Sukzession der Pflanzengesellschaften und Bodenreifung in der alpinen Stufe der Schweizer Alpen.

Von

W. Lüdi.

Mit einer Schematatafel.

Die Pflanzensoziologie kämpft bei dem Bestreben, die wirklichen Vorgänge der Vegetationsentwicklung festzustellen, mit beträchtlichen Schwierigkeiten. Direkte Beobachtung der Sukzessionen ist nur selten in größerem Umfang möglich, vor allem nicht im natürlichen Entwicklungsgang der ungestörten Vegetation. Historische Dokumente, zu denen wir im weiteren Sinne auch die in den Sedimenten enthaltenen Fossilien rechnen dürfen, sind spärlich und ergeben bestenfalls nur die groben Hauptzüge der Vegetationsentwicklung in der Vergangenheit.

Feinere Einblicke in die gegenwärtigen Vorgänge und die wirksamen Faktoren können wir uns nur durch langdauernde Beobachtung an besonders günstigen Objekten verschaffen, und innerhalb kürzerer Zeit durch das Experiment, das imstande ist, die Vorgänge zu beschleunigen und einzelne Faktoren in ihrer Wirkung zu isolieren. Doch kam das Experiment in diesem Forschungszweig bei uns bisher nur wenig zur Anwendung und ist vor allem nicht genügend variiert worden. Bloßes Sichselbstüberlassen der Vegetation ist nur ein primitives Experiment und ebenso die Bodenentblößung mit Verfolgen der Neubesiedelung.

Die bisher gewöhnlich in der Sukzessionsforschung verfolgten indirekten Methoden bergen große Fehlerquellen in sich. Neben mehreren weniger wichtigen Verfahren werden besonders zwei solche allgemein angewendet. Das eine besteht im Analogieschluß, der vom Bekannten auf das Unbekannte schließt, also eine einmal beobachtete Tatsache der Vegetationsentwicklung auf ein anderes Untersuchungsobjekt überträgt, wenn die Pflanzengesellschaften in

gleicher Anordnung vorliegen und die mehr oder weniger genaue Beobachtung das gleiche Verhalten der Pflanzengesellschaften zu den für ihre Entstehung und Erhaltung als maßgebend erkannten oder vermuteten Faktoren feststellen läßt.

Eine besonders große Gefahr liegt bei diesem Vorgehen darin, daß oft auch das sogenannte Bekannte, Gesicherte, von dem man ausgeht, auf unsicheren Füßen ruht.

Anderseits wird aus dem räumlichen Nebeneinander auf das zeitliche Nacheinander geschlossen, oft ohne weitere Begründung, als daß die nebeneinander liegenden Pflanzengesellschaften nach der Übersicht des betreffenden Forschers über die Gesamtvegetation des Gebietes in einer Weise mit einander genetisch verknüpft seien, die einer fortschreitenden Höherorganisation oder einer fortschreitenden Zu- oder Abnahme der Wirkung bestimmter maßgebender Faktoren oder Faktorengruppen entspreche.

Häufig suchten die Forscher beide Methoden mit einander zu verbinden und so ihren Schlüssen größere Wahrscheinlichkeit zu geben.

Die moderne Pflanzensoziologie aber verlangt Beweise, eine bündige Begründung. Diese bessere Begründung läßt sich in beträchtlichem Umfange schon durch Untersuchung der maßgebenden ökologischen Faktoren erbringen, und die Bestrebungen gehen dahin, die Umweltfaktoren im weiten Sinne des Wortes genauer zu erfassen und sicherer zu werten. Einem gesetzmäßigen Wechsel der maßgebenden Faktoren oder Faktorenkomplexe wird im allgemeinen auch rascher oder langsamer eine entsprechende Änderung der von ihnen bedingten Pflanzengesellschaften folgen. Sobald wir also an einer bestimmten Lokalität Pflanzengesellschaften finden, die sich in diesen Faktoren unterscheiden, so ist die Möglichkeit gegeben, daß hier dem räumlichen Nebeneinander auch das zeitliche Nacheinander entspreche. Um die Möglichkeit zur Wahrscheinlichkeit zu erheben, müssen wir den weiteren Nachweis leisten, daß die Veränderung der maßgebenden Faktorengruppe sicher oder mit großer Wahrscheinlichkeit an der gegebenen Lokalität in einer bestimmten, notwendigen Richtung vor sich gegangen sei. Dies ist besonders dann der Fall, wenn es sich um Vorgänge handelt, die in der Regel nicht umkehrbar sind, wie die Tieferlegung des Grundwasserspiegels durch Tiefenerosion der Gewässer oder die Erhöhung der submersen Böden durch Akkumulation, welche beiden Vorgänge oft die zonale Anordnung der Vegetation an den Ufern der Gewässer als genetisch bedingt erkennen lassen. Ferner gehören hierher die Wirkung der Bodenstabilisation, die aber leicht umkehrbar ist, die fortschreitende Zunahme des Schattens beim Dichter- und Höherwerden der Vegetation sowie vor allem die Reifungsvorgänge der Böden.

