

Soziologische und ökologische Untersuchungen auf Kalkschiefern in hochalpinen Gebieten

Die Ökologie der alpinen Kalkschieferschuttgesellschaften *)

Von *Bertram Zollitsch*, München

A. Einleitung

Grundlage und Anfang aller pflanzensoziologischen Forschung ist die Analyse der Pflanzenbestände, d. h. von einer bestimmten Fläche werden sämtliche dort wachsenden Pflanzenarten, sowie deren Abundanz, Dominanz, Soziabilität, Vitalität etc. notiert. Aus einer Vielzahl solcher Aufnahmen lassen sich nach rein floristischen Gesichtspunkten bestimmte, mehr oder weniger abstrakte Vegetationstypen als Assoziationen ausgliedern. An Hand zahlreicher solcher Vegetationstypen kann dann ein System der Pflanzengesellschaften aufgestellt werden. Wenn somit auch nach rein floristischen Gesichtspunkten ein gutes und wohl das bestmögliche System der Pflanzengesellschaften aufgestellt werden kann, so darf die pflanzensoziologische Forschung, wenn sie nicht rein beschreibend bleiben will, keineswegs hier stehenbleiben. Die Beschreibung einer Pflanzengesellschaft kann nur dann wirklich von Wert sein, wenn neben der floristischen Analyse auch eine möglichst umfassende Beschreibung der Standortverhältnisse gebracht wird, was seit langem von zahlreichen Forschern gefordert und auch durchgeführt wird. Doch auch dies genügt noch nicht, um das Zustandekommen einer bestimmten Pflanzengesellschaft an einem bestimmten Standort kausal erklären zu können. „Hier können nur Experimente weiterhelfen, mit denen wir übersehbare Teilzusammenhänge herausgreifen“ (Ellenberg 1954). Um die Fragen nach dem Wesen einer Pflanzengesellschaft und den Ursachen der engen Bindung zwischen Pflanzengesellschaften und ihrem Standort zu beantworten, stehen somit drei Mittel zur Verfügung, die einander ergänzen. Nach Ellenberg (1954) sind dies:

1. qualitativ vergleichende Beobachtungen an zahlreichen Pflanzengemeinschaften und ihren Standorten,
2. quantitative Bestimmungen von wichtigen Standortsfaktoren sowie von Eigenschaften und Leistungen der Pflanzen in ihrer natürlichen Umwelt,
3. experimentelle Untersuchungen unter mehr oder minder vereinfachten Bedingungen.

*) In diesem Zusammenhang ist von dem Verfasser eine in dem Bericht der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, München, Band XL, abgedruckte Arbeit: „Die Steinschuttgesellschaften der Alpen unter besonderer Berücksichtigung der Gesellschaften auf Kalkschiefern in den mittleren und östlichen Zentralalpen“ (Teil I) erschienen.

Die beiden ersten Punkte werden in den Lehrbüchern der Pflanzensoziologie (vor allem Braun-Blanquet 1964) eingehend behandelt. Der dritte Punkt wurde bislang in den meisten pflanzensoziologischen Arbeiten sehr vernachlässigt, und so stehen wir „auf diesem Gebiet der kausalen Vegetationsforschung noch ganz am Anfang“ (Ellenberg 1954).

Wie wichtig Experimente für eine kausale Erklärung der Pflanzengesellschaften sind, konnten vor allem Ellenberg (1950, 1952, 1953, 1954, 1957) und Knapp (1953) deutlich aufzeigen. So fand z. B. Knapp (1953), daß *Arnica montana* in der Natur nur in Rasengesellschaften auf stark sauren, nährstoffarmen Böden vorkommt; nach den herkömmlichen Bezeichnungen wäre sie also eine „azidiphile“, „kalkfliehende“ Art. Die Kulturversuche von Knapp ergaben jedoch, daß *Arnica montana* bei Reinkultur auch in nährstoffreichen Böden neutraler bis schwach basischer Reaktion optimal gedeiht, und er folgert daraus, daß „das Fehlen von *Arnica montana* auf neutralen, nährstoffreichen Lehm Böden unter natürlichen Bedingungen ... auf eine Verdrängung durch Arten zurückzuführen sein“ dürfte, „die dort konkurrenzkräftiger sind.“ *Arnica montana* zeigt also hinsichtlich der Reaktion des Substrates deutliche Unterschiede zwischen ihrem ökologischen Verhalten einerseits und ihrem physiologischen Verhalten andererseits. Ähnliche Ergebnisse fand Ellenberg (1952) bei der Kultur von verschiedenen Grasarten bei unterschiedlichem Grundwasserstand. So konnte er z. B. feststellen, daß selbst der „Trockenheitszeiger“ *Bromus erectus* sein physiologisches Optimum bei „einem reichlich mit Wasser versorgten, jedoch nicht völlig vernäßten und deshalb im Hauptwurzelbereich noch gut durchlüfteten Boden“ aufweist. Angesichts solcher Ergebnisse fordert Ellenberg (1954) größte Vorsicht mit Ausdrücken wie azidiphil, xerophil u. ä. sowie „im Hinblick auf jeden Standortsfaktor“ eine scharfe Unterscheidung „zwischen dem physiologischen Verhalten einer Pflanze, d. h. ihrer Reaktion in Reinkultur unter sonst gleichen Bedingungen, und ihrem ökologischen Verhalten, d. h. ihrem mehr oder minder häufigen Auftreten im Vegetationsmosaik und unter natürlichen Umweltbedingungen“.

Ein vieldiskutierter, sehr wesentlicher und dabei verhältnismäßig leicht zu bestimmender Standortsfaktor ist die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens. Während meiner Geländearbeiten bestimmte ich die pH-Werte zahlreicher Bodenproben. Hieraus ergab sich für eine große Anzahl von Pflanzenarten ihr ökologisches Optimum hinsichtlich der Bodenreaktion ihrer Standorte; daneben konnte die Variationsbreite der pH-Werte von Standortsböden der *Drabion hoppeanae*-Gesellschaften bestimmt werden. Andere zur Charakterisierung von *Drabion hoppeanae*-Standorten wichtige Faktoren wurden nach Möglichkeit ebenfalls untersucht, wenngleich in wesentlich geringerem Umfang. Von zwölf Arten wurde das physiologische Verhalten im Kulturversuch bei abgestufter Azidität der Nährlösung untersucht.

In den vorliegenden „Soziologischen und ökologischen Untersuchungen auf Kalkschiefern in hochalpinen Gebieten“ wurde versucht, entsprechend den Forderungen bei Ellenberg (1954) die Gesellschaften auf Kalkglimmerschiefern in der alpinen bis nivalen Stufe der mittleren und östlichen Zentralalpen möglichst umfassend zu be-

schreiben und in einigen Punkten auch kausal zu erklären. Nachdem im Teil I dieser Arbeit (Zollitsch, 1966a) die Gesellschaften auf Kalkglimmerschiefern an Hand „qualitativ vergleichender Beobachtungen an zahlreichen Pflanzengemeinschaften“ beschrieben wurden, werden im folgenden die Ergebnisse „qualitativ vergleichender Beobachtungen“ der Standorte „zahlreicher Pflanzengemeinschaften“ sowie „quantitativer Bestimmungen von wichtigen Standortsfaktoren“ und schließlich „experimenteller Untersuchungen unter mehr oder minder vereinfachten Bedingungen“ gebracht (Zitate nach Ellenberg 1954).

B. Methodik

1. Methodik und Auswertung der Standortuntersuchungen

Bei jeder Gesellschaftsaufnahme wurden die Höhe, die Exposition und die Neigung des betreffenden Standortes bestimmt und Beobachtungen über die Korngrößenverteilung im Boden, die Zusammensetzung des Gesteins, die Durchfeuchtung des Bodens, die Schneebedeckungsdauer u. ä. durchgeführt.

In Teil I dieser Arbeit (Zollitsch, 1966a) wurden Höhe, Exposition und Neigung jeweils im Kopf der Gesellschaftstabellen angegeben; Angaben über Muttergestein, Feinschuttgehalt, Durchfeuchtung etc. wurden im Anhang der einzelnen Tabellen mit der genauen Ortsbeschreibung der Aufnahmen gebracht.

Bei der ökologischen Beschreibung der *Drabion hoppeanae*-Gesellschaften wird die Höhenverbreitung der einzelnen Gesellschaften durch eine einfache Kurve wiedergegeben. Dabei wird in der Vertikalen die Meereshöhe und in der Horizontalen die relative Anzahl (größte Anzahl = 100%) der Aufnahmen aus einem bestimmten Höhenbereich (z. B. zwischen 2100 und 2200 m ü. M.) aufgetragen.

Die Exposition, in der die Gesellschaften bevorzugt angetroffen wurden, wird durch ein Kreisdiagramm veranschaulicht. Auch hier werden die Werte für die verschiedenen Himmelsrichtungen durch relative Zahlen wiedergegeben, doch wird hier die Gesamtzahl der Aufnahmen einer Gesellschaft gleich 100% gesetzt, was dem Radius des Kreises entspricht.

Die Hangneigung von Schuttfächen, in denen *Drabion*-Gesellschaften aufgenommen wurden, wird durch ein einfaches Blockdiagramm dargestellt. Dabei wird in der Horizontalen die Neigung in Grad, in der Vertikalen die relative Verteilung der Aufnahmen aufgetragen. Die Anzahl der Aufnahmen, in deren Neigungsbereich die betreffende Gesellschaft am häufigsten beobachtet wurde, wird gleich 100% gesetzt.

