

Faktoren und Prozesse der Besiedelung im alpinen Neuland

– Brigitta Erschbamer, Innsbruck –

Abstract

The retreating alpine glaciers offer abundant new areas for colonization. Primary successions were well studied since more than 100 years, however the essential processes governing colonization are hardly known.

Since 1996, investigations were carried in a central alpine glacier foreland in order to analyze the strategies of the colonizers along the whole chronosequence by comparing life histories of pioneer, early and late successional species. Several hypotheses were tested: (i) pioneers have many small long-lived seeds with a high germination capacity and a fast growth potential; (ii) a seed bank will be developed slowly with highest densities on the oldest moraines; (iii) seed rain will be low on the youngest moraines due to the sparse colonization there and the large distance to the seed sources; (iv) the growth potential should be high in pioneer species and lower in late successional ones; (v) population growth should be progressive in pioneer species with fecundity being the most important factor for population development.

The results did only partly confirm these hypotheses. Discriminating traits were hardly found for pioneer -, early - and late successional species. Colonization in permanent plots was governed by facilitation, competition and species-specific traits. Population growth depended highly on the survival of adult individuals along the whole successional gradient.

Key words: colonization, glacier foreland, growth potential, pioneer species, population growth rate, primary succession, seed bank, seed rain, survival.

1. Einleitung

Mit dem Rückzug der Alpengletscher wird in der alpinen Stufe Jahr für Jahr sehr viel Neuland geschaffen. Die Abschmelzraten betrugen beispielsweise im hinteren Ötztal (Tirol, Österreich) im 20. Jht. durchschnittlich 14 m pro Jahr, mit Maxima von > 60 m (JUN 1998). Während der Verlauf der Primärsukzession in Gletschervorfeldern bereits seit mehr als 100 Jahren vegetationskundlich dokumentiert wird (rev. in MATTHEWS 1992, BURGA 1999, RAFFL & ERSCHBAMER 2004), sind die entscheidenden Faktoren und Prozesse, die dabei ablaufen, nur teilweise geklärt (CHAPIN et al. 1994, STÖCKLIN & BÄUMLER 1996, JUMPONEN et al. 1998, 1999, NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000, ERSCHBAMER et al. 2001, 2008, MONG & VETAAS 2006, WEPPLER et al. 2006). Die neuen Flächen stellen sehr unwirtliche Lebensräume dar, denen ein Boden und damit auch eine Diasporenbank fehlen (CHAPIN et al. 1994, STÖCKLIN & BÄUMLER 1996); die Topographie ist sehr heterogen ebenso wie die Feuchtigkeits- und Nährstoffbedingungen des Substrats (CHAPIN et al. 2004).

Die Neubesiedelung wird sowohl von abiotischen als auch von biotischen Faktoren bestimmt. MATTHEWS (1992) gibt vor allem das Moränenalter, die Partikelgröße und die Mikrotopographie als entscheidende abiotische Faktoren für das Aufkommen von Pflanzen-

arten an. Unter den biotischen Faktoren sind die Samenverfügbarkeit, die Keim- und Überlebensfähigkeit, das Wachstumspotential und die Reproduktionsstrategien zu nennen (HARPER 1977, TSUYUZAKI & DEL MORAL 1995, STÖCKLIN & BÄUMLER 1996). Mit dem Voranschreiten der Primärsukzession sollten die Interaktionen zwischen den Pflanzen zunehmend an Bedeutung gewinnen (WALKER & DEL MORAL 2003).

Will man die Besiedelung von Neuland im Vorfeld der Gletscher verstehen, erscheint es notwendig, die Lebensgeschichte der beteiligten Arten zu untersuchen. Ziel der nunmehr seit 1996 andauernden Gletschervorfeldprojekte im hinteren Ötztal (Tirol, Österreich) war es, die Besiedlungsstrategien und -mechanismen umfassend zu ergründen. Pionier-, Folge-, und späte Sukzessionsarten wurden dabei verglichen hinsichtlich Diasporengröße und -anzahl, Keimfähigkeit, Etablierung, Wachstumspotential und Populationsentwicklung.

Folgende Hypothesen sollten dabei getestet werden:

1. Pionierarten haben sehr viele, sehr kleine Diasporen, die ausgezeichnet sind durch eine lange Lebensdauer und gute Keimfähigkeit. Eine rasche Wachstumsrate der Individuen sollte vorherrschen.
2. Eine Diasporenbank wird im Gletschervorfeld erst langsam aufgebaut; die höchste Anzahl an Diasporen dürfte in den ältesten Moränenflächen zu finden sein.
3. Der Diasporenregen wird auf den jüngsten Moränenflächen noch sehr niedrig sein auf Grund der spärlichen Besiedelung in diesem Stadium und der Distanz zu den Diasporenquellen.
4. Pionierarten sollten ein höheres Wachstumspotential als Folgearten oder späte Sukzessionsarten haben.
5. Bei Pionierarten sollte die Fekundität eine höhere Bedeutung für das Populationswachstum haben, während Wachstum und Überleben als entscheidende Einflussgrößen für Folgearten und späte Sukzessionsarten angenommen werden.

Generell interessierte die Frage, ob es einheitliche Muster bzw. Strategien für Pionier-, Folge- und späte Sukzessionsarten gibt.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet ist das Gletschervorfeld des Rotmoosferners in den Ötztaler Alpen (Obergurgl, Tirol, Österreich, 46°45'N, 11°02'E) auf 2300 – 2450 m Meereshöhe. Das Gebiet liegt im Bereich des Ötztal-Stubai-Komplexes (FRANK et al. 1987, HOINKES & THÖNI 1993). Es überwiegen Orthogneise mit quarz-feldspathaltigen Gesteinen, Amphiboliten und Phylliten. Der Talgrund wird durch Marmore und Amphibolite des Schneeberger Zuges bestimmt (HOINKES & THÖNI 1993).

