© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Dendrochronologie von Kräutern und Sträuchern im Vorfeld des Morteratschgletschers

Fritz H. Schweingruber, Andrea Münch und Ruth Schwarz

The reconstruction of chronosequences of vegetation recolonization in recent glacier forefields is possible with dendrochronological age determination of herbs, dwarf shrubs and shrubs. We identified plant age based on growth zones in the root collar of 854 individuals from eight herb and dwarf shrub species in the front of the Morteratsch glacier in the eastern Swiss Alps. Each dendrochronological date is related to intervals of five years of land exposure. We found the following maximum age on single plants (individual maximum age) and maximum average plant ages (mean maximum age of a population; in brackets) in the deglaciated terrain since 40 years (since 1960): *Salix daphnoides* 29 (18), *Rumex scutatus* 28 (16), *Myricaria germanica* 19 (10), *Achillea erba-rotta* 15 (12), *Epilobium fleischeri* 10 (7), *Trifolium pallescens* 10 (7), *Hieracium staticifolium* 8 (6), *Oxyria digyna* 9 (6), *Sempervivum arachnoideum* 8 (5), *Lotus corniculatus* 6 (3) years. In the first year after ice retreat germination was observed for *Epilobium fleischeri, Rumex scutatus, Myricaria germanica, Trifolium pallescens, Oxyria digyna,* and *Salix daphnoides*. After a time lag of two and three years indivuduals of *Achillea erba-rotta* and *Hieracium staticifolium* were noted. *Sempervivum arachnoideum* germinated 8 years after ice retreat. Maximum ages of *Epilobium fleischeri* and *Oxyria digyna* were reached after 10 (1990), *Achillea erba-rotta* after 30 (1970) and the other species after 25 years (1975) following deglaciation.

Keywords: Annual growth rings, herbs, shrubs, plant age, primary succession, Swiss alps

Adressen der Autoren/-innen:
Prof. Fritz H. Schweingruber
Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft
8903 Birmensdorf / Schweiz
schweingruber@wsl.ch

Andrea Münch
Unterdürrbacher Strasse 361
97080 Würzburg / Deutschland
andrea.muench@gmx.de

Ruth Schwarz
Heimberg 11
97996 Niederstetten / Deutschland

Angenommen: 24. Dezember 2006

Das Vorfeld des Morteratschgletschers ist ein ideales Gebiet zum Studium von Sukzessionsvorgängen, weil der Gletscherrückzug glaziologisch gut dokumentiert ist (Maisch et al. 1999, Valagussa 2003), (Abb. 1). Insbesondere Lüdi (1958), Stöcklin & Bäumler (1996) und Burga (1999) haben die pflanzliche Wiederbesiedlung der periodisch vom Eis freigegebenen Flächen botanisch beschrieben. Mit der Anwendung dendrochronologischer Techniken auf Kräuter eröffnete sich die Möglichkeit, mit der Altersbestimmung verschiedener Kraut- und Straucharten die zeitliche Dynamik von Pflanzengesellschaften zu rekonstruieren und morphologisch definierte Entwicklungsstadien von Pflanzen mit einem zeitlichen Hintergrund zu belegen (Zoller 1949, Dietz & Ullmann 1997, Schweingruber 2001, Schweingruber & Dietz 2001, Erschbamer & Retter 2004, Schweingruber & Poschlod 2005).

Wir konzentrierten uns auf folgende Fragen:
- Welche Arten im Gletschervorfeld weisen Jahrringe auf?
- Welche Maximalalter erreichen häufig im Gletschervorfeld auftretende Arten?
- Wann etablieren sich Pflanzen mit erkennbaren Jahrringen nach dem Rückzug des Eises?
- Lässt sich der geomorphologisch erfasste Gletscherrückzug anhand der Kraut- und Strauchartenalter rekonstruieren?

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Die Fragen basieren auf den Beobachtungen von Dietz & Fattorini (2002) und Schweingruber & Poschlod (2005), dass Zuwachszonen Jahresringen entsprechen. Die vorliegende Arbeit ist ein Auszug aus den Diplomarbeiten von Andrea Münch und Ruth Schwarz.

Material

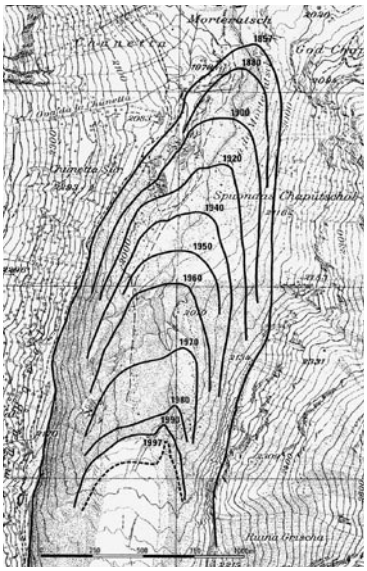

Abb. 1: Karte des Vorfeldes des Morteratschgletschers. Eingezeichnet sind die ungefähren Daten des Gletscherrückzuges bis 1997. Quelle: Burga 1999.

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in den kristallinen, östlichen Schweizeralpen (46° 27′ N / 9° 56′ E) im Kanton Graubünden in einer Höhenlage von 1900 bis 2100 m ü. M. Im kontinental getönten Klima liegt die potenzielle Waldgrenze auf etwa 2200 m ü. M. Bei jährlichen Niederschlägen von etwa 800 mm betragen die durchschnittlichen Temperaturen im 4 km entfernten und 100 m tiefer von der Untersuchungsfläche gelegenen Pontresina im Juli durchschnittlich 11,2 °C und im Januar -7,8 °C. Die Schneebedeckung dauert im 300 m tiefer gelegenen Bever im Mittel 158,8 Tage (Bäumler 1988). Maisch et al. (1999) fassten die Ergebnisse der glaziologischen, morphologischen und vegetationskundlichen Untersuchungen zusammen. Für unsere Studie ist die seit 1960 jahrgenaue Dokumentation des Rückzugs der Gletscherzunge von besonderer Bedeutung, weil jede Altersbestimmung einen Bezug zum Datum der Eisfreilegung haben musste (Abb. 1).