Über die übrigen Standortsfaktoren wie Gesteinszusammensetzung, Korngrößenverteilung, Durchfeuchtung etc., von denen keine exakten Untersuchungen vorliegen, werden lediglich die Geländebeobachtungen geschildert.

2. Methodik der Bodenanalysen

Innerhalb der verschiedenen Aufnahmeflächen wurden von mehreren Pflanzenarten Bodenproben entnommen, die jeweils aus den für die betreffende Pflanze physiologisch wirksamen Bodenteilen, also von den Wurzelspitzen der Pflanze, stammten. Die Bodenproben wurden in 50-cm³-Plastik-Weithalsfläschchen mit Schraubverschluß gegeben. Die pH-Werte wurden entweder am gleichen Tag oder spätestens 1 bis 2 Tage nach der Entnahme gemessen. Für die weiteren Analysen wurden die lufttrockenen Bodenproben in den Plastik-Fläschchen bis zum Winter aufbewahrt.

a) pH-Messungen:

Bei der Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration der Bodenproben wurde die in der Bodenkunde allgemein übliche Methode angewandt: 10 cm³ Boden wurden mit 25-cm³-n-KCl-Lösung aufgeschwemmt. Die Verwendung von KCl-Lösung hat gegenüber Wasser den Vorteil, daß hierbei der Suspendierungseffekt auf ein Mindestmaß herabgedrückt wird, d.h. die an Ton- und Humusteilchen adsorbtiv gebundenen H⁺-Ionen werden durch die K⁺-Ionen zum großen Teil ausgetauscht und können so mitgemessen werden („Austauschazidität“). Die Aufschwemmung der Bodenproben wurde mehrmals umgeschüttelt und nach etwa 1 Stunde der pH-Wert mit dem Taschen-pH-Meter Type 54 der WTW GmbH und der „Ingold“ Einstabelektrode Type 450 bestimmt. Die Meßgenauigkeit dieser Apparatur liegt bei $\pm 0,02$ pH-Einheiten. Vor jeder Meßreihe wurde die Elektrode neu geeicht, für niedrige pH-Werte mit Standard-Acetat-Lösung pH 4,62 und für hohe pH-Werte mit Phosphatpuffer pH 8,0. Vor und nach jeder Messung wurde die Elektrode mit destilliertem Wasser gereinigt. Von jeder Bodenprobe wurden 2 Messungen durchgeführt.

b) Bestimmung des Karbonatgehaltes:

Die zu untersuchenden Bodenproben wurden 24 Stunden bei 110° C im Brutschrank getrocknet, anschließend durch ein 1mm-Sieb gegeben und in einer Kolloidmühle fein gepulvert. Der Karbonatgehalt der so vorbehandelten Bodenprobe wurde mit der Apparatur nach Scheibler bestimmt. Dabei wird in einem Entwicklungsgefäß Kohlendioxid mit verdünnter Salzsäure aus den Karbonaten freigemacht; das entwickelte Gas verdrängt eine Meßlösung aus einer U-förmigen Bürette, an der die Menge des entwickelten Kohlendioxids abgelesen werden kann. Unter Berücksichtigung von Temperatur und Luftdruck (nach den Tabellen in Wahnschaffe und Schucht 1924) berechnet man das Gewicht der Kohlensäure. Da unter den kohlensauren Salzen des Bodens Calciumkarbonat bei weitem vorherrscht, wird die ermittelte Menge von Kohlensäure auf Calciumkarbonat umgerechnet. Aus der so ermittelten Menge von Calciumkarbonat und dem Trockengewicht der zur Untersuchung gelangten Bodenprobe wurde der prozentuale Anteil von Calciumkarbonat im Boden errechnet.

c) Bestimmung des Humusgehaltes:

Der Humusgehalt des Bodens kann nicht direkt bestimmt werden, sondern nur über eine Bestimmung des Gehaltes an organischem Kohlenstoff. Die wie bei der Bestimmung des Karbonatgehaltes vorbehandelten Bodenproben wurden mit einer schwefelsauren Kaliumdichromatlösung versetzt, wobei der organische Kohlenstoff des Bodens zu Kohlendioxid oxydiert, das Kaliumdichromat zu Cr(III)sulfat reduziert wird. Die Menge der gebildeten Cr(III)-Ionen wurde photometrisch festgestellt. Aus der Extinktion im Spektralphotometer wurde der Gehalt an organischem Kohlenstoff errechnet. Bei der Berechnung des Humusgehaltes wurde ein Gehalt von 58% Kohlenstoff im Humus angenommen.

d) Bestimmung des Stickstoffgehaltes:

Der Stickstoffgehalt des Bodens wurde nur in einigen wenigen Fällen untersucht, da er für Rohböden wenig aussagekräftig erschien. Die Bestimmungen wurden nach Kjeldahl durchgeführt.

3. Auswertung der Bodenanalysen

a) pH-Messungen:

Nach Abschluß der praktischen Arbeiten standen mir eine große Anzahl von pH-Messungen der Böden verschiedener Gesellschaften bzw. zahlreicher Pflanzenarten zur Verfügung. Die Verteilung bzw. Streuung der pH-Werte von Böden bestimmter Gesellschaften und Pflanzenarten wird in Blockdiagrammen angegeben. Um bessere Vergleichsmöglichkeiten zu bekommen, werden auch hier nur relative Werte aufgetragen. Dabei wird die Zahl der Messungen für einen bestimmten pH-Bereich, der für die betreffende Gesellschaft bzw. Art am häufigsten gemessen wurde, gleich 100% gesetzt. Bei jedem Diagramm wird die Gesamtzahl, der für die betreffende Gesellschaft bzw. Art durchgeführten Messungen angegeben.

b) Bestimmungen des Karbonats-, Humus- und Stickstoffgehaltes:

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden wie die Ergebnisse der pH-Messungen in Blockdiagrammen wiedergegeben.

4. Methodik der Kulturversuche

a) Versuchsanordnung:

Da es sich bei den Versuchspflanzen in der Hauptsache um Rohbodenpflanzen handelte, wurde ein Kulturverfahren gewählt, das am ehesten einem alpinen Schuttstandort gleichkommt, nämlich das Sandkulturverfahren. Im wesentlichen hielt ich mich dabei an die bei Sebal (1956) beschriebene Methode. Anstelle der Mitscherlichgefäße wurden Plastik-Multitopf-Anzuchtplatten und in geringerer Zahl auch Plastik-Schaumstofftöpfe verwendet. Beide zeigten keinerlei Einfluß auf die pH-Konstanz der Nährlösungen. Die Einzeltöpfe der Anzuchtplatten faßten ca. 250 cm³ Sand, die kleinen Schaumstofftöpfe 200 cm³ und die großen Schaumstofftöpfe ca. 500 cm³ Sand. Es wurde reinster Quarzsand von den Korngrößen 1—3 mm verwendet. Sand feinerer Korngrößen hatte sich in Vorversuchen als ungeeignet erwiesen, da dieser leicht zur Verkrustung und Veralgung neigt. Deshalb wurde das oben genannte Gemisch von Sand der Korngrößen 1—3 mm mit einer Schicht Sand der Korngrößen 2—3 mm abgedeckt. Diese Schicht trocknete oberflächlich immer stark aus; so konnten sich keine Algen darauf ansiedeln. Außerdem wurde dadurch die Verdunstung der Nährlösung sehr verringert und somit ein Auskristallisieren der Nährsalze an der Oberfläche unterbunden. Die Versuchstöpfe und Topfplatten wurden in kleine Tonblumentöpfe gestellt, so daß sie gleichsam in der Luft hingen und durch die untere Öffnung keine andere Nährlösung hochgesaugt werden konnte. Der Versuch wurde in einem der Gewächshäuser des Botanischen Institutes München durchgeführt.

b) Nährlösung:

Für die Zusammensetzung der Nährlösung wurde eine Kombination der Nährlösungen nach Knop, v. Crone und Sebal gewählt. Zu 10 l Aqua dest. wurden folgende Nährsalze gegeben:

- 3,5 g K₂HPO₄
- 3,5 g NH₄NO₃
- 2,5 g MgSO₄ · 7 H₂O
- 3,6 g Ca(NO₃)₂ · 4 H₂O
- 2,5 g Ca₃(PO₄)₂
- 0,5 g FeCl₃ · 6 H₂O
- 10 cm³ Hoagland'sche AZ-Lösung

Es entstand so eine vollständige Nährlösung, deren Ionenkonzentrationen in Tab. 1 im Vergleich zu den Nährlösungen nach Knop, v. Crone und Sebald dargestellt sind.

Die Nährlösungen wurden in 10-l-Plastikeimern mit Deckel aufbewahrt.

	Crone Knop Sebald																	
pH				6,5	8,0	7,5	7,0	6,9	6,5	6,0	5,0	4,0	4,0	3,0				
Ionen													+ K +					
Ca ⁺⁺	213	244	120					158										
Mg ⁺⁺	49	24	15					24										
K ⁺	386	168	160	860	547	196	157	157	157	157	157	157	860	157				
NH ₄ ⁺	—	—	—					79										
Fe ⁺⁺⁺	117	Spur	56					10										
Mn ⁺⁺	—	—	6					—										
NO ₃ ⁻	614	910	250					460										
PO ₄ ⁻⁻⁻	286	175	380					368										
SO ₄ ⁻⁻⁻	474	98	50	98	98	98	98	374	788	1338	2008	2896	3137					
Cl ⁻	—	Spur	30					20										
Summe	2140	1619	1139	2107	1794	1443	1404	1680	2094	2644	3334	4875	4444					

Tab. 1: Zusammensetzung und Vergleich der Nährlösungen in mg/Liter. Die Nährlösung mit pH 6,9 ist die Stammlösung, die mit pH 4,0 + K⁺ die Nährlösung des Kontrollversuchs mit der gleichen Menge Kaliumionen, wie die mit pH 8,0.

c) Abstufung und Konstanthaltung der pH-Werte der Nährlösung:

Für den Versuch wurden 8 pH-Stufen verwendet und zwar: 8,0 / 7,5 / 7,0 / 6,5 / 6,0 / 5,0 / 4,0 / 3,0.