Die einzelnen Moränen sind im Gelände leicht ersichtlich (Datierung: GERNOT PATZELT 1995 unpubl.), so vor allem jene der Gletscherstände 1971, 1923 und 1858. Die Vegetationskartierungen des Gebietes erfolgten durch JOCHIMSEN (1962) und RUDOLPH (1991). Aktuelle Vegetationsbeschreibungen stammen von ERSCHBAMER et al. (1999), RAFFL & ERSCHBAMER (2004) und RAFFL et al. (2006). Die allerersten Siedler auf den frisch vom Eis befreiten Flächen sind heute *Saxifraga aizoides* und *S. oppositifolia*. Als weitere Pionierarten erscheinen *Linaria alpina*, *Oxyria digyna*, *Cerastium uniflorum*. Unter den Folgearten treten *Trifolium pallescens*, *Artemisia genipi*, *Achillea moschata*, *Geum reptans*, *Salix* spp., *Erigeron uniflorus*, *Gnaphalium* spp. auf. Späte Sukzessionsarten auf den ältesten Moränenflächen sind *Kobresia myosuroides*, *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* (= *Anthyllis alpicola*),

Agrostis alpina, *Leontodon hispidus*. *Poa alpina* und *Campanula scheuchzeri* kommen als ubiquitäre Arten im gesamten Gletschervorfeld vor.

Die Nomenklatur der Arten folgt FISCHER et al. (2005).

3. Methoden

3.1 Diasporengröße und Lebensdauer: pro Art wurden 20 Diasporen gesammelt, gewogen und Mittelwerte berechnet. Zur Feststellung der Lebensdauer wurden Diasporen von 9 ausgewählten Arten (*Achillea moschata*, *Anthyllis alpicola*, *Artemisia genipi*, *Geum reptans*, *Linaria alpina*, *Oxyria digyna*, *Trifolium pallescens*, *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga oppositifolia*) für 0, 1, 2, 5 Jahre zu je 100 Stück pro Art (90 bei *Oxyria*) in Polyester-Säckchen eingekläut und vergraben (SCHWIENBACHER & ERSCHBAMER 2002). Die Vergrabungsexperimente erfolgten in der Moränenfläche des Gletscherstandes 1971, die Vergrabungstiefe betrug 3 cm. Keimungsexperimente wurden zu Versuchsbeginn bzw. nach den jeweiligen Vergrabungszeitpunkten in der Klimakammer unter standardisierten Bedingungen durchgeführt (SCHWIENBACHER & ERSCHBAMER 2002, SCHWIENBACHER et al. 2010).

3.2 Für die Diasporenbank-Bestimmung wurden sofort nach der Schneeschmelze im Jahre 2004 Bodenproben im Bereich der drei Gletscherstände 1971, 1923, 1858 jeweils in 0-5 cm Bodentiefe nach der Methode von THOMPSON et al. (1997) entnommen. Pro Moräne wurden 100 Stechzylinderproben (8 cm Durchmesser, 5 cm Tiefe) gesammelt und nach Volumenkonzentrierung (TER HEERDT et al. 1996) in Saatschalen zum Auskeimen gebracht. Die Keimlinge wurden gezählt und bestimmt oder so lange in Multitöpfen kultiviert, bis eine Bestimmung möglich war. Im Winter wurden die Proben bei +4°C gelagert und von Frühjahr bis Herbst 2005 erfolgte die Fortsetzung des Keimungsverfahrens mit derselben Methodik (MARCANTE et al. 2009a).

3.3 Der Diasporenregen, d.h. die Anzahl an anemochor ausgebreiteten Diasporen, wurde in den Jahren 2004 und 2005 bestimmt. Trichterfallen mit einem Durchmesser von 10 cm wurden an den 20 Probeflächen pro Moräne ausgebracht, wo vorher die Bodenproben für die Diasporenbank gesammelt wurden. In 10-14tägigen Abständen erfolgte die Entleerung der Fallen. Die Auszählung und Bestimmung der Diasporen erfolgte unter einem Stereomikroskop (FINCH 2008).

3.4 Die Entwicklung von Dauerflächen wurde im Bereich von jungen Moränen (35 und 50 Jahre eisfrei) an unbewachsenen und bewachsenen Standorten in 25 x 25 cm großen Dauerflächen über 12 Jahre hinweg untersucht. Im Bereich der 35 Jahre eisfreien Moräne waren die bewachsenen Dauerflächen zu Versuchsbeginn im Jahre 1996 mit *Saxifraga oppositifolia* und *S. aizoides* bestanden, im Bereich der 50 Jahre eisfreien Moräne dominierte *Trifolium pallescens*. Insgesamt wurden 40 Dauerflächen angelegt (NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000), wovon die Hälfte mit einer Samenmischung aus Gletschervorfeldarten behandelt wurde (NIEDERFRINIGER SCHLAG 2001). 1996-1998 wurde das Keimlingsaufkommen und das Überleben der Keimlinge untersucht (NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000); von 2002 bis 2008 wurde jeweils während der Hauptvegetationszeit die Deckung der Arten aufgenommen (ERSCHBAMER et al. 2008).

3.5 Die Wachstumsraten ausgewählter Gletschervorfeldarten wurden in der Klimakammer unter standardisierten Bedingungen getestet, wobei temperaturmäßig ein optimaler Julitag des Rotmoostales simuliert wurde (NIEDERFRINIGER SCHLAG 2001). Die Biomassenbestimmung erfolgte nach 100 Tagen Wachstumszeit (Trockengewichtsbestimmung nach Trocknung der ober- und unterirdischen Pflanzenteile bei 80°C für 48 Stunden im Trockenschrank).

3.6 Das Populationswachstum ausgewählter Arten (Pionierart: *Saxifraga aizoides*, Folgeart: *Artemisia genipi*, späte Sukzessionsart: *Anthyllis alpicola*, ubiquitäre Art: *Poa alpina*) wurde in den Jahren 2004-2006 im Bereich der Gletscherstände 1971, 1923, 1858 untersucht. Mit Hilfe von Matrixmodellen wurden die Wachstumsraten der Populationen (λ) ermittelt. Die Ergebnisse der Elastizitätsmodelle wurden in ein Dreiecksmodell (SILVERTOWN et al. 1993, SILVERTOWN & FRANCO 1993) übertragen, um den relativen Beitrag von Wachstum, Überleben und Fekundität am Populationswachstum abschätzen zu können (MARCANTE 2008, MARCANTE et al. 2009b).

4. Ergebnisse

4.1 Diasporengröße und -lebensdauer

Die allerersten Siedler (*Saxifraga aizoides* und *S. oppositifolia*) wiesen zahlreiche, winzig kleine, leichte Samen auf (Tab. 1). Andere Pionierarten des Gletschervorfeldes wie z.B. *Cerastium uniflorum* (Tab. 1 bzw. SCHWIENBACHER & ERSCHBAMER 2002, SILVIA MARCANTE unpubl.) zeigten allerdings deutlich höhere Diasporengewichte. Eine tendenzielle Zunahme des Diasporengewichtes mit zunehmendem Moränenalter war auffallend. Die Diasporenanzahl variierte sehr stark und nahm tendenziell von den Pionierarten zu den späten Sukzessionsarten ab.