Unsere Analyse bezieht sich auf das Gebiet der seit 1960 freigelegten Rohböden. Wir legten die Untersuchungsflächen in Standorte ausserhalb jeglicher anthropogener Störungen. Obwohl wir keine Verbissschäden festgestellt haben, ist es nicht ausgeschlossen, dass das Vorfeld periodisch der Beweidung durch Schafe ausgesetzt ist (Hansjakob Altmann mdl.). Ausgeschlossen sind zudem Flächen, die nach dem Gletscherrückzug durch das Hochwasser von 1987 überschüttet oder erodiert worden sind. Da wir anstrebten, aus jeder Fläche fünf Individuen zu analysieren, variiert die Grösse der Untersuchungsflächen zwischen 25 bis 250 m^2. Gross sind die Flächen in den jüngsten kaum besiedelten, klein in den älteren dichter von Vegetation bedeckten Rückzugsstadien.

Wir analysierten 22 Flächen entlang von drei Transekten: entlang des Flusses; entlang des Weges zwischen Bahnstation und dem Zungenende des Morteratschgletschers (Abb. 1); am orographisch linksseitigen Hang, der seit 1960 eisfrei ist. Dabei unterschieden wir aufgrund pflanzensoziologischer Untersuchungen 10 relativ trockene von 13 relativ feuchten Flächen (Tab. 1).

Nach der dendrochronologischen Eignungsselektion von 73 Arten (Tab. 3, S. 8–9) wurden 10 häufige Arten, die in den meisten Untersuchungsflächen vorkommen, zur Rekonstruktion der Maximalalter verwendet (Tab. 2).

Aus jeder Fläche wurden an fünf kräftigen Exemplaren die Anzahl Jahrringe gezählt. Total wurde das Alter von 856 Pflanzen bestimmt. In den jüngsten Stadien wurde bei allen Arten

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

das Alter der Primärwurzeln bestimmt. Dies ist Ausdruck des ontogenetischen Alters. Bei den klonalen Arten dagegen ist die Jahrringzahl in älteren Flächen Ausdruck des Alters der Teilindividuen (Tab. 2). Die Probenentnahme erfolgte am Ende der Vegetationsperiode im Zeitraum vom 20. August bis zum 15. September 2000. Der Jahrring des Jahres 2000 ist zu diesem Zeitpunkt in dieser Höhenlage vollständig ausgebildet.

Tabelle 1: Analysierte Flächen in Beziehung zur Eisfreilegung, der Vegetationseinheit und deren Deckungsgrad. Abkürzungen: **f** feuchte Standorte, **t** trockene Standorte, **Ges.** Gesellschaft

Fläche (Eisfreilegung)	Vegetationseinheit	Deckung %
1 f und 2 f (1995), 3 t (1990)	Frühes Pionierstadium	<1
4 f und 5 f (1990), 6 f (1985)	Spätes Pionierstadium	1–10
7 t (1985), 9 t (1980)	Spätes Pionierstadium, *Oxyria digyna*-Ges.	2–12
8 f (1980)	Spätes Pionierstadium	2–12
10 t, 11 t (1975)	*Epilobium fleischeri-Rumex scutatus*-Ges.	10–75
12 f (1975)	*Epilobium fleischeri-Rumex scutatus*- und *Oxyria digyna*-Ges.	10–75
13 f (1970)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., spätes Stadium	15–75
14 f (1970)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., farnreich	15–75
14 t, 15 t (1997)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., farnreich	15–75
16 f (1965)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., farnreich, Bachufer	15–75
17 t, 18 t (1965)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., farnreich	15–75
19 t (1960)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., farnreich	15–75
20 f, 21 f (1960)	*Rhacomitrium canescens*-Ges., farnreich, Bachufer	15–75

Tabelle 2: Anzahl analysierte Individuen pro Art mit Primärwurzeln oder Rhizomen (klonal vegetative Vermehrung). In Tabelle 3 ist die Deutlichkeit der Jahrringgrenzen vermerkt.

Art	Untersuchungsort	Anzahl Individuen
Salix daphnoides	Primärwurzel	94
Rumex scutatus	Primärwurzel	105
Myricaria germanica	Primärwurzel	55
Achillea erba-rotta	klonal	102
Epilobium fleischeri	klonal	105
Trifolium pallescens	Primärwurzel	102
Hieracium staticifolium	klonal	109
Oxyria digyna	Primärwurzel	55
Sempervivum arachnoideum	Primärwurzel	63
Lotus corniculatus	Primärwurzel	66

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Tabelle 3: Ergebnisse der dendrochronologischen Eignungsprüfung. Dargestellt ist die Deutlichkeit der Jahrringe (siehe Legende) und die maximal festgestellte Jahrringzahl von Pflanzen aus der hier vorgelegten Studie aus dem Vorfeld des Morteratschgletschers * und diejenigen aus dem westlichen Alpenraum ** von Schweingruber & Poschlod (2005).

