+

Tabelle 5

	1958	1959	1961	1962
<i>Poa alpina</i>	+	2	4	4
<i>Festuca halleri</i>	+	2	2	1
<i>Saxifraga aizoides</i>		+	1	+
<i>Silene acaulis</i>		+		
<i>Arabis alpina</i>				1
<i>Linaria alpina</i>				+
<i>Hutchinsia alpina brevicaulis</i>				+
<i>Trifolium pallescens</i>				+
<i>Bryum spec.</i>				+
<i>Deschampsia caespitosa</i>				1
<i>Epilobium alpinum</i>				+

Tabelle 6

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>	+	+	+	1
<i>Arabis alpina</i>	+	+	+	1
<i>Bryum spec.</i>				+
<i>Trifolium pallescens</i>		+		
<i>Sedum alpestre</i>		+		
<i>Minuartia rupestris</i>		+		
<i>Saxifraga oppositifolia</i>		+		
<i>Cerastium uniflorum</i>		+		
<i>Festuca halleri</i>		+	+	
<i>Poa alpina</i>		2	+	+
<i>Silene acaulis</i>		+		+
<i>Anthyllis vulneraria alpestris</i>				+

Tabelle 8

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>	3	5	5	5
<i>Bryum spec.</i>	1	1	+	1
<i>Arabis alpina</i>	+	+	+	+
<i>Hutchinsia alpina brevicaulis</i>	+	1	+	2
<i>Minuartia rupestris</i>	+	+	+	
<i>Arenaria ciliata</i>	+			
<i>Artemisia genipi</i>		+	+	+
<i>Linaria alpina</i>		+		
<i>Draba dubia</i>			+	+
<i>Sedum alpestre</i>	+		+	+
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	+		1	1
<i>Cerastium uniflorum</i>	+		1	1
<i>Saxifraga moschata</i>				+
<i>Cerastium alpinum</i>	+	1	1	
<i>Anthyllis vulneraria alpestris</i>	1		1	1
<i>Poa alpina</i>	2	2	2!	2
<i>Festuca halleri</i>		1		1
<i>Silene acaulis</i>		+		+
<i>Galium anisophyllum</i>		+		+
<i>Achillea moschata</i>		+		
<i>Campanula cochleariifolia</i>				+
<i>Thymus serpyllum polytrichus</i>				+
<i>Pedicularis kernerii</i>			+	
<i>Epilobium alpinum</i>		+	+	+

Tabelle 9

	1958	1959	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>	2	4	4
<i>Linaria alpina</i>	1	1	1
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	+	+	+
<i>Arabis alpina</i>	+	+	+
<i>Minuartia rupestris</i>	+	+	

	1958	1959	1962
<i>Racomitrium canescens</i>	+	+	
<i>Bryum spec.</i>	+	+	
<i>Pohlia spec.</i>	+	+	
<i>Cerastium uniflorum</i>	1	+	
<i>Hutchinsia alpina brevicaulis</i>	+		
<i>Sedum alpestre</i>	+		
<i>Arenaria ciliata</i>	+		
<i>Trifolium pallescens</i>	+		
<i>Cerastium alpinum</i>	1	1	
<i>Anthyllis vulneraria alpestris</i>	1	1	
<i>Festuca halleri</i>	+	1	1
<i>Poa alpina</i>	2	3	2
<i>Campanula cochlearifolia</i>		+	1
<i>Chrysanthemum alpinum</i>		+	+
<i>Silene acaulis</i>		+	
<i>Galium anisophyllum</i>		+	
<i>Agrostis rupestris</i>		+	
<i>Thymus serpyllum polytrichus</i>		+	
<i>Pedicularis kernerii</i>		+	
<i>Draba aizoides</i>		+	

Tabelle 10

	1958	1959	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>	4	5	5
<i>Bryum spec.</i>	+	1	3
<i>Arabis alpina</i>	+	1	+
<i>Hutchinsia alpina brevicaulis</i>	+	+	1
<i>Artemisia laza</i>	+	+	1
<i>Trifolium pallescens</i>	+	+	+
<i>Arenaria ciliata</i>	+	+	+
<i>Minuartia rupestris</i>	+	+	+
<i>Sedum alpestre</i>	+	+	
<i>Linaria alpina</i>		+	+
<i>Stereocaulon alpinum</i>		+	+
<i>Saxifraga bryoides</i>		+	
<i>Gnaphalium supinum</i>		+	
<i>Pohlia spec.</i>	+	1	
<i>Bryum schleicheri</i>		+	3
<i>Epilobium alpinum</i>	+	+	1
<i>Anthyllis vulneraria alpestris</i>	+	1	+
<i>Poa alpina</i>	+	2	2
<i>Festuca halleri</i>		1	1
<i>Deschampsia caespitosa</i>		+	3
<i>Silene acaulis</i>		+	+
<i>Campanula cochlearifolia</i>		+	+
<i>Pedicularis kernerii</i>		+	+
<i>Thymus serpyllum polytrichus</i>			+
<i>Saxifraga aizoon</i>			+
<i>Taraxacum alpinum</i>			+
<i>Senecio carniolicus</i>			+
<i>Draba dubia</i>			+

