©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 24, 89-102. Hannover 2012

Keimung und Etablierung im Gletschervorfeld in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren

– Brigitta Erschbamer, David Bösch, Margreth Fleisch, Ursula Peintner &
Erich Schwienbacher, Innsbruck –

Abstract

Among the abiotic factors, soil properties, soil water content, frost and heat are expected to be the major drivers in glacier foreland colonization. Among the biotic factors, seed limitation, local adaptation, safe sites, intra- and interspecific effects and mycorrhization have to be considered as important effects for primary succession. In this paper we analyze (i) seedling recruitment on different pioneer sites (recently deglaciated moraine, old pioneer site, alluvial outwash plain) in relation to seed density and grain size of the substrate, (ii) local adaptation of *Poa alpina*, comparing three populations along the successional gradient (pioneer-, initial grassland- and pasture populations), and (iii) the mycorrhization of pioneer and ubiquituous species at the pioneer site and along the successional gradient, respectively.

On recently deglaciated moraines, recruitment was significantly higher compared to the old pioneer site and alluvial outwash plain. The substrate of the old pioneer site had significantly lower amounts of clay and silt, thus, drought occurred frequently and constrained seedling recruitment. Here, a very low seedling recruitment was recorded also for the three populations of the local adaptation study. The differences between the three populations regarding recruitment success were primarily explained by the origin of the seeds and the sowing site. The most successful population at all three study sites was the one from pasture.

Pioneer species (*Artemisia genipi, Saxifraga oppositifolia*) were found to be without mycorrhizas whereas the adult individuals of the ubiquituous species (*Persicaria vivipara, Poa alpina*) always had fungi (100% and 90% mycorrhization, respectively). However, 1-3 months old seedlings of *Persicaria vivipara* were found to be without mycorrhizas.

1. Einleitung

Neuland entsteht in der alpinen Stufe in erster Linie durch den Rückzug der Gletscher, aber auch Alluvionen entlang der Gebirgsbäche oder Erosionsflächen im unberührten Gelände bzw. anthropogen geschaffene Flächen (begradigte und geschobene Schipisten) bieten neue Flächen für die Besiedelung und damit für den Start einer Primärsukzession. Faktoren und Prozesse der Besiedelung im Gletschervorfeld wurden immer wieder beschrieben (z.B. MATTHEWS 1992, MILES & WALTON 1993, CHAPIN et al. 1994, STÖCKLIN & BÄUMLER 1996, ERSCHBAMER et al. 2001, 2008, WALKER & DEL MORAL 2003, ERSCHBAMER 2009, BURGA & CORRODI 2011). In diesen Arbeiten zeigte sich, dass speziell Keimung und Etablierung als entscheidende Prozesse der Besiedelung anzusehen sind. Dabei sind sowohl abiotische als auch biotische Faktoren als treibende Kräfte am Werk (MATTHEWS 1992). Unter den abiotischen Faktoren sind vor allem di Beschaffenheit des Substrats und die Bodenfeuchtigkeit bedeutsam. Die Etablierung von Keimlingen wird beispielsweise ganz wesentlich von der Textur des Substrats beeinflusst (CHAMBERS 1995, JUMPPONEN et al. 1999).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Bereits WOOD & DEL MORAL (1987) und CHAPIN (1993) vermuteten, dass oberflächliche Austrocknung des Bodens die Hauptursache für fehlende Keimlingsetablierung im Gletschervorfeld sei.

Unter den biotischen Faktoren sind vor allem Diasporenlimitierung, lokale Adaption, das Vorhandensein von Schutzstellen, intra- und interspezifische Effekte und das Vorhandensein von Mykorrhiza von Bedeutung. Diasporenlimitierung ist ein Phänomen, das insbesondere im Gletschervorfeld (NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000, ERSCHBAMER et al. 2008), aber auch in ausgereiften Pflanzenbeständen nachgewiesen wurde (ERIKSSON & EHRLÉN 2008, MAYER & ERSCHBAMER 2011). Betrachtet man die Pionierflächen im Gletschervorfeld, so fällt auf, dass nur wenige Arten die Neubesiedelung von frisch eisfrei gewordenen Flächen vornehmen. Korngröße und Bodenfeuchtigkeit sind hier vermutlich neben der Diasporenlimitierung primäre Einflussgrößen für das Aufkommen von Keimlingen. Eines der Ziele der vorliegenden Untersuchung war es daher, den Effekt der Korngröße auf die Keimung in Pionierflächen zu studieren. In einem Ansaatexperiment sollten Keimung und Etablierung einer Pionierart (*Artemisia genipi*) und einer ubiquitären Art (*Poa alpina*) auf einer rezent eisfreien Fläche, einer alten Pionierfläche und auf Gletscherbachalluvionen untersucht werden. Zudem sollte die Auswirkung von unterschiedlichen Diasporendichten auf den Keimerfolg getestet werden.

Haben die Diasporen einen günstigen Keimungsort erreicht, dann stellt sich die Frage, ob und wie die Keimlinge mit den lokalen Standortsbedingungen zurechtkommen oder ob sie von ihrem Herkunftsort geprägt sind. Letzteres ist eine Frage nach der lokalen Adaption. Sie ist dann gegeben, wenn die lokalen Genotypen am „heimischen" Ansaatort einen höheren Keimungs- und Etablierungserfolg zeigen im Vergleich zu den standortsfremden Genotypen (KAWECKI & EBERT 2004). Über die lokale Adaption der Pflanzen wurde in der alpinen Stufe zwar geforscht (GALEN et al. 1991, STANTON & GALEN 1997, SHIMONO & KUDO 2003, GIMÉNEZ-BENAVIDES et al. 2007, STÖCKLIN et al. 2009, HAUTIER et al. 2009, SCHEEPENS et al. 2010), jedoch nicht speziell entlang eines Sukzessionsgradienten. Unser Ansatz war, mit Hilfe von reziproken Ansaaten die lokale Adaption entlang eines Gradienten von mikroklimatisch ungünstigen Gletschervorfeldflächen bis hin zu „ausgereiften", mikroklimatisch günstigeren Weiderasenflächen in ähnlicher Höhenlage zu testen. Für dieses Experiment wurde *Poa alpina* ausgewählt, da sie entlang des gesamten Sukzessionsgradienten vorkommt und generell ein gutes Keimvermögen besitzt (unpubl. Daten). Laut HAUTIER et al. (2009) verfügt die Art über eine geringe phänotypische Plastizität, die zudem nicht von der Höhenlage abhängig ist. Die Annahme lag daher nahe, dass sie eine ideale Art sei, um lokale Adaption zu untersuchen.

