© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Die Vegetationsentwicklung auf Felsschutt in der alpinen und subalpinen Stufe des Wettersteingebirges

Von *Heinz Zöttl*, München

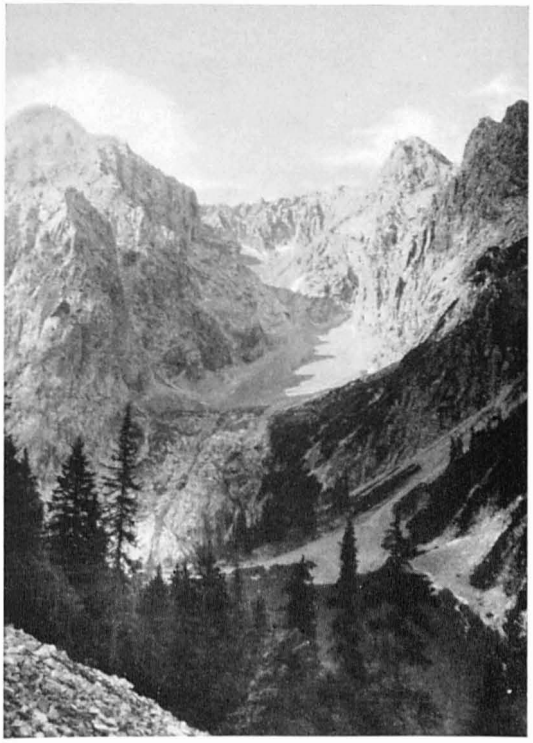
Einleitung 10
Das Untersuchungsgebiet 12
Die Pflanzengesellschaften 13
1. Die Gesellschaften des offenen Geröllbodens 13
a) Das *Thlaspeetum rotundifolii* 13
b) Das *Petasitetum paradoxi* 18
c) Das *Dryopteridetum Robertianae* 21
d) Das *Salicetum retusae-reticulatae* 22
2. Die Rasengesellschaften 24
a) Das *Caricetum firmae* 24
b) Das *Seslerieto-Semperviretum* 29
3. Die Zwergstrauch- und Krummholzgesellschaften 34
a) Die *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation 34
b) Die *Pinus montana prostrata-Erica carnea*-Assoziation 36
c) Die *Pinus montana prostrata-Rhododendron hirsutum*-Assoziation 39
d) Die *Pinus montana prostrata-Rhododendron ferrugineum*-Assoziation 41
Der Boden der Pflanzengesellschaften 43
1. Morphologie der Bodenprofile und ihre Entwicklung im Laufe der Sukzession . . . 44
2. Physikalische Untersuchungen 49
3. Chemische Untersuchungen 52
a) Kalziumkarbonatgehalt 52
b) Humusgehalt 52
c) Bodenreaktion 55
d) Pufferung 58
Zusammenfassung der Sukzessionsverhältnisse 61
Gesellschaftslisten 67
Literaturverzeichnis 72

Einleitung

Die botanische Durchforschung der Alpen hat in den letzten Jahrzehnten eine starke Ausweitung erfahren. Seit den bahnbrechenden Arbeiten der zwanziger Jahre wurden in steigendem Maße pflanzengeographische, vor allem soziologisch-ökologische Probleme der Alpenvegetation behandelt. Hauptsächlich in der Schweiz und in Österreich ist eine Vielzahl solcher Untersuchungen unter den verschiedensten Gesichtspunkten durchgeführt worden.

Da aus den Bayerischen Alpen nur äußerst wenige vegetationskundliche Darstellungen vorliegen, erschien es wünschenswert, die Verhältnisse wenigstens eines Teiles dieser

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



Blick vom Schachen ins Oberreintal und das Oberreintalkar

Aufn. Dr. H. Zöttl

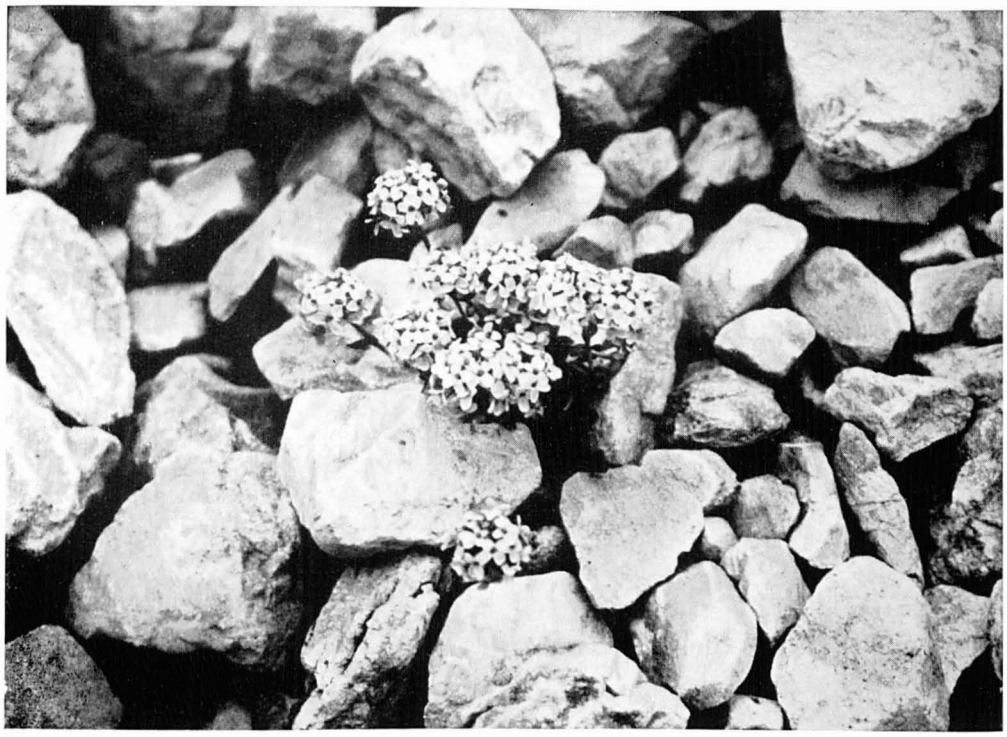
Aufn. Dr. H. Zöttl

Blick vom Zugspitzgatterl auf den unteren Teil des Platts. Im Bild rechts der Brunntalkopf, im Hintergrund (schneebedeckt) die Höllentalspitzen und Zugspitzkamm. Obere Grenze des Krummholzgürtels in 1950 m Höhe

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Cerastium latifolium im Wettersteinkalk bei der Meilerhütte in 2350 m Höhe

Aufn. Dr. H. Zöttl



Aufn. Dr. H. Zöttl

Thlaspi rotundifolium im beweglichen Wettersteinkalkschutt des Gamskar unterhalb der Dreitorspitze in 2150 m Höhe

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Alpenkette einmal eingehender unter Anwendung moderner Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie und Ökologie zu untersuchen. Angesichts der verhältnismäßig guten floristischen Erforschung der Bayerischen Alpen konnte in vorliegender Arbeit eine Beschreibung vorkommender Pflanzenvereine nur nach ihrer Artenzusammensetzung nicht das alleinige Ziel von Untersuchungen sein; vielmehr sollte durch möglichst umfassende Berücksichtigung der Standortsverhältnisse und der Umweltbedingungen ein Einblick in die Entwicklung der Vegetation in Hochgebirgslage vom Zeitpunkt der Besiedlung vegetationslosen Neulandes an gewonnen werden.

Die ausgedehnten Kare und Schutthalden des Mittelteiles der Bayerischen Alpen boten für solche Untersuchungen das geeignete Gelände. Da im Unterkunftshaus des Alpengartens am Schachen (1860 m) bei Garmisch-Partenkirchen mit dem dort eingerichteten Alpenlaboratorium ein günstiger Standplatz für ökologische Arbeiten zur Verfügung stand, wurde das Wettersteingebirge und der bayerische Anteil der nördlichen Karwendelkette bei Mittenwald als Untersuchungsgebiet gewählt. Dieser Alpenteil weist die größte Gipfelhöhe der Bayerischen Alpen auf und bietet so auch einigermaßen Gelegenheit zum Studium der eigentlichen alpinen Höhenlage. Die Höhenstufen unterhalb der Grenze geschlossen wachsenden Hochwaldes wurden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt, da hier infolge der Forstwirtschaft anthropogene Einflüsse die Vegetation zum Teil ihrer Ursprünglichkeit berauben und der natürliche Ablauf der Vegetationsentwicklung hier nicht mehr einwandfrei erkannt werden kann.

Die Abgrenzung der beschriebenen Pflanzengesellschaften erfolgt in der nach Braun-Blanquet (1928) üblichen Art und Weise; ebenso wird der Einheitlichkeit halber die von Braun-Blanquet (1928) vorgeschlagene Bezeichnung der Gesellschaften gewählt.

Des Verfassers Auffassung vom Charakter einer Pflanzengesellschaft schließt sich im übrigen jedoch den Ansichten von Gradmann (1900, 1942) und von E. Schmid (1941) an. Auf Grund der Arbeiten dieser Autoren sowie von Gams (1918, 1941) und von Meusel (1939, 1940, 1943) wird sowohl eine Einstufung der Arten einer Gesellschaft in Charakterarten, treue Arten u. dgl. vermieden, als auch eine Zusammenfassung der kleinen Vegetationseinheiten zu übergeordneten Begriffen (Verband, Ordnung) nicht durchgeführt. (Siehe auch Zöttl 1950!)

Die Feldarbeiten, die die Unterlagen zu vorliegenden Ausführungen lieferten, wurden in den Jahren 1948/49 unternommen. Vorliegende Untersuchungen bildeten einen Teil der Dissertation des Verfassers, die von den Botanischen Staatsanstalten München aus durchgeführt wurde. Herrn Prof. Dr. O. Renner und Herrn Prof. Dr. K. Suessenguth sei für die wertvolle Förderung der Arbeiten, Herrn Prof. Dr. F. Markgraf zudem für die Gewährung der Unterkunft im Häuschen des Alpengartens am Schachen und Herrn Prof. Dr. G. Krauss außerdem für die Erlaubnis zur Vornahme einiger Analysen im Bodenkundlichen Institut München auch an dieser Stelle bestens gedankt.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Das Untersuchungsgebiet

Das Wettersteingebirge stellt einen gut abgegrenzten Gebirgsstock im Mittelteil der Bayerischen Kalkalpen dar; es fällt durch seine große Gipfelhöhe (Zugspitze 2963 m) und den die umgebenden niedrigeren Berge beherrschenden Aufbau schon von weitem auf. Große Firngletscher (Schneeferner 200 ha) und gewaltige Kare verleihen ihm ausgesprochenen Hochgebirgscharakter.

Geologisch gesehen besteht der Hauptteil des Wettersteins aus Sedimentgestein der mittleren und oberen Trias. Die hier ausschließlich behandelten Schuttfelder subalpiner und alpiner Lage bestehen stets aus Wettersteinkalk (ladinische Stufe der Trias), einem sehr reinen Kalkfels (96—99 % $CaCO_3$) hellgrauer bis fast weißer Farbe, dem tonige und bituminöse Einlagerungen fehlen. Bezüglich petrographischer und tektonischer Einzelheiten muß der Kürze halber auf die Spezialliteratur verwiesen werden (Boden 1935, Reis 1910).

Das Klima des Untersuchungsgebietes ist durch seine Lage in den nördlichen Kalkalpen bestimmt. Aus den einschlägigen Tabellenwerken (Haeuser 1930, Reichsamt f. Wetterdienst 1939), auf die zum näheren Studium verwiesen sei, geht ein relativ ozeanischer Klimacharakter für die Hochlagen des Wettersteins hervor. Er ist hauptsächlich durch die hohen jährlichen Niederschläge (Plattachferner in 2577 m Höhe 2390 mm, Schachen in 1867 m Höhe 1600 mm) und die während der kalten Jahreszeit in den Hochregionen durch Temperaturinversion günstig gestalteten Temperaturen bedingt. Für die Vegetation sind diese großklimatischen Bedingungen (über ein Drittel der Jahresniederschläge fällt in der Hauptvegetationszeit Juni bis August; durchschnittliche rel. Luftfeuchtigkeit in den Hochlagen bei 80%) günstig; sie werden jedoch dadurch extremer gestaltet, daß in Höhen über 1800 m auch im Hochsommer Temperaturen unter dem Gefrierpunkt und Schneefälle auftreten.

Über die Entstehung der verschiedenen Ablagerungstypen und die allgemeinen Standortsbedingungen des Felsschuttes liegen schon eine Reihe ausführlicher Arbeiten vor (Piwowar 1903, Quarles 1909, Schröter 1926, Jenny-Lips 1930, Gams 1942), so daß hier von der eingehenden Schilderung dieser auch im Untersuchungsgebiet anzutreffenden Verhältnisse abgesehen werden kann. Über die Korngrößenverteilung in der Feinerde des Wettersteinkalkschuttes, ihre physikalisch-chemische Zusammenstezung, ihren Nährstoffgehalt u. a. orientiert Zöttl (1951 a). Überblickend lassen sich die Kalkschuttstandorte kurz wie folgt charakterisieren: Am stärksten hemmt die hohe Beweglichkeit des Gerölls (fortgesetzte mechanische Beschädigung aufkommender Pflanzen) die Besiedelung. Außerdem ist nur sehr wenig Feinerde, die allein als Nährsubstrat für höhere Pflanzen in Frage kommt, vorhanden. Sie fehlt der obersten Geröllschicht („obere Steinluftschicht") fast gänzlich und reichert sich erst in gewisser Tiefe in verstreuten Häufchen einigermaßen an („Feinerdeschicht"). An Nährstoffen ist diese Feinerde relativ reich, da sie nicht nur aus zerriebenem Gesteinsmaterial besteht, sondern auch Einschwemmungen von erdig-humosem Material aus höher gelegenen Orten erfolgen. Zudem lagert sich auf der winterlichen Schneedecke viel äolisches Material ab, das beim Abschmelzen als nährstoffreiche schwarze Schlammkruste zwischen den Ge-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

steinsbrocken zurückbleibt. Die Wasserversorgung im Kalkgeröll ist ausreichend, da infolge der Lage der Schuttfelder am Fuße von Felswänden hier viel Wasser zusammenströmt und Verdunstungsverluste der Feinerdeschicht durch die obere Steinluftschicht sehr weitgehend herabgemindert werden.

Die Pflanzengesellschaften

1. Die Gesellschaften des offenen Geröllbodens

a) Das *Thlaspeetum rotundifolii*

Die Arten des *Thlaspeetum rotundifolii* besiedeln in erster Linie die tätigen und noch sehr beweglichen Geröllhalden der alpinen Stufe. Der am meisten auf die Zusammensetzung der Gesellschaft auslesend wirkende Faktor ist die Beweglichkeit der Unterlage. So lassen auch alle das bewegte Geröll bewohnenden Arten ausgeprägte Anpassungen an diese Lebensbedingungen erkennen und nur wenige Arten sind für ein dauerndes Leben im beweglichen Geröll genügend spezialisiert.

Am besten scheint *Thlaspi rotundifolium* diesen ungünstigen Bedingungen gewachsen zu sein. Diese Pflanze findet sich auch noch auf den extremsten Standorten, wo sehr hohe Beweglichkeit des Gerölls und sehr geringer Feinerdegehalt kaum ein Fortkommen ermöglichen. Auf den Schutthalden des Wettersteingebirges ist es über Hunderte von Quadratmetern die einzig vorkommende Art. Im Tiefkar im Karwendel konnten im Juli 1948 auf 100 qm im sonst unbesiedelten Schutt 18 Exemplare von *Thlaspi* gezählt werden. Durchschnittlich befanden sich 2 Keimlinge auf 1 qm Untersuchungsfläche.

Thlaspi keimt in einer Tiefe von 10—20 cm an Stellen, die nur äußerst wenig Feinmaterial zu enthalten brauchen. Der Keimling streckt sich rasch in die Länge und sucht einerseits Verankerung mit seiner kleinen Hauptwurzel zu finden und zum anderen seine Kotyledonen auf dem schnellsten Wege dem Lichte entgegenzutragen. Im Juni 1948 konnte der Verfasser zwischen grobem Geröll Keimlinge sammeln, die höchstens 1½ Wochen alt sein konnten und bereits über 20 cm Länge erreicht hatten. Sie hatten lediglich eine 10 cm lange Hauptwurzel mit kleinen Saugwürzelchen ausgebildet; das Hypokotyl hatte sich schon auf über 10 cm Länge gestreckt, so daß die Keimblättchen bereits dem Lichte ausgesetzt waren. Eine lange Pfahlwurzel verankert später die Pflanze im Schutt. Schröter (1926) stellt sie als „Schopfwanderer" zu seiner Gruppe der Schuttwanderer. Die Zerreißfestigkeit der Äste und Wurzeln ist sehr hoch. Eine große Stau- und Festigungswirkung im Geröll kommt *Thlaspi* nicht zu; als äußerst widerstandsfähiger Erstbesiedler spielt diese Pflanze jedoch eine sehr wichtige Rolle. Sie ist in jeder Aufnahme vorhanden und durchaus schutt- und damit gesellschaftsstet. Sobald eine Festigung des Gerölls und Humusanreicherung durch Pionierpflanzen der Rasengesellschaften eintritt, geht *Thlaspi* zugrunde und verschwindet.

Der Alpenmohn ist in unserem Gebiet durch *Papaver pyrenaicum* (L.) A. Kerner *ssp. Sendtneri* (Kerner) Fedde vertreten. Er ist mit seinen weißen, leuchtenden Blüten ein auffallender Schmuck der sonst so öden Geröllflächen. Mit seiner Pfahl-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

wurzel vermag er sich sehr tief zu verankern, so daß er einige Stauwirkung im Geröll hervorruft. Er hält sich in seinem Vorkommen im Wetterstein an mehr oder minder bewegte Stellen im Geröll, die alle durch einen hohen Gehalt an rein mechanisch zerriebenem Gesteinsmehl ausgezeichnet sind. Deutlich kommt dies auch im pH-Wert zum Ausdruck, der an diesen Stellen die am weitesten im alkalischen Bereich liegenden Werte zeigt; in allen Fällen konnten Werte von pH 7,5 bis 7,9 gemessen werden. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß *Papaver pyrenaicum* selten mit den Flüssen herab in die tieferen Lagen steigt. Zum Beispiel gibt es in Bayern keinen einzigen Standort von *Papaver pyr.* in den Tallagen, wohingegen die anderen Schuttpflanzen zum Teil sehr häufig mit den Flüssen herabgeschwemmt werden und sich im Flußkies auch längere Zeit halten können. *Papaver pyrenaicum* ist also viel mehr als andere alpine Arten auf die alpine und nivale Stufe beschränkt und geht nur selten unter 1900 m Meereshöhe herunter.

Auch *Cerastium latifolium* kommt zwar in den mittleren Bayerischen Alpen nicht allzu häufig vor, ist aber vor allem in der alpinen Stufe eine sehr charakteristische Schuttpflanze. Es ist ein Schuttstauer und bevorzugt etwas feineres Geröll. Hier bildet es mit seinen dicht gedrängten Trieben kleine Inseln, während es im Grobschutt aufgelockerter wächst.

Hutchinsia alpina ist eine äußerst stete Art im *Thlaspeetum.* Sie kommt fast in jeder Schutthalde vor; ihr Optimum erreicht sie zweifellos im *Thlaspeetum* der alpinen Stufe, wenngleich sie auch, allerdings in verminderter Häufigkeit, im *Dryopteridetum* und im *Petasitetum* in subalpiner Lage anzutreffen ist.

Arabis alpina und *Moehringia ciliata* sind ebenfalls in die Liste der hochkonstanten Arten einzureihen. Sie zeigen keine strenge Spezialisierung in Bezug auf die Größe des Gerölls und sind in gröberem oder Feinschutt gleichermaßen vertreten.

Die kleinen Polster von *Saxifraga aphylla* sind im Untersuchungsgebiet in fast jeder Schutthalde der alpinen Lage vorhanden und je nach der Beweglichkeit des Standortes mehr oder weniger locker ausgebildet.

Achillea atrata bevorzugt feuchtere Örtlichkeiten und verlangt lange winterliche Schneebedeckung. Sie zeigt fast immer einen lockeren, rasigen Wuchs und nimmt mit ihren langen Ästen am kriechenden Wurzelstock eine große Fläche ein. Im Untersuchungsgebiet kommt *Achillea atrata* ausschließlich in der *ssp. Halleri* Crantz vor.

Durch ihre entzückenden Blüten fällt *Linaria alpina* auf. Sie ist eine ausgeprägte Schopfpflanze und wurzelt sehr tief im feineren Geröll.

Weitere charakteristische Arten sind *Athamanta cretensis* und *Doronicum grandiflorum.* Sie erreichen ihr Optimum jedoch hauptsächlich in der subalpinen Stufe. Ebenso verhält es sich mit *Rumex scutatus, Viola biflora* und *Silene alpina.* In den höheren alpinen Lagen fehlen diese Arten im *Thlaspeetum* vollständig und haben den Schwerpunkt ihrer Verbreitung im subalpinen *Petasitetum paradoxi.*

Das *Thlaspeetum rotundifolii* ist eine sowohl durch die regelmäßige Gleichheit in der artlichen Zusammensetzung als auch durch die durch die ökologischen Verhältnisse sehr gut charakterisierte Assoziation. Infolge der extremen Standortsbedingungen

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

des beweglichen Kalkschutts können sich zufällige Arten nur kurze Zeit halten. *Myosotis alpestris* und *Heliosperma quadridentatum* allein wären in der Liste als solche zu bewerten. Arten wie *Festuca pumila, Sesleria coerulea, Salix retusa, Dryas octopetala, Homogyne alpina* und *Polygonum viviparum* stellen bereits die ersten Pioniere der Folgegesellschaft, des *Carex firma*-Rasens dar.

Moose und Flechten treten im bewegten Geröll fast vollständig zurück. Nur sehr wenige Laubmoosarten können sich auf größeren Felstrümmern ansiedeln, wo sie der Gefahr der mechanischen Verletzung nicht so sehr ausgesetzt sind. Sie leben hier jedoch ebenso wie die Krustenflechten auf den Gesteinsbrocken unter Bedingungen, die sich von denen auf anstehenden Felsen fast nicht unterscheiden. Für den bewegten Schutt typische Moose oder Flechten fehlen also völlig.

Der Vegetationsschluß dieser einschichtig ausgebildeten Gesellschaft ist meist nur sehr locker. So sind in der Regel nur 10—15% der Aufnahmefläche mit Pflanzenwuchs überzogen. Oft jedoch macht die Pflanzenbesiedlung nur unter 5% der Aufnahmefläche aus. Als höchste Gesamtdeckung wurden einmal 25 und einmal 40% festgestellt; so hohe Zahlen stellen aber Ausnahmen dar. Sie sind nur bei wenig bewegtem und sehr nährstoffreichem Schutt möglich. Infolge dieser großen Abstände der verschiedenen Pflanzen ist zur vollständigen Erfassung der vorkommenden Arten eine große Aufnahmefläche nötig. In den meisten Fällen kommt man erst mit 50—100 qm aus. Nur manchmal genügen an günstigen Stellen 10 qm. Daß trotz der großen oberflächlichen Entfernung der Individuen voneinander oft eine gegenseitige Durchdringung im Wurzelgeflecht stattfindet, ist schon öfter festgestellt worden. Eigene Beobachtungen bestätigen dieses Bild durchaus.

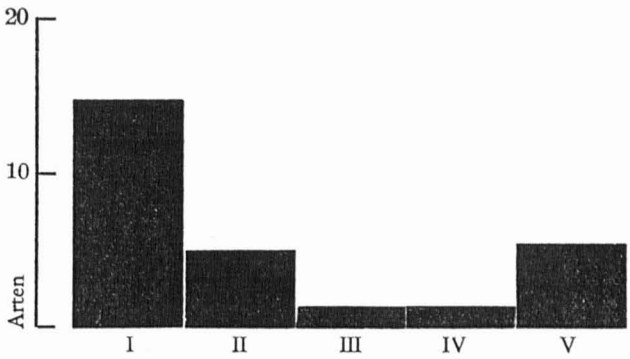


Abb. 1. Konstanzdiagramm des Thlaspeetum rotundifolii

Die Artenzahl des *Thlaspeetum* ist nur gering; insgesamt finden sich 33 Arten (davon 5 Kryptogamen); die durchschnittliche Artenkombination beträgt sogar nur 9. Im Konstanzdiagramm (Abb. 1) kommt das für eine wohlausgeprägte Gesellschaft typische Bild gut zum Ausdruck. Wie immer ist die Zahl der am wenigsten konstanten Arten am höchsten, in der 3. und 4. Konstanzklasse kommen nur wenige Arten vor, während die höchste Konstanzklasse wieder ein deutliches Ansteigen zeigt. Auch die

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Konstanz/Artenzahlkurve (Abb. 2) beweist durch ihren Verlauf schön die innere Homogenität der Gesellschaft [1]).

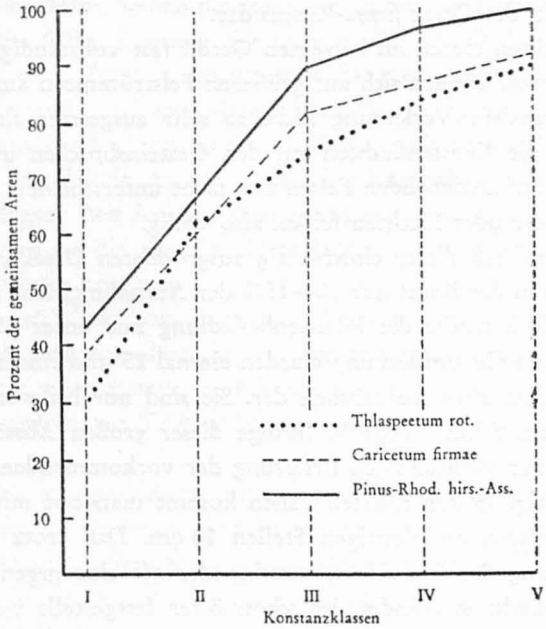


Abb. 2. Konstanz/Artenzahlkurve des Thlaspeetum rotundifolii, Caricetum firmae, Pinus montana prostrata - Rhododendron hirsutum - Ass.

Eine Aspektfolge ist nicht sehr ausgeprägt. Wenige Wochen nach der Schneeschmelze stehen die ersten Arten in voller Blüte. Vor allem die violetten Trauben von *Thlaspi rotundifolium* leuchten weithin aus dem weißgrauen Schutt heraus, dazwischen ragen die zierlichen Blütenstände der anderen ebenfalls frühblühenden *Cruciferen* empor. Später zeigen sich die Blüten des Hornkrauts und im Juli und August entfaltet der Alpenmohn seine bis dahin nickenden Köpfchen. Im Spätsommer ist die Blüte gewöhnlich zu Ende; nur noch kahle Fruchtstände und Blätter harren dem ersten Schneefall des Winters entgegen.

In der Dauer der Schneebedeckung erreicht das *Thlaspeetum* hohe Werte. Die Ausaperung geht meist erst Anfang bis Mitte Juni vor sich, während im Oktober schon das Einschneien beginnen kann. So beträgt die durchschnittliche Dauer der Schneebedeckung 7—8 Monate.

Die optimalen Bedingungen für das *Thlaspeetum* sind in den Höhen zwischen 1950 m und 2300 m vorhanden. In über 2300 m Höhe finden sich meist nur noch verarmte Fragmente der Gesellschaft. So kommen in einer Aufnahme vom Zugspitzplatt

[1]) Bezüglich der Methodik der Ermittlung der Konstanz/Artenzahlkurve siehe Lüdi (1948).

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

in der Schutthalde unterhalb des kleinen Schneefernerkopfes in 2400 m Höhe nur noch 4 Arten vor:

Thlaspi rotundifolium	1	1
Cerastium latifolium	1	2
Arabis alpina	+	1
Hutchinsia alpina	+	1

Die Schneebedeckung dauert hier oft mehr als 9 Monate im Jahr. In der Grenzzone zwischen alpiner und subalpiner Stufe machen sich mancherlei gegenseitige Durchdringungen der Schuttgesellschaften bemerkbar. Im bewegten Geröll bestimmen hier neben den ausgesprochenen Arten des *Thlaspeetum* manche Arten des *Petasitetum* das Bild. Trotzdem kann man auch in diesen Lagen zwischen 1800 und 2000 m die Gesellschaften des bewegten und nur mäßig feuchten Schutts durchaus als *Thlaspeetum* bezeichnen. In noch tieferen Lagen mischen sich schon zu viele montane und zufällige Arten ein. Jedoch kann man bisweilen noch in Lagen, die schon unterhalb der Waldgrenze liegen, auf Schmelzwasserschottern Pflanzenkombinationen beobachten, die in ihrer Zusammensetzung sehr an die alpine Täschelkraut-Schuttflur erinnern. Als Beispiel sei folgende Aufnahme einer Stelle auf dem Karboden bei der Oberreintalhütte (1525 m) angeführt.

Thlaspi rotundifolium	+	1	*Poa minor*	2	1
Papaver Sendtneri	+	1	*Campanula cochleariifolia*	2	2
Linaria alpina	1	1	*Heliosperma quadridentatum*	1	2
Hutchinsia alpina	1	1	*Veronica aphylla*	1	1
Rumex scutatus	2	1	*Veronica alpina*	1	1
Silene alpina	2	1	*Galium anisophyllum*	1	1
Viola biflora	1	1	*Alchemilla Hoppeana*	+	1

Das Bild wird im wesentlichen durch subalpine Arten, wie *Rumex scutatus* oder *Campanula cochleariifolia* bestimmt, aber auch *Thlaspi rot.* oder sogar *Papaver Sendtneri* kommen mit ungeschwächter Vitalität vor und können sich durchaus im Verein mit diesen anderen Arten behaupten.