Tab. 1: Diasporengewicht (in mg), Diasporenanzahl pro Kapsel oder Infloreszenz, Wachstumsraten (Trockengewicht TG in mg) und spezifische Blattfläche (SLA mm²/mg) ausgewählter Arten des Rotmoos-Gletschervorfeldes.

Sukzessionsstadium	Arten	Diasporengewicht (mg)	Diasporenanzahl	Wachstumsraten (mg TG)	SLA mm ² /mg
Pionierarten	<i>Saxifraga aizoides</i>	0.05	100-690 pro Kapsel	8.1	20.1
	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	0.09	65-? pro Kapsel	4.8	21.2
	<i>Cerastium uniflorum</i>	0.24	-	147.3	14.9
Folgearten	<i>Artemisia genipi</i>	0.21	137 pro Infloresz.	144.3	19.2
	<i>Trifolium pallescens</i>	0.57	44 pro Infloreszenz	134.2	19.6
Späte Sukzessionsart	<i>Anthyllis alpicola</i>	3.75	15 pro Infloreszenz	160.5	13.3
Ubiquitäre Art	<i>Poa alpina</i>	0.41	16-29 pro Infloresz.	445.2	10.6

Das Vergrabungsexperiment ergab, dass kleinsamige (*Saxifraga aizoides*) und hartschalige Vertreter (*Linaria alpina*, *Trifolium pallescens*, *Anthyllis alpicola*) ihre Keimfähigkeit für mindestens 5 Jahre erhalten konnten. Bei den beiden Folgearten (*Artemisia genipi*, *Achillea moschata*) ging die Keimfähigkeit bereits nach 2 Wintern verloren und relativ großfrüchtige Arten (*Geum reptans*, *Oxyria digyna*) überlebten 1 Winter. *Saxifraga oppositifolia* wies insgesamt eine extrem niedrige Keimrate auf, sodass für diese Art keine definitive Aussage getätigt werden kann.

4.2 Diasporenbank

Die Diasporenbank war auf allen Moränenflächen sehr heterogen, mit geringen Werten im Bereich der jungen Moräne (273 Diasporen pro m²) und sehr hohen Zahlen im Bereich der ältesten (3.527 Diasporen pro m², Abb. 1).

4.3 Diasporenregen

Sehr hohe Heterogenität trifft auch für den Diasporenregen zu. Erstaunlich hohe Diasporendichten wurden bereits in den jungen Moränenflächen festgestellt (1.715 Diasporen pro m², Abb. 2). In den ältesten Flächen war die Anzahl fast doppelt so hoch (Abb. 2).

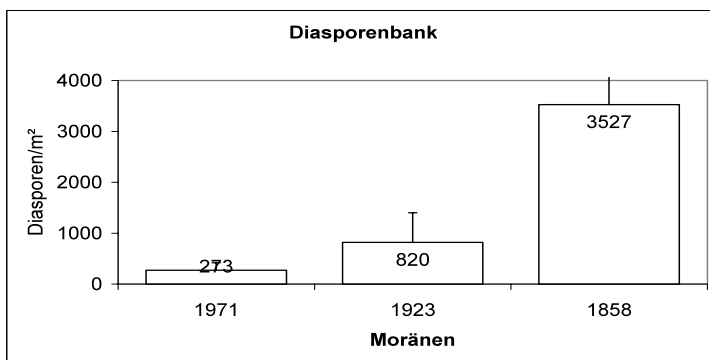


Abb. 1: Ergebnisse der Diasporenbank-Bestimmung: Diasporen pro m² im Boden der drei Moränen 1971, 1923, 1858 (Mittelwerte und Standardabweichungen). Daten: MARCANTE et al. 2009a.

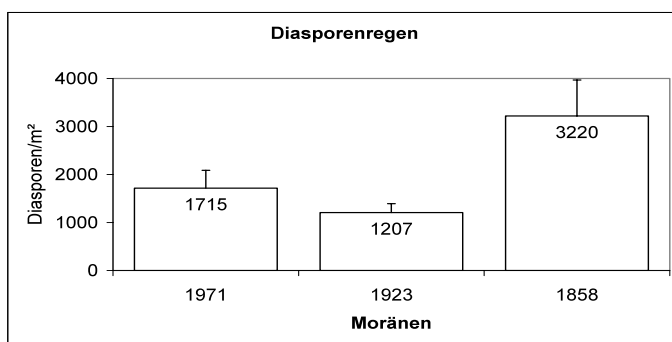


Abb. 2: Ergebnisse des Diasporenregens: Diasporen pro m² auf den drei Moränen 1971, 1923, 1858 (Mittelwerte und Standardabweichungen). Daten: FINCH 2008.

4.4 Entwicklung von Dauerflächen

Innerhalb von 12 Jahren verdoppelte sich die Artenzahl in den bewachsenen Flächen der 35 Jahre eisfreien Moräne und verdreifachte sich in den bewachsenen/angesäten Flächen (Abb. 3). Der Ansaat-Effekt konnte auch in den Barflächen dieser Moräne nachgewiesen werden, allerdings variierte er in den einzelnen Flächen sehr stark. In den 50 Jahre eisfreien Moränenflächen waren die Zunahmen der Artenzahlen wesentlich bescheidener. Hier blieben vor allem die Barflächen deutlich hinter denen der jüngeren Moräne zurück, und zwar sowohl die angesäten als auch die Kontrollflächen (Abb. 3). In den 35 Jahre alten bewachsenen Dauerflächen verschwanden die Pionierarten (*Saxifraga oppositifolia*, *S. aizoides*) nahezu vollständig, und zwar sowohl in den Kontroll- als auch in den Ansaatflächen. Anstelle der Pioniere breitete sich *Stereocaulon alpinum* vor allem in den Kontrollflächen signifikant aus. In den Ansaatflächen war die Zunahme der Flechte auf Grund der großen Varianz nicht signifikant. In den 50 Jahre alten bewachsenen Dauerflächen, die ursprünglich von *Trifolium pallescens* dominiert waren, verschwand diese Art bis auf einige Keimlinge, und zwar sowohl in den Kontroll- als auch in den Ansaatflächen. In diesen breitete sich hochdominant die angesäte Art *Anthyllis alpicola* aus. Während dies als deutliches Konkurrenzphänomen zu werten ist (z.B. 2006 wurde in einigen Flächen teilweise 100%ige Deckung durch *Anthyllis* festgestellt), konnte in den Kontrollflächen zwar eine signifikante Zunahme von verschiedenen Arten beobachtet werden (Details in ERSCHBAMER et al. 2008), aber die Gesamtdeckung