Der pH-Wert der Stammnährlösung lag bei 6,9. Niedrigere pH-Werte wurden durch verdünnte Schwefelsäure eingestellt. Dazu wurde eine Pufferkurve gezeichnet, an der man die benötigte Schwefelsäuremenge für den gewünschten pH-Wert ablesen konnte. Schwieriger waren die pH-Werte zwischen 7,0 und 8,0 einzustellen. CaCO₃ erwies sich als ungünstig, da man davon verhältnismäßig große Mengen benötigt hätte; es wäre so ein Absetzen des (ungelösten) CaCO₃ am Sand nicht zu vermeiden gewesen. Deshalb wurde zur Verringerung der H⁺-Ionenkonzentration in der Nährlösung verdünnte KOH benützt. Dadurch sollte auch gezeigt werden, daß für das gute oder schlechte Gedeihen einiger Pflanzen bei hohen pH-Werten nicht der Kalk, sondern die geringe H⁺-Ionenkonzentration ausschlaggebend ist. Um aber andererseits zu prüfen, ob nicht die mit der Verringerung der H⁺-Ionenkonzentration steigende K⁺-Ionenkonzentration die Ergebnisse beeinflusst, wurden mit einigen Arten Kontrollversuche bei einem pH von 4,0 und mit der gleichen K⁺-Ionenkonzentration wie bei pH 8,0 durchgeführt. Die Pflanzen verhielten sich jedoch im Kontrollversuch (also bei „pH 4,0 + K⁺ wie pH 8,0“) beinahe ebenso wie die in der normalen Nährlösung mit pH 4,0, und der Unterschied zu den Pflanzen bei pH 8,0 war in beiden Fällen etwa ebenso groß. Die Erhöhung des K⁺-Ionengehaltes im Kontrollversuch bei „pH 4,0 + K⁺ wie pH 8,0“ wirkte also nicht in ähnlicher Weise wie die gleiche K⁺-Ionenkonzentration bei pH 8,0. Um in der Nährlösung mit pH 4,0 die gleiche Menge K⁺-Ionen zu erhalten wie in der Nährlösung mit pH 8,0, mußten zu 10 Litern Nährlösung 1,57 g K₂SO₄ gegeben werden. Dadurch erhöhte sich der SO₄⁻⁻⁻-Ionengehalt von 2007 mg bei der normalen Nährlösung von pH 4,0 auf 2895 mg bei der Nährlösung des Kontrollversuches mit „pH 4,0 + K⁺ wie pH 8,0“. Das Verhältnis im SO₄⁻⁻⁻-Ionengehalt zwischen pH 8,0 und „pH 4,0 + K⁺ wie pH 8,0“ war $\frac{2895}{98} = 298$. Da von pH 8,0 zu pH 4,0 die

H^+ -Ionenkonzentration um das 10 000fache, die SO_4^{--} -Ionenkonzentration dagegen nur um das 298fache ansteigt, und da, wie Kretschmer, Toth und Bean (1953) feststellten, der Sulfatgehalt des Nährsubstrates geringen Einfluß auf den Sulfatgehalt der Pflanzen und die Aufnahme der anderen Nährstoffe hat, ist das unterschiedliche Wachstum bei hohem und niedrigem pH-Wert mit Sicherheit auf die Änderung in der H^+ -Ionenkonzentration zurückzuführen.

d) Auswahl und Aufzucht der Versuchspflanzen:

Bei der Auswahl der Versuchspflanzen war in erster Linie die Möglichkeit der Beschaffung von Samen sowie deren Keimfähigkeit ausschlaggebend. Vorversuche, in denen die Keimung in pH-Abhängigkeit beobachtet werden sollte, hatten keinerlei wesentliche Ergebnisse gebracht. Deshalb wurde darauf verzichtet und alle Pflanzen gleichmäßig in Gartenerde aufgezogen. Im Sommer 1962 hatte ich von 21 Arten Samen in verschiedenen großen Mengen gesammelt. Diese wurden im Winter 1962/63 im Freien belassen, so daß sie kräftig durchfrieren konnten. Anfang März 1963 säte ich dann im Gewächshaus des Institutes für Systematische Botanik München das gesamte Samenmaterial aus. Dazu wurden 202 kleine Steingut-Blumentöpfe mit einem Gemisch von feiner Gartenerde und Sand gefüllt und je nach Größe und Art mit 30 bis 150 Samen bestreut. Diese wurden mit einer dünnen Schicht Sand abgedeckt. Die Töpfe standen in großen mit Wasser gefüllten Eternitschalen, so daß Erde und Samen immer feucht waren, aber nicht von oben her gegossen werden mußten. Die höchsten Keimprozente wurden für *Braya alpina* (78%), *Silene nutans* (77%), *Artemisia genipi* (76%) und *Hutchinsia alpina* (74%) festgestellt; noch recht gut keimten die Samen von *Artemisia mutellina* (55%), *Arabis corymbiflora* (45%) und *Draba dubia* (43%); geringere Keimprozente ergaben sich für *Arabis caerulea* (21%), *Veronica aphylla* (20%), *Arabis pumila* (19%), *Draba hoppeana* (17%), *Hutchinsia brevicaulis* (17%) und *Draba aizoides* (16%); nur schlecht oder gar nicht keimten die Samen von *Draba carinthiaca* (10%), *Saxifraga oppositifolia* (8%), *Oxytropis halleri* (5%), *Draba fladnizensis* (4%), *Saxifraga biflora* (2%), *Linaria alpina* (1%), *Gentiana nana* (0,0%) und *Gentiana tenella* (0,0%). Die Jungpflanzen wurden etwa bis zur Ausbildung der ersten Folgeblätter in Gartenerde herangezogen. Beim Umsetzen in den Quarzsand mußten sie vorher sorgfältig gewaschen werden, damit nicht eventuelle Reste der Gartenerde den pH-Wert im Quarzsand bzw. in der Nährlösung verändern konnten.

5. Messen und Auswertung der Kulturversuche

Längenzuwachsmessungen an einzelnen Organen, wie Sebal (1956) sie machte, wären bei den oft sehr kleinen Alpenpflanzen recht schwierig gewesen. Um aber dennoch die Entwicklung der einzelnen Pflanzen niederlegen zu können, wurde ihr Wachstumsstand im Abstand von 5–10 Tagen geschätzt. Dabei wurden die einzelnen Pflanzen in 6 Kategorien eingeteilt und ihr Wachstumsstand durch eine Zahl bewertet. Die „Note“ 5 bekamen diejenigen Pflanzen, deren Wachstumsstand am besten war, 5 bedeutet also „Wachstumsstand sehr gut“; dementsprechend 4 = gut, 3 = mäßig, 2 = schlecht, 1 = sehr schlecht, und 0 = Pflanze eingegangen. In der Zeit von Ende Mai bis Anfang Juli wurden so alle Pflanzenindividuen 7mal geschätzt und bewertet. Nach Abbruch des Versuchs wurde von jeder Pflanze das Trockengewicht bestimmt.

Von den meisten Arten standen zu Beginn des Versuches zehn Pflanzen pro pH-Stufe zur Verfügung. Da jedoch einige Individuen sämtlicher Arten und aller pH-Stufen bald nach dem Umsetzen — offensichtlich als Folge davon — eingingen, gelangten meist weniger als zehn Pflanzen pro pH-Stufe zur Auswertung. Für die verschiedenen pH-Stufen wurden aus den Einzelwägungen und -schätzungen das arithmetische Mittel errechnet. Außerdem wurden die Mittelwerte in Prozenten angegeben, wobei der größte Wert gleich 100% gesetzt wurde. Auch

die Abbildungen, in denen die Trockengewichte in Abhängigkeit vom pH-Wert der Nährlösung graphisch dargestellt werden, geben relative Werte wieder. Der mittlere Fehler eines Durchschnittswertes wurde nur für die Trockengewichte berechnet, und zwar nach der Formel

$$F_m = \sqrt{\frac{f^2}{n \cdot (n-1)}}$$

Dabei ist F_m der zu berechnende mittlere Fehler eines arithmetischen Mittels, f die Abweichung der Einzelwerte vom arithmetischen Mittel und n die Zahl der Einzelwerte.

Um den mittleren Fehler einer Differenz (F_D) zwischen zwei Mittelwertspunkten zu finden, wurde die Wurzel aus der Summe der quadrierten mittleren Fehler der Mittelwerte (F_m) gezogen:

$$F_D = \sqrt{(F_{m_1})^2 + (F_{m_2})^2}$$

Um eine Differenz zwischen zwei Mittelwerten statistisch zu sichern, wurde der Wert t nach der Formel

$$t = \frac{D}{F_D}$$

berechnet. Dabei ist D die Differenz zwischen den beiden Mittelwerten und F_D der mittlere Fehler der Differenz. Die Differenz gilt als

mit 95% Wahrscheinlichkeit gesichert, wenn $t = 1,96$

„ 99% „ „ „ „ $t = 2,576$

„ 99,9% „ „ „ „ $t = 3,291$

ist. Da in einigen Fällen nur 4 oder 5 Individuen pro pH-Stufe zur Auswertung verwendet werden konnten und da ein aus so wenig Zahlen gewonnener Mittelwert kaum zu sichern ist, wurden benachbarte und im Wachstum der Pflanzen kaum unterschiedene pH-Stufen zu einem Mittelwert zusammengezogen. Dadurch wurden die Kurven übersichtlicher und die Differenz der einzelnen Punkte konnte besser gesichert werden.