Geographische Verbreitung[1])

Ein Großteil der Arten des *Thlaspeetum* besitzt eine Verbreitung, die sich im großen gesehen über die ganzen Alpen hinzieht. So kommen *Arabis alpina, Hutchinsia alpina, Moehringia ciliata, Linaria alpina* oder *Poa minor* in den Alpen überall dort vor, wo sie die passenden ökologischen Bedingungen, also bewegliches Kalkgeröll in alpiner Höhenlage vorfinden. Die Gesellschaft fehlt nur Gebieten, in denen durch ausschließliches Vorkommen von Silikatgestein diesen durchweg kalzikolen Arten keine Lebensbedingungen gegeben sind. Zu diesem Gerüst der überall wiederkehrenden

[1]) Aus Platzmangel können diese Abschnitte nur gekürzt gebracht werden und muß auf eine Wiedergabe von Arealkarten verzichtet werden; z. T. sind die Arealkarten der besprochenen Arten enthalten in Merxmüller (1950).

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Arten gesellt sich nun je nach dem Reichtum des betreffenden Gebiets an Endemiten oder Arten mit enger begrenztem Areal eine zweite Gruppe von Arten, die der Gesellschaft einen bestimmten geographischen Charakter verleiht.

Natürlich ist das arealbedingte Fehlen von Arten nicht der einzige Grund für das Fluktuieren in der artlichen Zusammensetzung. Vielmehr macht sich die Tatsache bemerkbar, daß viele Arten nicht überall an die gleiche Gesellschaft gebunden sind. Dadurch kann ebenfalls ein Wechsel im Gesellschaftsbild hervorgerufen werden. Bei dem an extreme Verhältnisse angepaßten *Thlaspeetum* kommt dies nur infolge der hohen Spezialisierung seiner Arten weniger zum Ausdruck.

Zum Gerüst der oben erwähnten Arten gehört auch *Thlaspi rotundifolium* selbst. Allerdings gilt dies nur für die Gesamtart, denn die *ssp.* oder *var.* ist nicht überall in den Alpen dieselbe. In unserem Untersuchungsgebiet kommt die typische *var. oligospermum* Gaudin mit lila Blütenfarbe vor.

Besondere Berücksichtigung finden die Alpenmohnarten bei der Beschreibung. Das nur im mittleren und östlichen Teil der nördlichen Kalkalpen vorkommende *Papaver pyrenaicum ssp. Sendtneri* verleiht der Gesellschaft in unserem Gebiet eine besondere Note (westlichster Fundort am Pilatus; siehe Jenny-Lips 1926). In den übrigen Alpenteilen taucht je nach dem Areal eine andere der 5 *Papaver*-Unterarten, die in ihren ökologischen Ansprüchen gleichgestellt sind, im *Thlaspeetum* auf. Bei Braun-Blanquet (1926) findet sich sowohl im Engadin als auch in den Dolomiten *Papaver rhaeticum* (Ler.) Fedde, in den östlichen Ausläufern der nördlichen Kalkalpen *Papaver Burseri* (Cr.) Fedde und in den südöstlichen Kalkalpen (Aichinger 1933) das feinblättrige *Papaver Kerneri* (Hayek) Fedde. Überhaupt weicht das *Thlaspeetum* der Südostalpen gerade in seinen wichtigen Arten ziemlich von unserer Zusammensetzung ab *(Cerastium carinthiacum, Alyssum cuneifolium ssp. ovirense* u. a.).

Im ganzen gesehen nimmt das *Thlaspeetum* in unserem Untersuchungsgebiet eine Mittelstellung zwischen west- und ostalpiner Ausprägung ein, ist aber jedenfalls streng nordalpin charakterisiert *(Papaver Sendtneri!)*.

Die von Braun-Blanquet (1926) und Jenny-Lips (1930) aus den Zentralalpen und den Glarner Alpen beschriebene *Leontodon montanus*-Assoziation ist in unserem Gebiet nicht ausgebildet. Die *Trisetum distichophyllum*-Gesellschaft von Gams (1936, Großglocknergebiet) ist stark von Arten der östlichen Zentralalpen bestimmt, hat mit unserer Gesellschaft daher nur wenig zu tun.

b) Das *Petasitetum paradoxi*

Diese Gesellschaft vertritt die vorher geschilderte auf den Schuttfeldern der subalpinen Höhenlage. Der für diese Siedlungen gemeinsam bezeichnende Faktor ist der fast immer hohe Feuchtigkeitsgehalt des Substrats. Im Durchschnitt ist auch der Feinerdegehalt solcher Standorte größer als in den Karen der alpinen Lage. Bevorzugt werden wasserdurchfeuchtete Schuttkegel und Ränder von Schmelzwasserrinnen. Der starken Durchbewegung des Materials sind die charakteristischen Arten gut angepaßt.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Eine der widerstandsfähigsten Pflanzen ist *Petasites paradoxus* (= *P. niveus)* selbst. Die äußerst zugfesten Wurzeln dieses Rhizomgeophyten durchziehen weitverzweigt bis in große Tiefen das Geröll. Sogar an den 60—70 Grad steilen Ufern der Schmelzwasserbäche kann sich die schneeweiße Pestwurz halten und ausbreiten; sie festigt den lockeren Untergrund ganz beträchtlich.

Neben diesen kräftigen, mit mächtigem Blattwerk ausgestatteten Stöcken fallen nur *Adenostyles glabra* und *Rumex scutatus* schon von weitem ins Auge. *Adenostyles glabra* (= *A. alpina)* verankert sich mit ihrem Wurzelstock sehr gut im Schutt und ist auch auf beweglichen Halden ungeschwächt vertreten.

Rumex scutatus ist in seinen ökologischen Ansprüchen nicht eng begrenzt. Er bevorzugt jedoch basisch-neutrales Substrat und ist auf etwas sonnigen Stellen im *Petasitetum* immer vorhanden. Er zählt auch im *Thlaspeetum* zu den nicht seltenen Arten und ist ebenso außerhalb der Alpen im Gesteinsschutt anzutreffen.

Silene alpina, die alpenbewohnende Subspezies von *S. vulgaris*, ist in ihren Ansprüchen und ihrer Widerstandsfähigkeit *Rumex scutatus* ähnlich. Sie ist im *Petasitetum* sowohl wie im *Thlaspeetum* sehr besiedlungstüchtig.

Valeriana montana entwickelt sich nur an feuchten, schattigen Standorten gut. Am Rand von Bächen wie auch auf beweglichen Halden ist dieser Hemikryptophyt als Pionier von Bedeutung.

Auch *Viola biflora* ist im *Petasitetum* stets vorhanden. Dieses gelbe Veilchen bevorzugt den Feinschutt und kann sich im Grobgeröll bedeutend schwerer durchsetzen.

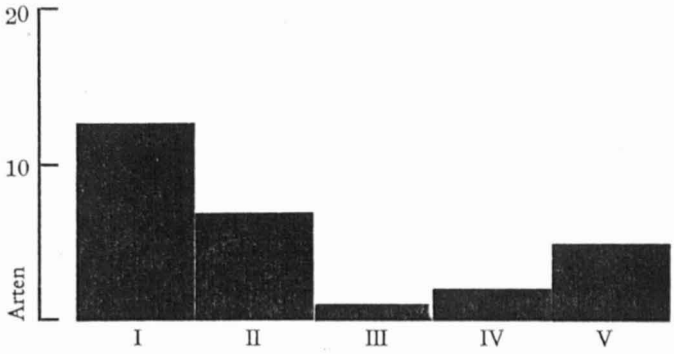


Abb. 3. Konstanzdiagramm des Petasitetum paradoxi

Die Gesellschaft ist immer ziemlich gleichmäßig ausgebildet. Die floristische Übereinstimmung der einzelnen Gesellschaftsausschnitte ist durch eine große Zahl steter Arten gesichert: 7 Arten kommen in mindestens 80% der Aufnahmen vor. Dies ist eine relativ hohe Zahl, wenn man berücksichtigt, daß im Durchschnitt nur 13 Arten die Gesellschaft bilden. Insgesamt sind 29 Arten aufgeführt. Die innere Homogenität des *Petasitetum* wird durch den Verlauf der Konstanz/Artenzahlkurve deutlich (Abb. 6).

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Charakteristisch ist für diese Schuttgesellschaft ebenso wie für das *Thlaspeetum* das fast völlige Fehlen der Kryptogamen. Erdflechten oder Moose sind im bewegten Schutt nicht als Pioniere anzutreffen.

In der artlichen Zusammensetzung des *Petasitetum* kommt die Eigentümlichkeit der Geröllfelder, die Höhenstufen zu verwischen bzw. zwischen ihnen zu vermitteln, gut zum Ausdruck. Auf den Schuttstandorten überwiegen die schon geschilderten Faktoren in ihrer auslesenden Wirkung so stark, daß das die Höhenstufen im wesentlichen bedingende klimatische Moment nicht mehr zu voller Geltung kommt. Wenn auch die Waldgrenze z. B. keine linienhafte ist, sondern einen Gürtel darstellt, ist dieser doch enger begrenzt als eine zwischen alpinen und subalpinen Schuttgesellschaften zu ziehende Trennungszone. Wie aus den Listen ersichtlich ist, wechselt hier die Artenzusammensetzung nur allmählich; ja weit außerhalb des Verbreitungsgebiets der Gesellschaft findet man oft auf Flußschottern noch Artenvereinigungen, die sehr denen in alpiner oder subalpiner Lage gleichen. So konnten im Frühjahr 1949 beispielsweise auf den Isarschottern südlich Wolfratshausen *Petasites paradoxus, Linaria alpina, Athamanta cretensis, Gypsophila repens* sowie große Bestände von *Hutchinsia alpina* zusammen mit *Thymus Serpyllum* auf wenigen Quadratmetern beisammen wachsend beobachtet werden.

Die äußere Organisation der Gesellschaft ist der des *Thlaspeetum* sehr ähnlich. Sie ist wie diese nur einschichtig ausgebildet, der Vegetationsschluß etwas dichter als dort. Er kann an besonders günstigen Stellen bis zu 70% erreichen (Durchschnitt 20%). Je nach der Bewuchsdichte kann die Größe der nötigen Aufnahmefläche sehr schwanken. 15 qm können bei gut ausgebildeten Stadien genügen, anderswo sind 100 qm nötig. 2 oder 3 als Soziabilitätsgrad herrschen vor, während Dominanz + Abundanz meist noch gering sind. Ein besonderes Dominieren von Arten ist in der Regel nicht der Fall, nur stechen natürlich die großen Stöcke der Stauden mehr ins Auge.

Im ganzen gesehen variiert die Zusammensetzung der Gesellschaft im Untersuchungsgebiet nur wenig. Nur eine abweichende Ausbildung konnte beobachtet werden. Sie ist gekennzeichnet durch das Auftreten von *Cirsium spinosissimum* und das reiche Vorkommen von *Doronicum grandiflorum*. Auch *Myosotis alpestris* und *Alchemilla Hoppeana* kommen gerne in diesen Siedlungen vor. Außerdem ist ihre Bewuchsdichte und ihr Artenbestand größer. Es sind immer Stellen, die unter starker Beweidung durch Schafe stehen und so intensiver gedüngt werden.

Wie aus Angaben bei Jenny-Lips (1930) hervorgeht, ist diese auf starke Beweidung zurückzuführende Variante auch anderenorts in den Alpen anzutreffen.

Geographische Verbreitung

Das *Petasitetum* ist in den Alpen weit verbreitet. Fast alle wichtigen Arten nehmen im wesentlichen ein gesamtalpines Areal ein und sind bemerkenswert gesellschaftstreu. Gute Übereinstimmung zeigt unser *Petasitetum* mit dem der Glarner Alpen bei Jenny-Lips (1930). Auch die Listen von Lüdi (1928 a) aus dem Lauterbrunnental weichen nur wenig von unserer Artenzusammensetzung ab. Im südöstlichen Alpen-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

teil ist die Gesellschaft durch einige Arten gekennzeichnet, die wegen ihrer geringen Verbreitung die anderen Alpenteile nicht mehr erreichen (A i c h i n g e r 1933: *Festuca laxa, Scrophularia Hoppei* u. a.). Das *Petasitetum* fehlt nur den zentralalpinen Ketten mit sauer verwitterndem Gestein, wo seine neutrales bis basisches Substrat liebenden Arten keine Lebensmöglichkeit haben.

c) Das *Dryopteridetum Robertianae*

Die Standorte dieser Gesellschaft liegen wie die der vorhergehenden überwiegend in der subalpinen Stufe. Sie haben mit dieser die Bedingung großer Feuchtigkeit gemeinsam. Das wesentliche Kennzeichen der Standorte des *Dryopteridetum Robertianae* ist aber die Grobblockigkeit des Gerölls.

Die wichtigste Art ist *Dryopteris Robertiana.* Sie dominiert meist und ist stets vorhanden. Mit ihrem verzweigten Rhizom durchwandert sie weithin das Geröll und kann sich so einen genügend großen Wurzelbereich schaffen. Außer diesem Farn sind es noch drei weitere Gefäßkryptogamen, die der Gesellschaft eine besondere Note verleihen. Vor allem ist *Cystopteris fragilis* (in den Aufnahmen immer in der *ssp. regia*) zu nennen. *Asplenium viride* und *Polystichum Lonchitis* kommen auch anderweitig vor, passen aber gut herein. Sonst ist die Gesellschaft gegenüber dem *Petasitetum* im wesentlichen nicht durch neue Arten ausgezeichnet, es fehlen nur einige jener Arten hier (z. B. *Doronicum grandiflorum, Petasites paradoxus, Linaria alpina*) oder kommen seltener vor *(Silene alpina).* Die meist vertretene Artenkombination wird dann vervollständigt durch eine Gruppe von Arten *(Rumex scutatus, Viola biflora, Moehringia ciliata* u. a.), die von der alpinen Stufe bis stellenweise herab ins Tal im Schutt verbreitet sind.

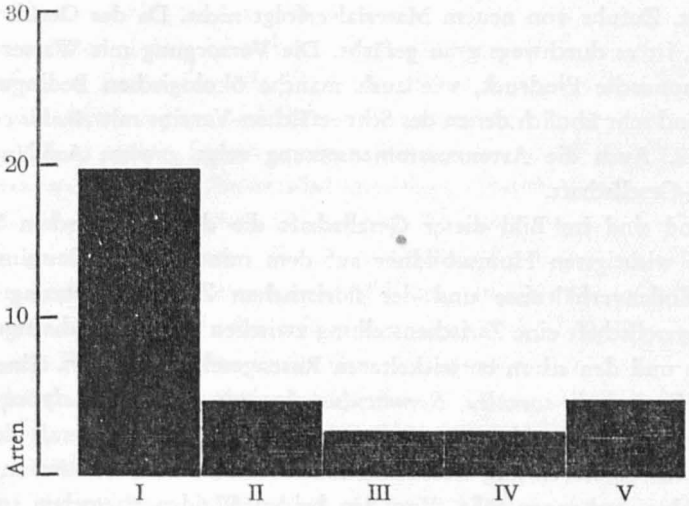


Abb. 4. Konstanzdiagramm des Dryopteridetum Robertianae

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Die von dieser Gesellschaft besiedelten Flächen erscheinen gegenüber denen der bisher beschriebenen Schuttgesellschaften am meisten mit Pflanzenwuchs bedeckt. 35 qm genügen zur Erfassung der Arten im Durchschnitt. Der Gesamtdeckungsgrad der Arten beträgt durchschnittlich 40%, im Höchstfalle sogar 70%. Deckungsgrad und Soziabilität der einzelnen Arten liegen meist bei 2 und kennzeichnen dadurch einen höheren Vegetationsschluß. Die durchschnittliche Artenzahl liegt mit 15 Arten immer noch ziemlich niedrig; bemerkenswert ist wieder das fast völlige Fehlen von Moosen oder Flechten. Die gleichmäßige Ausbildung der Gesellschaft kommt durch 6 in mindestens 80% der Aufnahme vertretene Arten sowie durch den Verlauf der Konstanz/Artenzahlkurve (Abb. 6) zur Geltung. Auch bietet das Konstanzdiagramm (Abb. 4) durchaus das von einer normal ausgebildeten Gesellschaft gewohnt zweigipflige Bild.

Da auch im *Dryopteridetum* des Untersuchungsgebiets fast durchweg gesamtalpin verbreitete Arten vorherrschen, ist eine weite Ausdehnung dieser Gesellschaft im Alpenraum gegeben. Lüdi (1928 a) schildert die Gesellschaft aus dem Lauterbrunnental; die von Jenny-Lips (1930) aus den Glarner Alpen stimmt praktisch völlig mit unserer Zusammensetzung überein; nur in den Karawanken (Aichinger 1933) und Sanntaler Alpen (V. Hayek 1907) mischen sich einige Arten ein, die auf den Südostteil der Alpen beschränkt sind. In den Zentralalpen bestehen die durch die Gesteinsunterlage bedingten Lücken in der Verbreitung.

d) Das *Salicetum retusae-reticulatae*

Im Wettersteingebirge nimmt der bewegliche Schutt die weitaus größten Gebiete ein. Es finden sich nur wenige zur Ruhe gekommene Geröllstadien, die noch Pioniergesellschaften tragen. Sie beherbergen eine Gesellschaft, die am besten im Anschluß an Braun-Blanquet (1926) durch die Spalierweiden *Salix retusa* und *Salix reticulata* charakterisiert wird. Das Geröll ist in diesen Standorten völlig unbeweglich, die einzelnen Brocken sind fest gegeneinander gefügt, so daß das Eindringen von Wurzeln nicht leicht ist. Zufuhr von neuem Material erfolgt nicht. Da das Geröll schon lange abgelagert ist, ist es durchwegs grau gefärbt. Die Versorgung mit Wasser ist günstig. Der physiognomische Eindruck, wie auch manche ökologischen Bedingungen dieser Gesellschaft sind sehr ähnlich denen des Schneetälchen-Vereins mit *Arabis coerulea* oder *Salix herbacea*. Auch die Artenzusammensetzung zeigt gewisse Anklänge an diese Schneetälchen-Gesellschaft.

Bestimmend sind im Bild dieser Gesellschaft die chamaephytischen Weiden. Sie sind auch die wichtigsten Humusbildner auf dem mineralischen Gesteinsschutt. Auf Grund der Bodenverhältnisse und der floristischen Zusammensetzung nimmt die Spalierweidengesellschaft eine Zwischenstellung zwischen den Gesellschaften des beweglichen Schutts und den schon entwickelteren Rasengesellschaften ein. Eine Reihe von Arten, wie z. B. *Sesleria coerulea, Ranunculus alpestris, Soldanella alpina, Homogyne alpina, Selaginella selaginoides* oder *Bellidiastrum Michelii* weisen auf die engen Beziehungen zu den letzteren hin, während *Rumex scutatus* noch den Anfang der Vegetationsentwicklung erkennen läßt. Von den beiden Weiden abgesehen ist keine Art vorhanden, die bevorzugt hier wachsen würde.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Geographische Verbreitung

Die Verbreitung der Gesellschaft dürfte sich über das ganze Alpengebiet erstrecken, soweit die ökologischen Bedingungen günstig sind; eine durch die Areale von Einzelarten verursachte starke Änderung der Zusammensetzung ist nicht vorhanden. Erwähnung findet die Gesellschaft bei Braun-Blanquet (1926 — Engadin), Jenny-Lips (1930 — Glarner Alpen), Lüdi (1928 a — Lauterbrunnental), Aichinger (1933 — Karawanken), Vierhapper (1936 — Lungau).

Das Arealtypenspektrum der Schuttgesellschaften

Um die Stellung der geschilderten Gesellschaften in einer über das Alpengebiet hinausgehenden Überschau etwas zu beleuchten, sei noch kurz der Versuch gemacht, die beteiligten Komponenten nach ihren Arealtypen spektrenmäßig zusammenzustellen. Es erscheint dies um so mehr geboten, als man sich bisher nur sehr andeutungsweise (Hinweise von Meusel oder Gams) damit beschäftigt hat, Arealtypenspektren alpiner Pflanzenvereine zu untersuchen. Da die geschilderten Schuttgesellschaften durch eine Anzahl übergreifender Arten miteinander verbunden werden, sollen sie in dieser Übersicht gemeinsam behandelt werden. Die Verbreitungsbezeichnungen sind der Einheitlichkeit halber nach Meusel (1943) gewählt.

Sehr kennzeichnend ist für die alpine und subalpine Geröllflur ein beachtlicher Anteil von Arten, die entweder außer in den Alpen auch noch in der Arktis vorkommen oder zumindest Arten von auch dort verbreiteten Gattungen sind. Diese Arten eines amphiarktisch-alpinen Arealtyps stellen somit die Verbindung zu den nördlichsten Gebieten dar und weisen durch ihr Vorkommen in den Alpen auf große Ähnlichkeit der hiesigen Standorte mit den dortigen hin. Es sind vor allem *Cerastium latifolium, Papaver Sendtneri, Viola biflora* und *Poa alpina* sowie auch *Salix retusa* und *S. reticulata. Arabis alpina* und *Saxifraga stellaris* verstärken als atlantisch-arktisch-alpine Arten diesen Charakter. Den größten Anteil jedoch stellen bei den Schuttgesellschaften Arten dar, die Hochgebirgsformen von süd-mittel-europäischen Sippen sind. *Hutchinsia alpina, Achillea atrata, Crepis terglouensis, Poa minor, Moehringia ciliata, Silena alpina, Sedum atratum, Heliosperma quadridentatum, Athamanta cretensis, Adenostyles glabra, Ranunculus montanus, Cirsium spinosissimum* und *Saxifraga rotundifolia* gehören hierher. Sie, die zum Teil rein alpigene Arten sind, zeigen so durch ihr gehäuftes Auftreten die selbständige Stellung dieser Gesellschaften an, die ja letzten Endes auch zu erwarten ist. *Thlaspi rotundifolium, Linaria alpina* und *Doronicum grandiflorum* sind ebenfalls Arten der Hochgebirgsregionen, sind aber Angehörige von Formenkreisen, die in ihrer Verbreitung Beziehungen über Europa hinaus zu den himalajischen und ostasiatischen Gebirgen zeigen. *Rumex scutatus, Biscutella laevigata* und auch *Petasites paradoxus* sowie *Valeriana montana* gehören ebenfalls zum süd-mittel-europäischen Anteil, haben aber vorwiegend subalpine bis sogar dealpine Verbreitung und beweisen durch ihr Areal die Beziehungen der Schuttflur alpiner und subalpiner Lage zu denen im präalpinen Flachland. Die Farne des

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Dryopteridetum Robertianae tragen durch ihre boreomeridionale Verbreitung dazu bei, die selbständige Stellung dieser Gesellschaft zu stützen.

Zusammenfassend läßt sich somit bezüglich der Schuttgesellschaften sagen, daß sie in ihrer Artenzusammensetzung vorwiegend durch gebietseigene Arten charakterisiert sind. Hinzu kommen aber noch vorwiegend zwei Einflußrichtungen: Die eine weist in schwacher Ausprägung auf die Flora der himalajisch-ostasiatischen Gebirge hin, während die andere, in starker Betonung, eine Verbindung mit der Arktis herstellt.

2. Die Rasengesellschaften

a) Das *Caricetum firmae*

Wo die extremen Verhältnisse des beweglichen Gerölls etwas gemildert sind, da ist auch für weniger angepaßte Pflanzen die Möglichkeit gegeben, allmählich Fuß zu fassen. Hauptsächlich die Pionierarten von Rasengesellschaften schaffen vermöge ihrer stark aufbauenden Wirkung Verhältnisse, die es mit der Zeit auch anspruchsvolleren Pflanzen ermöglichen, einzudringen. In den untersuchten Höhenstufen des Wettersteingebirges sind es nur zwei Rasengesellschaften, die sich im Rahmen der Vegetationsentwicklung zum Endstadium (Klimax) hin an der Besiedlung der Kalkgeröllhalden beteiligen, nämlich das *Caricetum firmae* und das *Seslerieto-Semperviretum.*

Das *Caricetum firmae* (= *Firmetum, Carex firma*-Gesellschaft, Steifseggenrasen) ist in den nördlichen Kalkalpen nicht nur in der alpinen Stufe gut ausgebildet, sondern infolge der großen „Ozeanität" des Klimas auch durchweg in die obere subalpine Stufe hinabgedrückt. Indessen läßt sich keine scharfe Trennungslinie innerhalb des *Carex firma*-Rasens ziehen; es kann vielmehr ohne weiteres im ganzen behandelt werden. Die Arten des Steifseggenrasens können sowohl auf das *Thlaspeetum* wie auch auf die subalpinen Ausbildungen der Schuttgesellschaften genetisch folgen.

In vielen Fällen leitet *Dryas octopetala* die Besiedlung ein. Über einige Quadratmeter hinweg überdecken im Untersuchungsgebiet die Stämmchen und Zweige dieses Spalierstrauches den Schutt. Sie festigen so das bewegliche Substrat ganz bedeutend und häufen zugleich durch ihre abgestorbenen Teile Humus an. Außerdem hängt sich in ihr Netzwerk viel anderes Feinmaterial, das sonst weggewaschen würde.

Zu der Silberwurz gesellt sich dann eine Gruppe von horstbildenden Cyperaceen und Gräsern. *Festuca pumila* ist häufig als selbständiger Pionier im Schutt anzutreffen; sie nistet sich aber auch gerne im *Dryas*teppich ein, breitet sich dort aus und zerstört ihn schließlich. Ihre vielen, durch kräftige Scheiden geschützten Triebe bilden gut verankerte Horste und zählen so zu den wichtigsten Ansatzpunkten eines neu sich bildenden Rasens.

Ebenso ist *Sesleria coerulea* in ihrer *ssp. calcarea* Celak. ein bedeutungsvoller Rasenpionier.

Auch *Polygonum viviparum, Saxifraga caesia* oder *Androsace Chamaejasme* siedeln sich häufig schon in diesen Anfangsstadien des *Firmetum* an. *Saxifraga caesia* und *Androsace Chamaejasme* bevorzugen das *Firmetum* außerordentlich, sind aber nur spärlich in den Aufnahmen vertreten. Bei *Saxifraga caesia* ist dies darauf zurückzuführen, daß dieser Steinbrech *Firmeta* bevorzugt, die auf Felsvorsprüngen ausge-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

bildet sind, wo er in Felsritzen oder zwischen *Carex firma*-Polstern gut gedeiht. Im gealterten *Firmetum* auf Kalkschuttböden ist er nicht mehr zu finden, wohl aber im noch sehr kalkreichen Rasen an vorgeschobenen Standorten.

Carex firma selbst ist in unseren Schutthalden kein so ausgesprochener Pionier wie die vorgenannten Arten. Auf kompaktem Fels mag ihr diese Rolle eher zufallen. Wegen ihrer verhältnismäßig flachen Bewurzelung wird sie auch oft von Lawinen oder durch Steinschlag entwurzelt oder abgerissen. Ein erneutes Fußfassen dieser ausgerissenen Polster, die auf tätigen Schutthalden und in Lawinenbahnen oft zu sehen sind, ist ausgeschlossen. Sie sterben vielmehr ab und verdorren. Dagegen hält *Carex firma* an stark windexponierten und winters schneefreien Stellen und stark austrocknenden Kämmen gut aus. Als Futter wird sie von den Tieren verschmäht.

Nachfolgend seien zwei solcher Anfangsstadien von *Carex firma*-Rasen aufgeführt. (I: Schüsselkar, 2000 m, II: Tiefkar, 1900 m.)

	I		II		
Thlaspi rotundifolium	+	1°	—		Arten des *Thlaspeetum rotundifolii*
Linaria alpina	—		+	1	
Rumex scutatus	1	1	1	1	
Hutchinsia alpina	1	1	—		
Viola biflora	1	1	2	1	
Moehringia ciliata	—		1	1	
Arabis alpina	+	1	1	1	
Arabis pumila	1	1	—		
Achillea atrata	2	1	—		
Sedum atratum	+	1	—		
Salix retusa	1	1	—		
Festuca pumila	1	2	1	2	Pionierarten des *Caricetum firmae*
Sesleria coerulea	1	1	1	1	
Polygonum viviparum	1	1	—		
Saxifraga caesia	+	1	—		
Carex firma	2	2	2	2	
Androsace Chamaejasme	+	1	—		Arten des gut ausgebildeten
Silene acaulis	+	2	—		*Firmetums* selbst
Homogyne alpina	1	1	1	1	
Galium anisophyllum	—		1	1	
Valeriana saxatilis	—		+	1	
Soldanella alpina	—		+	1	
Pinguicula alpina	—		+	1	
Bellidiastrum Michelii	—		+	1	
Ranunculus alpestris	1	1	—		
Ranunculus montanus	—		+	1	
Myosotis alpestris	—		+	1	
Asplenium viride	+	1	—		

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Die Reihenfolge der Anordnung der Arten entspricht dem ungefähren zeitlichen Nacheinanderauftreten im Laufe der Sukzession. Die Gesamtdeckung der Vegetation in dem Übergangsstreifen betrug zirka 65%, steht also in der Mitte zwischen der im offenen Schutt bestehenden Deckung und der im ausgebildeten Rasen vorhandenen. Auffällig ist eine deutlich gemilderte Vitalität von *Thlaspi rotundifolium*. Das Täschelkraut ist sehr empfindlich gegen den beginnenden Versauerungsprozeß und verschwindet bei Erhöhung des Humusgehalts sehr schnell. *Viola biflora* hält sich von den Schuttpflanzen unbedingt am längsten im schon gefestigten Rasen.

Im gut ausgebildeten *Firmetum* fallen eine ganze Reihe von Arten auf, die mit großer Stetigkeit vorkommen. Unbedingt an die Gesellchaft gebundene Arten sind fast keine vorhanden. *Carex firma, Dryas octopetala* und *Festuca pumila* herrschen als auffällige Horst- und Rasenbildner in den Aufnahmen vor. *Carex firma* tritt öfter über quadratmetergroße Flächen hinweg in einem Rasen auf, sie vermag dann weit über 80% der Fläche allein zu decken. *Polygonum viviparum, Ranunculus alpestris, Valeriana saxatilis, Pinguicula alpina, Gentiana Clusii, Tofieldia calyculata,* aber auch *Homogyne alpina* und *Selaginella selaginoides* fehlen nur sehr selten im *Firmetum*. Die Polster von *Silene acaulis* treten etwas weniger zahlreich auf. Das häufige Vorkommen der gesellschaftsvagen *Soldanella alpina* deutet auf relativ lange Schneebedeckung und guten Wasserhaushalt hin.