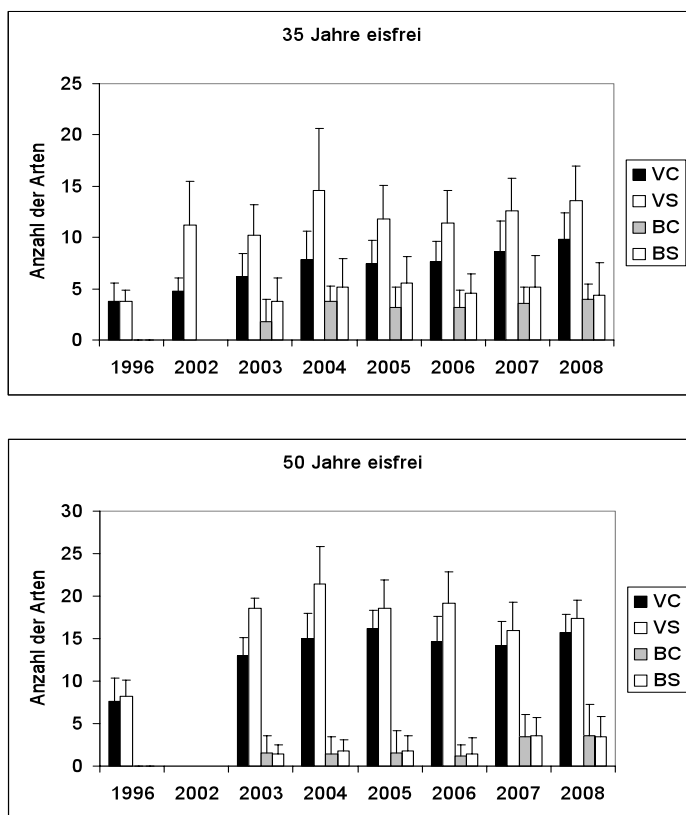


Abb. 3: Anzahl der Arten in den bewachsenen (VC), bewachsenen/angesäten (VS), unbewachsenen (BC) und unbewachsenen/angesäten Flächen (BS) im Bereich der 35 bzw. 50 Jahre eisfreien Moränen (Mittelwerte und Standardabweichungen) in den Jahren 1996 und 2002/2003 bis 2008. Daten: ERSCHBAMER et al. 2008 und unpubl. Daten.

blieb unter derjenigen zu Versuchsbeginn und die Lücken der abgestorbenen *Trifolium*-Individuen wurden nicht geschlossen.

4.5 Wachstumsraten von Gletschervorfeldarten

Vergleicht man die Wachstumsraten, die in der Klimakammer unter standardisierten Bedingungen ermittelt wurden, ergibt sich für die *Saxifraga oppositifolia* die geringste Biomassenproduktion (4,8 mg, Tab. 1), für *Cerastium uniflorum*, *Trifolium pallescens* und *Anthyllis alpicola* nahezu gleich hohe Werte und für *Poa alpina* das Dreifache dieser Arten (Tab. 1). Die spezifische Blattfläche nahm von den Pionierarten zur ubiquitären Art kontinuierlich ab mit Ausnahme von *Cerastium uniflorum*, die wesentlich geringere Werte als die *Saxifraga*-Arten aufwies (Tab. 1).

4.6 Populationswachstum

Alle Populationen wiesen eine Populationswachstumsrate λ nahe 1 auf (Abb. 4). Beachtliche Unterschiede zeigten sich zwischen den Populationen der Gletscherstände 1971 und 1923. Auf letzteren wiesen sowohl Pionier- und Folgearten als auch die ubiquitäre Art deutlich regressive Populationen auf, während *Anthyllis alpicola* sich hier wie ein Erstsiedler mit progressiven Populationen verhielt (Abb. 4). Die niedrigste Wachstumsrate zeigte *Anthyllis*

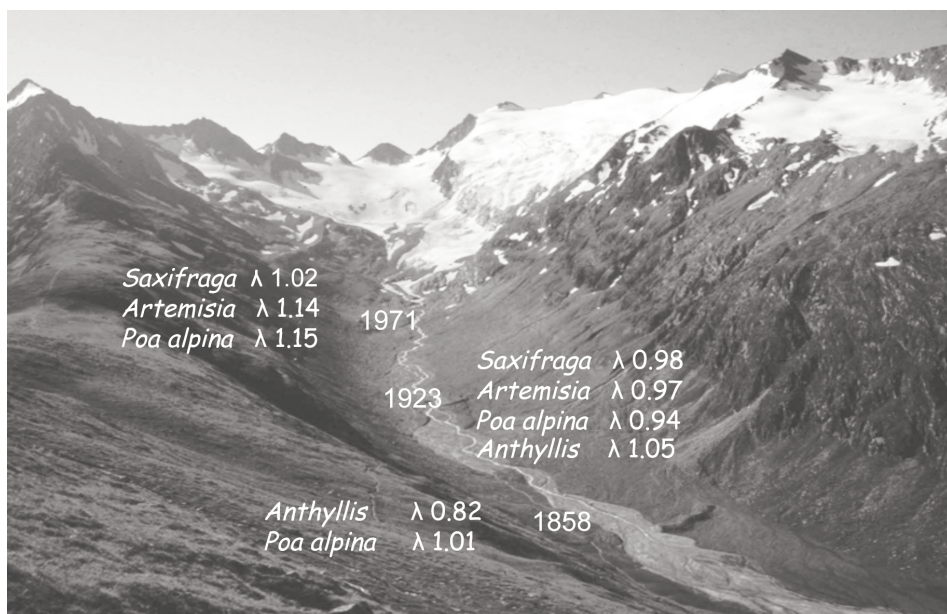


Abb. 4: Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Ötztal, Tirol, Österreich, Foto: ERICH SCHWIENBACHER), untersuchte Pflanzenarten entlang der Moränen 1971, 1923, 1858 und Populationswachstumsraten (λ) für den Übergang 2004-2005. Daten: MARCANTE et al. 2009b.

alpicola im ältesten Moränenstadium ($\lambda = 0.82$, Abb. 4). Abb. 5 verdeutlicht, dass alle untersuchten Populationen im Wesentlichen durch das Überleben von adulten Individuen geprägt