Mykorrhizierung ist in vielen Ökosystemen eine wesentliche Voraussetzung für das Aufkommen von höheren Pflanzen. Auch in Gletschervorfeldern, wo Stickstoff (INSAM & HASELWANDTER 1989, CHAMBERS et al. 1990, JUMPPONEN et al. 1998, TSCHERKO et al. 2003, 2004) und Phosphor (TSCHERKO et al. 2005) noch kaum vorhanden sind, wurde die Bedeutung von Interaktionen zwischen Pilzen und höheren Pflanzen wiederholt aufgezeigt (JUMPPONEN & TRAPPE 1996, JUMPPONEN et al. 1998, OHTONEN et al. 1999, JUMPPONEN et al. 2002). Unbekannt war allerdings bislang, ob die Pionierarten der zentralalpinen Gletschervorfelder mykorrhiziert sind. Im Rahmen einer Diplomarbeit (FLEISCH 2009) wurden punktuell vier Arten untersucht, u.z. zwei Pionierarten (*Saxifraga oppositifolia* und *Artemisia genipi*) sowie zwei ubiquitäre Folgearten (*Poa alpina* und *Persicaria vivipara*), die entlang des gesamten Sukzessionsgradienten vorhanden waren.

Für die drei Teilprojekte der vorliegenden Arbeit wurden folgende Arbeitshypothesen festgelegt:

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

1. Ältere Pionierflächen werden leichter besiedelt im Vergleich zu rezent eisfreien Flächen, da die Bedingungen hinsichtlich Mikroklima und Körnigkeit des Bodens bereits günstiger sein dürften.
2. *Poa alpina* weist lokale Adaption auf, d.h. sie keimt an ihren jeweiligen Herkunftsorten am besten. Es wurde erwartet, dass sich der Keimungserfolg der Populationen mit zunehmender Distanz von ihrem Herkunftsort verschlechtert.
3. Mykorrhizierung ist Voraussetzung für das Vorkommen von Pflanzenarten im Gletschervorfeld.

2. Untersuchungsgebiet

Alle Untersuchungen wurden im Rotmoostal (Obergurgl, Ötztal, Tirol, Österreich) durchgeführt. Das Gebiet erstreckt sich von 2300 bis 2450 m Meereshöhe (11°02'E, 46°49'N) und umfasst einen Sukzessionsgradienten vom Gletschervorfeld des Rotmoosferners bis hin zu den Weiderasen am Schönwieskopf, die ca. 10.000 Jahre eisfrei sein dürften (BORTENSCHLAGER 1984). Die Primärsukzession wurde von JOCHIMSEN (1962, 1970) untersucht. Eine ausführliche Beschreibung der aktuellen Vegetation des Gletschervorfeldes findet sich in RAFFL et al. (2006) und NAGL & ERSCHBAMER (2010); die Weiderasen außerhalb des Gletschervorfeldes wurden von MAYER et al. (2009) beschrieben.

3. Methoden

Alle Diasporen für die Ansaaten wurden im Rotmoostal gesammelt und jeweils über den Winter trocken im Kühlschrank bei +4°C gelagert, um durch diese Trocken-Kalt-Stratifikation die beste Keimrate zu erzielen (SCHWIENBACHER et al. 2011).

3.1 Ansaatexperiment auf Pionierflächen

Die Diasporen der Pionierart *Artemisia genipi* und der ubiquitären Art *Poa alpina* wurden Mitte Juli 2008 auf folgenden drei Pionierflächen ausgesät: a) auf einer rezenten Moräne, die seit 2001 eisfrei ist (2450 m Meereshöhe), b) auf einer alten Pionierfläche, die seit 1971 eisfrei ist (2400 m Meereshöhe), c) auf Gletscherbachalluvionen, die durch zwei Ausuferungen des Gletscherbaches in den Jahren 1986 und 1997 entstanden sind (2300 m Meereshöhe). Als Besiedler kamen auf allen drei Flächen, wenn überhaupt, *Saxifraga aizoides, S. oppositifolia* und *Linaria alpina* vor.

Die Aussaat erfolgte auf unbewachsenen Flächen in drei Dichtestufen: a) geringe Dichte = 2.5 Diasporen pro cm², b) mittlere Dichte = 10.2 Diasporen pro cm², c) hohe Dichte = 40.7 Diasporen pro cm², mit je 5 Wiederholungen. Die Keimlinge wurden jeweils zu Beginn und am Ende der Vegetationsperioden 2008 und 2009 aufgenommen. Für das Substrat der drei Versuchsflächen wurden Korngrößen bestimmt und zwar für 0-2 cm und 2-10 cm Bodentiefe. Dazu wurden jeweils Bodenproben aus der Umgebung der Versuchsflächen mit Hilfe des trockenen Siebverfahrens (Korngrößen > 2 – 0.2 mm) analysiert. Der Aufschluss von Schluff und Ton (< 0.063 mm) erfolgte im Institut für Mineralogie und Petrographie der Universität Innsbruck mit Hilfe einer Lasergranulometrie (Matersizer 2000) und der Nassdispergieeinheit (Hydro 2000MV-Malvern). Zur Entfernung des organischen Materials wurden die Proben (5.5 g) mit 2 x 10 ml Wasserstoffperoxid versetzt und drei Tage stehen gelassen. Die Antikoagulierung erfolgte mit 10 ml Calgonlösung (Konzentration 50 g/l) und 10 ml Wasser (SCHMIDMAIR & TESSADRI 2011).

3.2 Lokale Adaption von *Poa alpina*

Die drei für die Ansaat verwendeten *Poa alpina*-Populationen stammten von der alten Pio-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

nierfläche, die seit 1971 eisfrei ist (Pionierpopulation, 2400 m Meereshöhe), einer Initialrasenpopulation im Bereich der 1858er Moräne (2300 m Meereshöhe) und einer Weiderasenpopulation im Bereich der ca. 10.000 Jahre eisfreien Fläche (2300 m Meereshöhe). Die Distanz zwischen den drei Populationen betrug jeweils ca. 1500 m. Für alle drei Diasporenpopulationen wurde die mittlere Diasporenmasse (50 Diasporen pro Population) bestimmt (Sartorius Präzisionswaage, ISO 9001). Im Jahr 2008 erfolgte eine reziproke Aussaat der drei Populationen an allen drei Sammelorten. Dazu wurden pro Population und Standort je 50 Diasporen mit 5 Wiederholungen in unbewachsene Flächen von 5 cm Durchmesser ausgesät. 2009 wurde das Keimlingsaufkommen 14 Tage nach der Schneeschmelze und am Ende der Vegetationszeit, im September gezählt. Das natürliche Aufkommen von *Poa alpina*-Keimlingen wurde in jeweils 5 Kontrollflächen pro Standort beobachtet, allerdings liefen an keinem der drei Standorte Keimlinge auf.

Um die Unterschiede der drei Standorte zu verdeutlichen, wurden Temperatur- und Bodenwasserpotential-Messungen durchgeführt. Für die Temperaturmessung wurden TidbiT - Datenlogger der Fa. Onset Computer Corporation (Pocasset, MA, USA) verwendet, die in Bestandeshöhe ausgelegt und mit einem Plastiknetz gegen Strahlungsfehler geschützt wurden. Die Messungen erfolgten von Oktober 2008 bis Oktober 2010. Der erste schneefreie Tag und die Länge der Vegetationsperiode (= Tage mit Temperaturen $\geq 2°C$) wurden aus den Temperaturdaten berechnet. Das Bodenwasserpotential wurde in der Vegetationsperiode 2009 mit Hilfe von Gipsblöcken und entsprechenden Datenloggern gemessen (MicroLog SP, Environmental Measuring Systems, Brno, CZ), wobei jeweils ein Gerät pro Standort in 3 cm Bodentiefe eingesetzt wurde.