Ebenfalls sehr bezeichnende Arten des Steifseggenrasens, die in unseren Aufnahmen weniger hervortreten, sind vor allem *Primula Auricula, Primula farinosa, Parnassia palustris, Androsace* Chamaejasme und *Pedicularis rostrato-capitata. Primula Auricula* ist an sonnig gelegenen Stellen dem Rasen eingesprengt. *Primula farinosa* hingegen liebt die feuchten Stellen, wie sie unter kleinen Absätzen zwischen den Rasenpolstern oft ausgebildet sind. *Pedicularis rostrato-capitata* bevorzugt trockene, gut ausgebildete Rasenteppiche, tritt aber im *Seslerieto-Sempervirietum* viel konstanter auf als im *Firmetum*. Ebenso verhält sich *Crepis Kerneri*, die im Wettersteingebirge nicht sehr häufig ist.

Eigenartig ist das Auftreten von *Lycopodium Selago* im *Carex firma*-Rasen.

Ebenso wie *Rhododendron hirsutum* siedelt sich dieser Bärlapp in stark ausgereiften *Firmeten* an, in denen schon bis zu 30 cm Humus von schwach saurer Reaktion vorhanden ist und die schon zu der im Laufe der natürlichen Sukzession folgenden Gesellschaft von *Pinus montana prostrata* mit *Rhododendron*-Unterwuchs hinüberleiten. Allerdings geht diese Weiterentwicklung nur sehr langsam vor sich und ist auf die tieferen Lagen beschränkt. Da *Rhododendron hirsutum* noch größere Höhen erreicht als *Pinus montana*, sind seine Ansätze im *Firmetum* auch noch in der alpinen Stufe zu beobachten.

Das *Caricetum firmae* stellt sowohl floristisch als auch physiognomisch eine gut abzugliedernde und in sich sehr geschlossene Gesellschaft dar. Der strukturelle Aufbau ist immer einschichtig und ziemlich gleichmäßig. Der sehr ähnliche Aufbau der einzelnen Gesellschaftssegmente wird durch eine verhältnismäßig große Anzahl steter Arten auch statistisch gestützt. 11 Arten sind es, die in über 80% der Einzelaufnahmen

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

vorkommen; bei 17 durchschnittlich vorhandenen Phanerogamen eine beträchtliche Anzahl. Die 62 insgesamt notierten Arten deuten eine große Beteiligung an. Die die herrschenden Verhältnisse besser wiedergebende Zahl der durchschnittlich vorhandenen Arten zeigt mit nur 19 jedoch die Artenarmut der Gesellschaft an. Es sind fast nur Phanerogamen; Moose fehlen so gut wie gänzlich, Flechten sind selten vertreten. Nur *Tortella tortuosa* findet sich viel im *Firmetum*. Das Vorkommen von *Racomitrium canescens* zeigt deutlich an, wie weit die Bodenentwicklung im *Firmetum* gehen kann; *Racomitrium canescens* wächst sonst mit Vorliebe auf kalkfreien, ausgehagerten Böden.

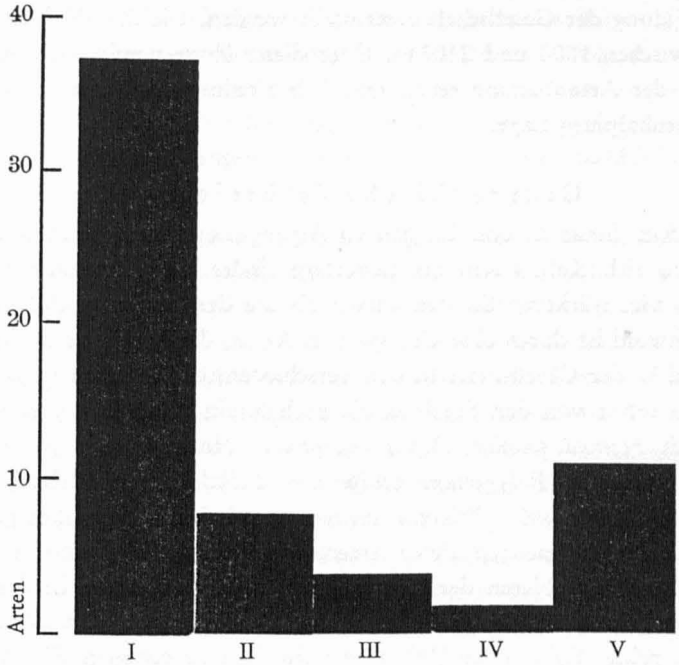


Abb. 5. Konstanzdiagramm des Caricetum firmae

Trotzdem keine detaillierten Bestimmungen des Minimiareals gemacht wurden, läßt sich sagen, daß 5 qm im Durchschnitt zu vollständiger Umgrenzung der gesamten Artenkombination genügen. Um jedoch ein Außerachtlassen von Arten auf jeden Fall zu vermeiden, wurde immer eine größere Fläche, meist 10 qm, gewählt.

Die Gesamtdeckung durch Pflanzenwuchs ist im *Firmetum* verschieden je nach dem mehr oder weniger fortgeschrittenen Stadium der Vegetationsentwicklung. Ausgereifte *Firmeta* sind meist 90—100% vegetationsbedeckt, während andere, die unter öfterer Überschüttung durch Gesteinsmaterial zu leiden haben, keine so hohen Deckungsgrade aufweisen (80—65%).

Der Aspekt des *Firmetum* wird weitgehend von *Carex firma* selbst beherrscht. Sie überzieht im Durchschnitt immer über die Hälfte des Bodens. Daneben herrscht *Dryas octopetala* auch oft über ganze Quadratmeter hin vor. *Festuca pumila* und *Silene*

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

acaulis sind die einzigen weiteren Arten, die noch regelmäßig in größerer Soziabilität auftreten. Eine Aspektfolge wie in Flachlandrasen ist nicht ausgeprägt. Nur die Blühzeiten der Arten staffeln sich etwas. So sehen wir im ersten Frühjahr, je nach der Exposition Ende Mai bis Mitte Juni, nach dem Abschmelzen des Schnees *Soldanella alpina, Gentiana Clusii,* die beiden Primeln und *Ranunculus alpestris* vom noch gelbgrünen Rasen sich abheben. Später folgen dann die anderen Arten nach; nur wenige sind aber, wie *Euphrasia salisburgensis,* noch bis in den September hinein am Blühen.

Die Höhenausdehnung des *Caricetum firmae* auf Felsschutt reicht von der oberen subalpinen Stufe bis in die obere alpine hinein. Schon in 1530 m Höhe konnte eine normale Ausbildung der Gesellschaft festgestellt werden. Gleichwohl liegt die Hauptverbreitung zwischen 1800 und 2100 m. Über dieser Zone verringert sich im Untersuchungsgebiet der Artenbestand schon sehr; die Siedlungen gleichen dann mehr den Pionierstadien subalpiner Lage.

Geographische Verbreitung

Das *Caricetum firmae* ist eine im ganzen Alpengebiet überall dort weitverbreitete Gesellschaft, wo sich Kalkgestein als Unterlage findet. Die Artenzusammensetzung unterliegt aber viel stärkeren Schwankungen als die der bereits geschilderten Gesellschaften. Gleichwohl ist durch eine Gruppe von Arten, die immer zu finden sind, eine große Kontinuität der Gesellschaft in den verschiedensten Gebieten gewährleistet. So ist *Carex firma* selbst von den Seealpen bis nach Krain durch den ganzen Alpenzug verbreitet, auch *Festuca pumila, Dryas octopetala, Helianthemum alpestre, Sesleria coerulea, Silene acaulis, Polygonum viviparum, Bellidiastrum Michelii, Homogyne alpina, Selaginella selaginoides, Primula farinosa* u. a. haben ein ziemlich gesamtalpines Areal. Jedoch fehlen die meisten dieser Arten, wie alle folgenden, überall in den ausgesprochen kalkfreien Gebieten der Zentralalpen, z. T. auch schon in den Kalkglimmerschieferzonen. So kann sich die *Carex firma*-Gesellschaft in den Alpen nur dort entwickeln, wo reines Kalk- oder Dolomitgestein, in sehr seltenen Fällen auch Kalkglimmerschiefer oder Kalkphyllit, das zur Genese eines leicht basisch reagierenden Bodens notwendige Muttergestein bildet.

Alle anderen Arten mit einer nur Teile der Alpen umfassenden Erstreckung tragen dazu bei, das Bild des *Carex firma*-Rasens abwechslungsreich zu gestalten. *Gentiana Clusii* fehlt bereits in den Westalpen und zeigt auch in den zentralalpinen Ketten große Aussparungen. Bei *Primula Auricula* ist die Trennung des Areals in zwei Hauptverbreitungsgebiete, nämlich eines in den nördlichen und eines in den südlichen Kalkalpen, noch deutlicher. Braun-Blanquet (1926) führt in keiner seiner *Seslerion*-Gesellschaften des Ofengebietes *Primula Auricula* an. Mit *Pedicularis rostrato-capitata* und *Valeriana saxatilis* bekommt das *Firmetum* des Untersuchungsgebiets einen ausgesprochen ostalpinen Charakter. *Pedicularis rostrato-capitata* hat ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Kalkgebieten der Ostalpen und findet sich auch noch im *Firmetum* des Ofengebiets (Braun-Blanquet 1926). Ebenso steht es mit *Valeriana saxatilis,* die in zwei getrennten Arealen die Ostteile der nördlichen und südlichen Kalkalpen

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

bewohnt. Im Ofengebiet fehlt sie bereits. Ebenso kommt sie (wie *Pedicularis rostratocapitata)* im *Firmetum* des Lauterbrunnentals bei Lüdi (1928 a) nicht mehr vor. *Crepis Kerneri* unterstreicht die mittelalpine Stellung unserer Gesellschaft (siehe K. H. Rechinger 1944). Die nordalpine Stellung unseres *Caricetum firmae* wird hervorgehoben durch *Androsace Chamaejasme.* Diese Art ist nur im Nordteil der Kalkalpen verbreitet; das Vorkommen im Südosten (Karawanken usw.) erscheint unsicher. Es dürfte die einzige Art des *Firmetum* sein, die in den südlichen Kalkalpen (Dolomiten!) fehlt und so die einzige nordalpine Bereicherung des *Firmetum* darstellt.

Aus diesen Darlegungen haben sich schon die wichtigsten Beziehungen unserer Gesellschaft mit den Ausbildungen in anderen Alpenteilen ergeben. Die Übereinstimmung mit dem *Firmetum* des Engadins bei Braun-Blanquet (1926) ist groß. Dies gilt auch für das *Firmetum* bei Lüdi (1928 a). In den Kalkschiefergebieten (Gams 1936 Großglockner!) fehlt das *Firmetum* fast durchweg, während Vierhapper (1935) aus dem Lungau Artenzusammensetzungen beschreibt, die mit den unseren gut übereinstimmen.

Eine besondere Stellung nimmt das *Firmetum* wiederum im südöstlichen Alpenteil ein. Dies wird deutlich aus den Südtiroler Aufnahmen von Braun-Blanquet (1926) und den Beschreibungen von Aichinger (1933) und V. Hayeks (1907) aus den Karawanken und Sanntaler Alpen. Mit *Sesleria sphaerocephala, Gentiana Froelichii* und *G. terglouensis, Phyteuma Sieberi, Primula Wulfeniana* und *Potentilla nitida* tritt hier eine Häufung größtenteils südost-alpiner Endemiten ein, die dem *Firmetum* in diesen Gebieten eine Sonderstellung verschafft, wie sie sonst nirgends im alpinen Verbreitungsgebiet der Gesellschaft auftritt. Verstärkt wird dies Bild noch durch *Pedicularis rosea,* die allerdings noch bis in die nordöstlichen Kalkalpen hinaufreicht. Diese Verhältnisse, wie auch die außeralpine Verbreitung mancher Arten weisen deutlich, wie auch schon Braun-Blanquet (1926) und Gams (1936) betonten, auf eine karpatisch-illyrisch-ostalpine Bestimmung des *Caricetum firmae* wie auf ein Ausbreitungszentrum in den Südostalpen hin.

Das aus den Zentralalpen beschriebene *Festucetum pumilae* (Vierhapper 1935, Gams 1936) ist zwar mit dem *Caricetum firmae* nahe verwandt, weist aber durch das Vorkommen von bei uns und anderswo fehlenden zentralalpinen Arten *(Anemone baldensis, Oxytropis triflora, Armeria alpina, Gentiana brachyphylla)* ganz andere Züge auf. Bei uns kommt *Festuca pumila,* wie gezeigt, im Steifseggenrasen vor, ohne jedoch eine der zentralalpinen ähnliche Gesellschaft zu bilden. Dieses Verhalten ist wieder ein Beispiel mehr sowohl für das in verschiedenen Gebieten verschiedene soziologische Verhalten von Arten, wie dafür, daß mit dem Vorkommen der Hauptart noch nicht die ganze Gesellschaft vertreten sein muß.

b) Das *Seslerieto-Semperviretum*

Es ist im bayerischen Anteil des Wettersteingebirges auf Felsschutt nur schlecht ausgebildet. Die Ursache hierfür ist die im wesentlichen nach Norden gerichtete Expo-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

sition der Kare und Schutthalden. Südlich beeinflußte Exposition kommt nur in lokaler Lage vor. Einzig auf der einen Seite des Reintals ist im bayerischen Teil reine Südexposition ausgeprägt. Jedoch ist hier die Vegetationsentwicklung in der subalpinen Stufe schon meist bis zum Legföhrenwald fortgeschritten und höher oben zufolge der großen Steilheit und Tätigkeit der Halden höchstens bis zum *Firmetum* als Dauergesellschaft gekommen. Ein charakteristisches *Seslerieto-Semperviretum* findet sich also auch hier nicht. Die Südabfälle des Wettersteingebirges liegen größtenteils auf österreichischem Gebiet. In den zur Feldarbeit zur Verfügung stehenden Jahren 1948 und 1949 konnten sie wegen der schwierigen Grenzverhältnisse nur kursorisch durchstreift werden. Hier macht sich überwiegend eine in Tabelle VII geschilderte Assoziation an Stelle des *Seslerieto-Semperviretum* breit. Wegen dieser Umstände und dann auch, weil die auf kompaktem Fels ausgebildeten *Sesl.-Semp.* nicht in den Rahmen vorliegender Arbeit fallen, sei diese Gesellschaft kürzer behandelt. Die hier wiedergegebenen Aufnahmen können nur als Rasenausbildungen der nordseitigen Lagen im Verlaufe der zum Endstadium hinführenden Sukzession angesehen werden.

Aspektbezeichnend sind im *Sesl.-Semp.* vor allem die *Carex sempervirens*-Horste und *Sesleria coerulea* mit ihren mehr vereinzelten Halmen. Mit *Anthyllis vulneraria var. alpestris, Lotus corniculatus, Scabiosa lucida* und *Ranunculus montanus* sind kräftige Stauden vertreten, die im niederen Rasenpolster des *Caricetum firmae* fehlen. Sie sind im Verein mit *Hieracium bifidum, Phyteuma orbiculare, Campanula Scheuchzeri* und *Gymnadenia conopsea* eine Gruppe von Arten, die eine gute Unterscheidung des *Sesl.-Semp.* vom *Firmetum* ermöglicht. Allerdings ist darauf hinzuweisen, daß sie keineswegs als gesellschaftstreu gewertet werden können. *Ranunculus alpestris, Polygonum viviparum, Tofieldia calyculata, Bellidiastrum Michelii, Valeriana saxatilis, Homogyne alpina, Selaginella selaginoides* kommen mit gleich hoher Konstanz im *Firmetum* und im *Sesl.-Semp.* vor. *Rhododendron hirsutum* gibt einen Hinweis auf die Folgegesellschaft des *Sesl.-Semp.* Eine letzte Gruppe von Arten endlich ist zusammen mit den dominierenden und den hochkonstanten Arten dazu angetan, die ökologischen Ansprüche des *Sesl.-Semp.* zu charakterisieren. Es ist *Erica carnea, Globularia nudicaulis, Helianthemum grandiflorum* und *Thesium alpinum.* Sie treten in unseren Aufnahmen infolge der oben geschilderten ungünstigen Lage stark zurück. Im optimal ausgebildeten *Sesl.-Semp.* in sonniger Exposition nehmen sie einen viel größeren Raum ein und treten auch hochkonstant auf (vergleiche die *Sesl.-Semp.*-Listen bei Braun-Blanquet (1926) oder Aichinger 1933). Ihr starkes Zurücktreten und das Fehlen von arealmäßig zwar vorkommenden Arten *(Hieracium villosum, Leontopodium alpinum, Oxytropis montana, Aster alpinus, Hedysarum obscurum, Carex humilis* oder *Thymus Serpyllum*), die sonst im *Sesl.-Semp.* sich finden, prägt unseren Nordlagebeständen einen besonderen Stempel auf.

Das *Seslerieto-Semperviretum* ist nicht nur hinsichtlich seines wuchsformenmäßigen Bildes, sondern auch durch seine große Artenzahl eine reicher ausgestattete Gesellschaft als das *Firmetum.* Die im Durchschnitt vorhandenen 27 Arten übertreffen das *Firmetum* ganz bedeutend. Moose und Flechten kommen im dichten Rasen des *Sesl.-*

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Semp. nur sehr wenig auf; sie sind auch soziologisch nicht von Bedeutung. In der statistischen Erfassung kommt die Konstanz (Abb. 7) in der Artenzusammensetzung

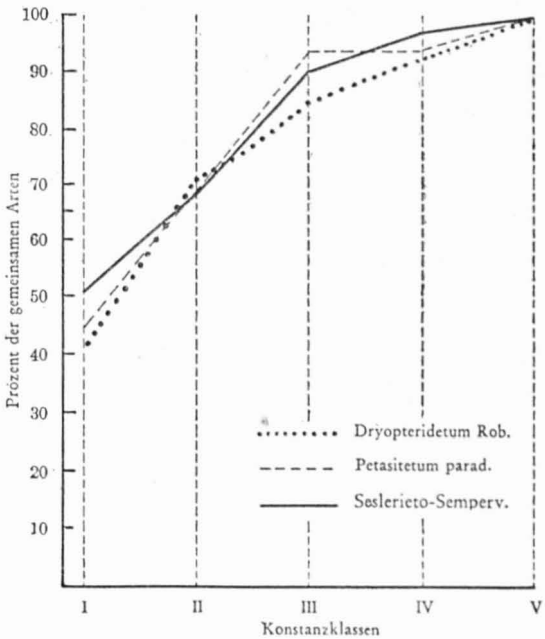


Abb. 6. Konstanz-Artenzahlkurve des Dryopteridetum Robertianae, Petasitetum paradoxi und Seslerieto-Semperviretum.

durch die große Zahl der immer vorhandenen Arten (13!) schön heraus. Die etwas starke Belastung der zweiten Konstanzgruppe des Diagramms läßt auch die Konstanz/Artenzahlkurve (Abb. 6) in ihrem unteren Verlauf ein wenig von dem gewohnten Bild abweichen.

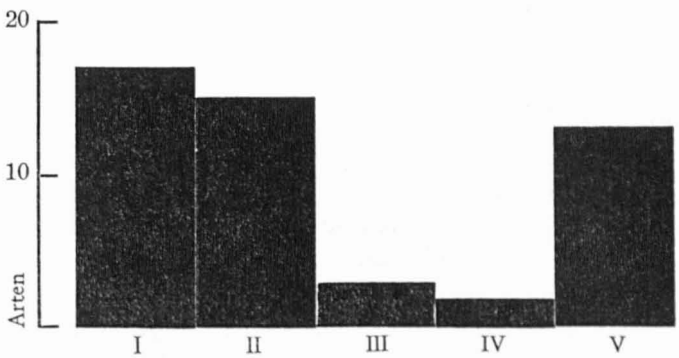


Abb. 7. Konstanzdiagramm des Seslerieto-Semperviretum

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Die Vegetationsdeckung im *Sesl.-Semp.* ist sehr dicht; sie beträgt im Mittel 95%. Trotz der großen an der Zusammensetzung der Gesellschaft beteiligten Artenzahl genügt meist eine 15 qm große Aufnahmefläche zu ihrer vollständigen Erfassung.

Die Entwicklung des *Sesl.-Semp.* auf Gesteinsschutt erfolgt meist aus dem *Firmetum.* Zwar kann es direkt schon im Geröll Fuß fassen — *Carex sempervirens, Sesleria coerulea* und andere Arten sind hierfür durchaus geeignet —, jedoch ist diese Entwicklung meist auf Südhalden beschränkt. An solchen Stellen entstehen dann im Übergang aus dem Schutt heraus die bekannten Treppenrasen.

Das Arealtypenspektrum der Rasengesellschaften

Auch an der Zusammensetzung der Rasengesellschaften sind wie bei den Geröllvereinen Arten mehrerer Arealtypen beteiligt; jedoch überwiegt bei den Rasenassoziationen mehr als bei jenen ein Arealtyp, nämlich der süd-mitteleuropäische. Die ihm zuzurechnenden Rasenarten nehmen einen mehr oder minder großen Teil dieses südmitteleuropäischen Raumes ein. Zum Teil sind sie nur in den Alpen und den Karpathen verbreitet *(Gentiana Clusii)*, manche kommen außer in diesen beiden Gebirgen auch noch im Apennin vor *(Primula Auricula)* oder erstrecken sich von den Pyrenäen und dem Apennin über die Alpen bis in die Karpathen und die Illyrischen Gebirge *(Campanula Scheuchzeri).* Insgesamt gehören noch folgende Arten zum süd-mitteleuropäischen Arealtyp: *Soldanella alpina, Festuca pumila, Homogyne alpina, Ranunculus alpestris, Galium anisophyllum, Valeriana saxatilis, Anthyllis vulneraria alpestris, Helianthemum alpestre, H. grandiflorum, Crepis Kerneri, Globularia nudicaulis* und *Scabiosa lucida.* Ähnlich ist die Stellung von *Saxifraga caesia, Pedicularis rostratocapitata* und *Daphne striata;* nur weisen die Formenkreise, denen sie angehören, eine mehr europäisch-boreomeridionale Verbreitung mit ozeanischem Einschlag auf. Betrachten wir die Sektionen von *Carex firma* und *C. sempervirens* sowie auch von *Saxifraga aphylla,* so spannen sich die Beziehungen dieser Arten über Europa hinaus bis nach Nordamerika. Der Anteil des *Seslerieto-Semperviretum* und des *Firmetum* an diesem Arealtypenspektrum ist, wie aus der Aufstellung zu sehen ist, sehr gleichmäßig.

Bei der nächsten Artengruppe mit süd-mitteleuropäisch-dealpinem Charakter verschiebt sich hingegen das Verhältnis sehr zugunsten des *Sesl.-Semp.* Dieser dem vorgenannten eng verwandte und nur durch die Erstreckung ins Alpenvorland von ihm unterschiedene Arealtyp wird durch *Sesleria coerulea, Erica carnea, Globularia cordifolia, Hieracium bifidum, Thesium alpinum, Biscutella laevigata, Tofieldia calyculata* und *Bellidiastrum Michelii* in unseren Aufnahmen verkörpert. Diese ins Flachland und auf die niederen Höhen der Mittelgebirge hinausweisenden Beziehungen des *Sesl.-Semp.* werden noch verstärkt durch seine Komponenten *Lotus corniculatus* und *Phyteuma orbiculare.* Sie gehören nämlich dem südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Verbreitungstyp an und unterstreichen so den gegenüber dem *Firmetum* viel weniger alpinen Charakter des *Sesl.-Semp.* Überhaupt stellen die ganzen sich um *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* gruppierenden Artenvereinigungen einen über weite Räume hinweg sich erstreckenden Komplex von Gesellschaften dar, in dessen Netz-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

werk unsere hier geschilderten Artenkombinationen nur zwei Punkte verkörpern. Die enge Verknüpfung gewisser Flachlandgesellschaften mit unseren Rasen alpiner Lage durch Arten gleicher Arealtypen hat Meusel (1943), von der Untersuchung mitteldeutscher Verhältnisse herkommend, schon betont. Seine Beobachtungen und Auffassungen können durch die aus der Analyse unserer alpinen und subalpinen Rasen gewonnenen Resultate bestätigt werden. Das *Firmetum* stellt zwar, wie schon gesagt, eine durchaus selbständige alpine Gesellschaft dar. Da viele seiner Arten aber auch im *Sesl.-Semp.* und in präalpinen Gesellschaften von oft verschiedenem ökologischen Charakter [1]) anzutreffen sind, läßt sich das *Caricetum firmae* sehr gut als Endglied in eine zu den höchsten Gebirgslagen hinaufziehende Kette von untereinander durch übergreifende Arten verbundenen Pflanzengesellschaften stellen.

Die nächste, allerdings viel kleinere Gruppe von Arten besitzt ein arktisch-alpines Areal. *Polygonum viviparum, Arctostaphylos alpina, Primula farinosa, Bartsia alpina, Gentiana verna, Euphrasia salisburgensis* sind amphiarktisch-alpin verbreitet. *Androsace Chamaejasme* hat eurasisch-alpin-kontinentalen Charakter. Sie ist die einzige Art, und nicht nur des arktisch-alpinen Arealtyps, sondern der ganzen an der Bildung der Rasengesellschaften beteiligten Arten, die in ihrer Verbreitung kontinentale Züge erkennen läßt. Die häufig vorkommende *Selaginella selaginoides* und *Silene acaulis* haben eine amphiarktisch-alpin-ozeanische Erstreckung. Dieses Auftreten von Elementen mit ozeanischem Arealcharakter, die durch die boreal-montan-ozeanische *Pinguicula alpina* vermehrt werden, ist ein weiterer Beweis dafür, daß aus der Betrachtung des Arealtypenspektrums von Gesellschaften oder auch nur des Gesamtareals von Einzelarten gewisse Schlußfolgerungen auf den Standortscharakter gezogen werden können bzw., daß sogar kausale Erklärungsversuche für die Ausprägung von Gesellschaften, das Fehlen oder Vorkommen von Arten, möglich sind. Wie schon früher erwähnt wurde, fehlen unserem *Seslerieto-Semperviretum* eine ganze Reihe von Arten, die in anderen Gebieten stark an diese Assoziation gebunden sind. Es ist durchaus kein Zufall, daß diese Arten, die den hier betrachteten nordseitig gelegenen Beständen mit guter Wasserversorgung fehlen, wie *Oxytropis campestris, Hedysarum obscurum, Aster alpinus, Leontopodium alpinum* oder *Oxytropis montana*, dem amphiarktisch-alpin-kontinentalen oder dem eurasisch-alpin-kontinentalen (altaisch-alpinen) Arealtyp angehören, daß auf jeden Fall also der kontinentale Charakter in ihrer Verbreitung bestimmend ist.

Zweierlei können wir somit aus der Untersuchung des Arealtypenspektrums der Rasengesellschaften erkennen: Einmal wird die Beziehung zu präalpinen Gesellschaften sichtbar; zum anderen wird durch eine gewisse Häufung „ozeanischer Elemente" und das fast völlige Fehlen von kontinentalen Arten ein erneuter Beweis für die Übereinstimmung des ökologischen Charakters des Standorts und dem des Areals der Art erbracht und so die Sonderstellung des in dieser Arbeit beschriebenen *Seslerieto-Semperviretums* unterstrichen.

---

[1]) *Pinguicula alpina, Gentiana Clusii, Tofieldia calyculata, Bellidiastrum Michelii, Parnassia palustris* und *Primula farinosa* kommen häufig in *Schoenus*-Flachmooren des bayerischen Voralpenlandes vor.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

3. Die Zwergstrauch- und Krummholzgesellschaften

Wie verschiedentlich schon angedeutet, bleibt die Vegetationsentwicklung, die vom offenen Gesteinsschutt zur geschlossenen Rasendecke fortschreitet, in diesem Stadium noch nicht stehen. Sie führt vielmehr in subalpiner Lage überall dort, wo sie ungestört vonstatten gehen kann, zu Zwergstrauch- oder Latschenbeständen hin, in welchen sich dann allmählich das den herrschenden klimatischen Verhältnissen entsprechende Endstadium der Vegetations- und Bodenentwicklung herausbildet.

Die Legföhren finden sich meist nur in inselartig zerrissenen Beständen auf den Geröllhalden. Nur selten erstrecken sie sich in wirklich dichtem Schluß über viele Hunderte von Quadratmetern hin. Fast immer aber sind sie von einem Streifen, der vorwiegend aus Zwergsträuchern gebildet wird und verschieden breit sein kann, umgeben. Nur wenn infolge starker Tätigkeit der Halde und mannigfaltiger Überschüttung mit Gesteinsmaterial die Vegetation hart bedrängt ist, stoßen die Latschenbestände direkt ohne Übergangszone in die an sie heranreichenden Schuttströme vor.

Die reinen Zwergstrauchvereine ohne Krummholz- oder Baumbestand stehen, wie aus den floristischen und bodenkundlichen Befunden hervorgeht, im Rahmen der progressiven Sukzession vor den Legföhrengesellschaften und seien darum im folgenden zunächst behandelt.

a) Die *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation

Diese Gesellschaft ist auf warme, sonnig gelegene Hänge mit nicht zu langer winterlicher Schneebedeckung beschränkt. Sie ist im bayerischen Teil des Wettersteingebirges mit seinen Nordabstürzen nur fragmentarisch ausgebildet. Auf den österreichischen nach Süden, Südosten oder Südwesten abfallenden Flanken des Hauptkammes bedeckt sie hingegen vielfach größere Flächen (z. B. jenseits des Zugspitzgatterls oder auf den nach Lermoos und Ehrwald hinunterziehenden Hängen). Zufolge der schon erwähnten Grenzschwierigkeiten in den Untersuchungsjahren können nur wenige eingehende Aufnahmen hier angeführt werden; sie stellen jedoch durchaus typische Segmente der Gesellschaft dar.