Die Bodenreifung ist im humiden Klima sehr ausgeprägt und erweckt deshalb in den höheren Lagen der Alpen besonderes

Interesse. Sie besteht hier nicht nur in der fortschreitenden chemischen und physikalischen Verwitterung der Mineralböden, sondern umfaßt insbesondere die Auswaschung der gelösten Mineralsalze und die Anhäufung von Humusstoffen im Boden. Verhältnismäßig rasch werden die leicht löslichen Alkalisalze und die Karbonate ausgewaschen (vor allem das Kalziumkarbonat), wodurch der Boden seine basischen Jonen verliert und eine saure Reaktion annimmt. Die weitere Folge ist Dichtlagerung der Böden sowie eine ungünstige Beeinflussung ihrer Mikrofauna und -Flora und eine ungenügende Zersetzung der Humusstoffe, die in hochdispersen Zustand übergehen und adsorptiv ungesättigt verbleiben. Sie wirken auf die bei der Zersetzung der Silikate entstehenden Hydroxyde des Eisens, der Kieselsäure und des Aluminiums als Schutzkolloide, wodurch deren Ausfällung verhindert wird und sie in Lösung gehen. Dies verunmöglicht die Entstehung des Tones, der durch seine Fähigkeit, die Elektrolyte an sich zu ziehen und festzuhalten, die „Nährstoffkammer des Bodens" bildet (Sigmond). Den leicht sichtbaren äußeren Ausdruck findet dieser Vorgang in der Ausbleichung des Bodens als Folge des Verlustes des färbenden Eisens. In den Alpen sind allerdings Bleicherden meist nicht ohne weiteres zu erkennen, da der reiche Gehalt an Humusstoffen die Böden dunkel färbt, die Ausbleichung also erst nach dem Glühen sichtbar wird. Elektrolyt- und eisenarmer, schwärzlicher oder brauner Rohhumusboden, in dem die wenigen Nährstoffe adsorptiv sehr fest gebunden sind, ist also das Endglied der Bodenreifung in der alpinen Höhenstufe.

Auf die Vorgänge der Bodenreifung, die wiederum durch das Allgemeinklima bedingt sind, fußend, hatte ich schon vor etwa 10 Jahren versucht,*) Grundsätze der Vegetationsentwicklung in den Berneralpen festzustellen und darauf ein System der Sukzessionen aufzubauen. Die Vegetationsentwicklung beginnt mit den Anfangsgesellschaften auf mineralischem Rohboden, der verhältnismäßig reich ist an Nährsalzen, mit Ausnahme des Stickstoffs, aber arm ist an Humus, in physikalischer und biotischer Beziehung noch unorganisiert, und gewöhnlich geringe Stabilität aufweist. Durch die ersten Reifungsprozesse verbessert er sich und kommt in den Zustand der besten Leistungsfähigkeit. Die Anfangsbesiedler machen einer anspruchsvolleren Vegetation Platz, die meist in geschlossenem Bestande auftritt, und eine erhöhte Produktion an organischen Stoffen aufweist. (Übergangsgesellschaften.) Die weitergehende Bodenreifung bringt durch die starke Auslaugung, die der Boden erfährt, eine Schwächung seiner Leistungsfähigkeit mit sich; die organische Stoffproduktion, die in der „Optimalgesellschaft" ihren Höhepunkt