3.3 Mykorrhizierung von ausgewählten Arten

Je 50 Wurzelproben von *Artemisia genipi, Saxifraga oppositifolia, Poa alpina* und *Persicaria vivipara* wurden im Bereich der alten Pionierfläche (Moräne 1971, 2400 m Meereshöhe) gesammelt. Bei den ersten drei Arten sollte der Nachweis von arbuskulär-vesikulären Mykorrhizapilzen erfolgen, bei *Persicaria vivipara* wurde die Ektomykorrhizierung untersucht. Letztere wurde zusätzlich auch im Initialrasen (1858er Moräne, 2300 m Meereshöhe) und im Bereich des Weiderasens außerhalb des Gletschervorfeldes (Schönwieskopf, 2300 m Meereshöhe) gesammelt. Es wurden sowohl morphologische (Morphotypen nach AGERER 1991) als auch molekulare Untersuchungen (nach IOTTI & ZAMBONELLI 2006, MÜHLMANN et al. 2007) durchgeführt. Der Nachweis der arbuskulär-vesikulären Mykorrhizierung erfolgte mit Hilfe der Tinte-Essigmethode (VIERHEILIG et al. 1998).

Um die Mykorrhizierung der Keimlinge zu überprüfen, wurden *Persicaria vivipara*-Bulbillen im Bereich der alten Pionierfläche ausgesät und regelmäßig bewässert. Die Keimlinge wurden jeweils 1, 2 und 3 Monate nach der Aussaat gesammelt und auf Ektomykorrhizierung hin untersucht.

3.4 Datenanalyse

Die Datenanalyse erfolgte mit Hilfe des Statistikprogrammes SPSS 18. Die Mittelwertsvergleiche wurden großteils mit nichtparametrischen Tests durchgeführt, gefolgt von einer Bonferroni-Korrektur.

4. Ergebnisse

4.1 Keimung und Etablierung in Abhängigkeit von Substrat und Diasporendichte

Poa alpina unterschied sich zu allen Terminen signifikant von *Artemisia genipi* und erreichte an allen Standorten und bei jeder Diasporendichte eine höhere Keim- und Etablierungsrate (Abb. 1). Die Keimung beider Arten war eindeutig vom Standort abhängig. Der

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

geringste Ansiedlungserfolg zeigte sich auf der alten Pionierfläche, wobei hier eine deutlich gröbere Körnung (hoher Sandanteil und weniger Schluff/Ton) vorlag (Abb. 2). Die höchste Keim- und Etablierungsrate konnte auf der rezent eisfreien Moräne festgestellt werden. Die Ergebnisse (Abb. 1) suggerieren Dichteeffekte, allerdings konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Dichteserien berechnet werden. Eine Auswertung der Korngrößenfraktionen ergab sehr deutliche Unterschiede zwischen den drei Standorten, sowohl in 0-2 cm -

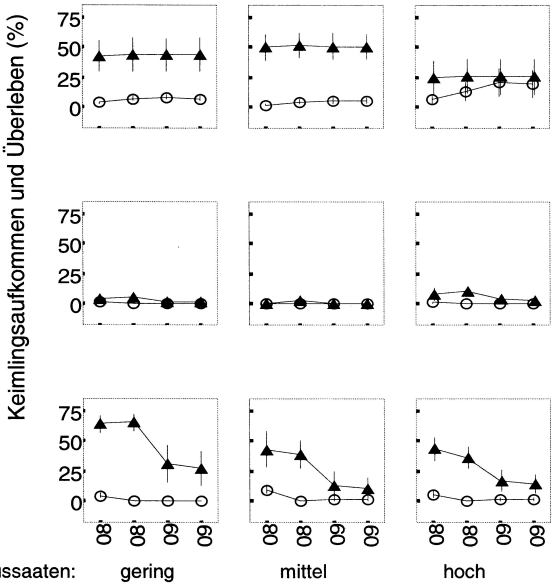

Abb. 1: Keimungs- und Etablierungsraten (Mittelwerte ± Standardfehler) der drei Aussaaten (gering, mittel, hoch, siehe Methodik) von *Poa alpina* (Dreiecke) und *Artemisia genipi* (Kreise) an den drei Pionierstandorten im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Obergurgl, Ötztal, Österreich) in den Vegetationsperioden 2008 und 2009 (Zählungen zu Beginn und am Ende der jeweiligen Vegetationsperiode). Graphik: Erich Schwienbacher.

als auch in 2-10 cm Bodentiefe (Abb. 2). Die alte Pionierfläche wies in den obersten Bodenschichten einen signifikant niedrigeren Anteil an Schluff/Ton und dafür aber einen höheren

Tab. 1: Vergleich der drei Standorte entlang des Sukzessionsgradienten im Rotmoostal (Obergurgl, Ötztal, Österreich) hinsichtlich Vegetationsperiode und Temperaturklima, gemessen an der Bodenoberfläche; T. minima = tägliche Temperaturminima; T. maxima = tägliche Temperaturmaxima.

	Vegetations-Periode	mittlere Temperatur	absolutes Minimum	absolutes Maximum	Tage mit T. minima	Tage mit T. maxima
	Tage	°C	°C	°C	<-2.5°C	>35°C
Pionierfläche	124	10.7	-2.6	37.4	3	3
Initialrasen	141	10.9	-4	46.5	6	51
Weiderasen	147	12.3	-3.9	41.3	8	46

Anteil an Sand auf im Vergleich zu den beiden anderen Standorten (Abb. 2). Die rezent eisfreie Fläche war durch eine größere Schluff/Tonfraktion sowohl oberflächlich als auch in der unteren Bodenschicht gekennzeichnet. Die Alluvionen wiesen vor allem in den oberen 2 cm hohe Anteile an Schluff/Ton auf (Abb. 2).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