Familie	**Art**	**Deutlichkeit/ Alter ***	**Deutlichkeit/ Alter ****
Apiaceae	*Peucedanum ostruthium*	a 15	a 6
Asteraceae	*Achillea erba-rotta*	a 7	b 23
	Achillea nana	a 7	b 7
	Adenostyles leucophylla	b 4	b 4
	Antennaria dioeca	c 2	b 4
	Carduus defloratus	b 4	a 6
	Erigeron acer ssp. *angulosus*	a 4	b 2
	Erigeron alpinus	b 4, d	b 3
	Hieracium glaciale	c 5	
	Hieracium intybaceum	b 7	a 11
	Hieracium murorum	b 5	a 8
	Hieracium pilosella	b 2	b 5
	Hieracium staticifolium	b 9	c 3, d
	Homogyne alpina	d	d
	Leontodon helveticus	c 2	c 4, d
	Leucanthemopsis alpina	c 2	b 8
	Leucanthemum vulgare	c 3	b 5
	Senecio incanus	a 8	b 3
	Solidago virgaurea	a 7	b 15
Brassicaceae	*Arabis alpina*	a 2	a 5
	Cardamine resedifolia	c 1	b 15
Campanulaceae	*Campanula barbata*	c 3	c 5
	Campanula scheuchzeri	c 2	b 18
	Phyteuma betonicifolium	c 5	b 9
Caryophyllaceae	*Cerastium alpinum*	c 3	c 7
	Cerastium arvense	a 6	a 5
	Cerastium fontanum	c 2	c 2
	Cerastium pedunculatum	b 3	
	Sagina saginoides	d	
	Silene excapa	b 6	b, c 39, d
	Silene rupestris	b 11	b 8
	Silene vulgaris	a 7	b 20
Chenopodiaceae	*Chenopodium bonus-henricus*	d	d
Crassulaceae	*Sedum atratum*	c 2	b 2
	Sempervivum arachnoideum	b 8	
	Sempervivum montanum	b 6	b 4, c, d
Fabaceae	*Anthyllis vulneraria*	b 9	b 5
	Lotus corniculatus	b 6	b 16
	Trifolium alpinum	b 8	b 50
	Trifolium badium	c 3	b 5
	Trifolium pallescens	b 10	b 11
	Trifolium pratense	c 2	b 4
Gentianaceae	*Gentiana nivalis*	c 2	d
Geraniaceae	*Geranium sylvaticum*	d	d

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Myricaceae	*Myrica germanica*	a 21	
Onagraceae	*Epilobium anagallidifolium*	c 2	
	Epilobium angustifolium	c 4	b 5
	Epilobium fleischeri	b 10	b 4
Papaveraceae	*Papaver rhaeticum*	c 6	
Parnassiaceae	*Parnassia palustris*	d	d
Plantaginaceae	*Plantago alpina*	a 3	b 23
Polygonaceae	*Oxyria digyna*	b 9	c 4, d
	Polygonum viviparum	d	d
	Rumex scutatus	a 28	c 8
Primulaceae	*Primula farinosa*	d	d
Pyrolaceae	*Pyrola minor*	c 3, d	d
Ranunculaceae	*Aconitum napellus*	d	d
Rosaceae	*Fragaria vesca*	b 2	b 8
	Potentilla aurea	c 3	a 21
	Rubus idaeus	a 12	b 4
	Sieversia reptans	b 4	b, c >30
Rubiaceae	*Galium anisophyllum*	a 4	b 9
Salicaceae	*Salix daphnoides*	a 29	
Santalaceae	*Thesium alpinum*	b 3	b 4
Saxifragaceae	*Saxifraga aizoides*	b 8	b 20
	Saxifraga bryoides	b 11	b 14
	Saxifraga exarata	a 8	b 8
	Saxifraga oppositifolia	b 11	b 11
	Saxifraga paniculata	c 6	b 13
Scrophulariaceae	*Bartsia alpina*	b 3	b12
	Linaria alpina	a 2	b 12
	Veronica fruticans	a 9	a 11
Urticaceae	*Urtica dioeca*	b 2	b 12

Legende: Deutlichkeit der Jahrringe in Klassen
(Nach Schweingruber & Poschlod 2005)

Klasse a (sehr gut). Die Altersbestimmung ist ohne Unsicherheit möglich (Abb. 2a und b).

Klasse b (gut). Die Altersbestimmung ist mit geringen Unsicherheiten möglich (Abb. 3 und 4). Erschwerend bei der Erkennung jährlicher Abgrenzungen sind intraannuelle tangentiale Porenbänder oder Zonen mit sehr schmalen Zuwachszonen ohne Spätholz.

Klasse c (schlecht). Die Altersbestimmung ist unsicher. An verschiedenen Stellen auf den Querschnitten sind jahrringähnliche Strukturen erkennbar.

Klasse d (nicht erkennbar). Die Altersbestimmung ist unmöglich, weil keine Zuwachszonen erkennbar sind. Derartige Proben wurden nicht berücksichtigt.

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

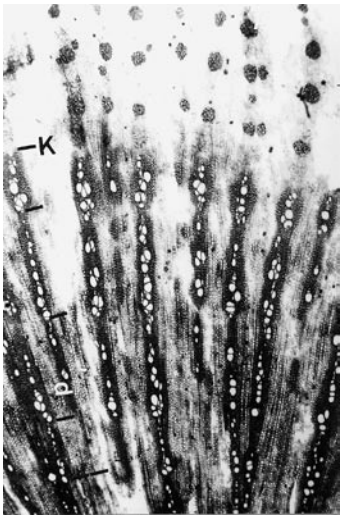

Abb. 2a

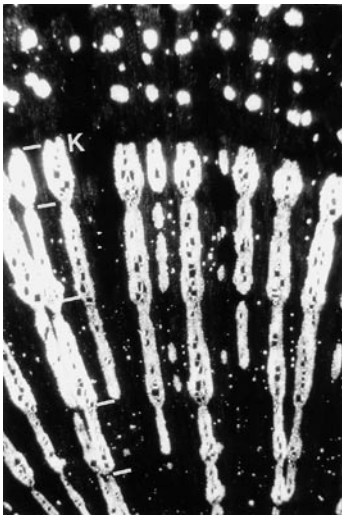

Abb. 2b

Abb. 2a und 2b: Querschnitt durch den Wurzelkragen einer Primärwurzel einer 7-jährigen *Rumex scutatus*-Pflanze auf Silikatschutt auf dem Rückzugstadium von 1985 im Vorfeld des Morteratschgletschers in 1950 m ü. M.