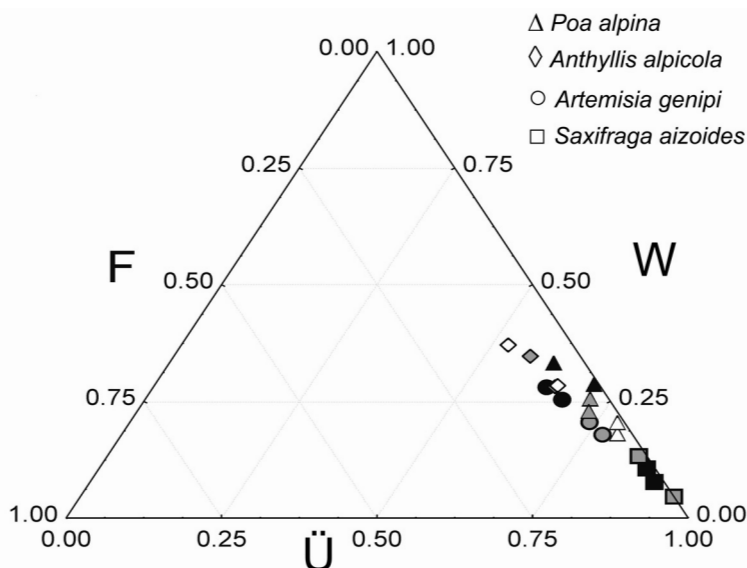


Abb. 5: Dreiecks-Ordination (W Wachstum, Ü Überleben, F Fekundität) der vier untersuchten Arten (*Poa alpina*, *Anthyllis alpicola*, *Artemisia genipi*, *Saxifraga aizoides*, Symbole s. Legende in der Graphik) im Bereich der einzelnen Sukzessionsstadien: weiße Symbole = Moräne 1858, graue Symbole = Moräne 1923, schwarze Symbole = Moräne 1971. Daten: MARCANTE et al. 2009b.

werden. *Anthyllis alpicola* zeigt zwar eine höhere Beeinflussung der Populationswachstumsrate durch Fekundität als *Saxifraga aizoides*, die Unterschiede sind jedoch relativ gering (Daten dazu s. MARCANTE et al. 2009b).

5. Diskussion

Betrachtet man die untersuchten Parameter der Pionier-, Folge- und späten Sukzessionsarten, so ergibt sich nur teilweise eine Bestätigung der eingangs formulierten Hypothesen. Keine der untersuchten alpinen Pionierarten erfüllt alle aufgelisteten Kriterien. Die allerersten Siedler haben zwar sehr kleine, leichte, windverbreitete Samen (FENNER 1987), die lange lebensfähig bleiben (SCHWIENBACHER et al. 2010), aber ihr Wachstumspotential bleibt sehr gering. Sie weisen somit einerseits reproduktionsbiologische Merkmale der r-selektierten Arten (PIANKA 1970) auf, andererseits aber sind sie charakteristische stresstolerante Arten (CACCIANIGA et al. 2006) im Sinne von GRIME (1979) mit extrem langsamem Wachstum und wohl auch geringer Konkurrenzkraft. Spätere Sukzessionsarten erreichen die jüngsten Moränenflächen nicht, obwohl sie dort keimen (NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000) und sich etablieren können, wenn sie angesät werden (ERSCHBAMER et al. 2008). Beobachtungen und Experimente zeigten aber auch, dass der Eintrag von Pflanzenbruchstücken aus den angrenzenden, bereits seit langem eisfreien Hängen des Tales sehr bedeutsam sein kann (RAFFL & ERSCHBAMER 2004, WALLINGER et al. 2008) und vermutlich ganz wesentlich zur Besiedelungsdynamik beiträgt. Dieser Eintrag und damit die Etablierung von bereits adulten Individuen kann außerdem als Argument dafür gelten, dass gerade bei Pionierpflanzen das Überleben der adulten Individuen den entscheidenden Beitrag zum Populationswachstum liefert (MARCANTE et al. 2009b). Adulte Individuen sind es, die die Population über lange Zeiträume stabil erhalten.

Sobald die Erstbesiedelung durch die Pioniere erfolgt, wird von ihnen eine Diasporenbank aufgebaut, die beispielsweise im Vergleich zu periglazialen Pionierstandorten in Spitzbergen (COOPER et al. 2004) als beträchtlich einzustufen ist. Gerade die *Saxifraga*-Arten verfügen über eine sehr hohe Samenproduktion und bilden daher auch den Hauptanteil des Diasporendepots im Boden auf den jüngsten Moränenflächen (MARCANTE et al. 2009a).

Entlang der Primärsukzession ist eine sehr rasche Zunahme der Diasporen im Boden festzustellen, wobei jeweils eine hohe Korrelation zur etablierten Vegetation vorkommt (GRANDIN & RYDIN 1998, ERSCHBAMER et al. 2001, MARCANTE et al. 2009a). Der sprunghafte Anstieg von jungen zu mittleren Moränen (Gletscherstand 1971 - 1923) ist wohl auf das Beprobungsdesign zurückzuführen. Das Gletschervorfeld konnte nämlich auf Grund der durch Gletscherbach und Seitenbäche gestörten Abschnitte nicht kontinuierlich entlang von Transekten besammelt werden. Die Diasporenbank im Bereich des Gletscherstandes 1923 entspricht in etwa den andinen Böden in Zentralchile (ARROYO et al. 1999), jene des Gletscherstandes 1858 in etwa den alpinen Böden der Alpen (HATT 1991, DIEMER & PROCK 1993), sofern man den Anteil der dominanten Art *Sagina saginoides* ausklammert, die oft lokal begrenzt eine massive Anhäufung bewirken kann (2104 Diasporen pro m², MARCANTE et al. 2009a).

Eine hohe Korrelation der etablierten Arten bestand auch zu den Arten des Diasporenregens (FINCH 2008). Laut TACKENBERG & STÖCKLIN (2007) sind alpine Arten durchaus zu Fernausbreitung befähigt, allerdings scheint ein Eintrag aus fernen Pflanzengesellschaften im Untersuchungsgebiet kaum vorzukommen (FINCH 2008) bzw. mit der verwendeten Methodik nicht erfassbar zu sein. Der hohe Diasporenregen im Bereich der jungen Moränen ist auf die hohe Diasporenproduktion der Pioniere zurückzuführen.