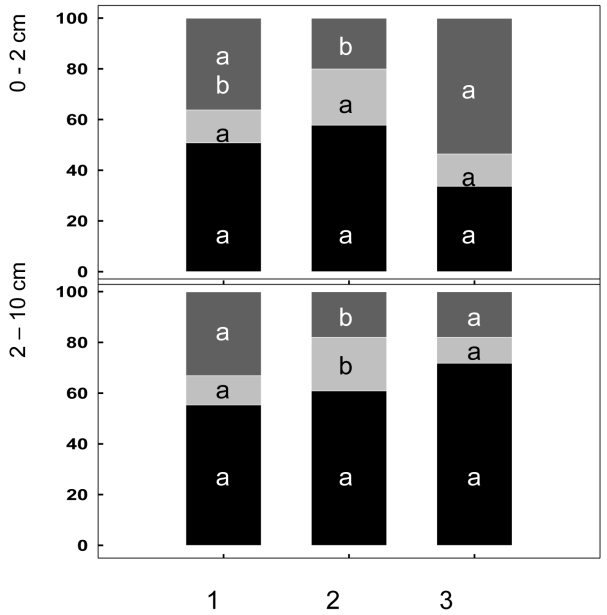

Abb. 2: Verteilung der Korngrößen in den Bodenschichten 0-2 cm und 2-10 cm der drei verschieden alten Pionierstadien im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Obergurgl, Ötztal, Österreich; 1 = rezent eisfreie Fläche, 2 = alte Pionierfläche, 3 = Gletscherbachalluvionen). Schwarz = Kies und Geröll, > 2 mm; hellgrau = Sand, 0.63 – 2 mm; dunkelgrau = Schluff und Ton, < 0.63 mm. Verschiedene Buchstaben verdeutlichen signifikante Unterschiede ($p \leq 0.05$). Graphik: Erich Schwienbacher.

4.2 Lokale Adaption von *Poa alpina*

Zwischen den drei Standorten (Pionierfläche, Inititalrasen und Weiderasen) zeigten sich sehr große Unterschiede hinsichtlich des Bodenwassergehaltes (Abb. 3). Die heterogensten Verhältnisse äußerten sich auf der Pionierfläche, wo der Boden während der Vegetationsperiode immer wieder oberflächlich austrocknete. Im Initialrasen gab es zur selben Zeit nur zwei kurze Trockenperioden Mitte Juni, während im Weiderasen überhaupt keine Änderung des Wasserpotentials gemessen wurde (Abb. 3).

Auch die Bestandestemperaturen variierten beträchtlich zwischen den drei Standorten (Abb. 4, Tab. 1). Im Bereich der Pionierfläche war die Vegetationsperiode am kürzesten und die mittleren Temperaturen am niedrigsten. Beide Parameter nahmen entlang des Sukzessionsgradienten zu (Tab. 1). Die Temperaturmaxima und -minima waren interessanterweise im Bereich der Pionierfläche weniger extrem als an den beiden Rasen-Standorten. Initial- und Weiderasen hatten ähnliche Extremwerte, die Anzahl der Frosttage war im Weiderasen am höchsten (Tab. 1).

Die Diasporenmasse von *Poa alpina* variierte je nach Herkunft ($p \leq 0.001$). Die Pionierpopulation hatte mit 14.1 ± 0.1 mg pro 50 Diasporen (Mittelwert ± Standardfehler) die leichtesten Diasporen. Die Initialrasenpopulation kam auf 16.07 ± 0.15, die Weiderasenpopulation auf 15.86 ± 0.08 mg.

Ansaatort und Herkunft beeinflussten das Keimlingsaufkommen von *Poa alpina* sowohl zu Versuchsbeginn als auch am Versuchsende höchst signifikant ($p \leq 0.001$). Die Weiderasenpopulation erzielte die höchsten Keimlingszahlen an allen drei Standorten (Abb. 5). Die Initialrasenpopulation wies nur halb so viele Individuen auf im Vergleich zur Weiderasenpo-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

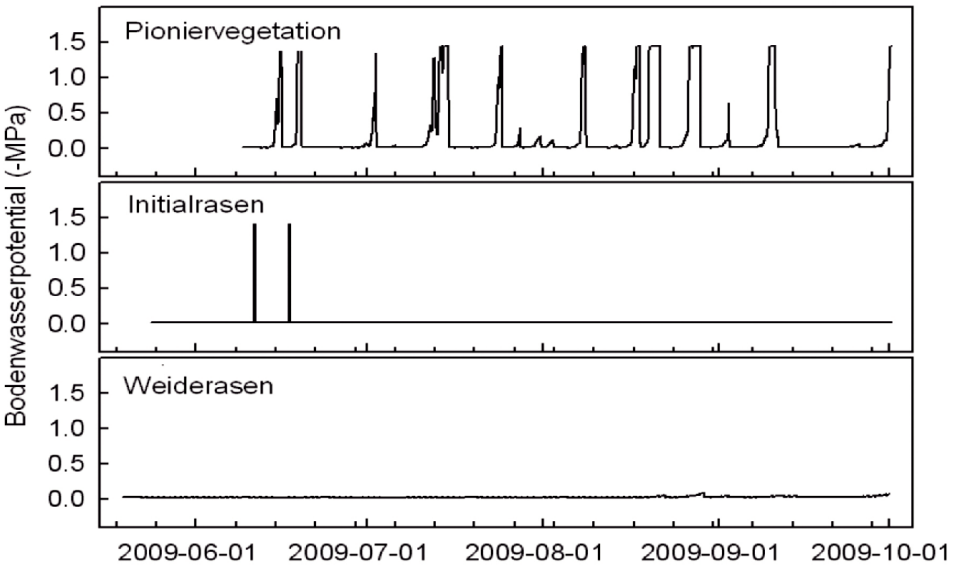

Abb. 3: Bodenwasserpotential (in -MPa) in 3 cm Bodentiefe im Jahre 2009 an den drei Standorten (Pionierfläche, Initialrasen, Weiderasen) im Rotmoostal (Obergurgl, Ötztal, Österreich). Die Daten wurden vom ersten schneefreien Tag bis Ende September 2009 aufgezeichnet. Graphik: Erich Schwienbacher.

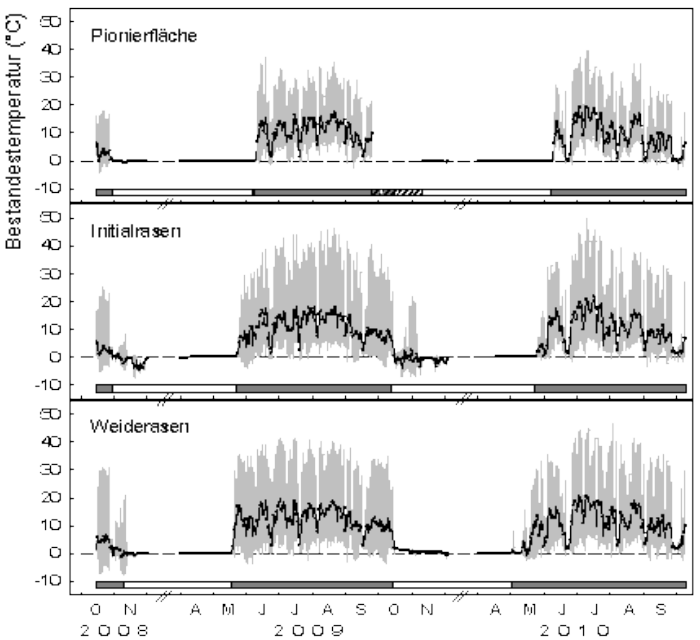

Abb. 4: Jahresgänge der Mittelwerte (schwarze Linie), der Minima und Maxima (graue Linien) der Bestandestemperaturen an den drei Standorten im Rotmoostal (Obergurgl, Ötztal, Österreich) von Oktober 2008 bis Oktober 2010. Die horizontalen grauen Balken verdeutlichen die Vegetationsperiode; die weißen Balken zeigen die Zeiten der Schneebedeckung (fehlende Daten sind mit den zwei Teilstrichen versehen). Graphik: Erich Schwienbacher.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