Meist geht ein Rasenstadium mit *Carex firma* oder *C. sempervirens* der *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation voraus. In diese Matten dringen allmählich neben *Rhododendron hirsutum*, das ja auch schon als Pionier im offenen Schutt vorhanden sein kann, vor allem *Erica carnea* und *Daphne striata* ein. Unsere Gesellschaft kann aber auch im noch offenen Geröll Fuß fassen. Dann ist es hauptsächlich der Spalierstrauch *Globularia cordifolia*, der sich als erster Ansiedler einfindet. Ein solches Übergangsstadium gibt folgende Aufnahme von der Geröllhalde unterhalb der Knorrhütte in 2000 m Höhe wieder.

Dryas octopetala	2	2	*Androsace Chamaejasme*	+	1
Globularia cordifolia	+	2	*Rhododendron hirsutum*	2	2
Carex firma	2	2	*Erica carnea*	1	2
Gentiana Clusii	+	1	*Daphne striata*	+	1

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Primula Auricula	+	1	*Hieracium incisum* (= *villosum* × *bifidum*)	+	1
Valeriana saxatilis	+	1			
Galium anisophyllum	1	1			

Daphne striata, Erica carnea, Globularia cordifolia, Gl. nudicaulis, Polygala Chamaebuxus, Helianthemum alpestre, Hieracium villosum, H. bifidum kennzeichnen in erster Linie vorliegende Gesellschaft. Zu diesen Arten kommt eine große Gruppe anderer, der wir schon bei den Rasengesellschaften begegnet sind. Zum Teil nehmen sie wie *Dryas octopetala, Sesleria coerulea* oder *Carex firma* mitunter auch größere Flächen ein, meist treten sie aber wie *Pedicularis rostrato-capitata, Gentiana Clusii, Ranunculus alpestris* oder *Bellidiastrum Michelii* nur vereinzelt in Erscheinung. *Rhododendron hirsutum* und *Vaccinium Myrtillus* weisen durch ihr Vorkommen auf die nahe Verwandtschaft zu den auf die *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation folgenden *Pinus montana*-Bestände mit entsprechendem Unterwuchs hin.

Von den Moosen und Flechten sind *Tortella tortuosa* und insbesondere *Dicranum Mühlenbeckii* hervorzuheben. *Dicranum Mühlenbeckii* ist gerade für solche subalpine Heidegesellschaften sehr charakteristisch. *Rhytidiadelphus triquetrus* weist auf Beziehungen zu *Pinus montana*-Gesellschaften hin.

Den Aspekt beherrschen, wie schon angedeutet, die Zwerg- und Spaliersträucher. Das Steinrösel *Daphne striata* bestimmt vor allem zur Blütezeit im Mai und Juni das Bild.

Die Hangexposition muß, um eine Ausbildung der Gesellschaft zu ermöglichen, mehr oder weniger südlich sein. Die Neigung des Hanges spielt nur eine untergeordnete Rolle; sie kann so groß sein wie bei Rasengesellschaften auf Felsgeröll; auch in den hier aufgeführten Aufnahmen ist sie mit 28—35 Grad ziemlich steil.

In der Höhenverbreitung schließt sich die *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation im wesentlichen dem Krummholzgürtel an. Hier und da reicht sie über dessen obere Grenze noch etwas hinaus, überschreitet aber im Untersuchungsgebiet 2050 m wohl nicht.

Geographische Verbreitung

Über die Verbreitung der Gesellschaft läßt sich wenig sagen, da sie fast nirgends beschrieben ist. Die einzige genauere Schilderung verdanken wir Kerner von Marilaun (1863), der beredt diese „Steinröselformation" [1]) mit ihrer Blütenpracht aus dem Achental zu rühmen weiß. V. Hayek (1907) erwähnt aus den Sanntaler Alpen kurz die Steinröselgesellschaft und Gams erwähnt sie als subalpines *Ericetum* in seiner Übersicht der Vegetation des Großglocknergebiets (1936).

Außer der oben geschilderten *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation beteiligen sich an der fortschreitenden Besiedlung der Schutthalden des Untersuchungsgebiets keine weiteren Zwergstrauchgesellschaften. In den allermeisten Fällen geht der Rasen der Nordlagen direkt in Krummholzbestände über, so daß hier ein dazwischengeschaltetes Stadium von Zwergstrauchgesellschaften fehlt. Überhaupt sind ausgesprochene

[1]) Kerner meint mit seinen Formationen unseren Gesellschaften entsprechende Einheiten.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Gesellschaften dieser Art, wie reine *Rhododendron-Vaccinium*-Bestände oder dergleichen im Ost- oder Mittelteil der bayerischen Kalkalpen selten. Nur auf den tiefgründig verwitternden Mergelböden des Allgäu finden sie sich mehr und in größerer Ausdehnung, meist aber nur als Folgegesellschaft nach Rodung der Krummholz- und Waldbestände. Sie haben ihre Hauptverbreitung in den Zentralalpen.

b) Die *Pinus montana prostrata-Erica carnea*-Assoziation

Bezüglich der hinfort aufgeführten Bergföhre sei für alle ihre Gesellschaften folgendes gesagt: Die von der aufrecht wachsenden *Pinus montana var. arborea* Tubeuf durch ihren niederliegenden Wuchs unterschiedene *Pinus montana grex prostrata* (Tubeuf) Braun-Blanquet ist (genau wie jene) nach der Form der Zapfen in fünf Subspezies bzw. Varietäten aufgeteilt. *Pinus montana arborea* fehlt im Untersuchungsgebiet. Aus der *grex prostrata* kommen *P. pumilio* Hänke und *P. mughus* Scopoli vor. Da innerhalb der *prostrata*-Gruppe mannigfache Übergangsformen in der Zapfenausbildung auftreten und eine sichere gegenseitige Abgrenzung nicht möglich ist, kann auch eine geographische Abgrenzung der Formen nur in ganz groben Zügen vorgenommen werden. Da zudem die nach der Zapfenmorphologie unterschiedenen Typen nirgends verschiedene Standorte besiedeln, sondern vielmehr auf engem Raum durcheinander gemischt wachsen können, also für die soziologisch-ökologische Fragestellung zwischen ihnen kein Unterschied besteht, werden sie in dieser Arbeit als Einheit unter dem Namen *Pinus montana prostrata* behandelt. Wohl unterschieden ist natürlich davon die baumförmige Spirke, die durch morphologische Ausbildung, soziologisch-ökologische und pflanzengeographische Stellung gleichermaßen gut charakterisiert ist und daher gesonderte Behandlung erheischt.

Die Latsche kann in verschiedenen Stadien der Vegetationsentwicklung aufkommen. Sie kann an weniger gefährdeten Stellen bereits im offenen Felsschutt von noch basischer Reaktion Fuß fassen, dringt zumeist jedoch erst in schon gut ausgereifte Rasenstellen mit schwach sauerem Humusuntergrund ein. Nachstehende Aufnahme zeigt einen solchen beginnenden Übergang vom Rasen zum Legföhrenwald.

Pinus montana prostrata juv.	+	1	*Primula farinosa*	+	1
Vaccinium Vitis-idaea	1	1	*Pedicularis rostrat.-cap.*	+	1
Carex firma	+	2	*Lotus corniculatus*	+	1
Festuca pumila	1	2	*Anthyllis vulneraria alp.*	+	1
Valeriana saxatilis	1	1	*Rhytidiadelphus triquetrus*		2
Silene acaulis	+	2	*Dicranum scoparium*		1
Gentiana Clusii	+	1	*Tortella tortuosa*		1
Parnassia palustris	+	1	*Fissidens cristatus*		+
Pinguicula alpina	+	1	*Scapania aequiloba*		+
Tofieldia calyculata	+	1	*Campylium stellatum*		+

(Aufnahme vom Kar unterhalb des Frauenalpkopfes in 1800 m Höhe.)

Im Zuge der Weiterentwicklung siedeln sich dann vor allem Ericaceen an und verdrängen die bisher herrschenden Komponenten des Rasens, bis sich schließlich unter

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

dem Schutze der Strauch- und Krautschicht noch ein dichter Moosrasen bildet und eine Artenzusammensetzung entstanden ist, die der *Pinus prostrata-Rhododendron hirsutum*-Assoziation entspricht. In dieser Art geht die Entwicklung in nordseitigen Lagen vor sich. Auf sonnig-warmen Schutthängen (meist Südexposition) findet sich hingegen eine durch *Erica carnea* bestimmte Latschengesellschaft anderer Zusammensetzung.

Ihr Vegetationsaufbau ist in mehrere Etagen geschichtet: In der Strauchschicht nimmt *Pinus montana prostrata* immer mindestens 60 bis 80% der Fläche ein. In sie eingestreut können bisweilen *Sorbus aucuparia*-Sträucher sein. Mit *Juniperus communis*, *Sorbus Chamaemespilus* und *Rosa alpina* beteiligen sich 3 Arten an der Ausbildung dieser Schicht, die in den anderen Latschengesellschaften meist fehlen.

Die Krautschicht wird vom grünen Hartlaub der Zwergsträucher bestimmt. *Erica carnea* erreicht die höchsten Deckungsgrade, gefolgt von *Rhododendron hirsutum*. *Daphne striata* bleibt hinter ihnen darin etwas zurück, hat aber doch fast immer 2 als Deckungsziffer. Sie meidet das Innere der aufgelockerten Latschenbestände und wächst wie *Rhodothamnus Chamaecistus* bevorzugt am Bestandesrand. Wie in der Steinröselheide tritt *Globularia nudicaulis* auch in diesem *Pinetum* hervor. Ihre Blattrosetten sind mit Vorliebe am Rand der Latschenhorste anzutreffen. Im schattigen Inneren gelangt sie nicht mehr zur Blüte und breitet nur die Grundblätter aus. Mit Ausnahme von *Globularia cordifolia*, *Rubus saxatilis* und *Hieracium bifidum* haben die übrigen Arten einen weiten ökologischen Bereich und tragen, da sie auch nicht sehr häufig auftauchen, nichts zur Sonderstellung der Gesellschaft bei.

Abgesehen von der Baum- und Strauchschicht unterscheidet sich diese Krummholzgesellschaft von der *Daphne striata*-Gesellschaft vor allem durch das Auftreten einer dicht verfilzten Moos- und Flechtenschicht. Diese erreicht ihre maximale Stoffproduktion zwar erst in der Klimaxgesellschaft von *Pinus montana*, bedeckt aber auch in deren Heidekorrelat schon einen Großteil des zur Verfügung stehenden Bodens. So ist in fragmentarischer Ausbildung des alpinen *Hylocomietums Hylocomium splendens*, *Pleurozium Schreberi* und *Thuidium tamariscinum* vorhanden. Die Flechten sind mehr oder minder ubiquistischer Natur.

Trotz der mächtigen Stoffproduktion der Gesellschaft ist weder die Gesamtzahl der beteiligten Arten (38) noch die der durchschnittlich auftretenden Arten (16) groß. Durch 7 in die höchste Konstanzklasse zu zählende Arten *(Pinus prostrata, Erica carnea, Daphne striata, Rhododendron hirsutum, Vaccinium Myrtillus, V. Vitis-Idaea* und *Globularia nudicaulis)* kommt die gute Übereinstimmung der einzelnen Gesellschaftssegmente zum Ausdruck. Das Konstanzdiagramm, in dem auch die Moose und Flechten berücksichtigt sind, bietet das typische Bild. (Abb. 8.)

Geographische Verbreitung und Arealtypenspektrum

Die Verbreitung der *Pinus montana prostrata-Erica carnea*-Gesellschaft ist in ihrer reichen Ausbildung mit *Daphne striata* und *Rhodothamnus Chamaecistus* auf einzelne Gebiete der Alpen beschränkt. Schon von vorne herein stellen die *Pinus prostrata-*

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

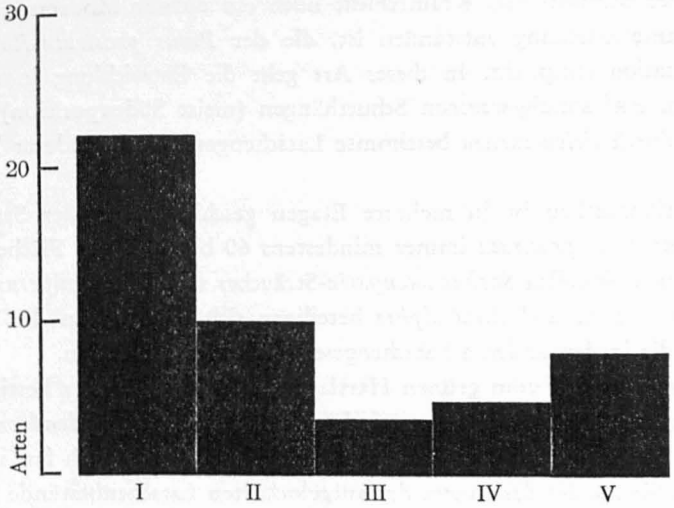


Abb. 8. Konstanzdiagramm der Pinus montana prostrata - Erica carnea - Ass.

Gesellschaften der Alpen ein Charakteristikum des Ost- und Mittelteiles dar (*P. montana prostrata* fehlt den eigentlichen Westalpen). *Daphne striata* und *Rhodothamnus Chamaecistus* kommen zusammen nur in den südöstlichen Kalkalpen und in einer kleinen Überlappungszone in den Nordalpen vom östlichen Allgäu bis zum Inn vor.

Die Verbreitung der Gesellschaft läßt sich insoferne schlecht verfolgen, als manche Autoren keine Abtrennung unseres thermophilen Typs vornehmen. Vareschi (1931) gibt aus der Hinterautaler Karwendelkette ein „*Pinus montana prostrata-Erica carna*-Gehölz" an, das im wesentlichen mit unserer Gesellschaft übereinstimmt. Wie der Verfasser beobachten konnte, kommt die Gesellschaft im ganzen Überschneidungsgebiete der Areale von *Daphne striata* und *Rhodothamnus Chamaecistus* in den nördlichen Kalkalpen in der hier geschilderten Zusammensetzung vor. In den Dolomiten ist die Latschenheide gleichermaßen ausgebildet, wie aus den Angaben bei Bojko (1931) zu entnehmen ist.

Die *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation und die *Pinus prostrata-Erica carnea*-Assoziation sind, wie wir sahen, durch lokalklimatische Einflüsse bedingte, einander entsprechende Ausbildungen der Zwergstrauch- bzw. Krummholzbestände. Da die beiden Gesellschaften durch eine Reihe gemeinsamer Arten miteinander verbunden sind, seien sie in ihrer pflanzengeographischen Stellung zusammen behandelt. Im Gegensatz zu den beiden folgenden Krummholztypen oder anderen Zwergstrauchgesellschaften (z. B. *Empetro-Vaccinion* oder *Loiseleurietum*) ist hier der süd-mitteleuropäisch-alpine bzw. dealpine Arealtyp vorherrschend. *Pinus prostrata* selbst, *Rhododendron hirsutum, Globularia nudicaulis, G. cordifolia, Daphne striata, Rosa pendulina* (dealpin), *Rhodothamnus Chamaecistus, Polygala Chamaebuxus* (dealpin), *Sorbus Chamaemespilus, Erica carnea* (dealpin), *Hieracium bifidum* (dealpin) und *Calamagrostis varia* gehören nebst den schon bei den Rasen genannten Arten, die sich hier

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

wiederfinden, alle zu diesem mitteleuropäischen bzw. südlich beeinflußten Arealtyp. Würde man nicht nach dem Gesichtspunkt der Abgrenzung auch physiognomisch gut charakterisierbarer Gesellschaften, sondern nach der geographischen Stellung diese Südlagen unserer Kalkalpenhänge, auf denen die besprochenen Artenkombinationen auftreten, behandeln, so ließen sich über weite Strecken hinweg bei Berücksichtigung des Arealtypenspektrums enge Zusammenhänge mit manchen Gesellschaften der zentralalpinen Trockentäler und der südalpinen bis mediterranen Gebiete aufdecken. Es liegt dies nicht im Rahmen dieser Arbeit; jedoch seien solche aus der Analyse der Arealtypenspektren sich ergebenden Beziehungen angedeutet, um auch bei der Einzeluntersuchung kleinräumiger Verhältnisse stets die Stellung der hier vorhandenen Ausbildungsform im gesamten Vegetationsbild zu verdeutlichen.

Die boreal-meridionalen Elemente mit ihrem Schwerpunkt in der montanen Region, wie sie durch *Vaccinium, Juniperus communis* oder *Sorbus aucuparia* verkörpert sind, treten gegenüber dem eben geschilderten Typ stark zurück. Sie erlangen dafür in den Gesellschaften anderer Exposition und fortgeschrittener Bodenentwicklung die Vorherrschaft.

c) Die *Pinus montana prostrata-Rhododendron hirsutum*-Assoziation

Sie kann in gewissem Sinn als Äquivalent der Nordlagen zur *Pinus-Erica*-Heide der Südlagen angesehen werden. Ganz trifft dies jedoch nicht zu, da sie hinsichtlich ihrer Stellung zur Vegetationsklimax schon weiter fortgeschritten ist als jene. Es sind hier schon mehr azidophile Arten vertreten und, soweit sie auch im *Erica*-reichen Latschenbestand vorhanden waren, fallen sie hier durch höhere Deckungs- und Soziabilitätsgrade mehr ins Gewicht. Als neue Arten treten z. B. *Vaccinium uliginosum* oder *Luzula silvatica* auf, Arten, die immer ziemlich saueren Boden beanspruchen und daher für den Stand der Vegetationsentwicklung kennzeichnend sind. Sonst ist die *Rhododendron-hirsutum*-Latschengesellschaft im wesentlichen durch das Fehlen der für die *Pinus*-Heide charakteristischen Arten bestimmt.

Die bis 20 cm dicke reichhaltige Moosdecke zeigt in allen Beständen große Einheitlichkeit. In den Stockwerkaufbau von *Hylocomium splendens* mischt sich *Pleurozium Schreberi*. Sie wechseln ab mit dichten Rasen von *Rhytidiadelphus triquetrus* oder *Barbilophozia lycopodioides*. Auch *Dicranum scoparium* ist reichlich vertreten. Weniger oft sind *Mylia Taylori, Bazzania trilobata* oder *Ctenidium molluscum* zu finden. Einige Flechten und Moose (hauptsächlich kleine Lebermoose), die epiphytisch auf abgestorbenen Holzteilen leben, sind hier nicht aufgeführt. Sie spielen gegenüber der im Boden wurzelnden Vegetation keine Rolle und stellen vom Mikroklima abhängige selbständige Biotope dar, deren Berücksichtigung im Rahmen dieser Arbeit zu weit führen würde.

Die Übereinstimmung der einzelnen herausgegriffenen Segmente ist gut; 10 Arten sind in jeder Aufnahme vertreten. Insgesamt sind in der Tabelle 59 Arten (40 Gefäßpflanzen und 19 Moose + Flechten) zu finden; der Durchschnitt beträgt bei den Gefäßpflanzen 16.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

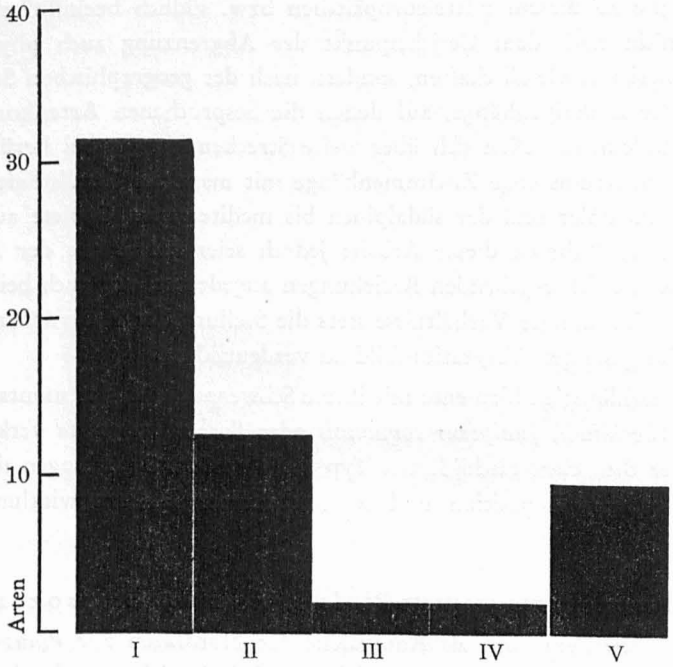


Abb. 9. Konstanzdiagramm der Pinus montana prostrata - Rhododendron hirsutum - Ass.

Die Vegetationsdeckung beträgt in der Moos- und Krautschicht immer 100%; in der Strauchschicht liegt sie bei durchschnittlich 85%. Die zur Erfassung aller Arten notwendige Fläche umfaßt im Durchschnitt 25—30 qm. Infolge der großen Einheitlichkeit und des dichten Vegetationsschlusses kann auf so wenigen Quadratmetern schon die ganze Artenkombination vorhanden sein. Die Steilheit des Hanges ist, da es sich meist um den unteren Teil der Geröllhalden handelt, nicht so extrem wie beim offenen Schutt. Ein geringer Neigungswinkel und somit ein ausgeglichenes Relief ist für das Aufkommen der *Pinus montana prostrata*-Gesellschaft aber keineswegs Voraussetzung.

Die Hauptausdehnung der Gesellschaft liegt im Untersuchungsgebiet zwischen 1650 und 1950 m. Vereinzelt können noch einigermaßen geschlossene Bestände bis zu 2100 m reichen, jedoch nur auf kompaktem Felsen; meist lockern sie sich aber — gerade auf Felsschutt — oberhalb zirka 1980 m schon so auf, daß nur noch einzelne Latschen mit fragmentarischem Unterwuchs vorhanden sind. Die untere Grenze wird auf Geröll weit herabgedrückt. Noch einige 100 m unterhalb der Waldgrenze entstehen im Verlauf der Schuttbesiedlung reich ausgebildete *Pinus prostrata*-Siedlungen, die jedoch, sobald der Untergrund genügend gefestigt ist, von dem in dieser Höhenzone herrschenden *Picea excelsa*-Wald allmählich abgebaut werden.

Die Verbreitung der Gesellschaft im Alpengebiet ist nur dadurch eingeschränkt, daß ihre Ausbildung mit bestimmten Bodenverhältnissen zusammenhängt. Eine annähernd neutral reagierende Bodenschicht in einer für die Wurzeln noch erreichbaren Tiefe ist

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

für manche Arten der Gesellschaft *(Rhododendron hirsutum, Sesleria coerulea, Dryas octopetala)* unbedingte Voraussetzung. So sind die Latschenbestände mit dem oben geschilderten Unterwuchs im wesentlichen an die Kalkberge der Alpen gebunden. Seit Kerner v. Marilaun (1863) sind ausführliche Angaben über den hier geschilderten Typ nur sehr spärlich vorhanden. Bei Vareschi (1931) ist ein „*Pinus montana f. prostrata*-Hauptgehölztyp" mit *Rhododendron hirsutum*-Unterwuchs erwähnt, und Aichinger (1933) beschreibt aus den Karawanken ein *Pinetum mughi calcicolum*, das unserer *Pinus montana-Erica carnea*-Gesellschaft gut entspricht.

d) Die *Pinus montana prostrata-Rhododendron ferrugineum*-Assoziation

Diese Latschengesellchaft stellt im Untersuchungsgebiet wie überhaupt in den nördlichen Kalkalpen das unter dem herrschenden Klima bei ungestörten Verhältnissen sich entwickelnde Endstadium der Vegetationsentwicklung auf Felsschutt in der subalpinen Höhenstufe dar. Durch fortwährende Humusablagerung, Versauerung des Bodens verschwinden die letzten kalzikolen Arten und machen solchen Platz, die auf extrem saueren Humussubstrat noch gut gedeihen können.

Auf meterdicker Humusunterlage gedeiht eine kräftige Moosschicht, die ständig in ihrem unteren Teil abstirbt, nach oben zu aber ungeschwächt weiterwächst. Zu den schon bei voriger Gesellschaft genannten Arten kommen hier noch dichte Rasen von *Ptilium crista-castrensis, Polytrichum juniperinum* und *P. attenuatum* hinzu.

In der Krautschicht herrschen azidophile Ericaceen vor. Unter den Vaccinien ist vor allem das an stark saueres Substrat gebundene *Vaccinium uliginosum* bemerkenswert. *Rhododendron ferrugineum* hat *Rh. hirsutum* ersetzt. Auch bei *Calamagrostis* wird *C. varia* durch *C. villosa* vertreten. Hervorgehoben seien ferner *Luzula silvatica, Crepis aurea, Euphrasia minima* und *Potentilla Tormentilla*. Sogar *Loiseleuria procumbens* kann an windexponierten Stellen vorhanden sein.

Die Strauchschicht wird fast ausschließlich durch *Pinus prostrata* ausgefüllt; nur *Sorbus aucuparia* kann hier und da die Latschen überragen. Im ganzen gesehen ist die Artenzusammensetzung sehr arm. Nur 11 Gefäßpflanzen kommen im Durchschnitt vor, während die Zahl der Moose stark angestiegen ist.

Nicht immer sind die beiden zuletzt geschilderten Gesellschaften gut voneinander abzugrenzen, vielmehr sind häufig Übergangszonen ausgebildet. So konnte im Tiefkar im Karwendel folgendes beobachtet werden: Am Fuß der Halde hat sich dort ein ausgedehnter Latschenbestand gebildet, der von außen her einen Unterwuchs von *Rhododendron hirsutum* und anderen Arten dieser Legföhrengesellschaft zeigt. Weiter nach innen zu bemerkt man aber nach raschem Übergang die Artenzusammensetzung der *Rhod. ferrugineum*-Latschengesellschaft. Nur im Inneren dieses Legföhrenbestandes konnte also die Vegetationsentwicklung bis zur Klimaxgesellschaft fortschreiten. In der zirka 15 m breiten Randzone hingegen können sich infolge von Überschüttungen mit Kalkgeröll und unter dem Einfluß des alkalisch reagierenden Rieselwassers noch kalzikole Arten und damit die *Rhododendron hirsutum*-reiche Latschengesellschaft halten. Auch die Humusanhäufung ist hier nicht so groß. Es bietet sich ein Bild, das man mit

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

einem *Sphagnum*-Hochmoor, das sich aus einem Flachmoor in die Höhe baut, vergleichen kann. Die Vorgänge, an denen beide Male die Moose entscheidenden Anteil haben, sind im Prinzip dieselben.

Die Höhenverbreitung dieser Gesellschaft ist enger als die der vorigen, sie dürfte bei 1650 m im Untersuchungsgebiet ihre untere Grenze finden und nicht höher als 1950 m reichen.

Geographische Verbreitung und Arealtypenspektrum

Die Verbreitung der Gesellschaft in den Alpen ist in den Kalkgebieten nicht groß, da es hier infolge der starken Zerrissenheit des Geländes nur an wenigen Stellen bis zum Ausreifen des Bodens und zur Entwicklung der entsprechenden Vegetation kommt. In den Zentralalpen hingegen tritt sie im Gegensatz zur vorigen Gesellschaft häufig auf, da dort die aus Silikatgestein entstandenen Böden, die schon als Rohböden sauer reagieren, weit verbreitet sind und so der *Rhododendron ferrugineum*-Latschengesellschaft wesentlich mehr Ansiedlungsmöglichkeiten gegeben sind. Seit Kerner v. Marilaun (1863) haben mehrere Autoren auf den verschieden gestalteten Unterwuchs von *Pinus prostrata* hingewiesen; ausführlich hat Aichinger (1933) die *Pinus*-bestände der Karawanken untersucht und ein *Pinetum mughi silicicolum* beschrieben, das unserer Gesellschaft sowohl seiner Artenzusammensetzung nach wie auch als Klimax der dortigen Höhenstufe entspricht.

Die hier auf Felsschuttuntergrund beschriebene *Pinus prostrata-Rhododendron ferrugineum*-Assoziation kommt im Untersuchungsgebiet auch auf Felsuntergrund und über Raibler Mergel in der gleichen Artenzusammensetzung vor. Sie stellt auch hier die bei ungestörter Vegetationsentwicklung erreichbare Klimax dar. Auf dem tiefgründig verwitternden Mergelboden der Raibler Schichten kommt zu der oben geschilderten Artenkombination noch *Pinus Cembra* in allerdings nur sehr lockerer Baumschicht hinzu.

Im Arealtypenspektrum der *Pinus montana prostrata-Rhododendron ferrugineum*-Assoziation (und auch der *Pinus-Rod. hirsutum*-Assoziation) überwiegen bei weitem die Arten des boreal-montanen Verbreitungstyps. *Sorbus aucuparia, Juniperus cummunis, Lycopodium annotinum, L. Selago, Calamagrostis villosa, Luzula silvatica, Vaccinium uliginosum, V. Myrtillus, V. Vitis-idaea, Arctostaphylos alpina, Melampyrum silvaticum* und *Oxalis Acetosella* gehören unter den Gefäßpflanzen im wesentlichen diesem Verbreitungstyp an. Auch die angeführten Moose zeigen eine gleiche Gesamtverbreitung. So sind *Hylocomium splendens, H. umbratum, Rhytidiadelphus triquetrus, Ptilium crista-castrensis, Pleurozium Schreberi, Dicranum scoparium* und *Ctenidium molluscum* panboreale Waldmoose, die immer bis in die mittlere und obere Bergwaldregion hinaufgehen. Auch *Polytrichum juniperinum* und *P. attenuatum* sind im kühlgemäßigten Klima verbreitet. Die Gattung *Lophozia (Barbilophozia)* ist ebenfalls panboreal auf der Nordhemisphäre und *Thuidium tamariscinum* in den mitteleuropäischen Wäldern weit verbreitet. Süd-mitteleuropäische oder alpigene Elemente kommen gegenüber diesen herrschenden Arten fast überhaupt nicht zur Geltung.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

So unterscheiden sich diese Latschenbestände hinsichtlich der Zusammensetzung ihres Arealtypenspektrums maßgeblich von den *Erica*-reichen Gesellschaften: Die Areale ihrer Komponenten weisen auf die borealen Waldgebiete der Nordhemisphäre hin; jene hingegen stehen arealmäßig in deutlicher Beziehung zu Formationen der mediterranen Region.