Die zwei Aufnahmen sind (a) im Durchlicht und (b) im polarisierten Licht vom gleichen Mikroschnitt aufgenommen. Jahrringgrenzen sind mit horizontalen Strichen angedeutet. Die Grenze zwischen Xylem und Phloem ist mit K (Kambium) markiert. Vergrösserung 25×. Zwischen sehr breiten Holzstrahlen befinden sich radial angeordnete Streifen von Faser-Gefäss-Elementen. Insbesondere in Abb. 2b sind die Zuwachszonen gut anhand der leichten Einschnürungen im Spätholz abgrenzbar (Klasse b). Die Abgrenzung ist im Durchlichtbild (Abb. 2a) nur dank der leicht vergrösserten Poren im Frühholz möglich (Klasse c). Der älteste Jahrring ist nicht abgebildet.

Methode

Die krautigen Pflanzen wurden ausgegraben. Bei Sträuchern sägten wir bodeneben Stammscheiben. Nach der Reinigung mit Wasser schnitten wir mit einer Rasierklinge oder einem scharfen Papiermesser aus dem Übergangsbereich zwischen Wurzel und Spross (Wurzelkragen) von jeder Pflanze ein ungefähr 3 bis 5 mm langes Stück. Die zur Austrocknung, Analyse und Aufbewahrung vorgesehenen Stücke steckten wir in Baumwachs (Schweingruber & Poschlod 2005). Mikroskopische Schnitte liessen sich ohne Einbettung mit einem Reichert-Schlittenmikrotom und nach der Befeuchtung der Querschnittsflächen mit absolutem Alkohol erstellen (Schweingruber & Dietz 2001). Fotogene Dauerpräparate entstanden durch Färbung mit wasserlöslichem Safranin, der Entwässerung mit Alkohol und Xylol und der Einbettung in Kanadabalsam. Die routinemässige Altersbestimmung an trockenen Proben erfolgte mit einem Stereomikroskop mit bis zu 40-facher Vergrösserung. Der Austrocknungsprozess hat zur Folge, dass Zellen mit geringen Zellwanddicken weniger schwinden als diejenigen mit dicken Zellwänden. Dadurch treten oft Jahrringgrenzen reliefartig deutlich hervor. Die einfache Methode eignet sich für die meisten Kräuter (Abb. 2 bis 4). Die Sichtbarkeit von Jahrringen konnte bei *Rumex scutatus* und *Achillea erba-rotta* durch die Behandlung der trockenen Querschnittsflächen mit Kreide (Iseli & Schweingruber 1989) oder mit der Betrachtung der Mikroschnitte im polarisierten Licht erhöht werden (Abb. 2). Die jahresweise Abgrenzung an glatt geschnittenen Querschnittsflächen kam bei *Trifolium pallescens* mit der Behandlung von Phloroglucin und Perchlorsäure gut zum Ausdruck (Trendelenburg & Mayer-Wegelin 1955). Die Jahrringabgrenzung erfolgte anhand der in Tab. 2 und den Abb. 2 bis 4 aufgeführten Kriterien.

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

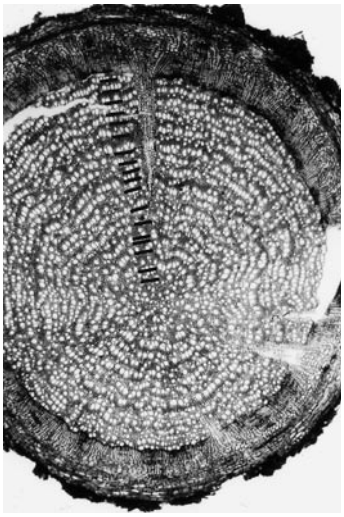

Abb. 3

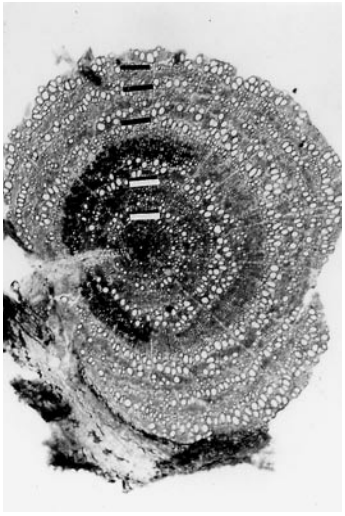

Abb. 4

Abb. 3: Querschnitt durch den obersten Wurzelteil einer Primärwurzel einer etwa 20-jährigen *Achillea erba-rotta* in einer südexponierten Gneis-Felsspalte auf dem Gornergrat, Zermatt, Schweiz, 3150 m ü. M. Vergrösserung 25×. Die Jahrringe sind gut abgrenzbar (Klasse b). Im Zentrum und an der Peripherie ist die Abgrenzung der Zuwachszonen nicht absolut sicher. Die meistens einreihige grosse Porenreihe im Frühholz hebt sich deutlich vom Spätholz ab. Die marginalen Grundgewebezellen des Spätholzes sind meistens tangential abgeflacht und die Zellwände sind leicht verdickt (kaum im Bild erkennbar). Poren und Grundgewebemerkmale lassen deutliche Jahrringe erkennen.

Abb. 4: Querschnitt durch den obersten Wurzelteil einer Primärwurzel eines 6-jährigen *Lotus corniculatus* aus einer steilen, südexponierten Grashalde auf dem Gornergrat, Zermatt, Schweiz, 3000 m ü. M. Vergrösserung 25×. Bei diesem Exemplar sind die Jahrringe sehr gut unterscheidbar (Klasse a), denn die grossen, dicht auftretenden Frühholzporen heben sich deutlich vom porenarmen Spätholz ab.