pulation, während die Pionierflächenpopulation generell eine schlechte Keimrate zeigte (Abb. 5). An ihrem Herkunftsort liefen kaum Keimlinge auf; an den beiden anderen Standorten betrug die Keimrate der Pionierpopulation nur ca. 10 % (Abb. 5). Sowohl im Initial- als auch im Weiderasen stieg die Anzahl der Keimlinge bis zum Ende der Vegetationsperiode beträchtlich an. Die signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten waren auf die unterschiedlichen Herkünfte zurückzuführen, nicht aber auf die Diasporenmasse ($p = 0.659$).

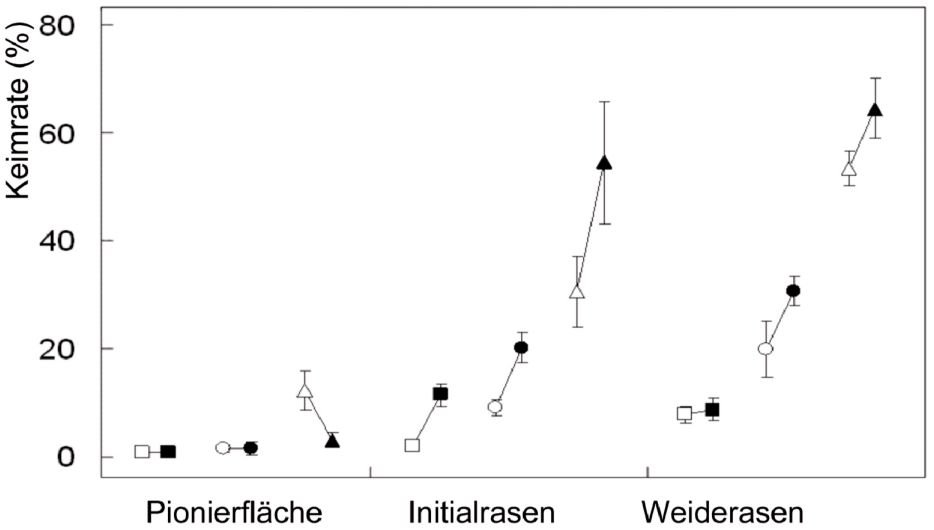

Abb. 5: Keimraten der drei *Poa alpina*-Populationen an den drei Standorten (Herkünfte: Vierecke - Pionierpopulation; Kreise - Initialrasenpopulation; Dreiecke - Weiderasenpopulation). Offene Symbole zeigen den Beginn und geschlossene Symbole den Endpunkt der Vegetationsperiode. Signifikante Unterschiede ($p \leq 0.001$) wurden sowohl zwischen den Standorten als auch zwischen den Herkünften festgestellt. Graphik: Erich Schwienbacher.

4.3 Mykorrhizierung der ausgewählten Arten

Weder *Artemisia genipi* noch *Saxifraga oppositifolia* wiesen Arbuskeln, Vesikeln oder Hyphen auf. Bei *Poa alpina* zeigten 90 % der untersuchten Wurzelproben Mykorrhiza-Strukturen (Vesikeln bzw. Arbuskeln). Davon wiesen 42 % einen geringen, 28 % einen mittleren und 20 % einen starken Mykorrhizierungsgrad auf.

An den *Persicaria vivipara*-Proben konnte eine 100%ige Mykorrhizierung festgestellt werden. Mit Hilfe der morphologischen Klassifizierung wurden 19 Morphotypen identifiziert. Die vier häufigsten Morphotypen sind in Abb. 6 dargestellt. Ein sehr häufig vorkommender Morphotyp (MT 3, Abb. 6) bildete einen braunen bis dunkelbraunen Mantel mit warzig-körniger Oberfläche aus. Der entsprechende Mykorrhizapilz zählt zur Gattung *Tomentella*. Ein weiterer häufiger Morphotyp (MT 6, Abb. 6) zeigte einen beigen bis braunen Mantel; er wird den Gattungen *Sebacina* und *Inocybe* zugeordnet. Ein völlig schwarzer Morphotyp (MT 14, Abb. 6) wurde als *Cenococcum geophilum* identifiziert. Ebenfalls häufig kam ein weiß-gräulicher Morphotyp (MT 33, Abb. 6) mit glatter Oberfläche vor. Es handelte sich dabei um die Gattungen *Sebacina, Cortinarius* oder *Clavulina.*

Mit Hilfe genetischer Analysen konnten entlang der gesamten Chronosequenz insgesamt 40 taxonomische Einheiten als Mykobionten für *Persicaria vivipara* ermittelt werden.

Das Aussaat-Experiment mit *Persicaria vivipara* ergab, dass alle 1-3 Monate alten Keimlinge noch keinerlei Mykorrhizierung aufwiesen.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Abb. 6: Adultes Individuum von *Persicaria vivipara* und mykorrhizierte Wurzeln mit den häufigsten Ektomykorrhiza-Morphotypen (1-4). 1: MT 6 (Maßstab = 200 m), 2: MT 14 (Maßstab = 150 m), 3: MT 3, 4: MT 33 (Maßstab = 200 m). Fotos: Margreth Fleisch.

5. Diskussion

Die Untersuchungen zeigten sehr deutlich, dass die abiotischen Phänomene (Textur und Trockenheit des Substrates) das Keimlingaufkommen im Gletschervorfeld bestimmen. Entgegen unserer Hypothese konnten alte Pionierflächen (1971er Moräne) nicht leichter besiedelt werden als rezent eisfreie Flächen (2003er Moräne). Die Körnung des Substrats und die Wasserkapazität des Bodens übten einen entscheidenden Einfluss aus. Der sandige Boden mit geringem Schluff/Ton-Anteil trocknete auf den alten Pionierflächen sehr rasch aus und bedingte immer wieder extreme Trockenheit. Damit starben die bereits aufgelaufenen Keimlinge ab bzw. eine weitere Keimung wurde verhindert. Trockenheit wurde bereits in der Metastudie von MOLES & WESTOBY (2004) nach Herbivorie als zweitwichtigster Faktor für die Keimlingssterblichkeit ausgewiesen. Austrocknung der oberflächlichen Bodenschichten war offensichtlich auch ein wichtiger Faktor für die Besiedelungsdynamik im Bereich der Alluvionen: auch hier starb im zweiten Jahr ein Großteil der Keimlinge beider Arten ab. Auf rezent eisfreien Moränen scheint die Wasserversorgung in der Vegetationszeit besser zu sein: beide Arten hatten hier den höchsten Rekrutierungserfolg.