C. Die Ökologie der Gesellschaften des *Drabion hoppeanae*

I. Beschreibung der Assoziationen

1. *Saxifragetum biflorae* Zollitsch 1966

Das *Saxifragetum biflorae* ist eine Pioniergesellschaft mit geringer Bodenbedeckung; diese liegt, wie in Teil I dargestellt wurde, meist unter 10%. Die typischen Standorte sind Bratschenhänge (vergl. F r i e d e l 1957), Windwurfhalden und Moränenböden, die im wesentlichen aus Kalkglimmerschiefer oder aus einem Gemisch von Kalkglimmerschiefer mit Chloritschiefer u. ä. bzw. aus deren Verwitterungsprodukten aufgebaut werden. Die Beweglichkeit dieser Böden, die meist einen recht hohen Anteil an grusigem und sandigem Material aufweisen, kann zumindest zeitweise recht erheblich sein. Dabei kommt neben dem Wasser auch dem Wind eine große Bedeutung als bewegende Kraft zu. Diese relativ starke Beweglichkeit des Bodens bewirkt eine ständige Erneuerung des Rohbodencharakters. Somit kann das *Saxifragetum biflorae* durchaus als Dauergesellschaft bezeichnet werden.

Die Höhe der meisten Aufnahmen liegen zwischen 2500 und 2700 m (vergl. Abb. 1a, S. 11). Die Gesellschaft scheint südliche bis östliche Exposition zu bevorzugen; jedoch wurde sie auch in westlicher und sogar nordwestlicher Exposition gefunden (Abb. 1b, S. 11). Die Neigung der Aufnahme­flächen schwankt zwischen beinahe eben und 45°; am häufigsten wurden Werte zwischen 5 und 20° gemessen (Abb. 1c, S. 11). Die Schneebedeckung dauert meist recht lange, etwa 8 bis 9 Monate. Der Boden ist durch sickern­des Schmelzwasser ständig gut durchfeuchtet.

Die pH-Werte der untersuchten Böden liegen zwischen 7,7 und 8,6. Wie Abb. 2, S. 11 zeigt, wurden die Werte zwischen pH 8,2 und 8,5 am häufigsten gemessen. Die Gesellschaft scheint also auf Böden basischer Reaktion beschränkt zu sein.

Für die beiden Subassoziationen und ihre verschiedenen Ausbildungen konnten keine unterschiedlichen pH-Werte ihrer Standortsböden gefunden werden. Die Unterschiede in der Ökologie ihrer Standorte sind in erster Linie in der unterschiedlichen Dauer der Schneebedeckung sowie in einem unterschiedlichen Grad der ständigen Durchfeuchtung zu suchen. Wie schon aus der floristischen Zusammensetzung zu schließen ist, ap­ern die Standorte der Subassoziation *arabidetosum caeruleae* später aus und sind während der Vegetationsperiode stärker durchfeuchtet.

2. *Campanulo-Saxifragetum* Oberd. 1959 em. Zollitsch 1966

Das *Campanulo-Saxifragetum* zeigt enge Beziehungen zum *Saxifragetum biflorae*. Beides sind typische Pioniergesellschaften grusiger Feinschuttböden, die durch — vor allem physikalische — Verwitterung von Kalkglimmerschiefern entstehen. Da vom *Campanulo-Saxifragetum* nur wenige Aufnahmen vorliegen, können die Angaben über die Ökologie der Standorte nicht durchwegs als für die Assoziation allgemein gültig angesehen werden.

Bis jetzt wurde das *Campanulo-Saxifragetum* in Höhen zwischen 2400 m und 3100 m, mit einer deutlichen Massierung zwischen 2800 und 3000 m beobachtet (vergl. Abb. 3a, S. 11). Eine Bevorzugung einer bestimmten Exposition zeigt das *Campanulo-Saxifragetum* nicht; nur in Nordlagen konnte es noch nicht gefunden werden. Die Neigung der Standorte schwankt zwischen beinahe eben und 40°; am häufigsten wurde eine Neigung von 20—25° gemessen (vergl. Abb. 3b, S. 11).

Die pH-Werte des Bodens liegen zwischen 6,3 und 8,4, bei einem deutlichen Maximum zwischen pH 7,5 und 8,0 (vergl. Abb. 4a, S. 11).

Die in Teil I, Tab. 9 (Zollitsch, 1966a) als Subass. *typicum* bezeichneten Aufnahmen sind die Aufnahmen 16 und 17 der Tab. 1 in Oberdorfer (1959). Da Oberdorfer keine näheren ökologischen Angaben bringt, ist ein Vergleich der Subass. *typicum* mit den Subassoziationen *arabidetosum caeruleae* und *crepidetosum rhaetici* nicht möglich. Die Aufnahmen der Subassoziation *arabidetosum caeruleae* stammen durchweg aus höheren Lagen, als die der Subassoziation *crepidetosum rhaeticae*. Die Standorte der Subassoziation *arabidetosum caeruleae* sind länger schneebedeckt, ständig stärker durchfeuchtet und reicher an grusigem und sandigem Feinschutt, als die der Subassoziation *crepidetosum rhaeticae*.

Einige Bodenproben von Standorten des Subassoziation *arabidetosum caeruleae* wurden auch auf ihren Gehalt an Kalk, Humus und Stickstoff hin untersucht. Die Karbonatsbestimmungen ergaben Werte zwischen 0,9 und 61,8‰ Calciumkarbonat. Wie in Abb. 5a, S. 11 dargestellt ist, zeigten die meisten Bodenproben einen Kalkgehalt zwischen 20 und 30‰. Der Humusgehalt dieser Feinschuttböden ist sehr gering und macht nur zwischen 0,6 und 2,5‰ aus (Abb. 5b, S. 11). Noch wesentlich geringer ist der Gehalt an Stickstoff: die Analysen ergaben Werte zwischen 0,008 und 0,07‰ (vergl. Abb. 5c, S. 11). Das C/N-Verhältnis der Böden ist sehr hoch; es wurden in der Hauptsache Werte zwischen 15 und 30 errechnet, die sonst (unter den Humusböden) nur in extrem sauren Rohhumusböden gefunden werden.

3. *Drabo-Saxifragetum* Br.-Bl. 1949 em. Zollitsch 1966

Wie in Teil I dargelegt wurde, weisen die Aufnahmen des *Drabo-Saxifragetum* teilweise eine recht hohe Bodenbedeckung auf. Das *Drabo-Saxifragetum* ist keine ausgesprochene Pioniergesellschaft wie das *Saxifragetum biflorae* und das *Campanulo-Saxifragetum*, kann aber als typische Dauergesellschaft angesehen werden. Es wurde bisher in Höhen zwischen 2200 und 3000 m beobachtet. Abb. 6a, S. 11 bringt die relative Verteilung der Höhenangaben für die einzelnen Aufnahmen. Wie Abb. 6b, S. 11 zeigt, wurde das *Drabo-Saxifragetum* auf Hängen jeder Exposition gefunden, am häufigsten jedoch in südexponierten Lagen. Die Neigung der Aufnahmeflächen schwankt zwischen fast eben und 40°; das Diagramm (Abb. 6c, S. 11) zeigt ein Maximum bei Werten zwischen 20 und 40°.

Abb. 1 *Saxifragetum biflorae*:

a) Höhenverbreitung b) Exposition c) Neigung

Abb. 2 *Saxifragetum biflorae*: relative Verteilung der in Standortsböden gemessenen pH-Werte; 276 Messungen; 102 Messungen = 100‰

Abb. 3 *Campanulo-Saxifragetum*:

a) Höhenverbreitung b) Neigung

Abb. 4 *Campanulo-Saxifragetum*: relative Verteilung der in Standortsböden gemessenen pH-Werte

a) *Campanulo-Saxifragetum* s. lat.; 238 Messungen; 46 Messungen = 100‰

b) *Campanulo-Saxifragetum arabidetosum caeruleae*; 120 Messungen; 32 Messungen = 100‰

c) *Campanulo-Saxifragetum crepidetosum rhaeticae*; 118 Messungen; 24 Messungen = 100‰

Abb. 5 *Campanulo-Saxifragetum arabidetosum caeruleae*: prozentualer Gehalt der Standortsböden an