Das älteste gefundene Individuum im gesamten Gletschervorfeld wird als individuelles Maximalalter festgehalten (Tab. 4).

Wenn die individuellen maximalen Alter innerhalb der einzelnen Untersuchungsflächen nach einer bestimmten Anzahl Jahre Eisfreiheit stagnieren, wird dieses Stadium als durchschnittliches Maximalalter bezeichnet. Das Durchschnittsalter wird nachstehend auf die eisfreie Periode von 1960 bis 2000 bezogen.

Ergebnisse

Von den 73 geprüften Arten weisen 8 keine Jahrringe auf. Bei weiteren 21 ist die Abgrenzung der Zuwachszonen undeutlich. 51 Arten weisen Jahrringabgrenzungen auf, die eine Jahrringzählung ermöglichen (Tab. 3). Sie ist in Einzelfällen jedoch mit kleinen Unsicherheiten behaftet (Klasse b). Aus dem Vergleich zwischen den beiden unabhängig voneinander durchgeführten Studien im Morteratschgletschervorfeld und im westlichen Alpenraum (Tab. 3) ist ersichtlich, dass die Deutlichkeit der Jahrringe von verschiedenen Bearbeitern (Münch 2000, Schwarz 2000, Schweingruber & Poschlod 2005) ähnlich beurteilt wird. Die Deutlichkeit der Zuwachszonen kann bei einzelnen Arten von deutlich bis nicht erkennbar variieren. Als Beispiel seien *Silene excapa* und *Sempervivum montanum* erwähnt.

Deutlich höhere Maximalalter als im Morteratschgletschervorfeld fanden sich im westlichen Alpenraum (Tab. 3) bei *Achillea erba-rotta* (15/28 Jahre), *Campanula scheuchzeri* (2/18Jahre), *Silene excapa* (6/39Jahre), *Trifolium alpinum* (8/50 Jahre), *Plantago alpina* (3/23 Jahre), *Sieversia reptans* (4/>30Jahre), *Potentilla aurea* (3/21Jahre), *Bartsia alpina* (3/12 Jahre), *Linaria alpina* (2/12 Jahre), *Urtica dioica* (2/12 Jahre). Eine Zusammenfassung

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

über Maximalalter von Pflanzen geben Schweingruber & Poschlod (2005).

Die einzelnen Arten weisen folgende Charakteristika und folgendes Verhalten auf:

Salix daphnoides: Die jungen Pflanzen weisen eine kräftige, verholzte Primärwurzel auf. Diese verzweigt sich mit zunehmendem Alter sehr stark. Die Initialstelle ist jedoch auch bei älteren Individuen anhand des stärksten Triebes erkennbar. Die jährlichen Zuwachszonen sind eindeutig zu erkennen (Klasse a). Die Art ist im untersuchten Vorfeld meistens ein Strauch, erreicht jedoch in älteren Sukzessionsstadien Baumgrösse. Sie besiedelt jüngste, eisfreie Flächen. Auf der Gletscherstandslinie 1995 fand sich bereits ein vierjähriges Exemplar. Das Maximalalter von 29 Jahren wurde auf der Rückzugslinie 1970 festgestellt (Tab. 4). Das durchschnittliche Alter beträgt 9,5 Jahre.

Rumex scutatus: Die an der Basis leicht verholzende Art weist eine kräftige Primärwurzel auf. An der Bodenoberfläche verzweigt sich das Sprosssystem nur leicht. Die Zuwachszonen sind meistens gut erkennbar (Klasse a und b; Abb. 2a und b). Ältere Individuen weisen verrottete Stammzentren auf und sind deshalb nicht genau datierbar. Ab dem Gletscherstand 1979 sind die Wurzeln von mehr als 70% der Individuen im Zentrum abgebaut. Die Art ist eine typische Pionierpflanze auf Silikatschutt. Das maximale Alter von 28 Jahren wurde auf der Rückzugslinie 1960 festgestellt (Abb. 1). Das Alter der Pflanzen steigt mit zunehmender Entfernung zur Gletscherzunge kontinuierlich an und erreicht auf der Höhe des Gletscherstandes von 1975 im Mittel einen Höhepunkt von durchschnittlich 16,2 Jahren (Tab. 4).

Myricaria germanica: Junge Pflanzen weisen eine kräftige, stark verholzte Primärwurzel auf. Die Zuwachszonen der ringporigen Art sind eindeutig voneinander abgegrenzt (Klasse a). Der Strauch besiedelt die jüngsten eisfreien Stadien. Bereits auf der Gletscherstandslinie 1995 fanden sich Exemplare mit Altern von 5 Jahren. Das Maximalalter von 21 Jahren wird auf der Rückzugslinie 1965 erreicht (Tab. 4). Das Durchschnittsalter beträgt 7,7 Jahre.

Achillea erba-rotta: Der Wurzelstock älterer Pflanzen ist stark verzweigt. In jüngeren Stadien ist die dicke Hauptwurzel gut erkennbar. Die Zuwachszonen sind sehr gut bis gut abgrenzbar (Klassen a und b; Abb. 3). Die Art ist eine frühe Pionierpflanze. Sie tritt bereits auf der Rückstandslinie 1995 auf. Das individuelle Maximalalter von 15 Jahren wird auf der Rückzugslinie von 1975 erreicht (Tab. 4). Das durchschnittliche Maximalalter beträgt 12 Jahre und das Durchschnittsalter 6,8 Jahre.