Die Keimungsunterschiede zwischen *Poa alpina* und *Artemisia genipi* dürften ein Zufallsprodukt sein, da *Artemisia genipi* in der Regel sowohl in der Klimakammer (SCHWIENBACHER & ERSCHBAMER 2002, SCHWIENBACHER et al. 2011, 2012) als auch im Gelände (unpubl. Daten) sehr gut keimt. Der Faktor Diasporendichte hatte bei beiden Arten keinen Einfluss auf den Rekrutierungserfolg. Konkurrenz zwischen Keimlingen scheint überhaupt selten als Ursache der Keimlingsmortalität vorzukommen (nur in 1.6 % der untersuchten Fälle, MOLES & WESTOBY 2004).

Auf der alten Pionierfläche (1971er Moräne) ist das Keimlingsaufkommen äußerst eingeschränkt. Dies zeigt auch das Experiment zur lokalen Adaption. Die Flächen sind kurz nach der Schneeschmelze zwar wassergesättigt und genau das ist der Zeitpunkt, wo Keimlinge auf-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

laufen könnten, sofern Diasporen vorhanden sind. Auf den Effekt der Schneeschmelze haben auch andere AutorInnen bereits hingewiesen (NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000, KÖRNER 2003, GIMÉNEZ-BENAVIDES et al. 2007). Das Absterben der Keimlinge mit einsetzender frühsommerlicher Trockenheit ist generell ein Problem für die Entwicklung der Gletschervorfeld-Populationen auf dieser Moräne ((NIEDERFRINIGER SCHLAG & ERSCHBAMER 2000, ERSCHBAMER et al. 2008, MARCANTE et al. 2009a). Ein mehrfaktorielles Experiment mit Bewässerung und Ansaat in den alten Pionierflächen zeigte sehr klar, dass hier Diasporenlimitierung vorherrscht und dass der extreme Mangel an kontinuierlicher Bodenfeuchtigkeit das Aufkommen von Keimlingen und die Etablierung der spärlich aufgelaufenen Keimlinge verhindert (ERICH SCHWIENBACHER, in Ausarbeitung).

Für Arten mit einer breiten ökologischen Nische wird hohe Plastizität und gleichzeitig hohe genetische Divergenz angenommen. Für *Poa alpina* wurde jedoch ein Beibehalten des jeweiligen Phänotyps bei Verpflanzungen an fremde Standorte festgestellt (HAUTIER et al. 2009). Auch in unserem Experiment hatte die Herkunft der Diasporen den größten Erklärungswert für den Keimungserfolg von *Poa alpina*, nicht aber die räumliche Distanz zwischen Herkunft und Ansaatort. Die Weiderasenpopulation wies als einzige lokale Adaption auf und gleichzeitig bewies sie auch an den beiden anderen Standorten ein besseres Keimungsvermögen als die lokalen Populationen. Sie ist damit sehr gut zu vergleichen mit der *Poa alpina*-Population vom niedrigsten Standort in den Experimenten von HAUTIER et al. (2009), die ebenfalls die besten Erfolge zeigte. Offensichtlich hatte die Weiderasenpopulation die effizienteste Investition in ihre Diasporen durchgeführt im Vergleich zu den beiden anderen Populationen.

Sofern Wasser und Sauerstoff nicht limitiert sind, ist die Temperatur der entscheidende Faktor, der die Keimung von nicht-dormanten Diasporen reguliert (FINCH-SAVAGE & LEUBNER-METZGER 2006). Die Extremwerte der Temperatur können aber in unserem Experiment nicht für die schlechten Keimerfolge im Bereich der Pionierfläche verantwortlich gemacht werden. Laut MARCANTE et al. (2012) sind Temperaturminima von -2.5°C lethal für die *Poa alpina*-Keimlinge. Am Pionierstandort wurden allerdings weniger Tage mit solchen Minima registriert im Vergleich zu den Rasenstandorten. Auch nach FORBIS (2003) ist die Keimlingsmortalität nicht auf Temperaturextreme zurückzuführen. In beiden hier durchgeführten Experimenten wurde eindeutig die Trockenheit als wichtigster Faktor für die Mortalität der Keimlinge identifiziert. Ähnliche Schlüsse zogen auch SHIMONO & KUDO (2003) und GIMÉNEZ-BENAVIDES et al. (2007), die von einem extrem knappen Keimungsfenster nach der Schneeschmelze in der alpinen Stufe sprechen.

Maternale Effekte können lokale Adaption überdecken (KAWECKI & EBERT 2004). Die Bedingungen der Mutterpflanze während der Diasporenproduktion können entscheidend sein für die Fitness der Keimlinge (GUTTERMAN 2000). Auswirkungen der Standortsbedingungen während der Diasporenproduktion und -reife auf die Diasporenmasse, auf Keimung und Überleben sind bekannt (BASKIN & BASKIN 1998, GUTTERMAN 2000, BISCHOFF & MÜLLER-SCHÄRER 2010). HERMES & ACHARYA (1992) belegten in ihrer Arbeit bereits die Wirkung der maternalen Umwelt auf die Keimung von *Poa alpina*. Die geringe Diasporenmasse und die schlechte Keimfähigkeit der Pionierpopulation in der vorliegenden Untersuchung dürften auf die ungünstigen maternalen Umweltbedingungen zurückzuführen sein, wie etwa eine zu kurze Vegetationszeit für die Ausreifung der Diasporen oder die ungünstigen Nährstoffbedingungen an diesem Standort. Auch genetische Drift könnte eine Rolle spielen. Die stärkste evolutionäre Kraft, die gegen lokale Adaption wirksam agiert, ist nämlich der Genfluss (RÄSÄNEN & HENDRY 2008). Eine genetische Studie der *Poa alpina*-Populationen entlang des Sukzessionsgradienten wäre auf jeden Fall von besonderem Interesse.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Eine Mykorrhizierung ist offensichtlich für Pionierarten des Gletschervorfeldes nicht erforderlich. Sehr wohl scheinen aber die beiden ubiquitären Folgearten von der Pilzinteraktion zu profitieren. Sowohl *Poa alpina* als auch *Persicaria vivipara* hatten nämlich eine fast vollständige Mykorrhizierung der adulten Pflanzen. Vermutlich ist gerade dieser Umstand dafür verantwortlich, dass sich beide entlang der gesamten Chronosequenz so erfolgreich behaupten können. Die hohe Vielfalt an Mycobionten legt den Schluss nahe, dass zumindest *Persicaria* nicht „wählerisch" ist, wenn es um fördernde Interaktionen durch Pilze geht. Eine umfangreichere Mykorrhiza-Studie unter Berücksichtigung eines breiten Querschnittes der Gletschervorfeldarten wäre auf jeden Fall wünschenswert.