Der Boden der Pflanzengesellschaften

Im vorhergehenden Teil der Arbeit wurden die auf Gerölluntergrund ausgebildeten Pflanzengesellschaften nach ihrer artlichen Zusammensetzung und ihren allgemeinen Standortsbedingungen geschildert. Zugleich wurden die beschriebenen Vegetationseinheiten auf Grund der Beobachtungen an der Pflanzendecke in ein Reihenschema gestellt, das mit den auf unbesiedeltem Substrat sich allmählich einstellenden Anfangsgesellschaften beginnt, über deren Folgegesellschaften zum Endstadium der Entwicklung führt und so den zeitlichen Verlauf der Sukzession auf Kalkgeröll im Untersuchungsgebiet in seinen Hauptzügen wiedergibt. Die aus diesen Untersuchungen hervorgegangenen Ergebnisse sind indirekt gewonnen; es handelt sich einesteils um Folgerungen aus dem räumlichen Nebeneinander auf die zeitliche Nacheinanderfolge und anderenteils um Analogieschlüsse aus bekannten Vorgängen. Eine direkte Beweisführung mit Hilfe von Dauerquadraten, deren Änderung der Artenzusammensetzung innerhalb größerer Zeiträume ein unmittelbares Ablesen der Entwicklungsvorgänge gestattet, war in den beiden zur Verfügung stehenden Jahren nicht möglich. Jedoch stand ein Weg offen, der eine beweiskräftige Begründung des aufgestellten Entwicklungsschemas ermöglicht, nämlich der des Studiums der Umweltbedingungen, insbesondere der Bodenverhältnisse der einzelnen Pflanzengesellschaften. Die Zusammensetzung und die Eigenschaften des Bodens sind keineswegs stabil und rein statischer Natur. Vielmehr unterliegt jeder Boden einer fortgesetzten Umwandlung in physikalischer und chemischer Hinsicht, für deren Ablauf in einer bestimmten Richtung das herrschende Klima einen wichtigen Faktor darstellt. Die in unserem humiden, gemäßigt warmen Klima bei dieser Entwicklung des Bodens sich abspielenden Vorgänge sind im wesentlichen folgende: Fortschreiten der mechanischen und chemischen Verwitterung des Mineraluntergrundes, Anhäufung von organischem Humusmaterial aus den abgestorbenen Pflanzenteilen, mehr oder minder starke Zersetzung desselben, Auswaschung der leicht löslichen Mineralsalze des Bodens (vor allem der die basische Reaktion des Bodens bedingenden Erdalkalikarbonate), dadurch hervorgerufene Versauerung und Nährstoffarmut des Bodens. Diese Entwicklung, die durch die bodenkundliche Forschung immer wieder bestätigt wird, bleibt natürlich nicht ohne Einfluß auf die Pflanzendecke, deren Abhängigkeit z. B. gerade von der Reaktion des Wurzelsubstrats, dem Nährstoffgehalt oder der Tiefgründigkeit des Bodens bekannt ist. Im Laufe der Zeit ändert sich je nach der Bodenveränderung auch die Zusammensetzung der Pflanzendecke. Ein ständiges Verschwinden und Neuauftauchen von Arten ist die Folge.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Umgekehrt übt aber auch der Pflanzenwuchs (zusammen mit der Fauna des Standorts) eine entscheidende Wirkung auf die Bodenbildung aus. Durch die Verschiedenartigkeit der Nährstoffbedürfnisse, der Durchwurzelungsart oder vor allem durch den Unterschied der aus ihren abgestorbenen Teilen hervorgehenden Humusstoffe bildet die Pflanzendecke zusammen mit dem geologischen Untergrund und den Klimabedingungen den dritten entscheidenden Faktor der Bodenbildung. Die Bodenschicht und ihr pflanzlicher Bewuchs stehen in innigster gegenseitiger Abhängigkeit, so daß der Ablauf einer zeitlichen Sukzession aus einem ständigen Wechselspiel von Ursache und Wirkung zwischen Pflanze und Boden besteht. Unter dem Einfluß des Allgemeinklimas wie auch dessen lokalen Abänderungen strebt dieser so eng ineinander verflochtene Komplex einem Gleichgewichtszustand zu. Bleibt die Triebkraft für diese Vorgänge, nämlich das Klima, konstant und machen sich im Entwicklungsablauf keine stark hemmenden Einflüsse geltend, so erreicht das System Boden — Pflanze — Klima allmählich oder in sprunghaften Schritten, schließlich den Punkt, wo alle Vorgänge in einem ausgewogenen Gleichgewichtszustand sich befinden und somit das Endstadium verwirklicht ist. Vielfach ist aber, insbesondere im steilen und zerrissenen Gebirgsgelände eine solche ungehemmte Entwicklung nicht möglich. Die Zeitdauer, die eine Schutthalde ohne Pflanzenwuchs bis zu ihrer Bedeckung mit der Endgesellschaft braucht, ist nicht so lang, um schon Klimaänderungen einzuschließen und damit Verschiebungen in der Entwicklungsrichtung hervorzurufen. Hingegen ist es die Ungunst der örtlichen Verhältnisse, die ein Fortschreiten der Reifungsvorgänge durch erneute Überschüttung oder ständige Neutralisierung des versauernden Substrats durch Kalkmaterial sehr verlangsamt. Über weite Stellen hinweg halten sogar die hemmenden Einflüsse dem Entwicklungsprozeß die Waage, so daß die betreffenden Standorte nur Dauergesellschaften wie z. B. das *Firmetum* der Schutthalden alpiner Höhenlage beherbergen können. Ein Gleichgewichtszustand ist hier auch eingetreten, jedoch nicht durch allmähliches Ausbalanzieren der Vorgänge, sondern infolge der das normale Fortschreiten der Entwicklung aufhaltenden Milieuverhältnisse. Diese häufigen Störungen sind auch der Grund, warum gerade im Gebiet der nördlichen Kalkalpen vollständig ausgereifte Endstadien über Geröll nur an wenigen Stellen schön ausgebildet angetroffen werden. Dort aber, wo sie erreicht sind, ist auf absehbare Zeit hinaus keine Änderung der Verhältnisse durch aus ihnen selbst heraus kommende Ursachen mehr möglich. Vegetation und Boden befinden sich mit dem Klima im Gleichgewicht. Von zwei Seiten aus ist es möglich, diese Entwicklung zu analysieren: Durch die Betrachtung der artlichen Zusammensetzung der Pflanzendecke und ihre Formierung zu Gesellschaften einerseits und durch die Analyse der auftretenden Bodenzustände andererseits. Durch die Synthese der Ergebnisse beider Untersuchungsrichtungen wird der Blickpunkt für die Gesamtschau der Vorgänge geschaffen.

1. Morphologie der Bodenprofile und ihre Entwicklung im Laufe der Sukzession

Bei den Standorten der offenen Schuttgesellschaften kann man nur insoferne von Boden sprechen, als damit die oberste Verwitterungsschicht der Erdrinde bezeichnet

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

wird. Sonst ist nur eine Einteilung des Profils in mehr oder weniger feinerdereiche Schichten vorzunehmen. Die Stoffproduktion der noch sehr verstreut wachsenden Arten ist gegenüber der großen Menge anorganischen Feinmaterials unbedeutend und kommt nur in einer minimalen Humusanreicherung zur Geltung. Eine Änderung der Bodenreaktion ist hiermit nur in wenigen Fällen verbunden, wie auch durch die Schuttpflanzen das ganze Bodenprofil kaum verändert wird, sondern höchstens eine gewisse Festigung des Substrats eintritt.

Mit dem Auftreten der ersten Rasenpioniere verändert sich jedoch das Bild viel stärker. Spaliersträucher und Horstseggen sammeln in ihrem Zweig- und Stengelgeflecht Feinmaterial und sind, wie *Dryas octopetala* vor allem, bedeutungsvolle Humusproduzenten. Dieses organische Material wird in den Schutt eingeschwemmt und lagert sich unter den Pflanzen selbst ab. Die chemische Verwitterung der Kalkbrocken der Unterlage geht infolge der Löslichkeit des Kalkes in bikarbonathaltigem Wasser weiter, so daß sowohl durch ständige Durchtränkung der Unterlage wie auch durch Überwehung mit Kalkfeinmaterial die entstehenden Humuspolster in ihrer ganzen Mächtigkeit mit $CaCO_3$ abgesättigt werden. Da das Muttergestein aus reinem Kalk besteht, kann es für die Bodenbildung außer dem in Lösung gehenden Kalk nur wenig beisteuern. Die physikalische Verwitterung wird unter der die Geröllbrocken bald dicht bedeckenden Vegetationsschicht praktisch auf Null herabgesetzt, da die Bewegung des Gerölls mit der zunehmenden Pflanzenbesiedlung aufhört. Nur soweit Kieselsäure und Sesquioxyde von Eisen oder Aluminium im Wettersteinkalk vorhanden sind, beeinflußt das Geröllmaterial von sich aus noch die Bodenbildung. Sie werden in den Anfangsstadien der Rasenbildung, wenn sie durch Verwitterung freigelegt sind, durch die im ganzen Boden anwesenden Erdalkalikarbonate, die eine basische, mindestens aber neutrale Reaktion des Substrats bedingen, gefällt und bleiben in Gelform an Ort und Stelle. Der Kalkgehalt verhindert —, soweit es sich schon um sehr feine Phasen handelt —, daß der Humus in Lösung geht und flockt ihn noch am Entstehungsort aus. Durch ihre grobdisperse Aufteilung bewirken die Humusstoffe eine günstige, locker-krümelige Bodenstruktur. Seinen ganzen Eigenschaften nach ist dieser Humus als milder, adsorptiv abgesättigter Humus (= Mullhumus im Sinne von Frei, 1944) anzusprechen. Seine Farbe, die auch bestimmend für die des Gesamtbodens ist, ist braunschwarz bis schwarz.

In diesem Anfangsstadium der Rasengesellschaften haben wir also (namentlich beim *Firmetum*) eine mäßig mächtige (zirka 5—10 cm) Bodenschicht, die in ihrem oberen Teil größtenteils aus Humus besteht und in die sich nach unten zu Kalkgesteinsbrocken mischen, bis sie schließlich in den nur aus Kalkgeröll bestehenden Untergrund übergeht, in den nur noch eine geringfügige Infiltration von Humusmaterial stattgefunden hat. Das sehr kräftige Wurzelwerk durchzieht in dichtem Geflecht das ganze Profil, erstreckt sich auch noch in den Mutterboden hinein und fördert dadurch dessen Durchmengung mit Humus. Zumeist liegt über dem als A_1 zu bezeichnenden Horizont noch eine höchstens 3 cm dicke Schicht aus mildem Rohhumus oder noch gar nicht in Verwesung übergegangenen Pflanzenteilen. Zufolge seiner ganzen Eigenschaften ist dieses

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

reine A-C-Bodenprofil als Typ des Humuskarbonatbodens [1]) zu bezeichnen. Dieser Boden des Anfangs-*Firmetum* nimmt insoferne eine Sonderstellung unter den Humuskarbonatböden ein, als wegen der großen Reinheit des geologischen Ausgangsmaterials sein tonig-lehmiger Anteil minimal ist, der Humusanteil also bei weitem überwiegt. Dieses unterscheidet ihn von Böden des gleichen Typs, die auf den Kalkfelsen des Jura oder über dem Muschelkalk Westdeutschlands ausgebildet sind. Auch die Humuskarbonatböden der basischen Rasengesellschaften der Zentralalpen haben einen viel größeren Gehalt an Tonkomplexen und mehr „erdige" Beschaffenheit (siehe Braun-Blanquet und Jenny 1926), was auf Unterschiede des Ausgangsmaterials zurückzuführen ist. In den Zentralalpen sind mergelige Kalke oder überhaupt Gesteine mit großem Kalkgehalt, die aber außerdem noch Kieselsäure, Eisen, Aluminium u. a. enthalten, viel häufiger als in unseren triassischen Außenketten. Hinzu kommt, daß dort durch mannigfache Wechsellagerung und gegenseitige Durchdringung der Schichten eine Einschwemmung ortsfremden Materials möglich ist, was in unserem Untersuchungsgebiet nicht der Fall ist.

Im Zuge der Weiterentwicklung beginnen nun Veränderungen des Bodens, die am Profil des reifen *Firmetum* oder des *Seslerieto-Semperviretum* schön ausgeprägt sind. Wenngleich die relativ niedrigen Temperaturen chemische Reaktionen sehr verlangsamen, wird doch im Laufe der Zeit durch das reichlich in die Tiefe dringende Niederschlagswasser der Kalk der oberen Bodenschichten allmählich ausgewaschen. Durch dieses Wegführen der Ca-Ionen geht die Reaktion des Bodens in den saueren Bereich über. Dadurch verliert der Boden seine lockere Krümelstruktur; er lagert sich dichter zusammen und bietet für die Pflanzenwurzeln und die Mikroflora ein ungünstigeres Substrat. Im reifen *Firmetum* kann man deshalb ohne weiteres in der ganzen Tiefe des A-Horizonts fest gepackte Stücke aus dem Boden herausschneiden, ohne daß sie zerfallen. Nur die oberste Schicht, der Übergang zum A_0 des Profils und dieser Horizont selbst ist noch locker gelagert. Eine weitere Folge der Entwicklung ist die, daß die spärlich vorhandenen Aluminium- und Eisenhydroxyde, wie auch schon gebildete Tonkomplexe in Lösung gehen können. Parallel zu diesen Vorgängen läuft eine ständige Neuproduktion von Humus durch absterbende Pflanzenteile. Seine Zersetzung hält bei den niedrigen Temperaturen und der großen Feuchtigkeit mit der Ablagerung nicht mehr Schritt, so daß die Anhäufung von sauerem Rohhumus beginnt. Für ein ausgereiftes *Firmetum* ist so folgendes Profil typisch: Unter einer zirka 3 (—5) cm dicken A_0-Schicht kommt ein 15—25 (—35) cm mächtiger A_1-Horizont. Er ist fast völlig entkalkt; nur noch kleinste Kalkkörnchen, vielfach kalkhaltige Schalen von Bodentierchen und minimale Spuren gelösten Kalks sind vorhanden. Im übrigen besteht er aus humoser Substanz und lebenden Wurzeln. Diese durchflechten die obere 5—10 cm tiefe Schicht meist stärker, so daß eine gewisse Zweiteilung des A_1-Horizonts zu sehen ist. Die Bestandteile sind äußerst fein zerteilt, so daß der Boden im nassen

[1]) Meist wird der Ausdruck mit Rendzina gleichgesetzt; es scheint dem Verfasser aber besser für die im Untersuchungsgebiet herrschenden Verhältnisse den Begriff Humuskarbonatboden anzuwenden; denn dadurch sind die Hauptbestandteile dieses Bodentyps gut ausgedrückt, und zudem bedeutet Rendzina im eigentlichen Sinn (Glinka 1914) einen zähen, tonigen Boden, was den hier beschriebenen Böden nicht entspricht.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Zustande eine fett-schmierige, scheinbar tonige Beschaffenheit annimmt. Die Farbe ist im trockenen Zustande nicht mehr schwärzlich, sondern dunkelbraun, bisweilen sogar heller. Zum Teil ist diese Braunfärbung darauf zurückzuführen, daß das bisher locker an die Kieselsäure gebundene Eisen infolge Fehlens der Ca-Ionen davon frei wird und als oxydierte Form färbend in Erscheinung tritt; doch spielen auch durch das Auslaugen des Kalkes hervorgerufene Humusumwandlungen bei dieser Farbänderung eine Rolle. Der AC-Horizont ist gut ausgebildet und leitet zum reinen Mutterboden über. Eine Ausbleichungs- oder Anreicherungszone ist nirgends ausgebildet.

Im *Seslerieto-Semperviretum* des Untersuchungsgebiets stellen sich die Verhältnisse ebenso dar, die Humusanhäufung kann hier sogar noch größere Fortschritte gemacht haben. Aus diesem erhellt, daß das *Ses.-Semp.* des Untersuchungsgebiets zufolge seiner Bodenbildung durchaus als Folgegesellschaft der *Carex firma*-Gesellschaft in seinem oben geschilderten Anfangsstadium angesehen werden kann. Allerdings müssen die lokalklimatischen Bedingungen dafür günstig sein; als unbedingtes Folgeglied des *Firmetums* in der zur Klimax führenden Sukzessionsreihe darf es daher keinesfalls aufgefaßt werden.

Wollen wir die in diesen reifen Rasengesellschaften verwirklichten Bodenverhältnisse typologisch einstufen, so sprechen wir am besten von degradierten Humuskarbonatböden.

Die Bodenprofile der *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation und der *Pinus prostrata-Erica carnea*-Assoziation haben viele Eigenschaften gemeinsam, sie sind nur graduell verschiedene Ausbildungen des gleichen Typs. Bei nicht zu enger Fassung des Begriffs Humuskarbonatboden sind sie als seine degradierten Stadien aufzufassen. Im Gegensatz zum Rasen überwiegt hier der schlecht zersetzte Rohhumusanteil. Der Boden der Steinröselgesellschaft hat eine unregelmäßige Oberfläche. Dies ist hauptsächlich auf die verschieden starke Humusablagerung der Komponenten zurückzuführen. Unter den Zwergsträuchern ist nämlich der Anteil des schlecht zersetzlichen Materials ziemlich hoch, so daß sie bald höher als ihre Umgebung gelagert sind. Das Bodenprofil ist somit nicht wie bei anderen Gesellschaften auch auf kleinem Raume einheitlich, sondern wechselt in seiner Ausbildung. So kann der A_0-Horizont überhaupt fehlen oder über 5 cm mächtig sein. Der A_1-Horizont kann sich in seiner Zusammensetzung der des Rasens nähern und nur 10 cm tief sein. Er kann aber auch 20—30 cm erreichen und zum großen Teil aus bereits versauertem Rohhumus bestehen. Die Durchwurzelung ist meist gut. Der Übergang zum reinen C-Boden erfolgt allmählich, die aufgelagerte Humusdecke ist nicht so scharf wie beim Rasen davon zu trennen. Ein A_2- oder B-Horizont fehlt. Die Farbe des Bodens ist in den oberen Lagen bräunlich und geht nach der Tiefe zu in braunschwarz über.

In der *Pinus-Erica*-Heide setzt sich die in den *Ericaceen*-„Bülten" der Steinröselgesellschaft angedeutete Entwicklung weiter fort. Durch die hier vorhandene Moosschicht und das verstärkte Anfallen abgestorbener Zweig- und Blatteile *(Vaccinium, Rhododendron, Pinus montana)* ist der A_0-Horizont mächtiger geworden. Eine 5 bis 10 cm dicke, nicht oder nur wenig zersetzte Laubstreudecke ist die Regel. Darunter

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

kommt die Hauptwurzelschicht, die im oberen Teil rohhumusartig ist. In tieferen Lagen beginnt dann bereits die Vermischung der feinzersetzten Humusteile mit den Kalkbrocken des Geröllunterbrundes. Der gesamte A-Horizont kann im Zentrum der Latschenstöcke 40 cm Mächtigkeit erlangen. Kalk ist namentlich in den tieferen Schichten noch vorhanden.

Bei den *Pinus-Rhododendron*-Assoziationen wird deutlich, daß bei fortschreitender Bodenreifung das Profil nicht nach unten an Tiefe gewinnt, sondern nach oben zu in die Höhe wächst. Diese Entwicklung unterscheidet diese in subalpiner Höhenlage entstehenden Böden sehr wesentlich von anderen Bodenbildungsvorgängen. Während sonst bei der auf Rohboden beginnenden Pflanzenbesiedlung der Untergrund in immer größere Tiefen aus Muttergestein zu Erdreich, zu Verwitterungskrume umgeformt wird, spielen hier auf Kalkfelsschutt solche Vorgänge nur eine untergeordnete Rolle. Schon mit der Besiedlung des Geröllfeldes durch die Arten der offenen Schuttgesellschaften ist, abgesehen von der tief hinabgehenden Bewurzelung von *Pinus montana*, die maximale Wurzeltiefe erreicht. Ist die durchwurzelte Schicht erst einmal mit Humusstoffen durchmengt, so baut sich die Bodenschicht nur mehr weiter in die Höhe und die Beschaffenheit der unteren Lagen bleibt im wesentlichen unverändert. Zufolge der hohen Stoffproduktion und der durch die klimatischen Verhältnisse sehr unterdrückten Zersetzungstätigkeit häuft sich eine immer mächtiger werdende Schicht abgestorbenen Pflanzenmaterials an. Mit Ausnahme der Zufuhr von Mineralstaub wird die Bodenneubildung in diesem Stadium ausschließlich von der Vegetation getragen. So kommen die mächtigen Humusanhäufungen zustande, die für die *Pinus prostrata-Rhododendron hirsutum*-Assoziation und insbesondere für die *Pinus-Rhod. ferrugineum*-Assoziation bezeichnend sind.

Die Auswaschung des Kalks ist hier im A-Horizont vollständig geworden. Unter den Legföhren mit *Rhod. ferrugineum*-Unterwuchs zeigt das Profil folgende Schichtung: Die dichte Moosschicht geht ohne scharfe Grenze in den A_0-Horizont über. Er ist bis über 15 cm mächtig und besteht aus fast nicht zersetzten Blatt-, Zweig- und Stengelteilen, deren Herkunft noch zu erkennen ist. Die obersten Lagen sind etwas lockerer, nach unten zu haben sie ein blätterig verdichtetes Gefüge. Hier sowie auch weiter in der Tiefe durchspinnen weiß-graue Pilzmyzelien die Ablagerungen und tragen zum dichten Zusammenhalt bei. Weiter in der Tiefe ist die Zersetzung stärker, der A_1-Horizont beginnt. Das Material ist schon stark vermodert, stellenweise mehr oder minder verfilzt, aber doch locker gelagert. In größerer Tiefe überwiegt äußerst feines Humusmaterial. Trocken ist es staubförmig und pulvrig, im naturfrischen Zustand feintorfig. Das Wurzelwerk durchzieht hauptsächlich den oberen Teil dieser Schicht. In alten Beständen wird von dieser den Mutterboden überlagernden Schicht eine Mächtigkeit von über 2 m erreicht. Die Durchschnittstiefe dieses A_1-Horizonts ist mit 1 m anzusetzen. In der Tiefe mischen sich wenig angegriffene Kalkfelsbrocken des Untergrundes in den Humusboden, so daß eine Übergangszone zum Muttergestein gebildet wird. Eine sichtbare Ausbleichung des untersten Teils des A-Horizonts, die die Abtrennung eines typischen A_2-Horizonts ermöglichen würde, ist nicht festzustellen.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Podsolerscheinungen sind also auch in diesem Endstadium der Vegetationsentwicklung nicht vorhanden, vielmehr lagert stets der mächtige A-Horizont direkt auf dem ursprünglichen Schuttboden auf. Die Farbe des feinen Modermaterials schwankt von braun bis rotbraun. Vor allem die in der Zersetzung am weitesten fortgeschrittenen Schichten mit schon kolloidalem Humusmaterial und stark sauerer Reaktion sind manchmal direkt braunrot gefärbt. So erfolgt im Verlauf der Bodenreifung ein charakteristischer Farbwechsel von schwarz über schwarzbraun nach braunrot.

Nach der jüngsten Humussystematik von Frei (1944), wäre unsere zuletzt besprochene Ablagerung als „chemogener, holorganischer Morhumus" [1]) einzustufen. Vergleiche mit den bei anderen Autoren (Graf Leiningen 1909, Schreckenthal-Schimitschek 1935) geschilderten Humusformen sind zufolge deren weiter Begriffsfassung nicht möglich.

2. Physikalische Untersuchungen

Zur genaueren Charakterisierung der im Laufe der Sukzession durchlaufenen Entwicklungsstadien wurden an verschiedenen Schuttstandorten, im gut ausgebildeten *Firmetum* und im Klimax-Legföhrenwald mit *Rhododendron ferrugineum* Bestimmungen des Erd- und Porenvolumens sowie des Wassergehalts und der Wasserkapazität durchgeführt. Dabei fand die bei Burger (1922) geschilderte Methodik unter Berücksichtigung von Lüdi und Luzzatto (1935) und Lüdi (1948) Anwendung.

Tabelle 1	A	B	C	D
Trockengewicht von 1000 ccm in g	935	1505	1173	1028
Wassergehalt des frischen Bodens in Gewichtsprozent des Frischbodens	3	4	4	5
Wassergehalt des Bodens bei maximaler Sättigung in Gewichtsprozent des Maximalgewichts	5	7,5	10	11
Wassergehalt des Bodens bei maximaler Sättigung in Gewichtsprozent des Trockengewichts	6	9	11	12

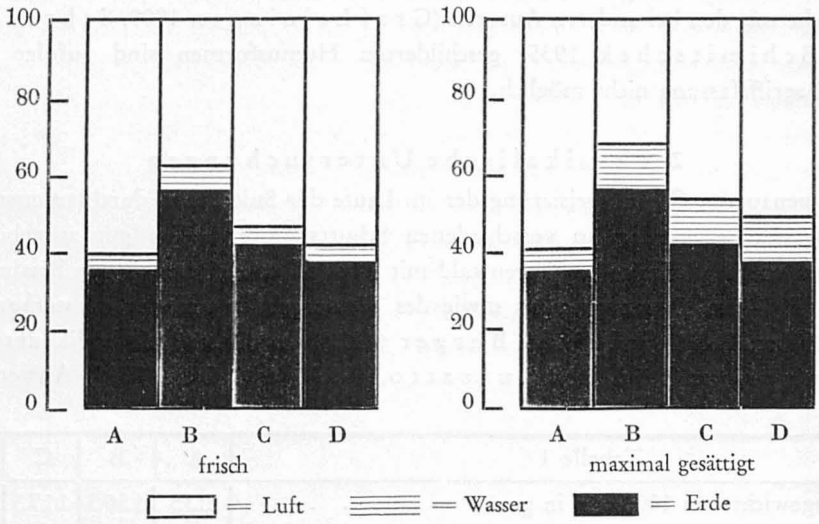
(Durchschnittswerte aus je 5 Proben)

In Tabelle 1 sind zunächst Werte von vier verschiedenen Schuttstandorten (ausreichend mit Wasser versorgte Geröllhalden unterhalb des Frauenalpkopfes am Schachen in zirka 1850 m Höhe) aufgeführt, die als Besiedlung das *Thlaspeetum rotundifolii* bzw. *Petasitetum paradoxi* tragen. Die Mengen des jeweils festgehaltenen Wassers stehen in deutlicher Abhängigkeit vom Feinerdegehalt der betreffenden Stelle. Die Proben A stammen von einer Schuttstelle, die sehr beweglich ist und äußerst wenig Feinmaterial enthält; die Entnahmestellen der Proben B sind ähnlicher Natur und haben etwas dichtere Pflanzenbesiedlung. Die unter C und D vereinigten Proben entstammen Stellen, deren Geröllmaterial eine geringere Größe (1—3 cm) als A oder B

[1]) Frei verwendet den Begriff „Morhumus" = saurer, adsorbtiv nicht gesättigter Humus zum Unterschied gegenüber „Mullhumus" = milder, adsorbtiv abgesättigter Humus von höchstens schwach saurer Reaktion.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

(2—5 cm) und hohen Feinerdegehalt aufweist. Die hier gefundenen Wasserkapazitäten von 11 bzw. 12% sind die höchsten, die vom Verfasser überhaupt auf extremen Geröllfeldern gefunden wurden. Daß die vom frisch und vom maximal gesättigten Boden gegebenen Zahlen nicht allzusehr differieren, geht darauf zurück, daß am Tag vor der Probeentnahme ein leichter Regen niedergegangen war. Über die volumenmäßige Verteilung von Erde, Wasser und Luft in den gleichen Schuttböden gibt Tabelle 2 Aufschluß. Die gute Durchlüftung und die geringe Wassererfüllung der Schuttböden kommt in ihr schön zum Ausdruck.



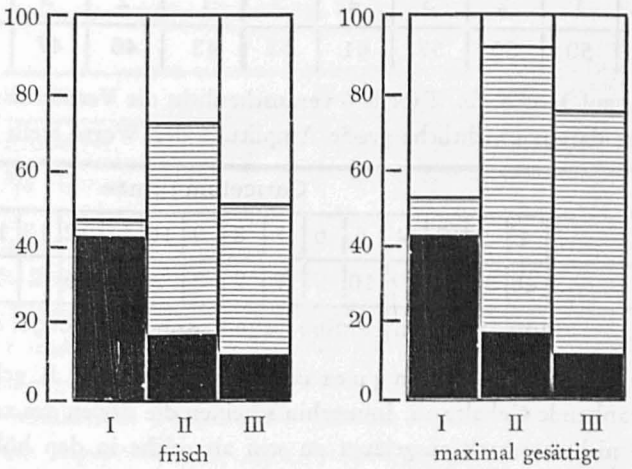
Tab. 2 Volumenverteilung in verschiedenen Schuttböden

Tabelle 3	A	B	C
Spezifisches Gewicht	2,7	2,1	1,4
Trockengewicht von 1000 ccm in g	1160	362	160
Wassergehalt des frischen Bodens in Gewichtsprozent des Frischbodens	4	59	70
Wassergehalt des Bodens bei maximaler Sättigung in Gewichtsprozent des Maximalgewichts	9	68	77
Wassergehalt des Bodens bei maximaler Sättigung in Gewichtsprozent des Trockengewichts	10	110	370

Tabelle 3 zeigt nun die drei markantesten Sukzessionsstadien in ihren physikalischen Daten zusammengestellt. Rubrik A gibt den Durchschnittswert der oben geschilderten Schuttstandorte, B die Mittelwerte von 4 Proben aus dem A-Horizont eines ausgereiften *Firmetum*-Bodens und C die Daten der Humusschicht der Klimax-Latschengesellschaft (ebenfalls 4 Proben). Schon im spezifischen Gewicht kommt der

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

große Unterschied der drei angeführten Bodentypen deutlich zum Ausdruck. Nur der Schuttrohboden ist größenordnungsmäßig mit normalen Böden zu vergleichen, während die niedrigeren Werte von B und C nur mit Daten von zentralalpinen Zwergstrauchgesellschaften (Lüdi 1948, Schreckenthal-Schimitschek 1935) gleichzustellen sind. Die Zahlen des jeweiligen Wassergehalts lassen ebenfalls die Sonderstellung des Gesteinsschuttes gut erkennen. Die durch den hohen Humusgehalt der Böden B und C sehr gesteigerte Wasserkapazität liegt mit ihren Werten weit über denen von normalen mineralischen Böden (30—40% des Maximalgewichts). Die geringen Zahlenunterschiede zwischen dem Wassergehalt des Frischbodens und des maximal gesättigten Bodens zeigen die gute Wasserspeicherung dieser Humusböden an (dem Tag der Probeentnahme des Frischbodens ging über 1 Woche niederschlagsfreien Wetters voran).