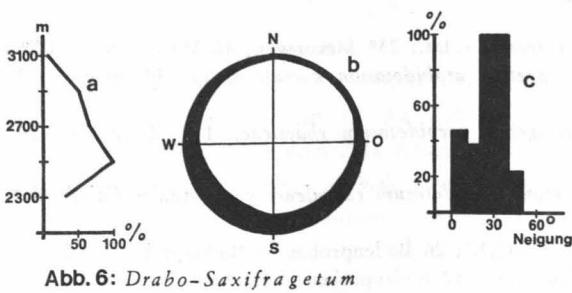
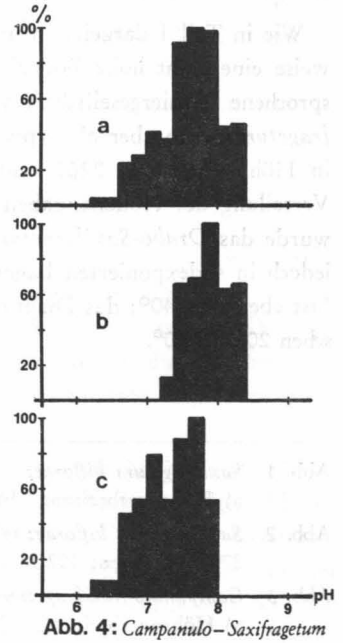
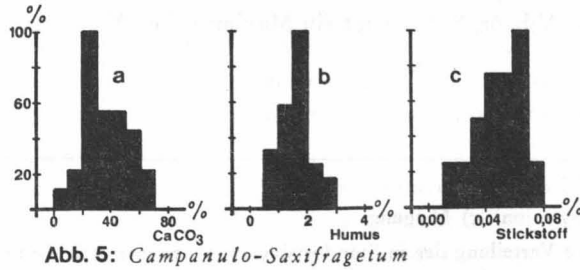
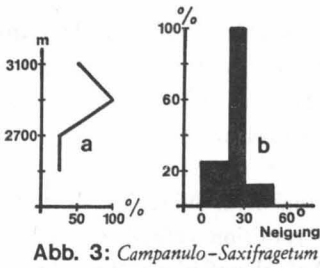
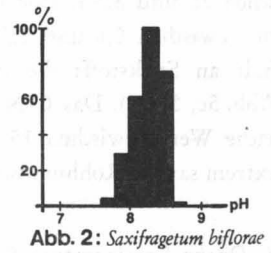
a) Kalziumkarbonat (CaCO_3); 26 Bodenproben; 9 Bodenproben = 100‰

b) Humus; 28 Bodenproben; 12 Bodenproben = 100‰

c) Stickstoff; 15 Bodenproben; 4 Bodenproben = 100‰

Abb. 6 *Drabo-Saxifragetum*:

a) Höhenverbreitung b) Exposition c) Neigung



Das *Drabo-Saxifragetum* besiedelt vorzugsweise Kalkglimmerschiefer-Schutthänge mit hohem Feinschuttgehalt und relativ geringer Beweglichkeit. Die Schneebedeckungsdauer ist unterschiedlich; im Durchschnitt beträgt sie etwa 7—9 Monate. Der Boden ist meist gut durchfeuchtet, jedoch in geringerem Maße als beim *Saxifragetum biflorae*.

Innerhalb der Aufnahmeflächen des *Drabo-Saxifragetum* wurden von zahlreichen Pflanzen Bodenproben entnommen, deren pH-Wert bestimmt wurde. Abb. 7a, S. 14 zeigt die relative Verteilung dieser 1088 Messungen. Die Extremwerte liegen bei pH 4,8 und 8,8, ein deutliches Maximum zwischen pH 7,6 und 8,2. Der Anteil der Messungen von Bodenproben mit einem pH-Wert von niedriger als 6,8 ist, wie aus Abb. 7a, S. 14 klar zu ersehen ist, sehr gering. Er beträgt, bezogen auf die Gesamtzahl der Messungen nur knapp 7%. Werte unter pH 6,5 wurden nur in Böden der typischen Ausbildung der Subassoziaton *kobresietosum myosuroidis* und in der Ausbildung mit *Salix herbacea* der Subassoziaton *arabidetosum caeruleae* gemessen.

Abb. 7b—d, S. 14 bringt im Vergleich die relative Verteilung der gemessenen pH-Werte von Böden der typischen Subassoziaton (Abb. 7b), der typischen Ausbildung der Subassoziaton *arabidetosum caeruleae* (Abb. 7c) und der typischen Ausbildung der Subassoziaton *kobresietosum myosuroidis* (Abb. 7d). Die Böden der typischen Subassoziaton zeigen sehr einheitliche Reaktion: die gemessenen Extremwerte schwanken nur um 11 Zehntel pH-Einheiten; das Maximum liegt zwischen pH 7,8 und 8,4. Für die typische Ausbildung der Subassoziaton *arabidetosum caeruleae* ergibt sich ein breiteres Maximum (zwischen pH 7,4 und 8,2), die Extremwerte liegen bei pH 6,5 und 8,6; der Schwankungsbereich zwischen den Extremwerten ist also etwa doppelt so groß wie bei der Subassoziaton *typicum*. Das Diagramm für die typische Ausbildung der Subassoziaton *kobresietosum myosuroidis* zeigt ein verhältnismäßig enges Maximum (zwischen pH 7,6 und 8,2), jedoch einen recht weiten Schwankungsbereich zwischen den Extremwerten; diese liegen bei pH 5,2 und 8,6. Die Subassoziaton *kobresietosum myosuroidis* ist reich an aus Rasengesellschaften übergreifenden Arten. Diese bedingen eine stellenweise stärkere Ansammlung von organischer Substanz im Boden, die ihrerseits eine Neutralisierung des Kalkes und somit eine neutrale bis schwach saure Reaktion des Bodens zur Folge hat. Von der Subassoziaton *saxifragetosum bryoidis* liegen leider keine pH-Messungen der Böden vor.

4. *Trisetetum spicati* Oberd. 1959 em. Zollitsch 1966

Das *Trisetetum spicati* zeigt enge Beziehung zum *Drabo-Saxifragetum*, ähnlich wie das *Saxifragetum biflorae* zum *Campanulo-Saxifragetum*. Auch das *Trisetetum spicati* ist, wie das *Drabo-Saxifragetum*, keine typische Pioniergesellschaft. Der Grad der Bodenbedeckung kann auch hier recht erheblich sein (bis 90%), doch liegt das Maximum in diesem Fall deutlich bei Werten unter 20% (vergl. Teil I, Abb. 10). Im Gegensatz zum *Drabo-Saxifragetum* bevorzugt das *Trisetetum spicati* etwas trockenere Standorte, die auch früher ausapern; die Schneebedeckung dauert hier selten länger als 7 Monate. Dies kommt auch dadurch zum Ausdruck, daß keine Übergänge zu Schneebodengesellschaften und somit keine Subassoziaton *arabidetosum caeruleae* beobachtet werden konnten.

Das *Trisetetum spicati* wurde am häufigsten in Höhen zwischen 2500 und 2700 m gefunden (vergl. Abb. 8a, S. 14). Die meist südexponierten (vergl. Abb. 8b, S. 14) Schutthänge wechselnder Neigung (Abb. 8c, S. 14) sind reich an grusigem und sandigem Material. Oft wird die Physiognomie der Standorte durch plattigen Schutt oder grobe Blöcke bestimmt. Entscheidend für den Pflanzenbewuchs ist jedoch der hohe Gehalt an Feinschutt, der auch hier von Kalkglimmerschiefern gebildet wird.

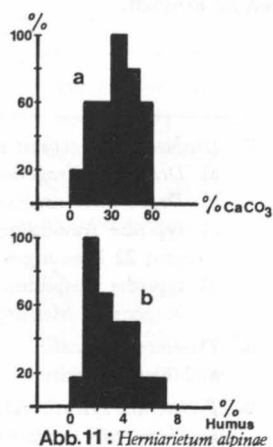
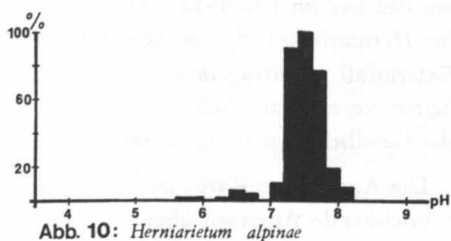
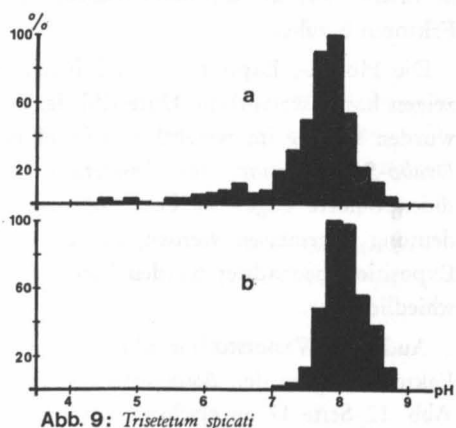
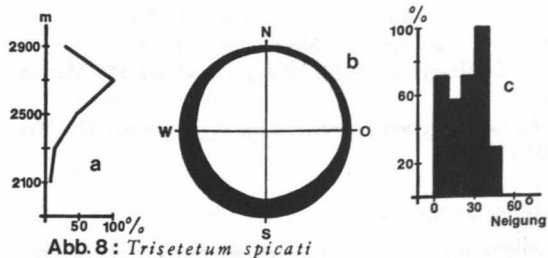
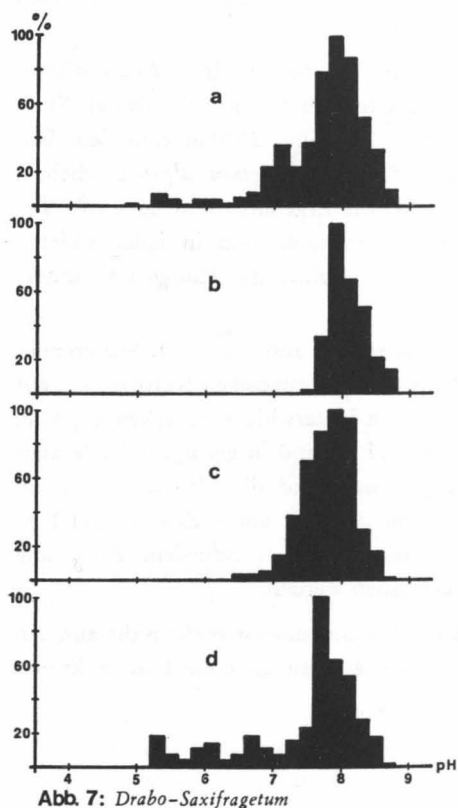
Das Diagramm der relativen Verteilung der im Boden des *Trisetetum spicati* gemessenen pH-Werte (Abb. 9a, S. 14) ergibt ein ähnliches Bild, wie das für das *Drabo-Saxifragetum* (vergl. Abb. 7a, S. 14): ein deutliches Maximum zwischen pH 7,6 und 8,0, Extremwerte bei pH 4,5 und 8,7. Niedrigere Werte als pH 6,2 wurden nur in Böden der Subassoziation *saussureetosum alpinae* gemessen. Die Ergebnisse der Messungen für die typische Subassoziation (Abb. 9b, S. 14) zeigen einen recht engen Schwankungsbereich; Werte unter pH 7,0 wurden hier nicht gemessen.