In der vorliegenden Studie wurden bei 1-3 Monate alten Keimlingen von *Persicaria vivipara* noch keine Mykorrhizierung beobachtet. Dies stimmt mit den Ergebnissen aus dem Lyman Gletschervorfeld (Washington, USA) überein, wo JUMPPONEN et al. (2002) z.B. bei *Abies lasiocarpa*-Keimlingen ebenfalls keine Mykorrhizierung feststellen konnten. Auch hier wäre es von besonderem Interesse, den Zeitpunkt der Mykorrhizierung zu erfassen.

6. Schlussfolgerungen

Die Austrocknung des Substrates ist neben der Diasporenverfügbarkeit der wichtigste Faktor für die mangelnde Besiedelung von Pionierflächen im Gletschervorfeld. Im Zuge des Klimawandels scheint dies ein besonders bedrohlicher Aspekt zu sein, vor allem dann, wenn die sommerliche Trockenheit zunehmen sollte. Eine extrem langsame Populationsentwicklung und Primärsukzession wären die Folgen.

7. Zusammenfassung

Für die Gletschervorfeld-Besiedelung spielen sowohl abiotische, als auch biotische Faktoren eine entscheidende Rolle. Unter den abiotischen Faktoren sind vor allem die Substratbeschaffenheit, die Bodenfeuchtigkeit, Frost und Hitze zu nennen, während bei den biotischen Faktoren Diasporenlimitierung, lokale Adaption, Schutzstellen, intra- und interspezifische Effekte und Mykorrhizierung wichtig sein dürften. In dieser Arbeit untersuchen wir 1.) die Keimung und Etablierung auf unterschiedlichen Pionierflächen in Abhängigkeit von der Korngröße des Substrates; 2.) die lokale Adaption von *Poa alpina*, wobei drei Populationen in reziproker Ansaat entlang des Sukzessionsgradienten verglichen werden (Pionier-, Inititalrasen- und Weiderasenpopulation); 3.) die Mykorrhizierung von Pionierarten und ubiquitären Folgearten.

Auf rezent eisfreien Moränen waren Keimung und Etablierung signifikant höher im Vergleich zu den alten Pionierflächen. Auf diesen alten Pionierflächen konnten signifikant geringere Anteile an Schluff und Ton festgestellt werden. Die sandreiche Textur dürfte verantwortlich sein für eine erhöhte Austrocknung des Substrates und eine geringe Ansiedelungsmöglichkeit auf den noch vegetationsfreien Flächen.

Auch die drei *Poa alpina*-Populationen hatten ihren geringsten Keimungs- und Etablierungserfolg im Bereich der alten Pionierflächen. An allen drei Standorten erzielte die Weiderasenpopulation die höchste Keimrate, während die Pionierpopulation überall am schlechtesten abschnitt. Die Herkunft der Diasporen und der Ansaatort waren damit entscheidend für das Ergebnis.

Die untersuchten Pionierarten (*Artemisia genipi, Saxifraga oppositifolia*) zeigten keine Mykorrhizierung. Im Gegensatz dazu waren die beiden ubiquitären Arten, *Persicaria vivipara* und *Poa alpina*, nahezu zur Gänze mykorrhiziert (100% bzw. 90%). 1-3 Monate alte Keim-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

linge von *Persicaria vivipara* wiesen allerdings noch keine Mykorrhiza auf.

Danksagung

Alle Untersuchungen erfolgten im Rahmen des FWF-Projektes P19090-B16. Wir bedanken uns bei der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl für die Logistik vor Ort. Für die Korngrößenbestimmung sind wir Herrn Dr. Richard Tessadri, Institut für Mineralogie und Petrographie der Universität Innsbruck, zu besonderem Dank verpflichtet.

Literatur

AGERER, R. (1991): Characterization of ectomycorrhiza. In: NORRIS, J.R., READ, D.J. & VARMA, A.K. (eds.) Methods in microbiology. – Academic Press, London, pp. 27-73.

BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. (1998): Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. – Academic Press, San Diego.

BISCHOFF, A. & MÜLLER-SCHÄRER, H. (2010): Testing population differentiation in plant species – how important are environmental maternal effects. – Oikos **119**: 445-454.

BORTENSCHLAGER, S. (1984): Contributions to the vegetational history of Tyrol I. Inner Oetz-Valley and lower Inn-Valley. – Ber. d. nat.-med. Ver. in Innsbruck **71**: 19-56.

BURGA, C. & CORRODI, D. (2011): Primärsukzessionsprozesse, Bodenbildung, Tourismus und Naturschutz am Beispiel der Gletschervorfelder von Morteratsch und Aletsch (Graubünden/Wallis, Schweiz). – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **23**: 103-118.

CHAMBERS, J.C. (1995): Disturbance, life-history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. - Am. J. Bot. **82**: 421-433.

CHAMBERS, J.C.; MACMAHON, J.A. & BROWN, R.W. (1990): Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. – Ecology **7**: 1323-1341.

CHAPIN, F.S. III (1993): Physiological controls over plant establishment in primary succession. - In: MILES, J. & WALTON, D.H. (eds.) Primary succession on land. Blackwell, Oxford, pp. 161-179.

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.

FINCH-SAVAGE, W.E. & LEUBNER-METZGER, G. (2006): Seed dormancy and the control of germination. – New Phyt. **171**: 501-523.

FLEISCH, M. (2009): Mykorrhizastatus von Pionierpflanzen und viviparen Pflanzen aus Primärsukzessionsstandorten des Rotmoosferner Gletschervorfeldes. Diplomarbeit Univ. Innsbruck.

FORBIS, T. A. (2003): Seedling demography in an alpine ecosystem. – Am. J. Bot. **90**: 1197-1206.

ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. (2008): Seedling recruitment and population ecology. - In: LECK, M.A., PARKER, V.T. & SIMPSON, R.L. (eds.) Seedling ecology and evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 239-254.

ERSCHBAMER, B. (2009): Faktoren und Prozesse der Besiedelung im alpinen Neuland. - Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **21**: 253-265.

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.

GALEN, C., SHORE, J. S. & DEYOE, H. (1991): Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum:* genetic-structure, quantitative variation, and local adaptation. - Evolution **45**: 1218-1228.

GIMÉNEZ-BENAVIDES, L., ESCUDERO, A. & IRIONDO, J. M. (2007): Local adaptation enhances seedling recruitment along an altitudinal gradient in a high mountain Mediterranean plant. – Ann. Bot. **99**: 723-734.

GUTTERMAN, Y. (2000): Maternal effects on seeds during development. In: FENNER, M. (ed.) The ecology of regeneration in plant communities. – CAB International, Wallingford, pp. 59-84.

HAUTIER, Y., RANDIN, C.F., STÖCKLIN J. & GUISAN, A. (2009): Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. – J. Plant Ecol. **2**: 125-134.

HERMESH, R. & ACHARYA, S.N.(1992): Influence of maternal plant environment and provenance on

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

alpine bluegrass seed germination. – Can. J. Plant Sci. **72**: 801-808.

INSAM, H. & HASELWANDTER, K. (1989): Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. – Oecologia **79**: 174-178.