*) Die Sukzession der Pflanzenvereine. Mitt. Naturf.-Ges. Bern aus dem Jahre 1919. Ferner: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beiträge zur geobot. Landesaufnahme 9, Zürich 1921. Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. Verh. Naturf.-Ges. Basel 35 1923.

erreicht hat, nimmt wieder ab; schließlich stellen sich anspruchslosere Pflanzengesellschaften ein, und auf den völlig verarmten Rohhumusböden gedeihen nur heideartige Bestände (Schlußgesellschaften, Klimax), mit denen die Sukzessionsreihe abgeschlossen ist, so daß eine weitere Veränderung in erheblichem Umfange bei gleichbleibenden Umweltsfaktoren nur dann erfolgen kann, wenn die Vegetation zuvor zerstört und der verarmte Boden durch die Agenzien der Schwerkraft oder des Windes abgetragen worden ist. Als solche Schlußgesellschaften wurden für übereinanderliegende Höhengürtel oberhalb der Waldgrenze aufgestellt 1. das *Rhodoretum ferruginei* (Typus der rostblätterigen Alpenrose und angeschlossen die *Calluna-* und *Vaccinien*bestände), 2. das *Nardetum, Loiseleurietum* und vielleicht das *Caricetum sempervirentis,* 3. das *Curvuletum* und in gewissem Maße auch das *Elynetum.* Ganz extreme Magerbestände, wie die der Strauchflechten (Cladonien und Cetrarien) spielen in den nördlichen Schweizeralpen als selbständige Bestände keine wesentliche Rolle. Je humider das Klima, je niedriger die Temperatur, je elektrolytärmer der mineralische Rohboden ist, desto weniger Übergangsglieder sind vorhanden und desto schneller wird die Schlußgesellschaft erreicht. Lokalklimatische und edaphische Einwirkungen treten aber oft als Hemmungsfaktoren auf, welche den Weitergang der Sukzession auf unabsehbare Zeit verhindern. Es bilden sich Dauergesellschaften.

Die ganze Vegetationsentwicklung läßt sich also für das berücksichtigte Gebiet in bezug auf die Produktion an organischer Substanz durch eine Optimumkurve darstellen, deren Äste je nach den lokalen Verhältnissen schneller oder langsamer ansteigen und sinken. In tieferen Lagen wird die Humidität des Klimas geringer, und damit nimmt auch die Schnelligkeit der Vermagerung ab; insbesondere wirken aber die dort als Übergangs- und Schlußgesellschaften auftretenden Waldtypen in hohem Maße bestanderhaltend, so daß, falls keine groben Störungen von außen herantreten, der absteigende Ast der Kurve nur schwach geneigt erscheint oder gar nicht wahrnehmbar wird.

Diese Betrachtung sieht also für die alpine Höhenstufe das treibende Moment der Vegetationsentwicklung in erster Linie in der Bodenreifung, zu welchen Vorgängen auch die durch Abtragung und Aufschüttung erzeugte Abflachung des Geländes zu rechnen ist, da sie die als Vorbedingung zur Auslaugung und Humushäufung notwendige Stabilisierung der Böden ermöglicht. Nun ist die Bodenreifung ohne Schwierigkeit der messenden Untersuchung zugänglich, indem sie sich in den Hauptzügen durch Feststellung des Karbonat- und Humusgehaltes, der Bodenazidität und der Eisenauslaugung feststellen läßt. Wenn deshalb eine zweckmäßig angelegte Untersuchung ergibt, daß die vermuteten Sukzessionsreihen den Vorgängen der Bodenreifung parallel gehen, so gewinnt die Annahme, daß wir es mit wirklichen genetischen Zusammenhängen

in der Vegetationsentwicklung zu tun haben, eine beträchtliche Beweiskraft.