Die ausgewählten Dauerflächen auf den jungen Moränen zeigten eine sehr starke Dynamik: die anfänglich etablierten Pionier- bzw. Folgearten nahmen im Verlauf von 12 Jahren sehr stark ab. In den angesäten Flächen wurden sie durch Folge- und späte Sukzessionsarten aus der Ansaatmischung ersetzt, in den Kontrollflächen scheinen die zu Versuchsbeginn dominanten Arten durch Alterung zugrunde gegangen zu sein. Dies zeigt, dass nicht nur Konkurrenzeffekte, sondern auch artspezifische Prozesse im Verlauf der Primärsukzession berücksichtigt werden müssen. In einigen Flächen der 35 Jahre eisfreien Moräne verdrängt *Stereocaulon alpinum* die Phanerogamen (ERSCHBAMER et al. 2008). Generell fiel in allen Flächen eine Zunahme der Artenzahlen auf. Fördernde Effekte (CALLAWAY et al. 2002, CAVIERES et al. 2005, 2006, KIKVIDZE et al. 2005) kamen in den bewachsenen Flächen bei der Moränenflächen klar zum Ausdruck. Die dort etablierten Pflanzen fungierten einerseits als Diasporenfänger, andererseits auch als Schutzstellen für die Keimung (NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000). Manche der unbewachsenen Flächen blieben selbst nach 12 Jahren noch bar jeglichen Bewuchses. Hier ist wohl die Austrocknung des Substrats an erster Stelle als begrenzender Faktor für die Ansiedlung zu nennen (SCHWIENBACHER et al. 2008 a,b).

Hinsichtlich des Wachstumspotentials verhielten sich die Arten völlig gegenteilig zur Arbeitshypothese. Pioniere (*Saxifraga*-Arten) wiesen die geringste Wachstumsleistung auf, die ubiquitäre *Poa alpina* die höchste. Allerdings gilt die Aussage nicht für alle Pioniere. So konnte für *Cerastium uniflorum*, die typischerweise rein silikatisch geprägte Gletschervorfelder als erste Art besiedelt (MAREN JOCHIMSEN, unpubl. Daten), ein nahezu gleich hohes Trockengewicht bestimmt werden wie für *Trifolium pallescens* (Folgeart) und *Anthyllis alpicola* (späte Sukzessionsart). Verallgemeinerungen hinsichtlich Wuchsleistung sind also nicht zulässig. Auch die spezifische Blattfläche gibt kein konsistenteres Muster. Dieser Parameter wird, gemeinsam mit Diasporengewicht und Wuchshöhe, für Voraussagen entlang von Gradienten verwendet (WESTOBY 1998, REICH et al. 1999, CHOLER 2005). Eine niedrige spezifische Blattfläche wird generell assoziiert mit Streßtoleranz und effizienter Nährstoffkonservierung (WESTOBY 1998, WRIGHT et al. 2004). Da die spezifische Blattfläche positiv mit der Wachstumsrate korreliert (REICH et al. 1999, WRIGHT et al. 2004), liefert sie in der vorliegenden Arbeit keine zusätzlichen Informationen, um die Arten entlang des Sukzessionsgradienten zu differenzieren.

Die Populationsstudie zeigte, dass im Gletschervorfeld relativ stabile Populationen vorkommen, die unter den derzeit herrschenden Bedingungen auch noch lange Zeiträume hinweg erhalten bleiben (MARCANTE et al. 2009b). Fekundität beeinflusst das Populationswachstum der ausgewählten Arten nur so weit, als sie für die Aufrechterhaltung der Populationsgröße notwendig ist (MARCANTE et al. 2009b). Entlang des gesamten Gletschervorfeldes ist das Überleben von großen Adulten von besonderer Bedeutung für Erhaltung und Wachstum der Populationen. Damit sind die untersuchten Arten mit späten Sukzessions- und Klimaxarten gleichzusetzen, wie sie in Sekundärsukzessionen vorkommen (SILVERTOWN et al. 1993, SILVERTOWN & FRANCO 1993).

6. Schlussfolgerungen

- Die Pionierarten des Gletschervorfeldes entsprechen nur teilweise den r-selektierten Arten.
- Artspezifische Charakteristika erscheinen wichtiger als die Zugehörigkeit zu einer Gruppe entlang der Chronosequenz des Gletschervorfeldes: es konnten keine einheitlichen Muster für Pionier-, Folge- und späte Sukzessionsarten erkannt werden.

- In jungen Moränen wird relativ rasch eine Diasporenbank aufgebaut. Auch der Diasporenregen ist durchaus beachtlich. Sowohl Diasporenbank als auch Diasporenregen korrelieren mit der etablierten Vegetation.
- Junge Moränenflächen sind samenlimitiert: eine Ansaat zeigte sehr klar, dass sich auch Arten etablieren können, die von sich aus diese Flächen nicht erreichen.
- Bewachsene Flächen fördern das Aufkommen von Arten. Auf unbewachsenen Flächen ist die Besiedelung sehr langsam oder fehlend.
- Das Populationswachstum ist in erster Linie abhängig vom Überleben der adulten Individuen. Die Fekundität spielt keine so große Rolle, allerdings reicht sie aus, um die Populationsgröße stabil zu halten.

Zusammenfassung

Der Rückzug der alpinen Gletscher schafft große Flächen für die Neubesiedelung. Der Verlauf der Primärsukzession wurde in den Gletschervorfeldern seit mehr als 100 Jahren untersucht, die dabei ablaufenden Prozesse sind allerdings nur wenig bekannt.

Seit 1996 werden in einem zentralalpinen Gletschervorfeld die Strategien und Lebensgeschichten von Pionier-, Folge- und späten Sukzessionsarten untersucht und verglichen. Folgende Hypothesen sollten dabei getestet werden: (i) Pioniere haben sehr viele, kleine, langlebige Samen mit hohen Keimraten und raschem Wachstum; (ii) eine Diasporenbank bildet sich langsam aus, mit höchsten Diasporendichten in den ältesten Moränen; (iii) der Diasporenregen ist auf den jüngsten Moränenflächen noch sehr gering auf Grund der geringen Besiedelung und der großen Distanz zu den Diasporenquellen; (iv) das Wachstumspotential ist bei den Pionierarten höher als bei späteren Sukzessionsarten; (v) das Populationswachstum ist bei den Pionierarten progressiv, wobei die Fekundität den höchsten Einfluss ausübt.