Tab. 4. Volumenverteilung im Schuttrohboden, im Boden des Firmetum und der Pinus montana - Rhododendron ferrugineum - Ass. Zeichenerklärung siehe Tab. 2.

Bei der Volumenverteilung der Bodenbestandteile (Tabelle 4) fällt der Schuttrohboden durch seinen hohen Anteil fester Stoffe und seine gute Durchlüftung auf. Beim *Firmetum*-Boden und Latschenhumus tritt der Prozentsatz festen Bodens stark zurück; die enorme Wasserkapazität kommt schön zum Ausdruck. Während bei maximaler Wassersättigung die Luft weitgehend aus den Poren verdrängt wird, nimmt sie doch im naturfrischen Zustand im Boden der Latschengesellschaft 50% des Gesamtraumes ein. Wie schon oben erwähnt, stehen die Werte der Latschengesellschaft auf einer Stufe mit denen subalpiner Zwergstrauchgesellschaften (z. B. *Empetretum* bei Lüdi 1948 oder *Rhodoreto-Vaccinietum* bei Frei 1944). Die Verhältnisse im *Firmetum*-Boden gleichen sehr denen des *Dryadetum* bei Lüdi (1948). Annähernd geringe Werte wie in unserem Schuttboden treten höchstens in lockeren, kiesig-sandigen Böden der Flußniederungen auf; so gibt Schretzenmayr (1950) für unbesiedelten Sand auf Isarschottern eine Wasserkapazität von 21,8 Volumenprozent an.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

3. Chemische Untersuchungen

a) Kalziumkarbonatgehalt

Sowohl für diese Untersuchungen wie auch für die nachfolgend geschilderten wurde stets nur die Feinerde (< 2 mm Korndurchmesser) des betreffenden Bodens verwendet. Die Bestimmung des Gehalts an Kalziumkarbonat erfolgte im Passon-Apparat mit kalter verdünnter Salzsäure. Für den beweglichen Kalkschutt, also das *Thlaspeetum* und das *Petasitetum* wurden Werte zwischen 80 und 95% $CaCO_3$ gefunden. Über das *Dryopteridetum Robertianae* und *Salicetum retusae-reticulatae,* wo infolge des durch die dichtere Besiedlung ansteigenden Humusgehalts die Zahlen bis unter 50% sinken, gibt Tabelle 5 Aufschluß. In der Humusschicht unter den Spalierweiden nimmt

Tabelle 5	Dryopteridetum Robertianae					Salicetum retusae-reticulatae				
Probe Nr. . . .	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
% $CaCO_3$ . .	50	50	57	61	63	43	46	47	52	65

der Kalkgehalt bis auf 3—5% ab. Tabelle 6 veranschaulicht die Verhältnisse im Bereich des *Firmetum.* Die daraus ersichtliche große Amplitude der Werte stellt keinen Son-

Tabelle 6	Caricetum firmae																
Probe Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
% $CaCO_3$	48	34	31	17	10	9	7	7	3	3	3	2,5	2	2	1,5	1	1
	Pionierstadien				alpine Lage				subalpine Lage, ausgereift								

derfall dar, denn auch Braun-Blanquet und Jenny (1926) z. B. geben zwischen 92 und 11% schwankende Gehalte an. Immerhin scheinen die Böden des zentralalpinen *Caricetum firmae* nicht so stark ausgelaugt zu sein als solche in den höhere Niederschläge empfangenden Alpenrandgebieten (Lüdi 1928 b bis 0% $CaCO_3$!). Das *Seslerieto-Semperviretum* des Untersuchungsgebietes schließt sich mit durchschnittlich 2—4% den Zahlen vom ausgereiften *Firmetum* eng an; Werte anderer Bestände dieser Gesellschaft in den nördlichen Kalkalpen stimmen hiermit gut überein (so Lüdi 1948 2,5% $CaCO_3$). In den Heidegesellschaften wurde des öfteren auch im Humusboden 0,5—4% $CaCO_3$ gemessen. Schon in den Latschenbeständen mit *Rhododendron hirsutum* aber ist der gesamte A-Horizont praktisch kalkfrei. Erst in der Übergangszone des Bodenprofils der Latschengesellchaften steigt der Gehalt wieder an, um im C-Boden die Werte des Kalkschutts zu erreichen.

b) Humusgehalt

Er wurde nach der für ökologische Zwecke brauchbaren Methode der Glühverlustbestimmung ermittelt. Bei kalkhaltigen Proben wurde der durch den Übergang von $CaCO_3$ in CaO entstehende Gewichtsverlust entsprechend berücksichtigt. Der Humusgehalt des bewegten Schutts *(Thlaspeetum, Petasitetum)* ist äußerst gering und erreicht höchstens 4%. Während hier das wenige zur Humufizierung anfallende Material in

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

kurzer Zeit zerrieben und verteilt wird, kann es sich im wenig bewegten Grobblockschutt *(Dryopteridetum)* bis zu einer Menge von 12—15% ansammeln. In der Bodenschicht unter den Spalierweiden ist der A-Horizont zu 80—84% humoser Natur. Der *Carex firma*-Rasenboden umfaßt, wie Tabelle 7 zeigt, in seinen Humusgehaltzahlen

Tabelle 7 — Caricetum firmae

Probe Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
% Humus	38	41	42	72	73	76	77	77	78	78	81	83	83	84
	Pionierstadien			alpine Lage		subalpine Lage, ausgereift								

einen ziemlich großen Bereich. Der Glühverlust des *Seslerieto-Semperviretum*-Bodens hat die gleiche Größenordnung wie der Boden eines ausgereiften *Caricetum firmae* (Tabelle 8). Beim Vergleich mit Zahlen anderer Autoren wird ersichtlich, daß der

Tabelle 8 — Seslerieto-Semperviretum

Probe Nr.	1	2	3	4	5	6
% Humus	82	85	87	87	89	89

Humusgehalt des *Firmetum* in den nördlichen Kalkalpen stets in einer Größenordnung von 50—70% liegt (Lüdi 1928 a: 58—68%, Lüdi 1928 b: 60 bzw. 71%); Werte von *Carex firma*-Rasen der Zentralalpen sind jedoch mit 20—40% stets geringer (Braun-Blanquet und Jenny 1926). Einmal ist diese Tatsache darauf zurückzuführen, daß in diesen regenarmen und temperaturbegünstigten zentralalpinen Lagen die Zersetzung der anfallenden Pflanzenteile schneller vor sich geht als in den regenreichen Bergketten am Alpennordrand. Zum anderen mengen sich bei der Bodenbildung in den Zentralalpen in weit stärkerem Maße als beispielsweise über reinem Wettersteinkalk mineralische, tonig-lehmige Bestandteile darunter und verringern so den humosen Anteil im Boden.

Die Heide- und Latschengesellschaften mit ihrer hohen Produktion an schlecht zersetzbaren organischen Stoffen stehen mit ihrem Humusgehalt (Tabelle 9) eine Stufe

Tabelle 9 — Heide- und Latschengesellschaften

Probe Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
% Humus	91	91	93	95	96	96	96	96	94	95	96	96	96	97
	Daphne-Erica-Ass.			Pinus-Erica-Ass.			Pinus-Rhod. hirs.-Ass.		Pinus-Rhod. ferr.-Ass.					

höher als die Rasengesellschaften. Im gesamten A-Horizont liegen die Werte über 90%. Solch bedeutende Humusanteile sind gut mit denen von Zwerchstrauchgesellschaften anderer Gebiete gleichzustellen. So gibt Lüdi (1948) für sein *Empetreto-Vaccinietum*

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

91,7—92,7% Glühverlust an. Zu berücksichtigen ist jedoch, daß nur bei großer Humidität des Klimas und Reinheit des geologischen Untergrundes sich derartig extrem hohe Werte einstellen.

Der Glührückstand der Proben des Untersuchungsgebietes war stets gelbbraun (Schuttrohboden) bis rotbraun (Boden der Rasengesellschaften) gefärbt; daraus erhellt, daß Eisen (und andere im Boden als Sesquioxyde vorliegende Elemente) in diesen Sukzessionsstadien noch vorhanden ist. Aber auch im Humusboden der Klimax-Latschengesellschaft ist die Auslaugung der Sesquioxyde keine vollständige, da der Glührückstand dieser Bodenproben immer graubraun bis hellocker gefärbt war.

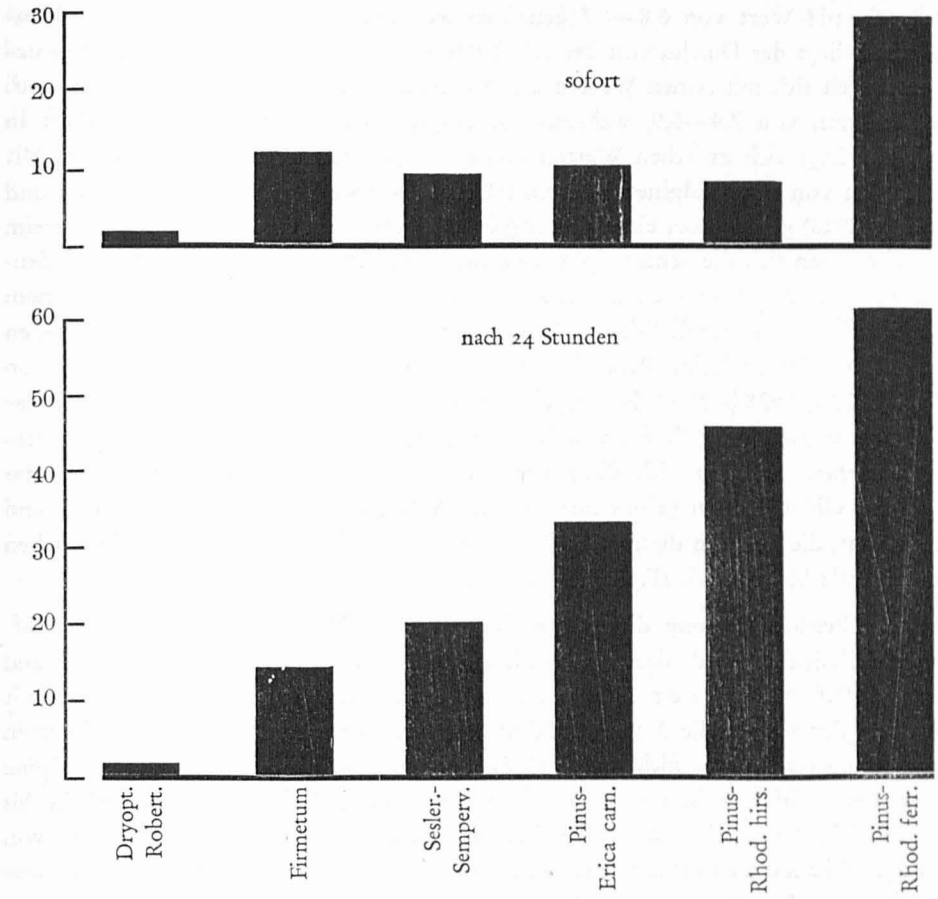
Neben der Messung der durch den Glühverlust ausdrückbaren Gesamthumusmenge wurde auch der Anteil der adsorptiv ungesättigten, sehr fein dispersen Sauerhumusstoffe festgestellt. Diese Untersuchung erfolgte nach der bei L ü d i (1948) geschilderten Methode der Ammoniak-Extraktion. Tabelle 10 gibt Aufschluß über die dabei erhal-

Tabelle 10	Gehalt an kolloidalem Humus	
	nach sofortiger Extraktion	nach 24stündiger Extraktion
Thlaspeetum rotundifolii . . .	—	—
Petasitetum paradoxi	—	—
Dryopteridetum Robertianae . .	0—1	1
Caricetum firmae	1—2	3
Seslerieto-Semperviretum . . .	1—2	3
Pinus-Erica carnea-Assoziation .	1—2	4
Pinus-Rhod. hirsutum-Assoziation	1—2	4—5
Pinus-Rhod. ferrugineum-Ass. . .	3—4	5

(Angabe der Farbintensität des Humusauszugs in 6teiliger Skala)

tenen Werte, die allerdings nur der Größenordnung nach vergleichbar sind. Genauere Vergleiche erlaubt Tabelle 11. Die hier aufgeführten Resultate sind durch Vergleich der jeweiligen Filtrate im H e l l i g e-Komparator mit einem als Standardlösung benutzten Humusextrakt von Proben des *Dryopteridetum* gewonnen worden. Beide Tabellen zeigen deutlich die Zunahme der sauren, ungesättigten Humusstoffe im Laufe der Sukzession. Während der Boden der meisten Schuttgesellschaften keinerlei Sauerhumusstoffe enthält, steigert sich im Boden der Latschengesellschaften die Bildung ungesättigter Humusstoffe kolloidaler Dispersion sehr stark. Dies ist auch die Ursache der enormen Versauerung dieser Humusschichten.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



Tab. 11. Gehalt des Bodens an kolloidalem Humus bei sofortiger Feststellung und nach 24 stündiger Extraktion

c) Bodenreaktion

Vorliegende pH-Messungen wurden auf elektrometrischem Wege mit einem Potentiometer mit Chinhydronelektrode durchgeführt. Durch direktes Eintauchen der Elektroden in in den Bodenbrei der Probe (lufttrockener Boden: destilliertes Wasser $\approx 1:2$) wurden auch die Ionenhüllen der Bodenpartikelchen bei der Messung miterfaßt und Fehler, wie sie bei pH-Bestimmungen in Bodenfiltraten die Regel sind, daher vermieden. Die Bodenproben wurden immer bis zu 24 Stunden vor der Messung mit Wasser angesetzt. Bezüglich Einzelheiten der Methodik und deren Begründung sei auf Zollitsch (1927) und Kappen (1931) verwiesen.

Das Substrat der Schuttrohbodengesellschaften hat fast immer alkalische Reaktion. Die Werte liegen im *Thlaspeetum* und *Petasitetum* im Durchschnitt zwischen 7,3 und 7,6; vereinzelt kann auch bis pH 8,0 gemessen werden. In mit Humus durchsetzten

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Stellen des *Dryopteridetum* herrscht meist neutrale Reaktion; es kann hier indes auch bereits ein pH-Wert von 6,8—6,7 gemessen werden. Im Humus der Spalierweidengesellschaft liegt der Durchschnitt bei 6,3 (Extremwerte 5,9 und 6,0). Der *Carex firma*-Rasen staffelt sich mit seinen Werten um den Neutralpunkt. Pionierrasen haben noch eine Reaktion von 7,4—6,9, während die ausgereiften Böden dieser Gesellschaft in subalpiner Lage sich zwischen Werten von 6,9—6,1 (Durchschnitt 6,4) bewegen. Mit den Zahlen von zentralalpinen *Firmetum*-Böden, wie sie Braun-Blanquet und Jenny (1926) geben (dort eine Häufung bei 7,2), stimmen diese Werte nicht überein. Vielmehr lassen sich die zentralalpinen *Firmeta* — nicht nur hinsichtlich ihrer Bodenreaktion — nur mit unseren alpinen *Firmetum*-Pionierstadien, die noch in offenem Rasenschluß stehen, parallelisieren. Unsere *Firmeta* subalpiner Lage haben hingegen in den Zentralalpen keine Parallele, sind aber, wie hauptsächlich aus Arbeiten von Lüdi (1928 a, 1928 b, 1948) hervorgeht, in den nordalpinen Randketten mit den hier geschilderten Bodenverhältnissen weit verbreitet. Die Bodenreaktion im *Seslerieto-Semperviretum* erstreckt sich über den gleichen, schwach sauren Bereich wie das *Firmetum*. Obige Zahlen gelten nur für den A-Horizont des Bodens. Der AC- und C-Horizont, die beide in diesen Gesellschaften z. T. noch durchwurzelt werden, haben stets neutrale bis schwach alkalische Reaktion.

Unter Berücksichtigung dieser vom Verfasser im Untersuchungsgebiet angetroffenen Verhältnisse und der von anderen Autoren (Braun-Blanquet und Jenny 1926, Schröter 1926 u. a.) gegebenen Darstellungen können wir somit feststellen, daß sowohl die Arten der Schuttgesellschaften wie auch die der geschilderten Rasentypen — sofern sie nicht wie z. B. *Polygonum viviparum* oder *Homogyne alpina* weitgehend indifferent in Bezug auf die Bodenreaktion sind — alle eine basische bis neutrale, höchstens schwach sauere Bodenreaktion beanspruchen. Nach dem von Braun-Blanquet (1926) gewählten Einteilungsschema wären also basiphile, neutrophile und schwach azidophile Arten an der Zusammensetzung der vorgenannten Gesellschaften beteiligt. Bei den auf diese in der Sukzession folgenden Gesellschaften, erstmalig bei der *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation, treten dann mit zunehmender Versauerung des Bodens immer mehr azidophile Arten auf (Gruppe der mäßig und extrem azidophilen Arten). Im Hinblick darauf, daß bei sehr vielen Arten die pH-Amplitude größer ist als der durch obige Klassifikation umschriebene Bereich, ist es aber vielleicht besser im allgemeinen keine so enge Einteilung der Arten in Bezug auf den pH-Bereich vorzunehmen. Es lassen sich dann außer den gegenüber der Bodenreaktion weitgehend indifferenten Arten im wesentlichen nur zwei Gruppen unterscheiden: Einmal solche, die auf basischem, neutralem oder schwach sauerem Substrat gedeihen, und zum anderen jene, die nur auf sauer reagierenden Böden zu finden sind. Innerhalb jeder dieser Gruppen, die nach dem absoluten pH-Bereich abgegrenzt sind, kann dann auf Grund des pH-Optimums der verschiedenen Arten noch eine feinere Unterteilung getroffen werden. Der Bereich der erstgenannten Gruppe erscheint weit gefaßt; betrachten wir aber die große Zahl der im *Firmetum*, im *Seslerieto-Semperviretum* und anderen verwandten Gesellschaften herrschenden Arten, so sehen wir,

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

daß sie sowohl im durchaus basisch reagierenden Substrat (offene Pionierstadien) anzutreffen sind, als auch im neutralen Boden gut gedeihen und auch bei schwach sauerer Reaktion noch in äußerst dichtem Vegetationsschluß wachsen. Nicht so häufig ist das Auftreten der Arten der Schuttgesellschaften im schwach saueren Bereich; das Optimum der meisten dieser Arten liegt eben im Basischen, absolut gemieden wird neutral oder schwach sauer reagierendes Substrat aber keinesfalls. Die für stärker saueren Boden typischen Arten hingegen gehen mit überwiegender Mehrzahl nicht mehr auf schwach sauer reagierenden Boden. Ihre pH-Amplitude hat nur in sehr wenigen Fällen den Neutralpunkt als untere Grenze der Wasserstoffionenkonzentration, erreicht vielmehr schon früher ihr Ende. Als Grenzbereich bzw. Überschneidungszone dieser beiden Artengruppen ist der pH-Bereich zwischen 6,0 und 6,5 anzusehen. Dieses auf Grund der vorliegenden Untersuchungen gewonnene Bild wird durch andere Arbeiten durchaus bestätigt. Aus der bei Zollitsch (1927) gegebenen Darstellung geht es gut hervor. Auch Braun-Blanquet (1926) spricht beispielsweise bei der Schilderung der Sukzessionsverhältnisse des *Elynetum* von einem plötzlichen starken Ansteigen der Zahl der Azidophilen bei pH = 6,2; er sieht diese Zahl als Grenzwert für manche dieser Arten an. Hinsichtlich der Bezeichnungsweise scheint es am besten von azidophilen und kalzikolen Arten zu sprechen. Eine azidophile Art kommt immer auf saurem Boden vor, d. h. sie wurzelt in saurem Substrat. Dabei ist es gleichgültig, ob die hohe Wasserstoffionenkonzentration durch Silikatgestein als geologische Unterlage, das primär saure Böden liefert, oder durch eine dicke Humusdecke, die infolge Auswaschung und Gehalt an Humussäuren sauer reagiert, hervorgerufen wird. Eine basisch bis schwach sauer reagierende Bodenschicht, die den Standortsbereich der kalzikolen Arten darstellt, kann hingegen unter unserem humiden Klima nur über stark $CaCO_3$-haltigem Grundgestein entstehen. Wenn auch zwischen der Höhe des $CaCO_3$-Gehalts des Bodens und seiner Reaktion kein direkter Zusammenhang besteht [1]), so ist doch — siehe auch obige Zahlenangaben — in jedem Boden mit einem pH-Wert $> 6{,}0$ immer, wenn auch nur in minimalen Mengen (als kleinste Bröckchen), $CaCO_3$ vorhanden, während umgekehrt Böden mit einer höheren Wasserstoffionenkonzentration kalkfrei sind. Da also durch das Vorkommen von $CaCO_3$ im Boden ein bestimmter Reaktionsbereich gegeben ist, ist die Bezeichnung kalzikol für Arten, die innerhalb dieses pH-Bereichs wachsen, gerechtfertigt. Zu beachten ist nur, daß sich der Ausdruck auf den Boden, also auf das unmittelbare Wurzelsubstrat der Pflanzen bezieht und nicht auf die geologische Unterlage. Wenn auch das geologische Ausgangsgestein einen sehr wichtigen Faktor für die Bodenbildung darstellt, so ist für geobotanische Fragen doch in erster Linie der Boden selbst zu berücksichtigen.

In der *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation werden im milden Humus der kalzikolen Gesellschaftskomponenten Werte um 6,4 gemessen, während im Rohhumus (A_0-Horizont) der Zwergsträucher die Wasserstoffionenkonzentration bereits bis 5,8 ansteigt. Die Ericaceen sind hier die maßgebenden Humuslieferanten und ermöglichen

---

[1]) Beim Vergleich einer potentiellen ($CaCO_3$) mit einer aktuellen Konzentration (Wasserstoffionen) können keine gesetzmäßigen Beziehungen gefunden werden (Zollitsch 1927).

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

durch die von ihnen aufgehäufte Humusisolierschicht auch über dem Kalkgesteinsuntergrund die Ansiedlung der azidophilen Arten.

Auch in der *Pinus-Erica carnea*-Assoziation und der *Pinus-Rhod. hirsutum*-Assoziation kann kein Mittelwert des pH-Grades gegeben werden. Am Bestandesrand beträgt die Reaktion im Wurzelwerk von *Rhodothamnus Chamaecistus* oder *Globularia nudicaulis* über 6,2, während der Humusboden direkt unter den Latschen im A-Horizont fast durchweg pH-Grade unter 6,0 aufweist. In der Rohhumusschicht dieser Latschenbestände werden sogar pH-Werte bis 5,1 erreicht. Im gesamten A-Horizont der *Pinus-Rhod. ferrugineum*-Gesellschaft liegen die pH-Werte gleichbleibend bei durchschnittlich 4,4 (Extremwerte: 5,3 und 3,8). Erst im Kalkschutt des Untergrundes geht die Reaktion in den neutralen und basischen Bereich über. Nur *Pinus montana* oder *Sorbus aucuparia* erreichen jedoch mit ihrem Wurzelwerk diesen Bodenhorizont; alle anderen Azidophyten dieser Gesellschaft stocken im Humusboden selbst. Für einen Boden im Kalkgebirge sind solche Wasserstoffionenkonzentrationen sehr hoch; derartige Werte werden im Untersuchungsgebiet über Kalkgestein nur unter der Vegetationsbedeckung dieser alpinen Klimaxgesellschaft angetroffen. In den Böden zentralalpiner Zwergstrauchgesellschaften werden diese pH-Werte allerdings noch unterschritten; Pallmann und Haffter (1933) geben z. B. für das *Rhodoreto-Vaccinietum* des Oberengadin einen pH-Bereich von 4,8—3,5 an (Mittelwert vom A_1-Horizont dieser Humuspodsolböden bei 4,1). Die stärkere Versauerung dieser zentralalpinen Böden rührt daher, daß sich dort die Silikatkomplexe des Muttergesteins maßgeblich am Zustandekommen des niederen pH-Grades beteiligen, während über Kalkgestein allein die Humussäuren entgegen dessen neutralisierender Wirkung die Versauerung verursachen.

d) Pufferung

Da die potentielle Azidität, also der gesamte im Boden enthaltene Säurewasserstoff, nach keiner der existierenden Methoden genau bestimmbar ist (Kappen 1931), wurde statt dessen das Pufferungsvermögen des Bodens ermittelt. In Tabelle 12 sind

Tabelle 12	Eigenreaktion	Pufferung gegen Säure		Pufferung gegen Lauge	
	pH	pH	Änderung	pH	Änderung
Thlaspeetum (< 2 mm)	7,9	7,7	0,2	8,5	0,6
Dryopteridetum Robertianae . .	7,3	7,3	0,0	7,6	0,3
Salicetum ret.-reticulatae . . .	6,4	6,3	0,1	6,5	0,1
Caricetum firmae	6,3	6,2	0,1	6,5	0,2
Seslerieto-Semperviretum . . .	6,2	6,1	0,1	6,3	0,1
Pinus-Erica carnea-Assoziation .	5,5	5,4	0,1	5,5	0,0
Pinus-Rhod. ferrug.-Assoziation .	4,1	3,8	0,3	4,2	0,1

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

zunächst Werte gegeben, die nach der bei Braun-Blanquet und Jenny (1926) geschilderten Methode festgestellt wurden. Bei den Rohschuttböden ist die sehr gute Pufferung bei Säurezusatz und die schlechte bei Laugenzusatz durch die großen Kalkmengen und das Fehlen von Sauerhumusstoffen gut erklärlich. In den Rasenböden ist beides vorhanden, die Pufferung nach beiden Seiten zu demgemäß gleichwertig. Der hohe Humusgehalt in den Böden der Legföhrengesellschaften verhindert jede Reaktionsänderung weitgehend; daß die Pufferung gegenüber Säure im Boden der Klimaxgesellschaften schwächer ist, beruht wohl auf der großen Menge der hier vorhandenen ungesättigten Humusstoffe kolloidaler Form.

Die drei nächsten Tabellen zeigen Pufferungskurven, die durch Zugabe steigender Mengen Säure bzw. Lauge nach der Methode von Lüdi (1948) erhalten wurden. Aus

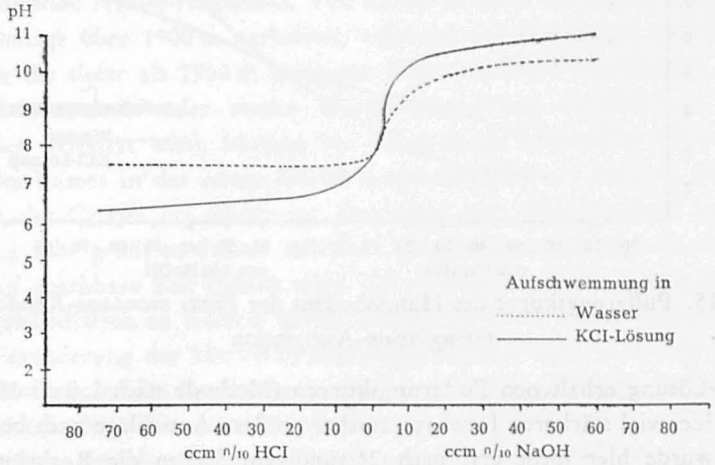
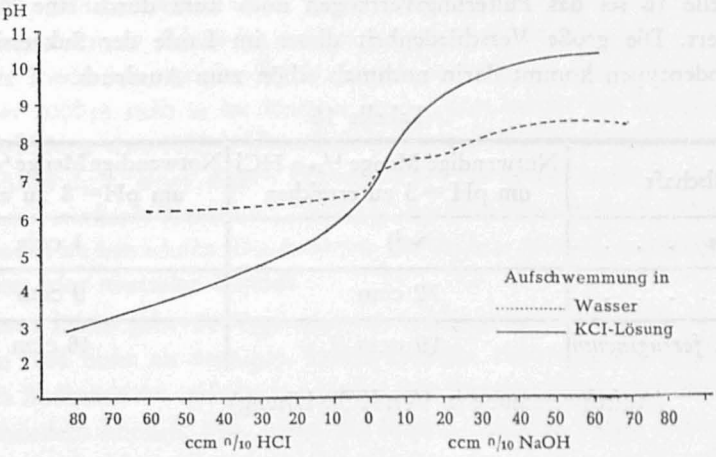


Tabelle 13. Pufferungskurve des *Thlaspeetum*-Bodens

der Pufferungskurve des Geröllfeinmaterials (Tabelle 13) geht schön hervor, wie vollständig die zugesetzte Säure durch die großen Kalkmengen neutralisiert wird und wie



Tab. 14. Pufferungskurve des *Firmetum*-Bodens

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

rasch hingegen schon kleine Laugenzusätze eine Reaktionsänderung bewirken. Tabelle 14 läßt erkennen, daß die im *Firmetum*-Boden vorhandenen Mengen an Kalziumkarbonat und abgesättigten Humusstoffen zu einer weitgehenden Verpufferung zugegebener Säure ausreichen und andererseits auch Laugenzugabe nur eine relativ schwache pH-Änderung hervorruft. Der Boden der Klimaxlatschengesellschaft ist gegen Säure und Lauge durch seinen hohen Anteil an Humusstoffen gut gepuffert (Tabelle 15).