Solche Untersuchungen sind von J. Braun und H. Jenny für die alpinen Pflanzengesellschaften des schweizerischen Nationalparkes*) im Unterengadin, von denen angenommen wurde, daß sie zum Schlußglied des Carietum curvulae hinführen, in großem Umfange vorgenommen und Ende 1926 veröffentlicht worden. Die reich dokumentierten Ergebnisse dieser Forscher stützen in schönster Weise die theoretischen Erwägungen, wobei sie unsere Einsicht in die Zusammenhänge außerordentlich vertiefen. Die Anfangsgesellschaften finden sich auf den mineralischen Rohböden, die alkalisch oder neutral reagieren, die Übergangsgesellschaften auf den Böden, aus denen die leichtlöslichen Salze zum Großteil ausgelaugt worden sind, der eingelagerte Humus aber annähernd abgesättigt ist, bei neutraler bis schwach saurer Reaktion (Rendzina- und Braunerde-Böden), die Schlußgesellschaften endlich sind auf stark ausgelaugte, ausgesprochen saure Podsol- und Humusböden beschränkt. Eingehend wird vor allem die Reihe

Caricetum firmae	→	Elynetum	→	Curvuletum
pH 7,2		pH 6		pH 4,8

studiert, die in weiter und charakteristischer Verbreitung vorkommt, und deren pH-Werte im Durchschnitt um je eine Einheit von einander liegen. Es zeigte sich, daß die Sukzessionsreihen, wie sie im nordalpinen Lauterbrunnental (ca. 200 km weiter westlich gelegen) im wesentlichen auf möglichst allseitig begründetes Schließen vom Nebeneinander auf das Nacheinander und ohne eigentliche Bodenuntersuchung festgestellt worden sind, den Vorgängen der Bodenreifung im zentralalpinen Gebiet, das immerhin etwas andere Klima- und Vegetationsverhältnisse aufweist, durchaus entsprechen. Eine Ausnahme macht das Elynetum, das für das Lauterbrunnental zu den Schlußgesellschaften gestellt worden war, von Braun und Jenny aber nach der Beschaffenheit seines Bodens (Rendzina) mit gutem Grunde zu den Übergangsgesellschaften gerechnet wird. Doch ist diese Ausnahme scheinbar, da auch für das Lauterbrunnental das Elynetum nur mit der ausdrücklichen Einschränkung zu den Schlußgesellschaften gestellt wurde, daß es durch die lokalklimatische Eigentümlichkeit der winterlichen Schneentblößung (Windecken) bedingt sei, beim Aufhören dieser Beeinflussung aber in die Schlußgesellschaft des Curvuletums übergehen müsse (1921 pag. 102). Charakteristisch für die etwas schwankende Stellung des Elynetums ist der große Spielraum seiner pH-Werte, den Jenny festgestellt hat. Es fällt jedenfalls unter den Begriff des Subklimaxes von Clements.

*) Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. Schweiz. Naturf.-Ges. 63 1926.

Unabhängig von Braun und Jenny und ungefähr zur gleichen Zeit (1924—1926) kam ich anläßlich einer statistisch-vergleichenden Vegetationsuntersuchung am Tanzboden im Lauterbrunnental dazu, zur Begründung der Sukzessionsanschauungen auch Bodenuntersuchungen beizuziehen. Das Gebiet liegt in den Kalkhochalpen und nur wenig über der Baumgrenze, im Rhodoretum-Gürtel, in seinen höchsten Teilen in den Nardetum-Loiseleurietum-Gürtel hinaufreichend. (1950—2136 m.) Die Pflanzengesellschaften gruppieren sich nach den scharf ausgeprägten Lokalklimaten des Nordwest—Südost verlaufenden Berggrates in natürliche Hauptgruppen, von denen die eine die sonnig-trockenen Südhänge, die andere die schattig-feuchten Nordhänge besiedelt. Auf den Buckeln und Felsabsätzen des Grates gehen die Assoziationen der Sonnenhänge mehr oder weniger rasch in die der Schattenhänge über, wobei wieder besondere genetische Beziehungen auftreten.