Epilobium fleischeri: Die an der Sprossbasis leicht verholzte Art weist im Jugendstadium eine kräftige, gut erkennbare Primärwurzel auf. Im Alter entstehen viele unterirdische Ausläufer, an welchen neue Individuen mit pfahlwurzelähnlichen Adventivwurzeln entstehen (Stöcklin 1990, Stöcklin & Zoller 1991). Über der Bodenoberfläche befinden sich viele bogenartig aufsteigende Sprosse. Bei den meisten Individuen sind die

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Zuwachszonen gut erkennbar (Klasse a und b). Da in älteren Individuen die Zentren oft verrottet sind, ist eine Altersbestimmung der Individuen vor der Gletscherstandslinie 1979 nur schätzbar. Die Schätzung erfolgte anhand der Krümmung des ältesten erhaltenen Jahrrings. Als frühe Pionierpflanze gehört die Art zu den Erstbesiedlern junger Moränenwälle. Auf der Gletscherstandslinie von 1995 wurden schon fünfjährige Exemplare gefunden. In den ersten zehn Jahren, bis zum Gletscherstand 1990, gedeiht die Pflanze sehr gut und erreicht teilweise ein Alter bis zu acht Jahren. Das individuelle Maximalalter beträgt 10 (Tab. 4), das durchschnittliche Maximalalter 7 Jahre und das Durchschnittsalter 5,3 Jahre.

Trifolium pallescens: Die Art weist in jüngeren und älteren Stadien eine kräftige, wenig verzweigte Primärwurzel auf. Die Zuwachszonen sind meistens gut erkennbar (Klasse b). Bei einzelnen Individuen ist die Altersbestimmung unsicher (Klasse c), weil die Zuwachszonen nur an einer Seite des Wurzelkragens abgrenzbar sind. Die Zentren sind nie faul. Die Keimung ist kurz nach dem Eisrückzug möglich. Das individuelle Maximalalter von 10 Jahren wird auf der Rückzugslinie 1975 erreicht (Tab. 4). Nach etwa 20 Jahren Eisfreiheit scheint mit einem durchschnittlichen Alter von 6 Jahren ein Optimum erreicht zu sein. Das Durchschnittsalter beträgt auf dem Morteratschgletschervorfeld jedoch nur 4,8 Jahre. Kuen & Erschbamer (2002) fanden auf einer 30-jährigen Moräne ein Durchschnittsalter von 8 bis 10 Jahren.

Hieracium staticifolium: Sie weist in allen Lebensstadien eine kräftige, spindelförmige Hauptwurzel auf. Die Zuwachszonen lassen sich nur teilweise gut erkennen (Klasse b). Häufig ist die Zuordnung unsicher (Klasse c). Die Altersbestimmungen sind daher als Richtwerte aufzufassen. Die Art ist eine frühe Pionierpflanze, die sich auch in weit entwickelten Sukzessionsstadien halten kann. Das individuelle Maximalalter von 8 Jahren wird auf der Rückzugslinie 1975 erreicht (Tab. 4). Das durchschnittliche Maximalalter beträgt 5, das durchschnittliche Alter 3,7 Jahre.

Tabelle 4: Individuelle Maximalalter des kleinen Baumes *Salix daphnoides,* des Strauches *Myricaria germanica* und von acht Kräutern in Beziehung zu Gletscherrückzugsdaten von 1960 bis 1995.

Art	1995	1990	1985	1980	1975	1970	1965	1960
Salix daphnoides	4	7	9	12	10	29	24	28
Rumex scutatus	5	7	11	14	22	20	25	28
Myricaria germanica	5	6	8	5	13	10	21	19
Achillea erba-rotta	3	7	8	12	15	15	15	14
Epilobium fleischeri	5	8	10	5	8	8	9	10
Trifolium pallescens	4	6	6	7	10	7	10	9
Hieracium staticifolium	2	4	5	5	8	4	7	8
Oxyria digyna		4	9	7	7	8	7	
Sempervivum arachnoideum	2	3	5	8	4	7	8	
Lotus corniculatus			4	4	4	3	6	6

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Oxyria digyna: Junge Pflanzen weisen eine spindelförmige Primärwurzel, ältere Pflanzen einen reich verzweigten Wurzelstock auf. Die Zuwachszonen sind meistens gut (Klasse b), selten schlecht erkennbar (Klasse c). Die Art ist ein Erstbesiedler früher silikatischer Moränenwälle. Das individuelle Maximalalter von 9 Jahren befindet sich bereits auf der Rückzugslinie von 1985 (Tab. 4). Das durchschnittliche maximale Alter beträgt 6, das Durchschnittsalter 5,8 Jahre.

Sempervivum arachnoideum: Die jungen Pflanzen weisen deutliche Primärwurzeln auf. Mit zunehmendem Alter entwickeln sich Rhizome mit neuen Blattrosetten. Die Zuwachszonen sind meistens gut abgrenzbar (Klasse b). Die Art ist eine späte Pionierpflanze, die erst ab der Gletscherstandslinie von 1975 regelmässig auftritt (Abb. 4). Das gletschernäheste Exemplar ist auf der Linie von 1985 vierjährig. Das individuelle Maximalalter von 11 Jahren befindet sich auf der Rückzugslinie von 1975 (Tab. 4). Das durchschnittliche Maximalalter beträgt 4,5 Jahre. Die beprobten Pflanzen sind im Durchschnitt 3,4 Jahre alt.

Lotus corniculatus: Die Art weist während der ganzen Lebensphase eine kräftige Primärwurzel auf. Die Zuwachszonen sind sehr gut bis gut abgrenzbar (Klasse a und b). Intraannuelle, tangentiale Porenreihen können die Abgrenzung der Jahrringe erschweren (Abb. 4). Die Art ist eine späte Pionierpflanze. Ein vierjähriges Exemplar fand sich erstmals auf der Gletscherstandslinie von1985. Das individuelle maximale Alter beträgt 11 Jahre (Tab. 4) und das durchschnittliche Maximalalter 3 Jahre. Das durchschnittliche Alter beträgt nur 2,1 Jahre.