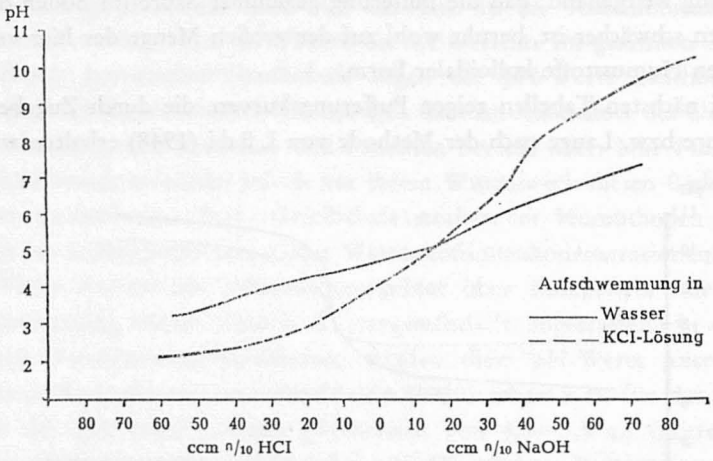


Tabelle 15. Pufferungskurve des Humusbodens der *Pinus montana-Rhododendron ferrugineum*-Assoziation

Die in KCl-Lösung erhaltenen Pufferungskurven (Methode nach Lüdi 1948) zeigen zufolge des hier viel stärkeren Ionenaustausches größere Ausschläge nach beiden Seiten hin. Auch wurde hier nicht erst nach 24stündigem Stehen die Reaktionsänderung festgestellt, sondern sogleich gemessen, was natürlich keine vollständige Auswirkung des Pufferungsvermögens des Bodens ermöglicht. Die so erhaltenen Kurven ähneln jedoch den in wässriger Aufschwemmung gewonnenen weitgehend.

In Tabelle 16 sei das Pufferungsvermögen noch kurz durch eine Zahl jeweils charakterisiert. Die große Verschiedenheit dieser im Laufe der Sukzession durchlaufenen Bodentypen kommt darin nochmals schön zum Ausdruck.

Tabelle 16

Gesellschaft	Notwendige Menge $^1/_{10}$ n HCl um pH = 3 zu erreichen	Notwendige Menge $^1/_{10}$ n NaOH um pH = 8 zu erreichen
Thlaspeetum	∞ [1])	1 ccm
Firmetum	72 ccm	9 ccm
Pinus-Rhod. ferrugineum	19 ccm	46 ccm

(Aufschwemmung in $^1/_1$ n KCL-Lösung)

[1]) Im Kalkfelsschuttfeinmaterial wird eine so hohe Wasserstoffionenkonzentration erst erreicht, wenn alles Karbonat ausgetrieben ist.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Zusammenfassung der Sukzessionsverhältnisse

Beim Überblick der oben gegebenen Darstellung über die Vegetation und deren Lebensbedingungen auf Felsschuttuntergrund ergibt sich für das Untersuchungsgebiet folgendes Bild des Sukzessionsgeschehens: Der noch unbesiedelte Wettersteinkalkschutt ist hauptsächlich wegen seiner großen Beweglichkeit und seines geringen Feinerdegehalts nur für wenige Pflanzenarten ein geeigneter Standort. Die an die Verhältnisse im bewegten Felsschutt angepaßten Arten vermögen jedoch, da die Wasserversorgung und der Nährstoffgehalt des Wurzelsubstrats ausreichend ist, gut zu gedeihen. Je nach der Höhenlage, der Blockgröße, der Wasserzügigkeit und der Beweglichkeit des Geröllfeldes sind im offenen Schutt verschiedene Pflanzengesellschaften ausgebildet: Das *Thlaspeetum rotundifolii*, das *Petasitetum paradoxi*, das *Dryopteridetum Robertianae* und das *Salicetum retusae-reticulatae*. Von diesen ist das *Thlaspeetum* hauptsächlich in einer Höhenlage über 1900 m verbreitet, während das *Petasitetum* und das *Dryopeteridetum* für die tiefer als 1950 m gelegenen Schuttstandorte bezeichnend sind. Wenn durch Außenumstände oder starke Wurzelverankerung der Pflanzen das Geröll einigermaßen gefestigt wird, können vor allem durch vegetative Ausbreitung auch Pflanzen des Rasens in das offene Geröll eindringen (Z ö t t l 1951 b). Bleibt die Beweglichkeit des Gerölls bei dauernder Neuzufuhr von Schuttmaterial oder häufiger Umlagerung sehr groß, so ändert sich die Artenzusammensetzung der lockeren Besiedlung auf absehbare Zeit hinaus nicht. Die genannten Schuttassoziationen bleiben als Dauergesellschaften an solchen Stellen solange bestehen, bis von irgend einer Seite her eine Veränderung der Umweltbedingungen herbeigeführt wird. Mit der Ansiedlung der Pionierarten des Rasens sind weitgehende Umwandlungen der Bodenbeschaffenheit und des Mikroklimas verknüpft (Z ö t t l 1951 c). Die Temperaturverhältnisse werden extremer gestaltet als im offenen Schutt. Mit der verstärkten Produktion von organischem Material setzt die Bildung eines äußerst humusreichen oberen Bodenhorizontes ein, der sowohl hinsichtlich seiner physikalischen wie auch seiner chemischen Eigenschaften ein günstiges Substrat für die Vegetation darstellt. Die Arten der Schuttgesellschaften jedoch können unter diesen Verhältnissen nicht mehr gedeihen und sich neu vermehren, so daß sie im dichten Rasenschluß völlig verschwunden sind. Der so gebildete Rasen hat zumeist die Artenzusammensetzung des *Caricetum firmae*. In Höhen über 2000 m stellt er im Untersuchungsgebiet bereits das Endglied der Vegetationsentwicklung dar. Kleine Überschüttungen und andere Beeinflussungen verhindern die Anhäufung einer dicken Humusdecke; das Bodenprofil ist daher nur als Rohboden mit stärkerer Humusanreicherung oder höchstens als flachgründiger Humuskarbonatboden zu bezeichnen. Die Reaktion des Bodens dieser Dauergesellschaft bleibt im basischen oder neutralen Bereich.

In tieferen Lagen geht die Vegetationsentwicklung und Bodenbildung aber weiter. An kühlen und nicht zu sonnigen Stellen entsteht bald eine sehr kalkarme, sauer reagierende Bodenschicht, auf der sich Arten der Zwergstrauch- oder Legföhrengesellschaften ansiedeln können. Die Arten der Rasenassoziation haben sich so durch die Produktion von Rohhumusmaterial selbst die ihnen zusagenden Bedingungen zerstört

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

und sich sozusagen ihr eigenes Grab gebaut. Manchmal kann bei der Reifung des *Caricetum firmae* auch ein *Seslerieto-Semperviretum* nordseitiger Prägung entstehen, auf das dann erst die Zwergsträucher folgen. Bald ist so die Artenkombination der *Pinus montana prostrata-Rhododendron hirsutum*-Assoziation verwirklicht. Mit dem Aufbau dieser reich gegliederten Gesellschaft, die eine große Stoffproduktion entwickelt, haben sich die Bodenverhältnisse dem Endzustand schon sehr genähert: Ein degradierter Humuskarbonatboden mit einem sauer reagierenden, gut gepufferten und kalkfreien A-Horizont, der ein niedriges spezifisches Gewicht und ein ziemlich großes Porenvolumen hat, ist entstanden. Das Mikroklima ist durch einen gemäßigten Temperaturgang, hohe Wasserdampfsättigung der Luft und niedrige Verdunstungskraft ausgezeichnet. Wenn die Entwicklung ungestört weitergehen kann, gewinnt die Moosschicht immer mehr an Ausdehnung und Mächtigkeit; in der Zwergstrauchschicht stellen sich extrem azidophile Arten ein und die Klimax- oder Schlußgesellschaft dieser Höhenstufe, die *Pinus montana prostrata-Rhododendron ferrugineum*-Assoziation, hat sich über der mächtigen und noch weiter zunehmenden Rohhumusdecke ausgebildet. Darauf hinzuweisen ist, daß ein starkes Flacherwerden der Hangneigung mit dieser Bodenreifung nicht verbunden sein muß. Der Neigungswinkel einer in Hanglage entstandenen *Rhododendron ferrugineum*-reichen Legeföhrengesellschaft kann durchaus so groß sein wie der eines erst locker bewachsenen Geröllfeldes.

In sonnig-warmen Lagen, also in südlich beeinflußter Exposition, verläuft die Sukzession anders. Der Rasen wird mit thermophilen Arten durchsetzt und die Pflanzensiedlung bekommt den Aspekt der *Daphne striata-Erica carnea*-Assoziation. Geht die Entwicklung weiter zum Legföhrenwald, so besteht dessen Unterwuchs aus den Komponenten der *Pinus montana prostrata-Erica carnea*-Assoziation. Die Umwandlung dieser Gesellschaft in die Schlußgesellschaft erfordert — soferne dieses Stadium überhaupt erreicht wird — an solchen warmen und trockenen Standorten bedeutend mehr Zeit als in kühl-feuchten Nordlagen, da in südlicher Exposition die Zersetzung des Pflanzen- und Humusmaterials schneller vor sich geht und somit die Bildung einer mächtigen Schicht aus sauerem Rohhumus verlangsamt wird. Ob in trockenen Lagen mit reiner Südexposition die Klimaxgesellschaft mit *Rhododendron ferrugineum* überhaupt zur Ausbildung gelangen kann, ist fraglich; vielleicht stellt an solchen Standorten ein *Erica carnea*-reicher Legföhrenbestand mit azidophilen Vaccinien schon das Endglied der Sukzession dar.

Der so durchlaufene Entwicklungsgang ist in allen seinen Phasen progressiv, d. h. jedes Stadium, das einem vorausgegangenen folgt, ist der Klimax mehr genähert. Nur selten geht die Sukzession aber so ungestört vor sich. Durch Geröllüberschüttungen, Lawinenanrisse, intensive Beweidung oder Rodung von Beständen kann deren Vegetation teilweise oder gänzlich vernichtet und der Reifungsprozeß unterbrochen werden. Wenn sich infolge solcher Außeneinflüsse auch gleichzeitig eine regressive Entwicklung anbahnt, so wird sie doch, wie im Untersuchungsgebiet festgestellt werden konnte, stets wieder in Richtung zur Vegetations- und Bodenklimax hin überwunden, außer wenn die störende Beeinflussung ständig andauert. Bei vorübergehender Störung des

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Entwicklungsablaufes treten auf Felsgeröll keine neuen Pflanzengesellschaften auf; lediglich weniger gut definierbare Mischsiedlungen, die eine ungefähre Zuordnung zu den geschilderten Gesellschaften erlauben und daher nichts Neues bieten, sind anzutreffen.

Innerhalb der untersuchten Höhenlage des Wettersteingebirges, also in den Regionen über dem Gürtel des geschlossen wachsenden Hochwaldes, lassen sich auf Felsgeröll drei Höhenstufen unterscheiden, die jeweils eine anders geartete Vegetationsentwicklung zeigen. Die untere dieser Regionen ist der Klimaxgürtel des Legföhrenwaldes mit *Rhododendron ferrugineum*. Seine untere Grenze hat dieser Klimaxgürtel bei 1650 m. Bis zu dieser Höhenlage kann die Besiedlung des Felsgerölls noch bis zum geschlossenen Hochwald (*Picea excelsa* mit einigen Laubholzeinsprenglingen) fortschreiten, der oberhalb der Laubwaldstufe beginnend bis in diese Höhe das Schlußstadium der Vegetation darstellt. Legföhrensiedlungen vom Typ der *Pinus-Rhod. hirsutum*-Assoziation oder der *Pinus-Erica carnea*-Assoziation können auf Felsschutt bis 1200 m in den Klimaxgürtel des Fichtenwaldes herabreichen, ohne aber selbst das Schlußstadium zu bilden. Die auf den zur Ruhe gekommenen und gut gefestigten Schutthalden stockenden Legföhrenbestände werden nach und nach durch den in dieser Höhenlage konkurrenzfähigeren Fichtenwald mit azidophilem Unterwuchs abgebaut. Die obere Grenze des Legföhrenklimaxgürtels liegt auf Felsschutt bei 1950 m. Auf anstehendem Felsen kann sie noch 50 m weiter nach oben geschoben sein. Diese Höhenlage bezeichnet zugleich auch die obere Grenze gut geschlossener Krummholzbestände und stellt so nach dem Sprachgebrauch der meisten Autoren die Grenze zwischen subalpiner und alpiner Stufe dar.

In dieser nach oben folgenden alpinen Stufe finden sich zwar noch vorgeschobene Legföhren und Zwergstrauchsiedlungen; ein besonderer Zwergstrauchgürtel ist im Untersuchungsgebiet im Gegensatz zu den Zentralalpen aber nicht ausgebildet. Wie schon erwähnt, bilden Rasen von der Zusammensetzung des *Caricetum firmae* oder auch des *Seslerieto-Semperviretum* hier bereits die Schlußgesellschaft. In über 2200 m Höhe werden auch sie nur noch fragmentarisch angetroffen. In noch größeren Höhen geht die Geröllbesiedlung nicht einmal mehr so weit; nur die Artenkombination des *Thlaspeetum rotundifolii* vermag hier noch als Dauergesellschaft fortzukommen.

Die Zeit, die bei ungestörter Entwicklungsmöglichkeit vergeht, bis eine vegetationslose Schutthalde in subalpiner Lage mit einem dichten Legföhrenbestand überzogen ist, ist schwer festzulegen. Friedel (1935) gibt einige Zahlen über die Zeitdauer dieses Sukzessionsablaufes auf Grund seiner Beobachtungen an den Geröllhalden der Karawanken, wo ähnliche Vegetationsbedingungen wie in unserem Gebiet herrschen. Für die Anwitterung der weißen Kalkgesteinsbrocken, die zur grau aussehenden Halde führt, veranschlagt er 5 Jahre. Nach weiteren 5 Jahren können sich nach seiner Schätzung die ersten Pionierpflanzen ansiedeln, die nach 20 Jahren dann bereits ein Kriech- und Zwerggesträuch *(Dryas!)* bilden sollen. Nachdem sich dieses 60 Jahre entwickelt hat und in diesem Keimbett aufgekommene Legföhren weitere 100 Jahre gewachsen sind, soll ein reifer Legföhrenbestand bestehen. 190 Jahre wären

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

also nach diesen Schätzungen für das Ablaufen dieser Sukzession nötig. Dem Verfasser scheinen diese Zeiten etwas kurz angesetzt zu sein. Auf keinen Fall dürften diese Jahrzehnte für das Durchlaufen der gesamten Sukzessionsstadien bis zur Klimaxgesellschaft ausreichen. Daß sich ein lockerer Latschenbestand während dieser Zeit einstellen kann, wäre unter sehr günstigen Umständen möglich. Eine auf einer dicken Rohhumusschicht stockende Gesellschaft von *Pinus prostrata* braucht aber sicherlich bedeutend längere Zeit zu ihrer Entwicklung. Einige Anhaltspunkte über die zur Ausbreitung einer Vegetationsdecke auf frischem, unbesiedeltem Gesteinsschutt nötige Zeit lieferte die Untersuchung eines Bergsturzgeländes am oberen Reintalanger im Wettersteingebirge. Im Mai 1920 ging ein gewaltiger Bergsturz von den südlich aufragenden Felswänden auf den 1445 m hoch gelegenen Talboden nieder; grobblockiges Material bedeckte nach Boden (1935) eine Fläche von 20 000 qm. Im Jahre 1949, also 30 Jahre später, wurden die in Tabelle XI zusammengestellten Arten dort angetroffen. Die Artenliste ist infolge der tiefen Höhenlage etwas bunt, läßt aber doch erkennen, daß auf diesem seit 30 Jahren nicht mehr bewegten und nicht steinschlaggefährdeten Gesteinsschutt sich vorwiegend nur Fels- und Geröllpflanzen angesiedelt haben. Die Oberfläche dieser Wettersteinkalkbrocken ist zwar durchweg grau verwittert, nirgends ist aber ein zusammenhängender Rasenfleck mit nennenswerter Humusbildung zu sehen. Überhaupt fehlen Rasenpflanzen sehr weitgehend. Auch die Legföhren und die anderen Bäume und Sträucher stecken nur kümmerlich zwischen den Felstrümmern. Wenn auch die Grobblockigkeit und die Feinerdearmut des Standortes als die Besiedlung erschwerende Faktoren zu berücksichtigen sind, so zeigt dieser Befund doch, wie langsam auf einem nicht einmal bewegten Gesteinsschutt die Ansiedlung der Vegetation erfolgt.

Die in dieser Arbeit geschilderten Verhältnisse treffen streng genommen nur für das Untersuchungsgebiet zu, aus dem die Unterlagen stammen. Auf Grund zahlreicher Exkursionen in andere Teile der bayerischen Berge glaubt der Verfasser aber annehmen zu dürfen, daß das oben entwickelte Bild der Sukzessionsverhältnisse mit einigen Abänderungen auch für die Geröllhalden aus sehr kalkreichem Gesteinsmaterial in den übrigen bayerischen Kalkhochalpen zutrifft. In den südöstlichen Kalkalpen liegen die Verhältnisse, besonders in der subalpinen Stufe, ähnlich; wie aus den Untersuchungen von Aichinger (1933) und Friedel (1935) hervorgeht, folgt die Bodenbildung in den Karawanken über Kalkfelsuntergrund den gleichen, hier dargestellten Gesetzmäßigkeiten. Die dort auf Felsschutt ausgebildeten Pflanzengesellschaften tragen zwar in der Artenzusammensetzung vielfach andere Züge, lassen sich aber zum größten Teil gut mit den bei uns angetroffenen Vegetationseinheiten parallelisieren.

Die zentralalpinen Gebiete sind viel schwerer mit den Randzonen zu vergleichen, da sich dort infolge der größeren Höhenlage der geologischen und klimatischen Verschiedenheit manche Abänderung ergibt. Weil in den Zentralalpen ein Krummholzgürtel nur lückenhaft in Erscheinung tritt, zum großen Teil hingegen ein Zwergstrauchgürtel auftritt, und die Sukzession zu anderen Klimaxgesellschaften hin verläuft,

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

sind die Verhältnisse unserer subalpinen Geröllhalden nicht mit denen jener Gebiete in Einklang zu bringen. Auch in der alpinen Stufe geht die Vegetations- und Bodenentwicklung teilweise verschieden vor sich. Sieht man, wie Scharfetter (1938), gestützt auf die Überlegungen von Gradmann (1931) es tut, den Legföhrengürtel der Alpenrandzonen als gleichwertig mit dem Zirben-Lärchen-Gürtel der Innenzone an, so entsprechen auch die oberen Höhengrenzen dieser beiden Formationen (1950 bzw. 2400 m) einander. Die Durchschnittshöhenverschiebung, unter deren Berücksichtigung allein ein Vergleich zwischen Alpenrand und Zentralketten vorgenommen werden darf, beträgt also 400—500 m. Daher sind die Verhältnisse der alpinen Stufe der Bayerischen Alpen der Höhenstufe der Zentralalpen gegenüberzustellen, in der die Vegetationsentwicklung in den Klimaxverband des *Caricion curvulae* ausmündet. Auf Grund der Untersuchungen von Braun-Blanquet und Jenny (1926) sind wir über die dort herrschenden Verhältnisse sehr gut unterrichtet. Braun-Blanquet nimmt an, daß auch die auf Kalkfelsschutt oder Kalkgestein beginnenden Sukzessionsserien über kalzikole Rasengesellschaften *(Caricetum firmae, Seslerieto-Semperviretum)* allmählich sich zu einem *Elynetum* auf bereits versauertem Boden und weiter zum *Caricetum curvulae,* der Schlußgesellschaft mit stark saurem Humuspodsolboden und ausgeglichenem Bodenrelief hinentwickeln. Für die Kalkschutthalden und Kalkfelsgebiete der alpinen Stufe unseres Untersuchungsgebiets und auch der gesamten Bayerischen Kalkalpen hat diese Klimaxtheorie keine Geltung. Nach Scharfetter (1938) sind dafür namentlich die orographischen Verhältnisse maßgebend. Einmal erheben sich nur wenige Gebirgsstöcke der Kalkaußenkette in so große Höhe, als daß die für die Ausbildung der Schlußgesellschaften nach Braun-Blanquet nötigen flachen Reliefformen noch ausgeprägt sein könnten. Diese Kalk- und Dolomitgipfel werden vielmehr durch die Verwitterung und Abtragung so sehr zerrissen, daß auf absehbare Zeit hinaus keine Bedingungen für die Ansiedlung des geforderten Schlußgliedes geschaffen werden. Kalzikole Assoziationen wie das *Caricetum firmae* bleiben hier als Dauergesellschaften bestehen.

Abgesehen von arealmäßigen Einschränkungen wird bei diesen Überlegungen aber ein wichtiger Punkt übersehen, nämlich die Eigentümlichkeiten der Bodenbildung über sehr reinem Kalkgestein. Wie schon an den entsprechenden Stellen dieser Arbeit gezeigt wurde, ist in den Anfangsstadien der Bodenbildung über Wettersteinkalkschutt ein überaus hoher Kalkgehalt charakteristisch, während mit zunehmender Bodenreifung die Anhäufung von Humusmaterial das Bild bestimmt. Eine Anreicherung oder überhaupt ein nennenswertes Vorkommen von tonigen oder lehmigen Bestandteilen ist in keinem Stadium der Bodenbildung erkenntlich. Das Ausgangsgestein enthält nur sehr geringe Mengen an tonbildenden Mineralien, so daß diese Komponenten in der Bodenzusammensetzung keine Rolle spielen. Auch kommt eine Einschwemmung solchen Materials bei dem ausgedehnten Auftreten reiner Kalkgesteine nicht vor. So ist über Wettersteinkalk im Untersuchungsgebiet keine Ausbildung eines Renzinapodsolbodens mit reichem Ton- oder Lehmgehalt und ziemlicher Tiefgründigkeit möglich. Für das reife *Firmetum* oder das *Elynetum,* das die Schlüsselstellung in

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

der zum *Curvuletum* führenden Sukzessionsserie der Zentralalpen einnimmt, sind aber (siehe Braun-Blanquet und Jenny 1926) immer solche Böden kennzeichnend! Wohl konnte Braun-Blanquet sogar die Schlußgesellschaft mit *Carex curvula* mit einem Humuspodsolprofil über Kalkfels als Muttergestein feststellen; jedoch scheint in diesen (wenigen) Fällen entweder eine Beeinflussung der Bodenbildung durch ortsfremdes Material (enges Nebeneinander der geologischen Schichten!) stattgefunden zu haben oder die Reinheit des Grundgesteins nicht groß zu sein.

Erwähnt werden muß im Rahmen dieser Erörterungen noch, daß im Untersuchungsgebiet die Möglichkeit einer Weiterentwicklung des *Carex firma*-Rasens zum *Elynetum*, was die floristische Seite anlangt, theoretisch gegeben wäre. *Elyna myosuroides* und eine Reihe anderer Arten, die für das azidophile *Elynetum (=Curvuletum elynetosum)* typisch sind, kommen im Wettersteingebirge nämlich wohl vor. Solche Vegetationsflecken sind jedoch auf drei Stellen [1]) beschränkt: Das Frauenalpl oberhalb des Schachen (2200 m), der Gamsanger am Kleinen Hundsstallkopf (2109 m, von beiden Stellen soziologische Aufnahme in Tabelle XII) und der Gamsanger an der Wettersteinwand (1979 m, Angaben bei Vollmann 1914). Alle drei Örtlichkeiten liegen jedoch nicht auf Wettersteinkalk, sondern haben Raibler Schichten (Sandstein,

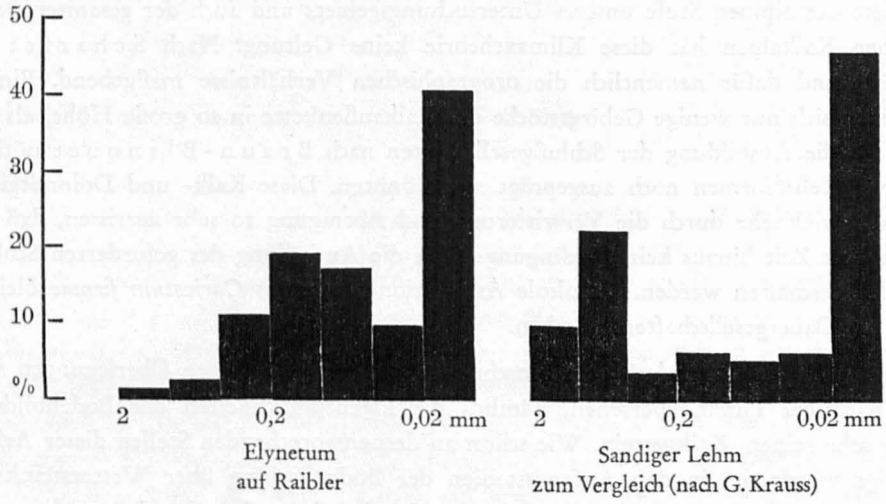


Abb. 10. Korngrößenzusammensetzung des Bodens vom Gamsanger-Elynetum

Mergel, Lehm) als Unterlage. Überall ist ein sandig-lehmiger Boden vorhanden; seine Korngrößenzusammensetzung geht aus Abbildung 10 hervor. Ein A_0-Horizont fehlt dem Bodenprofil fast ganz (höchstens 1 cm), der A-Horizont reicht bis in 15 cm Tiefe, ist von schwarzbrauner Farbe und gut durchwurzelt; ein B-Horizont fehlt. Der

[1]) Ein weiteres Vorkommen von *Elyna myosuroides* findet sich an einem Kalkhornsteingrat am Hochwannenkopf (2200 m) beim Zugspitzgatterl auf tiroler Gebiet. Die hier ausgebildete Pflanzengesellschaft entspricht aber dem *Elynetum calcicolum* windgefegter Grate und gehört daher nicht in den Bereich dieser Ausführungen.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

C-Boden besteht aus gelbbraunem Lehm und ist fast nicht mehr durchwurzelt. $CaCO_3$ ist auch in Spuren nicht vorhanden, der Humusgehalt schwankt zwischen 20 und 25%, der pH-Wert beträgt 5,4—5,0 und die Pufferung ist nach der basischen und sauren Seite hin sehr schlecht. Der Boden ist also von einer Beschaffenheit wie sie über Wettersteinkalk nicht entstehen kann, hat aber mit einem noch nicht podsolierten zentralalpinen *Elynetum*boden einige Ähnlichkeit. In der Artenliste von diesem Gamsanger-*Elynetum* (Tabelle XII) sind Arten vertreten, die einen saueren, tiefgründigen, lehmigen Boden alpiner Lage bevorzugen und auch im *Elynetum* und *Curvuletum* der Zentralalpen konstant angetroffen werden. Vor allem sind zu nennen: *Elyna myosuroides, Avena versicolor, Agrostis alpina, Phyteuma hemisphaericum, Euphrasia minima, Leontodon helveticus, Potentilla aurea* und *Gnaphalium supinum.* Trotzdem also diese Arten in nächster Nähe von reifen, auf Geröll oder Felsen wachsenden *Carex firma*-Rasen vorkommen, kann eine Entwicklung, wie sie in anderen Alpenteilen wohl möglich ist, hier wegen der anderen Bodenbedingungen nicht vonstatten gehen.

Gesellschaftslisten

Nomenklatur der Gefäßpflanzen (von einigen Ausnahmen abgesehen) nach Mansfeld (1940), der Moose nach Gams (1948).

Aus Platzmangel können die Originaltabellen mit genauen Angaben von Abundanz, Dominanz und Soziabilität sowie Standortsbeschreibungen hier nicht mitgeteilt werden. Es ist jeweils nur die Gesamtartenliste gegeben; die 1. Zahl bei jeder Art gibt an, in wieviel Einzelaufnahmen sie vorkommt; die 2. Zahl in Klammern gibt an, in welcher Abundanz + Dominanz (nach Braun-Blanquet 1928) sie in der Regel auftritt.