In den Schemata auf Tafel III sind die Sukzessionsverhältnisse für diese topographisch-genetischen Einheiten (Assoziationskomplexe) übersichtlich dargestellt. Für jede Assoziation sind die Bodenverhältnisse, soweit sie untersucht wurden, in kurzer Zusammenfassung beigefügt. Man erkennt ohne weiteres, daß Bodenreifung und Sukzessionsvorgänge einander parallel gehen. Die Bodenreifung erreicht aber in den drei Assoziationskomplexen nicht die gleichen Endwerte; eine eigentliche Schlußgesellschaft, das Loiseleurietum procumbentis mit 20—50 cm mächtigen Rohhumusschichten, tritt nur auf den Gratpartien auf; an den Nord- und Südhängen findet auch eine vollständige Auslaugung der Karbonate und starke Humushäufung statt; aber die Bodenstabilität ist verhältnismäßig gering, und außerdem macht sich auf der Südseite die intensive Insolation in austrocknender Wirkung geltend, so daß die lokaledaphischen und lokalklimatischen Einflüsse die Ansiedlung einer Schlußgesellschaft verhindern. Anklänge dazu finden sich in den Sesierieto-Sempervireten der Sonnenhänge, soweit sie auf verhältnismäßig ausgeglichenem Boden liegen, indem die kalkliebenden Arten zurückzutreten beginnen und durch neutrophile oder vereinzelte acidiphile ersetzt werden, ferner in entsprechender Weise in dem Rhodoretum hirsuti und Seslerieto-Semperviretum salicetosum der Nordhänge. Die genaueren Angaben über die floristische Zusammensetzung der Assoziationen am Tanzboden sind in meiner Studie über den Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie zusammengestellt.*)

Vergleichen wir nun diese Ergebnisse mit denen von Braun und Jenny im Unterengadin, so konstatieren wir im allgemeinen schöne Übereinstimmung. Trotz den Unterschieden in der Höhenlage und trotz der bedeutenden horizontalen Entfernung handelt es sich teilweise um die gleichen Pflanzengesellschaften. Immerhin stellen wir bemerkenswerte Verschieden-

*) Biblioth. Bot. 96 1928.

heiten fest, indem einerseits im Lauterbrunnental die pH-Werte sich in viel engerem Rahmen halten, meist auf Werte die wenig unter dem Neutralpunkt liegen, konzentriert sind, anderseits schon die Anfangsgesellschaften starke Auslaugung der Karbonate zeigen und die Humushäufung außerordentlich hohe Beträge erreicht (bis 98 Prozent im Loiseleurietum). Die beiden letzten Eigentümlichkeiten sind Zeichen der Humidität,*) die also am Tanzboden größer ist als im Unterengadin. Sie erscheint noch größer, wenn wir bedenken, daß der Tanzboden in geringerer Meereshöhe liegt, da nach Jenny die Humidität mit der Höhenlage zunimmt. Der von Jenny für die alpine Höhenstufe des Unterengadin angewendete Begriff der Perhumidität scheint also für den Tanzboden besser gerechtfertigt, was sich auch aus der allgemeinen Klimavergleichung ergibt. Auffallen muß die Tatsache, daß die Wasserstoffjonenkonzentration im Loiseleurietum des Tanzbodens trotz des großen Humusgehaltes nicht höhere Werte erreicht. Der Grund dürfte in der intensiven und regelmäßigen Überführung des ganzen Gebietes mit Kalkstaub liegen, der von allen benachbarten Kalkgipfeln, Geröllhalden, Moränen her erfolgt. Die Rolle der Staubzufuhr für die Vegetationsentwicklung wurde von mir schon im Jahre 1919 (pag. 25) gewürdigt und ihr Betrag ist neuerdings von Jenny für das Gebiet des Nationalparkes im Unterengadin nach dem in den Regenmessern angehäuften Staub auf rund einen Millimeter pro Jahr bestimmt worden. Diese Angabe mag etwas hoch gegriffen sein; aber der vom Wind gebrachte Staub genügt jedenfalls, die bei den unvollständigen Zersetzungsprozessen entstehenden Humuskolloide immer von neuem abzusättigen, so daß der Boden, ohne meßbaren Karbonatgehalt aufzuweisen, große Mengen eines schwarzen, mehligen aber nur schwach sauren Humus aufspeichern kann.