5. *Herniarietum alpinae* prov.

Von dieser Gesellschaft liegen leider nur drei Aufnahmen vor. Davon stammen zwei aus den südlichen Zillertaler Alpen und eine aus dem Wallis. Die ökologischen Verhältnisse dieser drei Standorte zeigen dennoch große Übereinstimmung: die Neigung der Aufnahmeflächen beträgt in jedem Fall 40°, bei südlicher bis südöstlicher Exposition und einer Höhe zwischen 2480 und 2640 m. Alle drei Aufnahmen stammen von Kalkglimmerschiefer-Schutthalden mit stellenweise sehr hohem Gehalt an sandigem Material. Die Beweglichkeit des Schuttes ist relativ groß. Der Boden kann zeitweise stärker austrocknen und apert früh aus.

Bei der Bestimmung der pH-Werte des Bodens wurden am häufigsten Werte zwischen pH 7,2 und 7,8 gemessen; die Extremwerte liegen bei pH 5,7 und 8,1. Niedrigere Werte als pH 7,0 wurden nur sehr selten gemessen (vergl. Abb. 10, S. 14).

Von allen drei Aufnahmeflächen wurden auch Bodenproben entnommen, von denen der Kalk- und Humusgehalt bestimmt wurde. Die Ergebnisse der Karbonatbestimmung (vergl. Abb. 11a, S. 14) schwanken zwischen 8,8 und 54,4‰; der Schwankungsbereich für die einzelnen Aufnahmen ist ähnlich weit. Die Humusbestimmungen bestätigen die Geländebeobachtungen: der Boden ist sehr arm an organischer Substanz. Wie Abb. 11b, S. 14 zeigt, wurden Werte zwischen 1 und 3‰ am häufigsten gefunden; die Extremwerte sind 0,8 und 6,3‰.



II. Vergleich der Assoziationen miteinander

Die floristischen Unterschiede zwischen den 5 Assoziationen des *Drabion hoppeanae*, wie sie in Teil I (Zollitsch, 1966a) dargestellt wurden, treten wesentlich deutlicher in Erscheinung als die ökologischen, da diese auf relativ schwierig zu bestimmenden Faktoren beruhen.

Die Höhen-, Expositions- und Neigungsdiagramme für die einzelnen Assoziationen zeigen kaum wesentliche Unterschiede. Als Gesellschaften der alpinen bis nivalen Stufe wurden sie alle im wesentlichen in Höhen zwischen 2400 und 2800 m gefunden. Das *Drabo-Saxifragetum*, das *Trisetetum spicati* und das *Herniarietum alpinae* scheinen südexponierte Lagen zu bevorzugen. Doch kann diesen Ergebnissen keine große Bedeutung zugemessen werden, da die Gesellschaften vereinzelt auch in jeder anderen Exposition beobachtet werden konnten und auch die Neigung der Hänge sehr unterschiedlich war.

Auch die Wasserstoffionenkonzentration der Böden kann nicht als differenzierender Faktor zwischen den Assoziationen des *Drabion hoppeanae* angesehen werden, wie aus Abb. 12 Seite 17 zu ersehen ist. Es sind zwar gewisse Unterschiede zu erkennen, z. B. wurden nur im *Drabo-Saxifragetum*, im *Trisetetum spicati* und in geringem Maße auch im *Herniarietum alpinae* Werte unter pH 6,0 gemessen, und die Maxima liegen im Extremfall (*Saxifragetum biflorae* und *Herniarietum alpinae*) um 8 Zehntel pH-Einheiten verschoben, doch kann hieraus nicht auf grundsätzlich verschiedene Ansprüche der Gesellschaften an die Reaktion des Bodens geschlossen werden.

Die Anzahl der Karbonat-, Humus- und Stickstoffbestimmungen reicht nicht aus, um vergleichende Aussagen über die Ansprüche der Assoziationen an diese Bodenfaktoren machen zu können.

Abb. 7 *Drabo-Saxifragetum*: relative Verteilung der in Standortsböden gemessenen pH-Werte

- a) *Drabo-Saxifragetum* s. lat.; 1088 Messungen; 213 Messungen = 100%
- b) *Drabo-Saxifragetum typicum*; 124 Messungen; 43 Messungen = 100%
- c) typische Ausbildung des *Drabo-Saxifragetum arabitetosum caeruleae*; 356 Messungen; 22 Messungen = 100%
- d) typische Ausbildung des *Drabo-Saxifragetum kobresietosum myosuroidis*; 228 Messungen; 57 Messungen = 100%

Abb. 8 *Trisetetum spicati*:

- a) Höhenverbreitung b) Exposition c) Neigung

Abb. 9 *Trisetetum spicati*: relative Verteilung der in Standortsböden gemessenen pH-Werte

- a) *Trisetetum spicati* s. lat.; 699 Messungen; 160 Messungen = 100%
- b) *Trisetetum spicati typicum*; 178 Messungen; 48 Messungen = 100%

Abb. 10 *Herniarietum alpinae*: relative Verteilung der in Standortsböden gemessenen pH-Werte; 166 Messungen; 52 Messungen = 100%

Abb. 11 *Herniarietum alpinae*: prozentualer Gehalt der Standortsböden an

- a) Kalziumkarbonat (CaCO_3); 19 Bodenproben; 5 Bodenproben = 100%
- b) Humus; 19 Bodenproben; 6 Bodenproben = 100%

Die Standorte, auf denen es zur Ausbildung der Gesellschaften des *Drabion hoppeanae* kommt, unterscheiden sich also nur wenig in den Faktoren, die hier exakt bestimmt wurden. Die Unterschiede liegen unter anderem vor allem im Wasserhaushalt der Böden, in der Schneebedeckungsdauer, in der Beweglichkeit des Schuttes, sowie in geringerem Maße in der Korngrößenverteilung im Boden. Diese Standortfaktoren sind jedoch, wie bereits erwähnt, relativ schwierig exakt zu bestimmen.

Der Grad der ständigen Durchfeuchtung ist in Böden von *Saxifragetum biflorae*-Standorten am höchsten. Ähnlich hoch ist er auch im *Campanulo-Saxifragetum*. Die trockensten Standorte werden vom *Trisetetum spicati* und vom *Herniarietum alpinae* eingenommen. Das *Drabo-Saxifragetum* nimmt eine Mittelstellung ein.

Die Schneebedeckungsdauer zeigt zum Grad der Bodendurchfeuchtung gewisse Parallelen: im Durchschnitt bleibt auf den Standorten des *Saxifragetum biflorae* und des *Campanulo-Saxifragetum* der Schnee am längsten liegen, ähnlich lang auch in der Subassoziation *arabidetosum caeruleae* des *Drabo-Saxifragetum*. Relativ früh apert die Standorte des *Trisetetum spicati* und des *Herniarietum alpinae* aus.

Die Schutthänge, auf denen das *Drabo-Saxifragetum* zur Ausbildung gelangt, sind relativ ruhig; eine Bewegung des Schuttes, vor allem des Feinschuttes, wird hier in erster Linie durch Wind hervorgerufen. Stärker bewegt, in diesem Fall vor allem durch oberflächlich fließendes und sickerndes Wasser, aber auch durch Wind, sind Schuttstandorte des *Saxifragetum biflorae* und des *Campanulo-Saxifragetum*. Eine relativ große Beweglichkeit wurde an den Standorten des *Trisetetum spicati* und besonders des *Herniarietum alpinae* beobachtet. Schuttbewegungen können hier sowohl durch Wasser und Wind als auch durch Steinschlag, Wildwechsel u. ä. ausgelöst werden.

Die Standorte des *Saxifragetum biflorae* und des *Campanulo-Saxifragetum* sind vorzugsweise Abwitterungshalden, die mit einer verhältnismäßig dünnen Schicht meist grusigen Feinschutts bedeckt sind. Die Böden von Standorten des *Drabo-Saxifragetum*, des *Trisetetum spicati* und des *Herniarietum alpinae* sind meist tiefgründiger und reicher an vor allem sandigem Feinschutt. Besonders das *Drabo-Saxifragetum* und das *Herniarietum alpinae* wurden öfter auf typischen Windwurfhalden gefunden, das *Trisetetum spicati* dagegen häufiger auf Standorten die stärker von grobem, oft plattigem Schutt durchsetzt waren.