IOTTI, M. & ZAMBONELLI, A. (2006): A quick and precise technique for identifying ectomycorrhizas by PCR. – Mycol. Res. **110**: 60-65.

JOCHIMSEN, M. (1962): Die Vegetationsentwicklung in den Vorfeldern des Rotmoos- und Gaisbergferners im Ötztal. Doktorarbeit, Universität Innsbruck.

JOCHIMSEN, M. (1970): Die Vegetationsentwicklung auf Moränenböden in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren. – Veröff. Univ. Innsbruck **46**: 5-22.

JUMPPONEN, A. & TRAPPE, J.M. (1996): Population structure of Phialocephala fortinii on a receding glacier forefront. In: AZCON-AGUILAR, C. & BAREA, J.M. (eds.) Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development. Proceedings of the fourth European Symposium on Mycorrhizas. - Final Report, European Commission: 128-130.

JUMPPONEN, A., MATTSON, K.G. & TRAPPE, J.M. (1998): Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii* with *Pinus contorta* on glacier forefront soil: interactions with soil nitrogen and organic matter. – Mycorrhiza **7**: 261-265.

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.

JUMPPONEN, A., TRAPPE, J.M. & CÁZARES, E. (2002): Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. – Mycorrhiza **12**: 43-49.

KAWECKI, T.J. & EBERT, D. (2004): Conceptual issues in local adaptation. – Ecol. Letters **7**: 1225-1241.

KÖRNER, C. (2003): Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd edition, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

MARCANTE, S., WINKLER, E. & ERSCHBAMER, B. (2009): Population dynamics along a primary succession gradient: do alpine species fit into demographic succession theory? – Ann. Bot. **103**: 1129-1143.

MARCANTE, S., SIERRA-ALMEIDA, A., SPINDELBÖCK, J.P., ERSCHBAMER, B. & NEUNER, G. (2012): Frost as a limiting factor for recruitment and establishment of early developmental stages in an alpine glacier foreland? – J. Veg. Sci: in press.

MATTHEWS, J.A. (1992): The ecology of recently deglaciated terrain. A geoecological approach to glacier forelands and primary succession. - Cambridge University Press, Cambridge.

MAYER, R. & ERSCHBAMER, B. (2011): Seedling recruitment and seed-/microsite limitation in traditionally grazed plant communities of the alpine zone. - Basic and Appl. Ecol. **12**: 10-20.

MAYER, R., KAUFMANN, R., VORHAUSER, K. & ERSCHBAMER, B. (2009): Effects of grazing exclusion on species composition in high-altitude grasslands of the Central Alps. - Basic and Appl. Ecol. **10**: 447-455.

MILES, J. & WALTON, D.W.H. (1993): Primary succession on land. - Blackwell Scientific Publ., Oxford.

MOLES, A.T. & WESTOBY, M. (2004): Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. – J. Ecol. **92**: 372-383.

MÜHLMANN, O., BACHER, M. & PEINTNER, U. (2007): *Polygonum viviparum* mycobionts on an alpine primary successional glacier forefront. - Mycorrhiza **18**: 87-95.

NAGL, F. & ERSCHBAMER, B. (2010): Vegetation und Besiedelungsstrategien. In: KOCH, E.-M. & ERSCHBAMER, B. (eds.) Glaziale und periglaziale Lebensräume im Raum Obergurgl. Alpine Forschungsstelle Obergurgl 1. - Innsbruck University Press, Innsbruck: pp. 121-143.

NIEDERFRINIGER SCHLAG, R. & ERSCHBAMER, B. (2000): Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps, Austria. - Arctic, Antarctic, and Alp. Res. **32**: 270-277.

OHTONEN, R., FRITZE, H., PENNANEN, T., JUMPPONEN, A. & TRAPPE J. (1999): Ecosystem properties and microbial community changes in primary succession on a glacier forefront. – Oecologia **119**: 239-246.

RAFFL, C., MALLAUN, M., MAYER, R. & ERSCHBAMER, B. (2006): Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, Central Alps, Austria. - Arctic, Antarctic, and Alp. Res. **38**: 421-428.

RÄSÄNEN, K. & HENDRY, A.P. (2008): Disentangling interactions between adaptive divergence and gene flow when ecology drives diversification. – Ecol. Letters **11**: 624-636.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

SCHEEPENS, J.F., FREI, E.S. & STÖCKLIN, J. (2010): Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. – Oecologia **164**: 141-150.

SCHMIDMAIR, D. & TESSADRI, R. (2011): Korngrößenverteilung, Lasergranulometrie (Laser Diffraction). - Institut für Mineralogie und Petrographie, Universität Innsbruck, unpubl.

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., NAVARRO-CANO, J.A., NEUNER, G. & ERSCHBAMER, B. (2011): Seed dormancy in alpine species. - Flora **206**: 845-856.

SCHWIENBACHER, E., NAVARRO-CANO, J.A., NEUNER, G. & ERSCHBAMER, B. (2012): Correspondence of seed traits with niche position in glacier foreland succession. - Plant Ecol. **213**: 371-382.

SHIMONO, Y. & KUDO, G. (2003): Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between alpine fellfield and snowbed habitats. – Ann. Bot. **91**: 21-29.

STANTON, M.L. & GALEN, C. (1997): Life on the edge: adaptation versus environmentally mediated gene flow in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. - Am. Nat. **150**: 143-178.

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., KUSS, P. & PLUESS, A.R. (2009): Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species. – Bot. Helv. **119**: 125-133.

TSCHERKO, D., RUSTEMEIER, J., RICHTER, A., WANEK, W. & KANDELER, E. (2003): Functional diversity of the soil microflora in primary succession across two glacier forelands in the Central Alps. - European Journal of Soil Science **54**: 685-696.

TSCHERKO, D., HAMMESFAHR, U., MARX, M.-C. & KANDELER, E. (2004): Shifts in rhizosphere microbial communities and enzyme activity of Poa alpina across an alpine chronosequence. – Soil Biology & Biochemistry **36**: 1685-1698.

TSCHERKO, D., HAMMESFAHR, U., ZELTNER, G., KANDELER, E. & BÖCKER, R. (2005): Plant succession and rhizosphere microbial communities in a recently deglaciated alpine terrain. - Basic Appl. Ecol. **6**: 367-383.

VIERHEILIG, H., COUGHLAN, A.P., WYSS, U. & PICHÉ, Y. (1998): Ink and Vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. - Appl. Envir. Microb. **64**: 5004-5007.

WALKER, L.R. & DEL MORAL, R. (2003): Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge.

WOOD, D.M. & DEL MORAL, R. (1987): Mechanisms of early primari succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. – Ecology **68**: 780-790.

Anschrift der korrespondierenden Autorin:

Prof. Dr. Brigitta Erschbamer, Leopold-Franzens-Universität Innsbruck, Institut für Botanik, 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: 2012

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Erschbamer Brigitta, Bösch David, Fleisch Margreth, Peintner Ursula, Schwienbacher Erich

Artikel/Article: Keimung und Etablierung im Gletschervorfeld in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren 89-102