Die Ergebnisse vom Tanzboden und ihr Vergleich mit der Braun-Jenny'schen Arbeit veranlaßten mich, auch im westlichsten Berneroberland, im Quellgebiet der Saane, das ein ähnliches Klima aufweist wie das Lauterbrunnental, im Sommer 1927 solche Bodenuntersuchungen durchzuführen.**) Diese schließen für das Seslerieto-Semperviretum, Caricetum ferrugineae, Caricetum firmae, Loiseleurietum eng an das Lauterbrunnental an (s. Zusammenstellung), bei einer Höhenlage von 1930—2020 m. Der Boden des Loiseleurietums war etwas saurer. Ferner wurden in diesem Gebiete auch einige Schneetälchenproben aus 2370 m Höhe und aus 2600 m Höhe zwei Elynetumproben untersucht, die beide einen etwas geringeren Humusgehalt besitzen, als die aus dem Unterengadin, aber ebenfalls geringere Wasserstoffjonenkonzentration.

---

*) Nach Jenny (in Braun u. Jenny) 1926 stehen Bildung und Zersetzung organischer Substanz in einem durch das Allgemeinklima gegebenen Gleichgewicht.

**) Vgl. Ber. Schweiz. Bot.-Ges. 37 1928.

Vergleich der pH-Werte, des Humus- und Kalkgehaltes einiger Pflanzengesellschaften im Engadin und im Berner Oberland

Ort	Unterengadin				Lauterbrunnental				Saanen			
	Probenzahl	pH	Glühverlust	Karbonat	Probenzahl	pH	Glühverlust	Karbonat	Probenzahl	pH	Glühverlust	Karbonat
			%	%			%	%			%	%
Seslerieto-Sempervіretum		6,9	?	kalkreich	4	6,7	45	+ –	3	6,7	49	0
Caricetum ferrugineae . .					2	6,8	66	0	1	6,8	65	0
Caricetum firmae	21(7)	7,2	22	10-92 *)	3	6,5	64	0	3	6,5	64	0
Loiseleurietum proc. . . .	4 (7)	4,5	44	0	4	5,6	94	0	3	4,9	89	0
Elynetum myosur.	1 1	6,0	36	0					2	>6,5	22	0
Salicetum herbaceae . . .	4	5,3	14	?					3	6,2	11	0

*) loc. cit. pag. 233.

So zeigt sich das zentrale und westliche Berneroberland, soweit wir nach den verhältnismäßig wenigen Untersuchungen einen Schluß ziehen dürfen, in bezug auf die Bodenreifung als eine Einheit, der wir das Engadin als eine kontinentalere Fazies gegenüber stellen können. Die Sukzessionsvorgänge werden durch diese Verschiedenheiten nicht prinzipiell berührt; sie verlaufen in beiden Gebieten nach den gleichen Gesetzen und zeigen die gleichen Reihen, neigen aber im humideren Klima zu stärkerer Abkürzung.

Hingegen kann durch diese Verschiedenheiten der Bodenreifung und die ihr zu Grunde liegenden Unterschiede klimatischer Art die Ausbildung der Pflanzengesellschaften in wesentlichem Maße beeinflußt werden. J. Braun**) legt seit 15 Jahren großen Wert auf die Gesellschaftstreue als gesellschaftsmorphologisches Merkmal. So gliedert er auch die Vegetation der alpinen Stufe des Nationalparkes in erster Linie nach der Gesellschaftstreue, wobei er in sehr weitgehender Weise das Arteninventar unterscheidet in Charakterarten verschiedener Wertigkeit, und in Begleiter (basiphile, neutrophile, acidiphile, indifferente, ferner Differentialarten). Ein verhältnismäßig großer Teil der Arten tritt als Charakterarten der Assoziationen oder der Assoziationsverbände auf. Die jüngeren Schweizer Forscher, mit Ausnahme von H. Gams***), der sich ablehnend verhält, haben sich in der Frage der Gesellschaftstreue mehr oder weniger vollständig an Braun angeschlossen, während die nordischen Pflanzensozio-

**) Zuerst in: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. 48 1913. Vergl. ferner vom gl. Autor: Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. Vierteljahrschr. Naturf.-Ges. Zürich 70 1925.

***) Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Naturf.-Ges. Zürich 63 1918.

logen*) die Gesellschaftstreue entweder völlig abstreiten oder doch in ihrer Bedeutung gering einschätzen.

Um zur Abklärung dieser Streitfragen beizutragen, habe ich versucht (loc. cit. 1928), für das Tanzbodengebiet die Gesellschaftstreue in möglichst objektiver Weise festzustellen, sie gewissermaßen statistisch zu erfassen, durch Bestimmung der Verbreitung sämtlicher Arten in sämtlichen Assoziationen. Dabei ergab sich, daß die Assoziationen sich verschieden verhalten: einzelne besitzen keine gesellschaftstreuen Arten, andere solche von lokaler Treue, noch andere (wozu vor allem das Seslerieto-Semperviretum zählt) Arten, die offenbar auf beträchtlichem Raume gesellschaftstreu bleiben. Manche Arten, von denen ich aus der Erfahrung annahm, sie seien für eine bestimmte Gesellschaft treu, zeigten sich bei näherer Untersuchung doch viel weiter verbreitet. Die untersuchten Gesellschaften waren in dem Tanzbodengebiete normal ausgebildet, und bei weiterer Ausdehnung des Gebietes kann die Gesellschaftstreue kaum besser werden, sondern wird sich eher weiterhin verschlechtern müssen. Charakteristisch war das mancherorts beobachtete Durcheinanderwachsen von basiphilen und azidiphilen Arten, das sich durch die bereits erwähnte Absättigung der Böden mit Kalkstaub erklären läßt. Und im westlichen Berneroberland verhält sich die Sache offenbar genau gleich. Mehrfach wurde ein völliges Durchdringen von *Dryas-* und *Loiseleuria*-Spalieren samt ihren Begleitpflanzen beobachtet, und in den erwähnten Salicetum herbaceae-Schneetälchen des Iffigenhornes waren *Ranunculus alpestris, Hutchinsia alpina, Achillea atrata* und andere Kalkpflanzen stellenweise reichlich blühend beigemischt.

So scheint im Berneroberland die Gesellschaftstreue wesentlich weniger ausgeprägt zu sein, als im Engadin. Besonders deutlich tritt dies beim Vergleich der Caricetum firmae-Bestände hervor, die im Unterengadin nach Braun durch 5 Charakterarten ausgezeichnet sind, wozu noch 12 Verbandscharakterarten und 3 Ordnungscharakterarten kommen, während im Tanzboden-Gebiet gar keine Gesellschaftstreue festzustellen ist, obschon die Charakterarten dort beinahe alle verbreitet sind und in der floristischen Zusammensetzung große Übereinstimmung herrscht. Doch ist es von Interesse, festzustellen, daß gerade diese Assoziation in bezug auf die Bodenverhältnisse in den Vergleichsgebieten stark verschieden ist, während im Seslerieto-Semperviretum, wo in betreffs der Gesellschaftstreue bessere Übereinstimmung herrscht, auch die Bodenverhältnisse besser zu harmonieren scheinen.

Zum Schlusse mögen noch einige Bemerkungen über das Nardetum strictae folgen. Wie erwähnt, wurde dieser Be-

*) Vergl. Du Rietz E. und Gams H.: Zur Bewertung der Bestandestreue bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. Naturf.-Ges. Zürich 69 1924. — Wangerin W.: Beiträge zur pflanzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie. Rep. Spec. nov. Beihefte 36 1925. Nordhagen, R.: Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. Norske Videnskaps Akademie i Oslo I. Mathem.-Naturvid. Klasse 1927 No 1 (1. Bd. pag. 89).