An Pflanzen mit Primärwurzeln ohne Zerfallserscheinungen im Zentrum wurden individuelle Maximalalter im Bereich von 1 bis 29 Jahren festgestellt. Die durchschnittlichen maximalen Alter variieren bei Krautarten von 6 bis 10, bei Straucharten von 10 bis 18 Jahren und bei der Krautart mit verholzter Basis *(Rumex scutatus)* beträgt das durchschnittliche Maximalalter 16 Jahre.

Diskussion

Mit der Ermittlung der Höchstalter mehrerer Arten ist die Rückzugsgeschwindigkeit der Gletscher respektive die Wiederbesiedlung der eisfrei gewordenen Flächen rekonstruierbar, und aus den Beziehungen zwischen den Höchstaltern einzelner Arten pro Gletscherstandslinie geht der Zeitverzug zwischen der Freigabe der Flächen durch das Eis und der Wiederbesiedlung hervor (Tab. 5). Unmittelbar, d. h. im ersten eisfreien Jahr, keimten *Epilobium fleischeri*, *Rumex scutatus*, *Myricaria germanica*, *Trifolium pallescens*, *Oxyria digyna* und *Salix daphnoides*. In jungen Gletschervorfeldern könnten diese Pflanzen zur Rekonstruktion der Gletscherzungen verwendet werden. Mit zwei oder drei Jahren Verzug traten *Achillea erba-rotta* und *Hieracium staticifolium* auf. *Sempervivum arachnoideum* und *Lotus corniculatus* stellten sich nach 11 Jahren ein. Die Wiederbesiedlung durch

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Kräuter, Sträucher und Laubbäume erfolgt auf initialen Flächen im Gletschervorfeld bedeutend schneller als durch Nadelbäume. BLEULER (1986) stellte für *Larix decidua* im Morteratschgletschervorfeld einen durchschnittlichen Verzug von 10 bis 20 Jahren fest. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen LÜDI (1955, 1958) für das Vorfeld des Grossen Aletschgletschers, SOMMER (1988) und STRUMIA & SCHWEINGRUBER (1996) für Gletscher im Monte Rosa-Gebiet. Obwohl in einzelnen Fällen, d.h. bei günstigen Standortsbedingungen, bereits unmittelbar nach dem Eisrückzug Keimungen erfolgen, ist für Lärchen mit einem durchschnittlichen Zeitverzug von 10 bis 30 Jahren zu rechnen.

Die maximalen Alter der Pflanzen sind einer standörtlich und zeitlich bedingten Variabilität unterworfen. An südexponierten, seit langer Zeit ungestörten Standorten erreichen die Pflanzen ohne gegenseitige Konkurrenz höhere Alter als an feuchten Standorten. Die in der vorliegenden Studie festgestellten Höchstalter der Kräuter und Sträucher sind Ausdruck der im Morteratschgletschervorfeld herrschenden Bedingungen.

Die vorliegenden Untersuchungen und Vergleiche mit Angaben aus der Literatur zeigen jedoch auch auf, dass verschiedene Arten unterschiedliche Höchstalter erreichen. Der Tod von Individuen oder zumindest von Pflanzenteilen scheint genetisch vorbestimmt zu sein. Die maximalen Altersgrenzen jedoch werden von standörtlichen Verhältnissen modifiziert.

Sowohl die durchschnittlichen wie auch die maximalen Alter sind nach einer gewissen eisfreien Zeit des Standortes begrenzt (Tab. 4). Diese Altersbegrenzung kann als ökologische Begrenzung der Artentwicklung verstanden werden. Das Auftreten individueller maximaler Alter hat einen geringen Bezug zur durchschnittlichen Altersbegrenzung. In der Regel werden die meisten Jungpflanzen oder zumindest die Primärwurzeln nach einer gewissen Zeit durch Wurzelfäulen zerstört. Nur an optimalen Standorten können sich einzelne Individuen überdurchschnittlich lange halten. Nach KUEN & ERSCHBAMER (2002) geht mit zunehmendem Standortsalter eine Abnahme der

Tabelle 5: Durchschnittliche maximale Pflanzenalter im August 2000 (abgeschlossene Jahrringbildung) in Beziehung zu absolut datierten Gletscherrückstandslinien (Abb. 1).

Art	Datum der Gletscherrückstandslinie	Durchschnittliches Maximalalter
Oxyria digyna	1990	6
Epilobium fleischeri	1990	7
Rumex scutatus	1975	16
Hieracium staticifolium	1975	6
Myricaria germanica	1975	10
Lotus corniculatus	1975	3
Sempervivum arachnoideum	1975	5
Trifolium pallescens	1975	7
Achillea erba-rotta	1970	12
Salix daphnoides	1970	18

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

durchschnittlichen maximalen Alter einher. Auf älteren Vegetationsstadien mit höherem Deckungsgrad wird *Trifolium pallescens* stark konkurrenziert, wobei viele ältere, nicht sehr kräftige Individuen absterben. Zu bedenken ist jedoch auch, dass in einer dichten Vegetationsdecke vor allem Adventivwurzeln beprobt werden, weil die ursprüngliche Wurzel nicht leicht zu finden ist. Die vergleichende Betrachtung der durchschnittlichen Maximalalter (4,8 respektive 6 Jahre) zweier Gletschervorfelder im Alpenraum besagen auch, dass generelle Standortsverhältnisse die Alterung und das Maximalalter beeinflussen.

Innerhalb der einzelnen Probeflächen treten teilweise grosse Altersunterschiede zwischen Pflanzen derselben Art auf. Während bei allen Arten in den ersten zehn Jahren Eisfreiheit die Schwankungen am kleinsten sind, steigen sie mit zunehmenden Jahren der Eisfreiheit an. Dies lässt sich dadurch erklären, dass sich in den jungen Flächen die Pflanzen eben erst angesiedelt haben und in der Folge nur mit einer Generation vertreten sind. An älteren Standorten hingegen liegen bereits mehrere Generationen vor. Der Schwankungsbereich kann insbesondere in älteren Flächen, in unserem Falle vor 1975, Ausdruck der Reproduktionsfähigkeit, von standörtlichen Störungen und der Konkurrenzverhältnisse sein.