Die Ergebnisse bestätigten nur teilweise diese Hypothesen. Samenanzahl, -größe und Wachstumspotential wiesen keine einheitlichen Trends innerhalb einer Artengruppe entlang des Sukzessionsgradienten auf. Die Besiedelung in den Dauerflächen wird durch Förderung bereits etablierter Arten, aber auch durch Konkurrenz und artspezifische Effekte gesteuert. Das Populationswachstum war bei allen untersuchten Arten im Wesentlichen vom Überleben der adulten Individuen abhängig.

Dank

Ich möchte mich beim gesamten Gletschervorfeld-Team (Ruth Niederfriniger Schlag, Corinna Raffl Wallinger, Martin Mallaun, Lisa Kneringer, Silvia Marcante, Erich Schwienbacher, Rebecca Finch, Eckart Winkler) und den vielen Hilfskräften für die gute Zusammenarbeit all die Jahre ganz herzlich bedanken! Bedanken möchte ich mich auch bei der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl und ihrem Wetterwart Meini Strobl für die wohlwollende Begleitung und Versorgung des gesamten Teams. Für die finanzielle Förderung der Projekte bedanke ich mich bei der Österreichischen Nationalbank (Projekt 1996-1998), beim FWF (Projekt Nr. P14811-Bio, Nr. P16615-B06, Nr. P19090-B16) und bei der Universität Innsbruck (diverse Förderungsfonds).

Literatur

ARROYO, M.T.K., CAVIERES, L.A., CASTOR, C. & HUMANA, A.M. (1999): Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. – *Oecologia* **119**: 126-132.

- BURGA, C.A. (1999): Vegetation development on the glacier foreland Morteratsch (Switzerland). – *Appl. Veg. Sci.* **2**: 17-24.
- CACCIANIGA, M., LUZZARO, A., PIERCE, P., CERIANI, R.M. & CERABOLINI, B. (2006): The functional basis of primary succession resolved by CSR classification. – *Oikos* **112**: 10-20.
- CALLAWAY, R.M., BROOKER, R.W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C.J., MICHALET, R. PAOLINI, L. PUGNAIRE, F.I., NEWINGHAM, B., ASCHEHOUG, E.T., ARMAS, C., KIKVIDZE, D. & COOK, B.J. (2002): Positive interactions among alpine plants increase with stress. – *Nature* **417**: 844-848.
- CAVIERES, L.A., QUIROZ, C.L., MOLINA-MONTENEGRO, M.A., MUÑOZ, A.A. & PAUCHARD, A. (2005): Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. – *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **7**: 217-226.
- CAVIERES, L.A., BADANO E.I., SIERRA-ALMEIDA, A., GÓMEZ-GONZÁLEZ, S. & MOLINA-MONTENEGRO, M.A. (2006): Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. – *New Phyt.* **169**: 59-69.
- CHAPIN, F.S. III, WALKER, L.R., FASTIE, C.L. & SHARMAN, L.C. (1994): Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. – *Ecol. Monogr.* **64**: 149-175.
- CHOLER, P. (2005): Consistent shifts in alpine plant traits along a mesotopographical gradient. – *Arct. Ant. Alp. Res.* **37**: 444-453.
- COOPER, E.J., ALSOS, I.G., HAGEN, D., SMITH, F.M., COULSON, S.J. & HODKINSON, I.D. (2004): Plant recruitment in the high arctic: seed bank and seedling emergence on Svalbard. – *J. Veg. Sci.* **15**: 155-124.
- DIEMER, M. & PROCK, S. (1993): Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities. – *Arct. Alp. Res.* **25**: 194-200.
- ERSCHBAMER, B., BITTERLICH, W. & RAFFL, C. (1999): Die Vegetation als Indikator für die Bodenbildung im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Obergurgl, Ötztal, Nordtirol). – *Ber. Nat.-Med. Verein Innsbruck* **86**: 107-122.
- ERSCHBAMER, B., KNERINGER, E. & NIEDERFRINIGER SCHLAG, R. (2001): Seed rain, soil seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. – *Flora* **196**: 304-312.
- ERSCHBAMER, B., NIEDERFRINIGER SCHLAG, R. & WINKLER, E. (2008): Colonization processes on a central Alpine glacier foreland. – *J. Veg. Sci.* **19**: 855-862.
- FENNER, M. (1987): Seed characteristics in relation to succession. In: GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. & EDWARDS, P.J. (ed.): *Colonization, Succession and Stability*. 26th Symposium of The British Ecological Society, – Blackwell Scientific Publ., Oxford: 103-114.
- FINCH, K.R. (2008): Diasporenregen im Gletschervorfeld des Rotmoosferners, Obergurgl, Ötztal. – Diplomarbeit Univ. Innsbruck.
- FISCHER, M.A., ADLER, W. & OSWALD, K. (2005): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. – Land Oberösterreich, OÖ Landesmuseen, Linz.
- FRANK, W., HOINKES, G., PURTSCHELLER, F. & THÖNI, M. (1987): The Austroalpine unit west of the Hohe Tauern: The Ötztal-Stubai complex as an example for the geoalpine metamorphic evolution. In: FLÜGEL, H.W. & FAUPL, P. (eds.) *Geodynamics of the Eastern Alps*. – Franz Deuticke, Vienna: 179-225.
- GRANDIN, U. & RYDIN, H. (1998): Attributes of the seed bank after a century of primary succession on islands in Lake Hjälmaren, Sweden. – *J. Ecol.* **86**: 293-303.
- GRIME, J.P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. – Wiley, Chichester, UK.
- HARPER, J.L. (1977): *Population biology of plants*. – Academic Press, New York.
- HATT, M. (1991): Samenvorrat von zwei alpinen Böden. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel* **57**: 41-71.
- HOINKES, G. & THÖNI, M. (1993): Evolution of the Ötztal-Stubai, Scarl-Campo and Ulten Basement Units. In: RAUMER, V.J.F. & NEUBAUER, F. (Hrsg.): *Pre-mesozoic geology in the Alps*. – Springer Verlag, Berlin: 485-494.
- JOCHIMSEN, M. (1962): Die Vegetationsentwicklung in den Vorfeldern des Rotmoos- und Gaisbergferners im Ötztal. – Diss. Univ. Innsbruck.
- JUEN, A. (1998): Artenzusammensetzung und Verteilung von Käfern im Gletschervorfeld des Rotmoostales (Ötztaler Alpen, Tirol). – Diplomarbeit Univ. Innsbruck.
- JUMPPONEN, A., MATTSON, K., TRAPPE, J.M. & OHTONEN, R. (1998): Effects of established willows