Tabelle I. Thlaspeetum rotundifolii

17 Aufnahmen

16	(1)	Thlaspi rotundifolium	1 (1)	Athamanta cretensis	5 (1,+) Sesleria coerulea
15	(1,+)	Hutchinsia alpina	5 (2,1)	Silene alpina	2 (+) Ranunculus alpestris
16	(+)	Arabis alpina	6 (1,+)	Poa alpina	2 (+) Myosotis alpestris
17	(1,+)	Moehringia ciliata	1 (1)	Poa minor	1 (1) Distichium capillaceum
4	(2,1)	Papaver Sendtneri	2 (+)	Doronicum grandiflorum	1 (+) Orthothecium rufescens
14	(1,+)	Saxifraga aphylla	2 (+)	Sedum atratum	2 (1) Cratoneurum furcatum
15	(1,+)	Achillea atrata	3 (+)	Saxifraga stellaris	2 (1) Tortella tortuosa
12	(2,1)	Viola biflora	4 (1,+)	Festuca pumila	
10	(2,1)	Rumex scutatus	2 (+)	Salix retusa	
6	(1,+)	Linaria alpina	2 (1)	Polygonum viviparum	
3	(1,+)	Cerastium latifolium			

Tabelle II. Petasitetum paradoxi

5 Aufnahmen

3	(2,1)	Petasites paradoxus	2 (+)	Valeriana montana	1 (+)	Dryas octopetala
5	(2,1)	Adenostyles glabra	1 (1)	Doronicum grandiflorum	1 (+)	Galium anisophyllum
5	(1,+)	Viola biflora			1 (1)	Poa alpina f. vivipara

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

5 (2) Rumex scutatus
5 (2) Silene alpina
5 (1,+) Achillea atrata
4 (1,+) Moehringia ciliata
4 (1,+) Thlaspi rotundifolium
2 (+) Hutchinsia alpina
2 (+) Arabis alpina
1 (+) Linaria alpina
2 (+) Poa minor
3 (1) Biscutella laevigata
1 (1) Ranunculus montanus
1 (+) Sedum atratum
1 (+) Asplenium viride
1 (+) Polystichum Lonchitis
1 (+) Sesleria coerulea
1 (+) Euphrasia salisburgensis
2 (+) Pseudoleskea atrovirens
1 (+) Syntrichia norvegica
2 (1) Tortella tortuosa

Tabelle III. Dryopteridetum Robertianae

5 Aufnahmen

5 (2,1) Dryopteris Robertiana
2 (1) Cystopteris fragilis regia
5 (1,+) Adenostyles glabra
5 (2) Viola biflora
5 (2) Rumex scutatus
3 (1) Silene alpina
5 (+) Achillea atrata
4 (1) Moehringia ciliata
2 (1) Valeriana montana
4 (+) Arabis alpina
1 (+) Poa alpina
1 (+) Poa alpina f. vivipara
1 (1) Poa minor
3 (+) Hutchinsia alpina
2 (+) Thlaspi rotundifolium
2 (1) Asplenium viride
2 (+) Polystichum Lonchitis
1 (+) Sedum atratum
4 (+) Myosotis alpestris
1 (1) Ranunculus montanus
1 (+) Salix retusa
1 (+) Saxifraga stellaris
1 (1) Linum catharticum
2 (+) Festuca pumila
1 (+) Carex ferruginea
1 (+) Ranunculus alpestris
1 (1) Geranium Robertianum
1 (1) Heliosperma quadridentatum
1 (+) Campanula cochleariifolia
1 (+) Asplenium Ruta-muraria
1 (+) Sesleria coerulea
1 (+) Kernera saxatilis
3 (+) Tortella tortuosa

Tabelle IV. Salicetum retusae-reticulatae

3 Aufnahmen

2 (2) Salix retusa
1 (2) Salix serpyllifolia
3 (1) Salix reticulata
1 (1) Rumex scutatus
2 (+) Silene alpina
2 (2,+) Dryas octopetala
3 (1,+) Polygonum viviparum
3 (1) Sesleria coerulea
3 (2,1) Carex ferruginea
2 (2) Festuca rupicaprina
2 (+) Galium anisophyllum
2 (+) Ranunculus alpestris
1 (+) Ranunculus montanus
3 (+) Biscutella laevigata
3 (+) Soldanella alpina
2 (1) Selaginella selaginoides
3 (1) Homogyne alpina
2 (1) Bellidiastrum Michelii
1 (+) Bartsia alpina
1 (+) Asplenium viride
2 (2,+) Rhododendron hirsutum
2 (+) Tortella tortuosa
1 (+) Ditrichum flexicaule
2 (+) Campylium stellatum
2 (+) Pseudoleskea atrovirens
2 (+) Ptychodium plicatum
2 (+) Ctenidium molluscum
1 (+) Scapania aequiloba
1 (+) Blepharostoma trichophyllum

Tabelle V. Caricetum firmae

15 Aufnahmen

15 (4,3) Carex firma
13 (3,2) Dryas octopetala
10 (2,1) Festuca pumila
7 (1) Bellidiastrum Michelii
9 (1,+) Rhododendron hirsutum
4 (+) Asplenium viride
3 (+) Helianthemum alpestre

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

8 (1,+) Silene acaulis
14 (1,+) Pinguicula alpina
14 (1,+) Polygonum viviparum
13 (1,+) Valeriana saxatilis
14 (1) Ranunculus alpestris
13 (1,+) Gentiana Clusii
14 (1,+) Tofieldia calyculata
12 (1,+) Soldanella alpina
13 (1,+) Selaginella selaginoides
10 (1,+) Homogyne alpina
7 (1,+) Primula Auricula
4 (1,+) Lycopodium Selago
4 (1) Sesleria coerulea
3 (+) Veronica aphylla
3 (+) Pedicularis rostratocapitata
2 (1) Saxifraga caesia
4 (1) Galium anisophyllum
4 (+) Parnassia palustris
4 (+) Primula farinosa
4 (1) Androsace Chamaejasme
2 (+) Coeloglossum viride
5 (+) Biscutella laevigata
2 (+) Anthyllis vulneraria alpestris
2 (+) Euphrasia salisburgensis
2 (1) Crepis Kerneri
14 (1) Tortella tortuosa
1 (+) Racomitrium canescens
6 (+) Cetraria islandica
2 (+) Cetraria juniperina
2 (+) Cladonia pyxidata

Tabelle VI. Seslerieto-Semperviretum

7 Aufnahmen

6 (3,2) Carex sempervirens
7 (2,1) Sesleria coerulea
7 (1) Ranunculus alpestris
7 (1,+) Pedicularis rostratocapitata
6 (1,+) Polygonum viviparum
7 (+) Tofieldia calyculata
4 (1) Anthyllis vulneraria alpestris
3 (1) Crepis Kerneri
7 (1,+) Bellidiastrum Michelii
6 (1,+) Valeriana saxatilis
7 (1,+) Biscutella laevigata
7 (1,+) Homogyne alpina
7 (1,+) Selaginella selaginoides
7 (1) Soldanella alpina
7 (2,1) Dryas octopetala
5 (1,+) Arctostaphylos alpina
7 (2,1) Rhododendron hirsutum
1 (+) Helianthemum grandiflorum
2 (1) Lotus corniculatus
3 (1) Erica carnea
2 (1) Globularia nudicaulis
2 (+) Scabiosa lucida
1 (+) Silene acaulis
3 (+) Ranunculus montanus
3 (+) Androsace Chamaejasme
2 (+) Primula farinosa
1 (+) Primula Auricula
4 (+) Gentiana Clusii
3 (+) Pinguicula alpina
3 (+) Parnassia palustris
3 (+) Phyteuma orbiculare
3 (+) Bartsia alpina
3 (+) Carex firma
2 (1) Carex ferruginea
2 (+) Festuca pumila
3 (+) Valeriana montana
2 (+) Campanula Scheuchzeri
1 (+) Gymnadenia conopsea
4 (1) Tortella tortuosa

Tabelle VII. Daphne striata-Erica carnea-Assoziation

3 Aufnahmen

3 (2) Daphne striata
3 (2) Erica carnea
2 (2) Rhododendron hirsutum
2 (2) Vaccinium Myrtillus
2 (+) Polygala Chamaebuxus
3 (2,1) Globularia nudicaulis
2 (1) Festuca pumila
3 (1) Carex firma
3 (2) Dryas octopetala
1 (+) Pedicularis rostratocapitata
2 (+) Gentiana Clusii
1 (+) Gentiana verna
3 (1) Ranunculus alpestris
1 (1) Ranunculus montanus
2 (+) Biscutella laevigata
3 (+) Myosotis alpestris
3 (+) Galium anisophyllum
2 (+) Pinguicula alpina
3 (1) Tortella tortuosa
2 (1) Rhytidiadelphus triquetrus
2 (1) Dicranum Mühlenbeckii

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

2 (2) Globularia cordifolia
2 (1) Helianthemum alpestre
3 (1) Hieracium villosum
2 (+) Hieracium bifidum
3 (2,1) Sesleria coerulea
3 (1) Polygonum viviparum
3 (1) Homogyne alpina
2 (1) Hippocrepis comosa
1 (1) Bellidiastrum Michelii
3 (1) Soldanella alpina
2 (1) Ptychodium plicatum
1 (1) Pseudoleskeella catenulata
3 (1) Cetraria islandica
2 (1) Cladonia furcata

Tabelle VIII. **Pinus montana prostrata-Erica carnea-Assoziation**

5 Aufnahmen

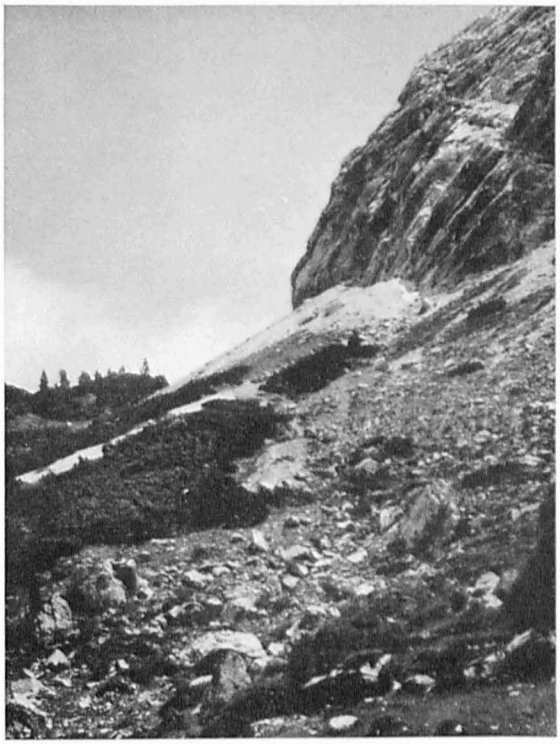
5 (5) Pinus montana prostrata
3 (2,1) Juniperus communis
1 (1) Sorbus aucuparia
4 (1,+) Sorbus Chamaemespilus
5 (3) Erica carnea
5 (2,1) Daphne striata
2 (2) Rhodothamnus Chamaecistus
5 (3) Rhododendron hirsutum
5 (3,1) Vaccinium Myrtillus
5 (2) Vaccinium Vitis-idaea
5 (2.1) Globularia nudicaulis
1 (1) Globularia cordifolia
1 (+) Polygala Chamaebuxus
2 (1) Rosa pendulina
2 (1) Rubus saxatilis
2 (1) Hieracium bifidum
3 (1) Homogyne alpina
3 (1) Carex sempervirens
2 (+) Sesleria coerulea
2 (+) Valeriana saxatilis
1 (2) Calamagrostis varia
1 (1) Soldanella alpina
1 ( ) Lycopodium annotinum
1 (1) Hieracium murorum
5 (2) Hylocomium splendens
4 (2) Pleurozium Schreberi
4 (3,2) Dicranum scoparium
1 (1) Dicranum Mühlenbeckii
4 (2) Thuidium tamariscinum
2 (1) Ctenidium molluscum
2 (1) Ptychodium plicatum
3 (1) Cladonia furcata
3 (1) Cladonia silvatica
3 (1) Cladonia pyxidata
5 (1) Cetraria islandica

Tabelle IX. **Pinus montana prostrata-Rhododendron hirsutum-Assoziation**

5 Aufnahmen

5 (4) Pinus montana prostrata
1 (1) Sorbus aucuparia
5 (3,2) Rhododendron hirsutum
5 (3,2) Vaccinium Myrtillus
5 (1,+) Vaccinium Vitis-idaea
1 (1) Vaccinium uliginosum
2 (+) Arctostaphylos alpina
1 (1) Erica carnea
2 (1) Lycopodium Selago
1 (+) Lycopodium annotinum
5 (+) Sorbus aucuparia juv.
4 (1) Soldanella alpina
1 (2) Calamagrostis varia
2 (+) Selaginella selaginoides
4 (1) Pinguicula alpina
4 (1) Tofieldia calyculata
3 (1) Sesleria coerulea
2 (2) Dryas octopetala
2 (1) Dryopteris Robertiana
1 (+) Athyrium Filix-femina
1 (1) Solidago alpestris
2 (+) Hieracium bifidum
1 (+) Sorbus Chamaemespilus
2 (+) Bellidiastrum Michelii
5 (3) Hylocomium splendens
5 (2) Rhytidiadelphus triquetrus
5 (2) Pleurozium Schreberi
5 (2) Dicranum scoparium
3 (2) Barbilophozia lycopodioides
2 (1) Mylia Taylori
2 (+) Bazzania trilobata
1 (+) Ptychodium plicatum
1 (+) Ctenidium molluscum
1 (+) Polytrichum formosum

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



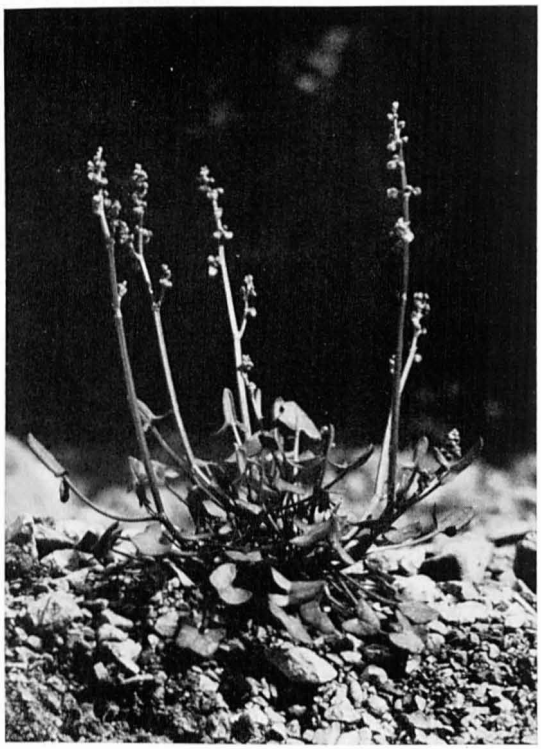
Geröllhalden unterhalb des Frauenalplkopfes. Pinus-montana-Bestände, Zwergstrauchsiedlungen und Steifseggenrasen stocken auf Wettersteinkalkschutt in 1800 bis 1900 m Höhe

Aufn. Dr. H. Zöttl

Aufn. Dr. H. Zöttl

Dryas-octopetala-Teppiche dringen in das offene Geröll vor und befestigen es. Geröllhalden am Schachen, 1900 m

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



Rumex scutatus am Rand eines Schmelzwasserbaches im Reintal, 1600 m

Aufn. Dr. H. Zöttl

Aufn. Dr. H. Zöttl

Saxifraga caesia im Geröll eines Schmelzwasserbaches im Reintal, 1700 m

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

2 (1) Luzula silvatica
5 (1,+) Homogyne alpina
1 (+) Leontodon hispidus
2 (+) Polygala Chamaebuxus
2 (1) Biscutella laevigata
2 (1) Cladonia silvatica
2 (1) Cladonia furcata
3 (1) Cetraria islandica

Tabelle X. **Pinus montana prostrata-Rhododendron ferrugineum-Assoziation**

3 Aufnahmen

3 (5) Pinus montana prostrata
1 (+) Sorbus aucuparia
3 (2) Rhododendron ferrugineum
1 (2) Rhododendron intermedium
3 (2) Vaccinium uliginosum
3 (3) Vaccinium Myrtillus
2 (2) Vaccinium Vitis-idaea
2 (2) Calamagrostis villosa
1 (1) Luzula silvatica
2 (1) Leontodon helveticus
2 (+) Melampyrum silvaticum
3 (+) Homogyne alpina
1 (1) Lycopodium annotinum
1 (+) Lycopodium Selago
1 (+) Crepis aurea
1 (+) Euphrasia minima
1 (+) Soldanella alpina
1 (1) Loiseleuria procumbens
1 (1) Potentilla Tormentilla
3 (3) Hylocomium splendens
3 (3) Pleurozium Schreberi
3 (3) Rhytidiadelphus triquetrus
3 (2) Dicranum scoparium
1 (3) Polytrichum juniperinum
2 (+) Mylia Taylori
3 (+) Barbilophozia lycopodioides
2 (1) Ctenidium molluscum
2 (2) Ptilium crista-castrensis
3 (2) Polytrichum attenuatum
1 (+) Cladonia rangiferina
1 (+) Cladonia deformis
1 (+) Cladonia pyxidata
1 (+) Cladonia coccifera
1 (+) Cetraria islandica

Tabelle XI. **Felssturzgelände**

Pinus montana prostrata (2 etwa 15jähr. Exemplare)
Acer pseudo-Platanus (3 etwa 5jährige Jungpflanzen)
Daphne Mezereum
Daphne striata
Cotoneaster spec.
Urtica dioeca
Cynanchum Vincetoxicum
Cirsium spinosissimum
Petasites albus
Adenostyles glabra
Carduus defloratus
Dryopteris Filix-maas
Polystichum Lonchitis
Dryopteris Robertiana
Asplenium viride
Asplenium Trichomanes
Asplenium Ruta-muraria
Heliosperma quadridentatum
Viola biflora
Arabis pumila
Arabis alpina
Moehringia ciliata
Silene alpina
Campanula cochleariifolia
Sedum atratum
Hutchinsia alpina
Saxifraga Aizoides
Galium pumilum
Valeriana saxatilis
Festuca pumila
Poa minor
Alchemilla Hoppeana
Epilobium alsinifolium
Leontodon hispidus
Stachys Alopecurus
Cerastium caespitosum
Tortella tortuosa

Tabelle XII. **Elynetum der Gamsanger im Wettersteingebirge**

2 Aufnahmen

2 (2) Elyna myosuroides
2 (+) Phyteuma hemisphaericum
2 (1) Avena versicolor
2 (1) Dryas octopetala
1 (1) Alchemilla vulgaris
1 (+) Soldanella alpina
2 (1) Ranunculus alpestris
1 (1) Rhytidium rugosum
1 (1) Barbilophozia lycopodioides
1 (1) Barbilophozia barbata

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

2 (2) Agrostis alpina
2 (1) Euphrasia minima
2 (1) Leontodon helveticus
1 (1) Potentilla aurea
1 (1) Gnaphalium supinum
2 (+) Homogyne alpina
2 (+) Selaginella selaginoides
2 (1) Silene acaulis
2 (1) Salix retusa
2 (1) Galium anisophyllum
1 (+) Festuca pumila
1 (+) Poa alpina vivipara
1 (1) Deschampsia caespitosa var. montana
1 (1) Carex sempervirens
1 (1) Sesleria coerulea
1 (+) Polygonum viviparum
1 (+) Campanula Scheuchzeri
1 (+) Myosotis alpestris
1 (1) Dicranum scoparium
1 (+) Pleurozium Schreberi
1 (+) Racomitrium canescens
2 (1) Cetraria islandica
1 (+) Cetraria cuculata
1 (+) Cladonia furcata
1 (+) Cladonia silvatica

Literaturverzeichnis

Abderhalden, E.: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI Methoden zur Erforschung der Leistungen des Pflanzenorganismus, Teil 5 u. 6 Pflanzengeographische Ökologie. Berlin-Wien 1932.

Aichinger, E.: Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie, Bd. 2. Jena 1933.

Boden, K.: Geologisches Wanderbuch für die Bayerischen Alpen. Stuttgart 1935.

Bojko, H.: Der Wald im Langenthal (Val lungo). Engl. Bot. Jahrbuch 64, 48 (1931).

Braun-Blanquet, J. und Jenny, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. d. Schweizer Naturf.Ges. Bd. 63, Abhdlg. 2 (1926).

Burger, H.: Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitteil. d. Schweizer Zentralanstalt f. forstl. Versuchswesen 13, 1 (1922).

Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. Biologische Studienbücher Nr. 7. Berlin 1928.

Frei, E.: Morphologische, chemische und kolloidchemische Untersuchungen subalpiner Weide- u. Waldböden der Rendzina- und der Podsolserie. Ber. d. Schweizer. Bot. Ges. 54, 26 (1944).

Friedel, H.: Beobachtungen an den Schutthalden der Karawanken. Carinthia 125, 21 (1935).

Gams, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahresschrift d. Naturf.Ges. Zürich 63, 293 (1918).

— Die Vegetation des Großglocknergebietes. Abh. d. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. 16, Heft 2, 1936. (Beiträge zur pflanzengeographischen Karte Österreichs 1.)

— Über neue Beiträge zur Vegetationssystematik unter besonderer Berücksichtigung des floristischen Systems von Braun-Blanquet. Bot. Archiv 42, 201 (1941).

— Pflanzengesellschaften der Alpen. III. Die Besiedlung des Felsschutts. Jahrb. d. Ver. z. Schutz d. Alpenpflanzen und -Tiere 14, 16 (1942).

— Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa. Bd. I: Die Moose und Farnpflanzen. 2. Aufl. Jena, 1948.

Glinka, K.: Die Typen der Bodenbildung. Berlin 1914.

Gradmann, R.: Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 2. Aufl. Stuttgart 1900.

— Süddeutschland. 2 Bde. Stuttgart 1931.

— Methodische Grundfragen und Richtungen der Pflanzensoziologie. Fedde Rep. Beih. 131, 1 (1942). (Beiträge zur Systematik und Pflanzengeographie 19.)

Haeuser, J.: Die Niederschlagsverhältnisse in Bayern. München 1930.

Hayek, A. v.: Die Sanntaler Alpen (Steiner Alpen). Abh. d. KK. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. 4, Heft 2 (1907). (Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs 4.)

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 12 Bde. München 1906—26.

Hegi-Suessenguth, K.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl., Bd. 1 u. 2. München-Wien 1935 u. 1939.

Jenny-Lips, H.: Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt. Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. II 46, 119 (1930).

Kappen, H.: Die Bodenazidität in ihrer Bedeutung für den Bodenfruchtbarkeitszustand sowie die Methoden ihrer Erkennung und die Bestimmung des Kalkbedarfes der sauren Böden. In Blanck, Handbuch der Bodenlehre VIII, 317 (1931).

Kerner, A.: Das Pflanzenleben d. Donauländer. Innsbruck 1863. (2. anastatische Aufl. 1929.)

Krauss, G.: Die Vervollkommnung des Spül- und Sedimentationsverfahrens. Der Kulturtechniker, Jahrg. 28, Heft 1 (1925).

Leiningen, W. Graf zu: Über Humusablagerungen in den Kalkalpen. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft 6, 529 (1908) u. 7, 8, 160 u. 249 (1909).

Lüdi, W.: Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie, erläutert am Beispiel der Pflanzengesellschaften des Tanzbodengebietes im Lauterbrunnental. Bibl. Bot. 96, 1 (1928 a).

— Beitrag zu den Beziehungen zwischen Vegetation und Zustand des Bodens im westlichen Berner Oberland. Ber. d. Schweizer Bot. Ges. 37, 15 (1928 b).

— Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel, Zürich 23 (1948).

Lüdt, W. und Luzatto, G.: Vergleichende Untersuchung zweier Methoden zur physikalischen Bodenanalyse. Ber. über d. Geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich, f. d. Jahr 1934, 51 (1935).

Mansfeld, R.: Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des Deutschen Reiches. Jena 1940.

Markgraf, F.: Kleines Praktikum der Vegetationskunde. Berlin 1926. (Botanische Studienbücher 4.)

Merxmüller, H.: Untersuchungen über die Arealbildung in den Alpen. Dissertation. Univ. München (1950).

Meusel, H.: Pflanzensoziologische Systematik. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. 4, 393 (1939).

— Die Grasheiden Mitteleuropas. Botan. Archiv 41, 357 (1940).

— Vergleichende Arealkunde. 2 Bde. Berlin 1943.

Pallmann, H. und Haffter, P.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin. Ber. d. Schweizer Bot. Ges. 42, 357 (1933).

Piwowar, A.: Über die Maximalböschung trockener Schuttkegel und Schutthalden. Dissertation. Univ. Zürich 1903.

Quarles v. Ufford, L. H.: Etude écologique de la flore des pierres. Lausanne 1909.

Rechinger, K. H.: Kritische Beiträge zur Flora der Ostalpen. Fedde Rep. Bd. 53, Heft 2, 114 (1944).

Reichsamt f. Wetterdienst: Klimakunde des Deutschen Reiches, 1939.

Reis, O. M.: Geologische Karte des Wettersteingebirges, Maßstab 1 : 25 000. 1910.

— Erläuterungen zur geologischen Karte des Wettersteingebirges. Geognostische Jahreshefte 23 (1910).

Scharfetter, R.: Das Pflanzenleben der Ostalpen. Wien 1938.

Schmid, E.: Vegetationsgürtel und Biocoenose. Ber. d. Schweizer. Bot. Ges. 51, 461 (1941).

Schreckenthal-Schimitschek, G.: Die Bodenarten und ihre Eigenschaften an der vertikalen Verbreitungsgrenze der Holzarten in Gebieten der Österreichischen Alpen. Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. B 52, 447 (1935).

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Schretzenmayr, M.: Sukzessionsverhältnisse der Isarauen südl. Lenggries. Ber. d. Bayer. Bot. Ges. 28, 19 (1950).

Schroeter, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich 1926.

Suessenguth, K.: Neue Ziele der Botanik. München-Berlin 1938.

Vareschi, V.: Die Gehölztypen des obersten Isartales. Sonderabdr. aus d. Ber. d. Naturw.-med. Ver. Innsbruck 42. Innsbruck 1931.

Vierhapper, F.: Vegetation und Flora des Lungau (Salzburg). Abh. d. Zool. Bot. Ges. Wien Bd. 16, Heft 1 (1935). (Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs 14.)

Vollmann, F.: Flora von Bayern. Stuttgart 1914.

Zollitsch, L.: Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Aziditäts- und Konkurrenzfaktors. Flora (Neue Folge) 22, 93 (1927).

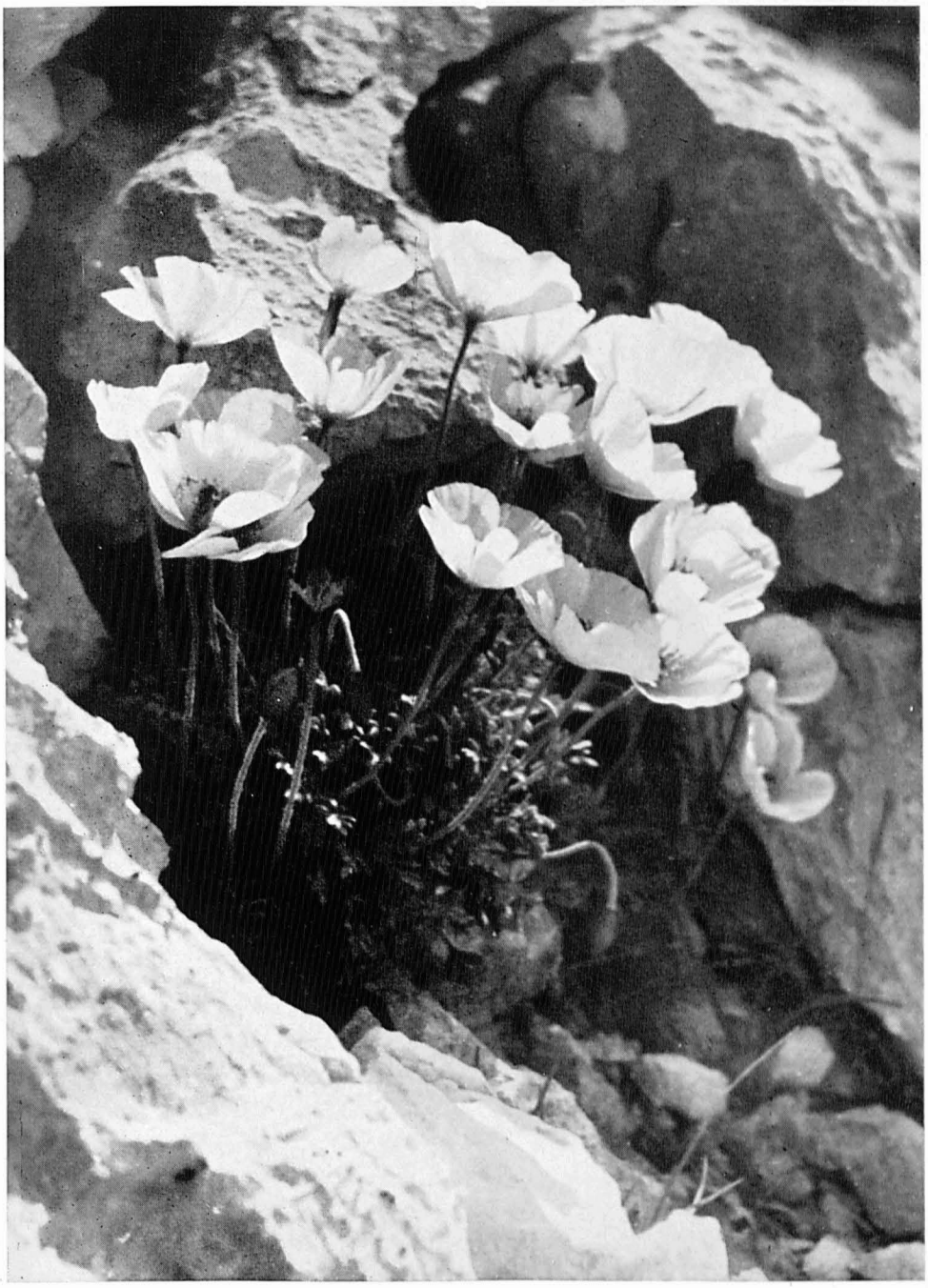
Zöttl, H.: Fragen der pflanzensoziologischen Forschung. Naturw. Rundschau, Jahrg. 1950, Heft 9, 394.

— Beitrag zur Ökologie alpiner Kalkschuttstandorte 1951 a (Manuskript).

— Experimentelle Untersuchungen über die Ausbreitungsfähigkeit alpiner Pflanzen. Phyton, 3, Fasc. 1—2, 121 (1951 b).

— Untersuchungen über das Mikroklima subalpiner Pflanzengesellschaften. 1951 c (Manuskript).

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



Aufn. Dr. H. Zöttl

Papaver Sendtneri im Felsschutt bei der Meilerhütte in 2350 m Höhe

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Aufn. Photogrammetrie G.m.b.H.

Tafel 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: 16_1951

Autor(en)/Author(s): Zöttl Heinz

Artikel/Article: Die Vegetationsentwicklung auf Felsschutt in der alpinen und subalpinen Stufe des Wettersteingebirges 10-74