Die Untersuchung zeigt, dass im Vorfeld des Morteratschgletschers viele Kraut- und Straucharten mit deutlicher Jahrringbildung vorkommen, die eine Rekonstruktion des Eisrückzuges ermöglichen. Wichtig ist die Erkenntnis, dass dabei die maximal möglichen Alter der Pflanzen im Untersuchungsgebiet berücksichtigt werden müssen.

Dank

Besonderer Dank gebührt Frau Prof. Isolde Ullmann, Universität Würzburg, für die Betreuung der pflanzensoziologischen Untersuchungen. Wir danken Herrn Prof. Jürg Stöcklin und Frau PD Dr. Sabine Güsewell für die kritische Begutachtung des Manuskriptes. Die jährlichen Gletscherrückzugsdaten für die Zeit ab 1955 wurden uns freundlicherweise von Herrn Hansjakob Altmann, Forstamt Pontresina, und diejenigen von 1960 bis 1980 von Herrn Giachem Bott, Kreisforstamt Zuoz, zur Verfügung gestellt.

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Literatur

BÄUMLER E (1988) Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen im Morteratschgletschervorfeld. Diss Univ Basel

BLEULER M (1986) Jahrringanalysen von Lärchen in Gletschervorfeldern. Geograph Inst Univ Zürich. Unveröff

BURGA CA (1999) Vegetation development on the glaciar forefield Morteratsch (Switzerland). Appl Veg Sci 2: 17–24

DIETZ H & FATTORINI M (2002) Comparative analysis of growth rings in perennial forbs grown in an alpine restoration experiment. Ann Bot 90: 663–668

DIETZ H & ULLMANN I (1997) Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings. Exception or rule? Ann Bot 80: 377–379

ERSCHBAMER B & RETTER V (2004) How long can glacier foreland species live? Flora 199: 500–504

ISELI M & SCHWEINGRUBER FH (1989) Sichtbarmachen von Jahrringen für dendrochronologische Untersuchungen. Dendrochronologia 7: 145–157

KUEN V & ERSCHBAMER B (2002) Comparative study between morphology and age of *Trifolium pallescens* in a glacier foreland of the Central alps. Flora 197: 379–384

LÜDI W (1955) Vegetationsentwicklung seit dem Rückzug der Gletscher in den mittleren Alpen und ihrem nördlichen Vorland. Ber Geobot Forschungsinstitut Rübel Zürich 1954. 26: 36–68

LÜDI W (1958) Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizeralpen. Flora 146: 386–407

MAISCH M, BURGA CA & FITZE P (1999) Lebendiges Gletschervorfeld. 2. Aufl. Engadin Press, Samedan 138 pp

MÜNCH A (2000) Vegetationsdynamik im Morteratschgletschervorfeld am Beispiel von Sträuchern und späten Pionierpflanzen. Diplomarbeit Fakultät Biologie BJMU Würzburg

SCHWARZ R (2000) Vegetationsdynamik im Morteratschgletschervorfeld am Beispiel früher Pionierpflanzen. Diplomarbeit Fakultät Biologie BJMU Würzburg

SCHWEINGRUBER FH (2001) Dendroökologische Holzanatomie. Anatomische Grundlagen der Dendrochronologie. Paul Haupt, Bern Stuttgart. 472 pp

SCHWEINGRUBER FH & DIETZ HJ (2001) Annual rings in the xylem of dwarf shrubs and perrennial dicotyledonous herbs. Dendrochronologia 19: 115–126

SCHWEINGRUBER FH & POSCHLOD P (2005) Dendrochronological aging of herbs and shrubs. Forest Snow and Landscape Research 79: 195–415

SOMMER I (1988) Gletschergeschichtliche Untersuchungen und dendrochronologische Analysen an Lärchen (*Larix decidua* Mill.) im Val Ferret und im Raum Zermatt (VS). Diplomarbeit Geograph Inst Univ Zürich. 169 pp. Unveröff

STÖCKLIN J (1990) Populationsstruktur des Rohbodenpioniers *Epilobium fleischeri* Hochst. (Onagraceae) auf dem Morteratschgletschervorfeld. Verh Ges Oekol 19: 30–43

STÖCKLIN J & BÄUMLER E (1996) Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. J Veg Sci 7: 45–56

STÖCKLIN J & ZOLLER H (1991) Vergleich von Lebenszyklus und Populationsstruktur bei Höhenvikarianten der Gattung *Epilobium*. In: Schmid B, Stöcklin J (Hrsg) Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser, Basel Boston Berlin: 147–164

STRUMIA G & SCHWEINGRUBER FH (1996) Colonization and tree-ring growth in the forefield of Lys Glacier (Western Alps, Italy) since the little Ice age. Dendrochronologia 14: 165–178

TRENDELENBURG R & MAYER-WEGELIN H (1955) Das Holz als Rohstoff. 2. Aufl. Hanser, München, 541 pp

VALAGUSSA P (2003) L'evoluzione del Ghiacciaio del Morteratsch dalla fine della Piccola Età Glaciale a oggi (Gruppo del Bernina, Svizzera). Terra glacialis 6: 75–94

ZOLLER H (1949) Beitrag zur Altersbestimmung von Pflanzen aus der Walliser Felsensteppe. Ber Geobot Forschungsinstitut Rübel Zürich 1948. 20: 61–68

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bauhinia

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Schweingruber Fritz Hans, Münch Andrea, Schwarz Ruth

Artikel/Article: Dendrochronologie von Kräutern und Sträuchern im Vorfeld des Morteratschgletschers 5-17