Tabelle 12

	1958	1959	1961	1962
<i>Saxifraga aizoides</i>		+	+	+
<i>Bryum spec.</i>	1	2	2!	1
<i>Trifolium pallescens</i>	+	2	2	2
<i>Minuartia rupestris</i>	+	1	+	+
<i>Sedum alpestre</i>	+	1	+	+
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	+	+	+	+
<i>Hutchinsia alpina brevicaulis</i>	+		+	1
<i>Arenaria ciliata</i>	+	+		
<i>Artemisia laxa</i>	+		+	
<i>Artemisia genipi</i>	+			1
<i>Arabis alpina</i>	+			
<i>Erigeron alpinus</i>	+		+	1
<i>Saxifraga aizoon</i>	+		+	+
<i>Festuca halleri</i>	+	1	1	2
<i>Poa alpina</i>	2	4	4!	5!
<i>Deschampsia caespitosa</i>	3	2	3	3
<i>Campanula cochlearifolia</i>	+	+	2	2
<i>Silene acaulis</i>	+	1	1	1
<i>Astragalus lapponicus</i>	+	+	+	+
<i>Astragalus alpinus</i>	+	+	+	+
<i>Galium anisophyllum</i>	+		+	1
<i>Thymus serpyllum polytrichus</i>	+		+	
<i>Veronica fruticans</i>			+	+
<i>Myosotis alpestris</i>		+	+	+
<i>Gnaphalium supinum</i>		+	+	1

Literaturverzeichnis

- BRAUN, J. (1913): Die Vegetationsverhältnisse in der Schneestufe der rhätisch-lepontischen Alpen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Nat. Ges. 48.
- BRAUN-BLANQUET, J. und JENNY (1926): Die Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. d. Schweiz. Nat. Ges. 63.
- BROCKMANN-JEROSCH, H. (1907): Die Pflanzengesellschaften der Schweizer Alpen. I. Die Flora des Puschlavs und ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig.
- CHODAT, F. (1928): Beiträge zu den Beziehungen zwischen Vegetation und Zustand des Bodens im westlichen Berner Oberland. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 37.
- CLEMENTS, F. E. (1916): Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington.
- COAZ, J. (1887): Erste Ansiedlung phanerogamer Pflanzen auf vom Gletscher verlassenen Böden. Mitt. d. Naturf. Ges. Bern 1886.
- COOPER, W. S. (1926): The fundamentals of vegetational change. Ecology 7.
- ELLENBERG, H. (1958): Über die Beziehungen zwischen Pflanzengesellschaft, Standort, Bodenprofil und Bodentyp. Ber. über d. Intern. Symposium Pflanz. soziol. Bodenkd., Angewandte Pflanzensoziologie, H. 15.
- FRIEDEL, H. (1937): Boden- und Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Rhône-gletschers. Ber. Geobot. Inst. Rübel.
- (1938): Die Pflanzenbesiedlung im Vorfeld des Hintereisferners. Ztschr. f. Gletscherkunde 26.
- (1956): Die alpine Vegetation des obersten Mölltales (Hohe Tauern). Wiss. A. V., H. 16.
- GAMS, H. (1922): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahresschr. d. Nat. Ges. Zürich 67.
- (1940—42): Die Pflanzengesellschaften der Alpen. 1.—3. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. und -tiere.
- LÜDI, W. (1945): Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des Großen Aletschgletschers mit einem Vergleich der Besiedlung im Vorfeld des Rhône-gletschers und des Oberen Grindelwaldgletschers. Ber. Geobot. Inst. Rübel 1944.
- (1958): Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizer Alpen. Flora 146.
- REISIGL, H. und PITSCHMANN, H. (1958): Obere Grenzen von Vegetation und Flora in der Nivalstufe der Zentralen Ötztaler Alpen (Tirol). Vegetatio VIII, Fasc. 2.
- SCHRÖTER, C. (1926): Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Maren Jochimsen, Herrsching/Ammersee, Panoramastraße 17

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: [53](#)

Autor(en)/Author(s): Jochimsen Maren

Artikel/Article: [Vegetationsentwicklung im hochalpinen Neuland. \(Beobachtungen an Dauerflächen im Gletschervorfeld 1958-1962\). 109-123](#)