Spezielle Sukzessionsstudien wurden im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt. Die hier beschriebenen Übergänge zwischen verschiedenen Assoziationen gestatten es jedoch, auf die Richtung der Sukzession gewisse Schlüsse zu ziehen. Für eine Schuttgesellschaft gibt es im wesentlichen nur zwei Richtungen der Weiterentwicklung: entweder zu Rasengesellschaften oder zu Schneebodengesellschaften. Beide Entwicklungsrichtungen konnten auch für die Kalkschieferschuttgesellschaften beobachtet werden. Eine Entwicklung zu Schneebodengesellschaften, insbesondere zum *Arabidetum caeruleae*, zeigen die Assoziationen *Saxifragetum biflorae*, *Campanulo-Saxifragetum* und *Drabo-Saxifragetum*, von denen jeweils „schneebodenähnliche Subassoziationen“ (*arabidetosum caeruleae*) beschrieben werden konnten. Übergänge zu Rasengesellschaften

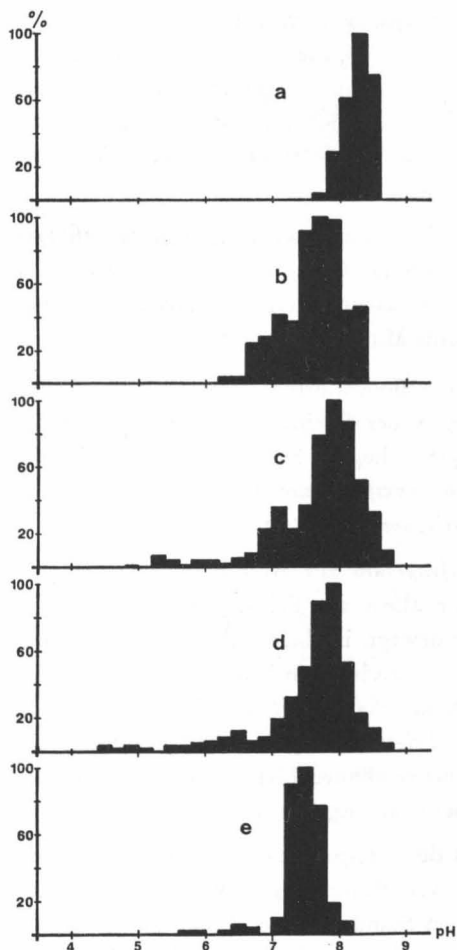


Abb. 12: *Drabion hoppeanae*

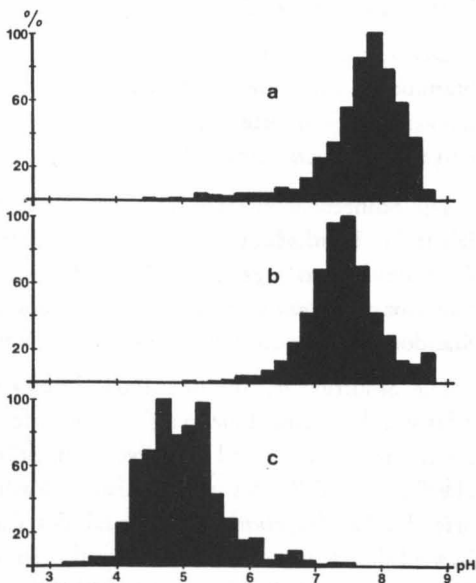


Abb. 14: *Thlaspeetea rotundifolii*

Abb. 12 *Drabion hoppeanae*: relative Verteilung der in den Standortsböden gemessenen pH-Werte

- a) *Saxifragetum biflorae*
- b) *Campanulo-Saxifragetum*
- c) *Drabo-Saxifragetum*
- d) *Trisetetum spicati*
- e) *Herniarietum alpinae*

Abb. 14 *Thlaspeetea rotundifolii*: relative Verteilung der in Standortsböden gemessenen pH-Werte

- a) *Drabion hoppeanae*-Gesellschaften; 2416 Messungen
- b) *Thlaspeion rotundifolii*-Gesellschaften; 886 Messungen
- c) *Androsacion alpinae*-Gesellschaften; 657 Messungen

zeigten neben dem *Drabo-Saxifragetum* auch das *Trisetetum spicati* und das *Herniarietum alpinæ*. Die Entwicklung verläuft hier jedoch nicht über *Carex firma*- und *Carex sempervirens-Sesleria varia*-Gesellschaften, wie das im reinen Kalkschutt der Fall ist, sondern direkt zu *Kobresia myosuroides*-Gesellschaften („*Elyneten* im weiteren Sinn“). Die Beziehungen dieser Gesellschaften zu den „klassischen *Elyneten*“ muß noch erarbeitet werden. Inwieweit eine Sukzession von den Pioniergesellschaften *Saxifragetum bifloræ* und *Campanulo-Saxifragetum* zu den übrigen Assoziationen des *Drabion hoppeanæ* möglich ist, sei dahingestellt, doch möchte ich eine derartige Entwicklung nicht von vornherein für unmöglich halten. In Abb. 13, S. 18 wurde versucht, die möglichen Sukzessionsrichtungen, ausgehend von den Gesellschaften des *Drabion hoppeanæ*, aufzuzeigen.

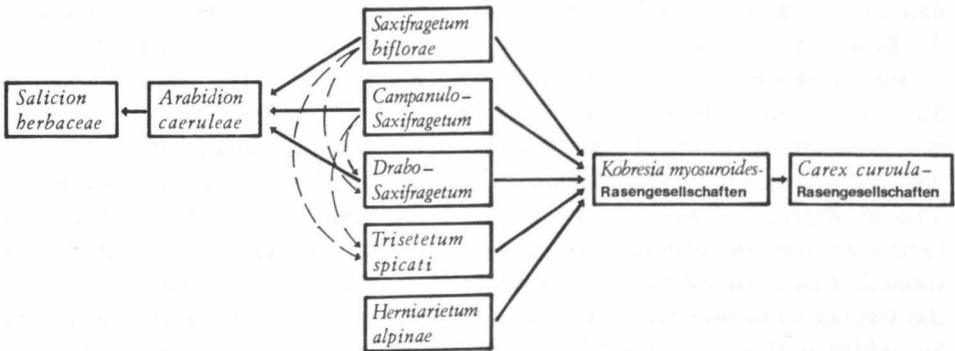


Abb. 13: Schema der möglichen, von *Drabion hoppeanæ*-Gesellschaften ausgehenden Sukzessionsreihen.

III. Vergleich der Gesellschaften des *Drabion hoppeanæ* mit den Gesellschaften des *Thlaspeion rotundifolii* und des *Androsacion alpinæ*

Die Verbände *Drabion hoppeanæ*, *Thlaspeion rotundifolii* und *Androsacion alpinæ* umfassen jeweils Steinschuttgesellschaften der alpinen bis nivalen Stufe verschiedener Exposition und Neigung. Schneebedeckungsdauer, Bodendurchfeuchtung und Beweglichkeit des Schuttes können für die einzelnen Gesellschaften der drei Verbände recht unterschiedlich sein.

Wie die deutschen Bezeichnungen bereits angeben, stellt die verschiedene Zusammensetzung des die Schuttflächen bildenden Gesteins den wesentlichsten Unterschied in der Ökologie dieser drei Verbände dar. Die Gesellschaften des Verbandes *Thlaspeion rotundifolii*, die „alpinen Kalkschuttgesellschaften“ besiedeln Schuttflächen, die aus Kalken

oder dysgeogenen Kalkschiefern aufgebaut werden. Ihre Hauptverbreitungsgebiete sind deshalb die Nördlichen und Südlichen Kalkalpen. Die Gesellschaften des Verbandes *Androsacion alpinae*, die „alpinen Silikatschuttgesellschaften“ besiedeln Schuttflächen, die aus kalkfreiem Silikatgestein, wie Granit, Gneis, Glimmerschiefer u. ä. aufgebaut werden. Sie kommen vor allem in den zentralen Ketten der Alpen vor. Die Gesellschaften des Verbandes *Drabion hoppeanae*, die „alpinen Kalkschieferschuttgesellschaften“ schließlich besiedeln Schuttflächen, die aus eugeogenen Kalkschiefern, im wesentlichen aus Kalkglimmerschiefern, aufgebaut werden. Wie die *Androsacion alpinae*-Gesellschaften, so kommen auch sie vor allem in den Zentralalpen vor. Die unterschiedliche Zusammensetzung und Struktur des Gesteins bedingen eine Reihe weiterer Standortfaktoren, wie die Korngrößenverteilung, die Wasserhaltefähigkeit, den Gehalt und die Verfügbarkeit von Nährsalzen, die Bodenreaktion u. v. m.

Wie unter „Methodik“ beschrieben, konnten keine exakten Kongrößenbestimmungen durchgeführt werden. Die Geländebeobachtungen ergaben, daß der Feinschuttgehalt der Böden von *Drabion hoppeanae*-Standorten durchwegs sehr hoch ist. Kalkglimmerschiefer ist ein sehr weiches und brüchiges Gestein, das leicht zu grusigem und sandigem Material verwittert. Kalkfreie Silikatgesteine sind gegen eine physikalische Verwitterung meist widerstandsfähiger als Kalkglimmerschiefer. Deshalb sind die Böden von *Androsacion alpinae*-Standorten auch meist ärmer an Feinschutt als die Böden von *Drabion hoppeanae*-Standorten, weisen aber immer noch einen verhältnismäßig hohen Gehalt an feinerem Material auf. Kalkgestein schließlich verwittert in erster Linie chemisch. Eine größere Ansammlung von Feinschutt ist im Kalk nur dann möglich, wenn das Gestein mechanisch zerkleinert und zerrieben wird, wie in Moränen oder in dem Steinschlag stark ausgesetzten Schutthängen. In Böden der typischen und weitest verbreiteten Kalkschuttstandorte, also in Böden der meisten *Thlaspeion rotundifolii*-Standorte, ist der Gehalt an Feinschutt im allgemeinen recht gering.