- on primary succession on Lyman Glacier forefront, North Cascade Range, Washington, U.S.A.: evidence for simultaneous canopy inhibition and soil facilitation. – *Arct. Alp. Res.* **30**: 31-39.
- JUMPPONEN, A., VÄRE, H., MATTSON, K.G. OHTONEN, R. & TRAPPE, J.M. (1999): Characterization of safe sites for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. – *J. Ecol.* **87**: 98-105.
- KIKVIDZE, Z., PUGNAIRE, F.I., BROOKER, R.W., CHOLER, P., LORTIE, C.J., MICHALET, R. & CALLAWAY, R.M. (2005): Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. – *Ecology* **86**: 1395-1400.
- MARCANTE, S. (2008): Life history traits and population dynamics of glacier foreland species. – Diss. Univ. Innsbruck.
- MARCANTE, S., SCHWIENBACHER, E. & ERSCHBAMER, B. (2009a): Genesis of a soil seed bank on primary succession in the Central Alps (Ötztal, Austria). – *Flora* **204**: 434-444.
- MARCANTE, S., WINKLER, E. & ERSCHBAMER, B. (2009b): Population dynamics along a primary succession gradient: do alpine species fit into demographic succession theory? – *Ann. Bot.* **103**: 1129-1143.
- MATTHEWS, J.A. (1992): The ecology of recently deglaciated terrain. A geological approach to glacier forelands and primary succession. – Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MONG, C.E. & VETAAS, O.R. (2006): Establishment of *Pinus wallichiana* on a Himalayan glacier foreland: stochastic distribution of safe sites? – *Arct. Ant. Alp. Res.* **38**: 584-592.
- NIEDERFRINIGER SCHLAG, R. & ERSCHBAMER, B. (2000): Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps, Austria. – *Arct. Ant. Alp. Res.* **32**: 270-277.
- NIEDERFRINIGER SCHLAG, R. (2001): Primärsukzession im Gletschervorfeld. Keimung, Etablierung, Wachstum und Interaktionen im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Ötztal, Tirol). – Diss. Univ. Innsbruck.
- PIANKA, E.R. (1970): On r and K selection. – *Am. Nat.* **104**: 592-697.
- RAFFL, C. & ERSCHBAMER, B. (2004): Comparative vegetation analyses of two transects crossing a characteristic glacier valley in the Central Alps. – *Phytocoenologia* **34**: 225-240.
- RAFFL, C., MALLAUN, M., MAYER, R. & ERSCHBAMER, B. (2006): Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, Central Alps, Austria. – *Arct. Ant. Alp. Res.* **38**: 421-428.
- REICH, P.B., ELLSWORTH, D.S., WALTERS, M.B., VOSE, J.M., GREHAM, C., VOLIN, J.C. & BOWMAN, W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. – *Ecology* **80**: 1955-1969.
- RUDOLPH, D. (1991): Vergleichende Studien zur Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Rotmoosferners/Ötztaler Alpen. – Diplomarbeit, Univ. Gießen.
- SCHWIENBACHER, E. & ERSCHBAMER, B. (2002): Longevity of seeds in a glacier foreland of the Central Alps – a burial experiment. – *Bull. Geobot. Inst. ETH* **68**: 63-71.
- SCHWIENBACHER, E. & ERSCHBAMER, B. (2008a): Sensitivity of glacier foreland species to drought conditions during germination. – *Ber. Nat.-med. Verein Innsbruck, Suppl.* **18**: 29.
- SCHWIENBACHER, E. & ERSCHBAMER, B. (2008b): Effects of temperature and drought stress on germination and establishment of glacier foreland species. – *Sauteria* **16**: 388-389.
- SCHWIENBACHER, E., MARCANTE, S. & ERSCHBAMER, B. (2010): Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape – a 5-year burial experiment in the Central Alps. – *Flora* **205**: in press.
- SILVERTOWN, J. & FRANCO, M. (1993): Plant demography and habitat: a comparative approach. – *Plant Spec. Biol.* **8**: 67-73.
- SILVERTOWN, J., FRANCO, M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. (1993): Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. – *J. Ecol.* **81**: 465-476.
- STÖCKLIN, J. & BÄUMLER, E. (1996): Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. – *J. Veg. Sci.* **7**: 45-56.
- TACKENBERG, O. & STÖCKLIN, J. (2008): Wind dispersal of alpine plant species: a comparison with lowland species. – *J. Veg. Sci.* **19**: 109-118.
- TER HEERDT, G.N.J., VERWEIJ, G.L., BEKKER, R.M. & BAKKER, J.P. (1996): An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. – *Funct. Ecol.* **10**: 144-151.
- THOMPSON, K., BAKKER, J.P. & BEKKER, R.M. (1997): The soil seed banks of North West Europe: Methodology, density and longevity. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- TSUYUZAKI, S. & DEL MORAL, R. (1995): Species attributes in early primary succession on volcanoes. – *J. Veg. Sci.* **6**: 517-522.
- WALLINGER, C., KUDRNOVSKY, H. & MARCANTE, S. (2008): The destiny of soil fragments derived from landslides in a Central Alpine glacier foreland. An experimental approach. – *Ber. Nat.-Med. Verein Innsbruck, Suppl.* **18**: 33.
- WALKER, L.R. & DEL MORAL, R. (2003): *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WEPPLER, T., STOLL, P. & STÖCKLIN, J. (2006): The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. – *J. Ecol.* **94**: 869-879.
- WESTOBY, M. (1998): A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. – *Plant Soil* **199**: 212-227.
- WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, M., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER BARES, J., CHAPIN, T., CORNELISSEN, J.H.C., DIEMER, M., FLEXAS, J., GARNIER, E., GROOM, P.K., GULIAS, J., HIKOSAKA, K., LAMONT, B.B., LEE, T., LEE, W., LUSK, C., MIDGLEY, J.J., NAVAS, M.L., NIINEMETS, U., OLEKSYN, J., OSADA, N., POORTER, H., POOT, P., PRIOR, L., PYANKOV, V.I., ROUMET, C., THOMAS, S.C., TJOELKER, M.G., VENEKLAAS, E.J. & VILLAR, R. (2004): The worldwide leaf economics spectrum. – *Nature* **428**: 821-827.

Anschrift der Verfasserin:

Ao.Univ.-Prof. Dr. Brigitta Erschbamer, Institut für Botanik der Universität Innsbruck
Sternwartestr. 15, A-6020 Innsbruck
e-mail: Brigitta.Erschbamer@uibk.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Erschbamer Brigitta

Artikel/Article: [Faktoren und Prozesse der Besiedelung im alpinen Neuland
253-265](#)