Die Bestimmungen der Wasserstoffionenkonzentration ergaben, daß die Kalkglimmerschieferschuttböden, zunächst unerwartet, im Durchschnitt einen etwas höheren pH-Wert aufweisen, als die Schuttböden im reinen Kalk. Die Böden im kalkfreien Silikatschutt zeigten erwartungsgemäß eine schwach bis stärker saure Reaktion. In Abb. 14, S. 17 ist die relative Verteilung sämtlicher in Böden von *Drabion hoppeanae*-, *Thlaspeion rotundifolii*- und *Androsacion alpinae*-Standorten gemessenen pH-Werte vergleichend dargestellt. Das Diagramm für die *Androsacion alpinae*-Gesellschaften zeigt ein recht breites Maximum (zwischen pH 4,6 und 5,4), was bei der geringen Pufferung der Silikatschuttböden verständlich ist. Versucht man die unterschiedliche Reaktion der Böden von *Drabion hoppeanae*- und *Thlaspeion rotundifolii*-Standorten kausal zu erklären, so scheinen vor allem zwei Gründe für die höheren pH-Werte in Kalkglimmerschieferschuttböden bestimmend zu sein:

1. Wie oben dargelegt wurde, ist der Gehalt an grusigem und sandigem Material in Kalkglimmerschieferrohdböden wesentlich größer als in Kalkrohdböden; damit ist eine wesentliche Vergrößerung der freien Oberfläche des Kalkes im Boden verbunden, wodurch die Löslichkeit des Kalkes erhöht wird.

2. Der Gehalt an organischem Material ist, wie im folgenden näher ausgeführt wird, in Kalkrohböden im Durchschnitt wesentlich höher als in Kalkglimmerschieferrohböden. Wo weniger organische Substanz ist, ist auch die Bakterientätigkeit im Boden geringer, und somit der Gehalt an Kohlensäure in der Bodenluft klein. Wiegner und Jenny (1926) zeigten, daß bei Anwesenheit von Kalk im Boden, die Wasserstoffionenkonzentration in erster Linie von der Konzentration der Kohlensäure abhängt; je geringer diese ist, desto höher sind die pH-Werte.

Abb. 15, S. 21 bringt die Ergebnisse der Karbonatbestimmungen. Für Böden von *Drabion hoppeanae*-Standorten wurde am häufigsten ein Kalkgehalt zwischen 20 und 50% gefunden. Darüber hinaus zeigten relativ zahlreiche Bodenproben einen Gehalt an Calciumkarbonat, der unter 20%, sogar unter 10 und 5% lag. Die pH-Werte dieser Böden mit geringem Kalkgehalt lagen jedoch durchaus in dem für Kalkglimmerschieferrohböden typischen Bereich. Die Ergebnisse der Karbonatbestimmungen von Kalkschuttböden wurden durch die Werte bei Zöttl (1950) ergänzt. Wie aus Abb. 15, S. 21 zu ersehen ist, zeigen die Kalkschuttböden der *Thlaspeion rotundifolii*-Gesellschaften im wesentlichen einen Kalkgehalt zwischen 80 und 100%.

Steinschuttböden sind naturgemäß arm an organischer Substanz. So können sowohl *Drabion hoppeanae*- als auch *Androsacion alpinae*- und *Thlaspeion rotundifolii*-Gesellschaften auf Böden mit sehr geringem Humusgehalt vorkommen. Im Durchschnitt liegen jedoch die Werte für Böden von *Drabion hoppeanae*-Standorten am niedrigsten, und die für Böden von *Thlaspeion rotundifolii*-Standorte am höchsten. Von den letzteren stehen leider nur die Ergebnisse von 15 Bodenanalysen zur Verfügung. Diese zeigen eine recht große Streuung. So schien eine Darstellung relativer Werte im Diagramm wenig sinnvoll. Abb. 16, S. 21 zeigt neben den absoluten Werten für *Thlaspeion rotundifolii*-Gesellschaften (16c), die relative Verteilung der Werte für die *Drabion hoppeanae*-Gesellschaften (16a) und die *Androsacion alpinae*-Gesellschaften (16b).

In Rohböden mit einem geringen Feinschuttgehalt ist für die Ansiedlung von Pflanzen eine größere Humusmenge notwendig als in feinschuttreichen Schuttböden. Wie oben dargelegt wurde, ist der Gehalt an Feinschutt in Böden von *Drabion hoppeanae*-Gesellschaften wesentlich größer als der in Böden von *Thlaspeion rotundifolii*-Gesellschaften. Somit wird der durchschnittliche höhere Humusgehalt in Böden der *Thlaspeion rotundifolii*-Gesellschaften verständlich. Die Böden der *Androsacion alpinae*-Gesellschaften nehmen sowohl hinsichtlich des Feinschuttgehaltes als auch des Humusgehaltes eine Zwischenstellung ein.

Von nur sehr wenigen Bodenproben wurden auch quantitative Stickstoffbestimmungen durchgeführt. Die Böden von *Drabion hoppeanae*-Standorten (15 Proben) ergaben sämtlich Werte unter 0,1%. Für die etwas humusreicheren Böden von *Androsacion alpinae*-Standorten (6 Proben) wurden Werte zwischen 0,08 und 0,11% gefunden. Dem vergleichsweise hohen Anteil von Humus entsprechend, ergaben die Untersuchungen der Bodenproben von *Thlaspeion rotundifolii*-Standorten (9 Proben) Werte zwischen 0,19 und 1,15%. Die errechneten C/N-Verhältnisse liegen für alle hier untersuch-

ten Böden im Durchschnitt zwischen 14 und 22. Das Stickstoffangebot ist also in alpinen Schuttböden sehr gering. Es bleibt die Frage offen, inwieweit die dort gedeihenden Pflanzen mit diesem sehr geringen Angebot auskommen, oder ob sie in Symbiose mit stickstoffbindenden Mikroorganismen leben.

Die Tatsache, daß die Gesellschaften des Verbandes *Drabion hoppeanae* artenreicher sind, als die der Verbände *Androsacion alpinae* und *Thlaspeion rotundifolii*, wurde bereits in Teil I besprochen (vergl. Teil I, Abb. 3), doch möchte ich hier, im Anschluß an den Vergleich der ökologischen Gegebenheiten, nochmals darauf verweisen. Kalkglimmerschieferhoböden unterscheiden sich in vielen Faktoren sehr wesentlich von Kalkrohoböden und kalkfreien Silikatrohoböden. Inwieweit der besondere Florenreichtum auf Kalkglimmerschiefern eine direkte Folge dieser besonderen Bodenverhältnisse darstellt, sei dahingestellt; daß eine gewisse Korrelation zwischen diesen Faktoren besteht, kann jedoch als bewiesen gelten.

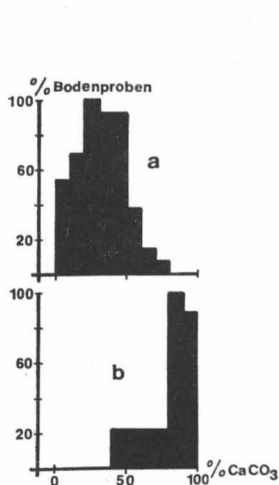


Abb. 15: *Thlaspeetea rotundifolii*

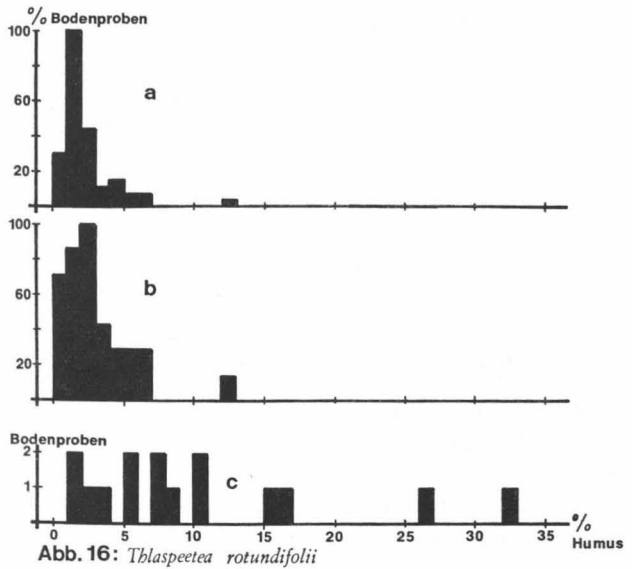


Abb. 16: *Thlaspeetea rotundifolii*

- Abb. 15 *Thlaspeetea rotundifolii*: Kalkgehalt der Böden von
 a) *Drabion hoppeanae*-Standorten; 61 Bodenproben
 b) *Thlaspeion rotundifolii*-Standorten; 25 Bodenproben
- Abb. 16 *Thlaspeetea rotundifolii*: Humusgehalt der Böden von
 a) *Drabion hoppeanae*-Standorten; 59 Bodenproben
 b) *Androsacion alpinae*-Standorten; 28 Bodenproben
 c) *Thlaspeion rotundifolii*-Standorten; 15 Bodenproben

Schlußteil dieser Arbeit erscheint in unserem Jahrbuch 1969, 34. Band.

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: 1968

Band/Volume: [33 1968](#)

Autor(en)/Author(s): Zollitsch Bertram

Artikel/Article: [Soziologische und ökologische Untersuchungen auf Kalkschiefern in hochalpinen Gebieten 100-120](#)