standestypus von mir neben dem Loiseleurietum als Schlußglied der Vegetationsentwicklung in dem unteren Teile der alpinen Höhenstufe aufgestellt, mit der ausdrücklichen Einschränkung, daß das Nardetum seine große Verbreitung in der alpinen Höhenstufe und beinahe seine gesamte Verbreitung in der subalpinen Stufe der Übernutzung des Rasens durch den Menschen und der darauf folgenden Vermagerung verdanke. Andere Forscher, so namentlich Du Rietz*), bestreiten dies und betrachten das ganze Nardetum als anthropogen. Wir können aber die Verhältnisse des hohen Nordens und des Tieflandes nicht auf die Alpen übertragen; dort, wie übrigens auch vielfach im Alpengebiet, handelt es sich wohl um Nardus-Bestände, aber nicht um das Nardetum im Sinne der alpinen Forscher, das neben herrschendem Nardus durch *Gymnadenia albida, Potentilla aurea, Sieversia montana, Trifolium alpinum, Gentiana Kochiana, Pedicularis tuberosa, Plantago alpina, Campanula barbata, Arnica montana* und einige andere acidiphile Arten, als Gruppe genommen, charakterisiert ist.

Welche Hinweise über die genetische Wertung des Nardetums werden nun durch die Bodenuntersuchungen gegeben? J. Włodek und K. Strzemiénski**) geben für das Tatragebiet im Nardetum eine Bodenreaktion an, die von 3,7—6,0 schwankt, wobei aber eine deutliche Häufung der Werte auf 3,8 und von 4,6—4,7 festzustellen ist. Die Art *Nardus stricta* selber bleibt in ihrer Verbreitung bei ähnlicher Häufung der pH-Werte, innerhalb dieser Grenzen.

A. Zlatniks***) Untersuchungen im Riesengebirge weisen den Nardeta pH-Werte zu, die von 4,7—5,3 schwanken und einmal 5,9 erreichen (Höhe über Meer 1230—1535 m). K. Rudolph, F. Firbas und H. Sigmond†) finden im Koppenplanmoor des Riesengebirges (1430 m) für die vom Nardetum bedeckten Flächen ein pH von 4,75—5,0.

J. Coulon††), der die Physiologie von *Nardus stricta* untersuchte, stellte bestes Gedeihen der Art im pH 4,65 fest. Bei einem wechselnden Nitratgehalt kann aber die Wasserstoffjonenkonzentration in Wasserkulturen wesentlich variieren, indem abnehmende Azidität die Empfindlichkeit gegen Nitrate rasch steigert. Dies deutet daraufhin, daß die Möglichkeit des Gedeihens und vor allem die Konkurrenzkraft des Borstgrases nicht nur von der Azidität, sondern auch von der Zusammensetzung und der Kontration der Bodenlösung abhängig ist, insbesondere auch vom Gehalt an Nitraten. Fördernd wirkte in den Versuchen von Coulon

*) z. B. in: Studien über die Vegetation der Alpen mit derjenigen Skandinaviens verglichen. Veröff. Geobot. Institut. Rübel. Zürich 1 1924.

**) Untersuchungen zwischen den Pflanzenassoziationen und der Wasserstoffjonenkonzentration in den Böden des Chochotowska-Tales. Bull. Acad. Pol. Cl. B. Sc. Nat. 1924.

***) Les Associations de la végétation des Koknonoše et le pH. Mém. Soc. Sc. de Bohême Cl. de Sc. Nat. 1925 (s. pag. 35—38).

†) Das Koppenplanmoor im Riesengebirge. Lotos 76 1928 (pag. 194).

††) *Nardus stricta.* Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat. 6 1923.

nur das an Kalium gebundene Nitrat; Kalziumnitrat war von ungünstigem Einflusse, wie übrigens auch Kalziumkarbonat, also vermutlich das Kalzium-Jon überhaupt.

Einige aus typischem Nardetum der Gegend von Gsteig bei Saanen in der Nähe der Baumgrenze (1650—1920 m) stammende Bodenproben zeigten eine Schwankung im pH von 4,6—5,0, im Mittel 4,74. Der Boden war tonig mit einem Glühverlust von 14—18 %; deutliche Ausbleichung in den obersten 5 cm zeigte sich in einem Bestande, sonst war der Hauptteil des Eisens noch erhalten. Nun reagieren allerdings die tonigen alpinen Böden sauer und bieten bei Vermagerung für *Nardus* vorzügliche Ansiedelungs- und Ausbreitungsmöglichkeiten; soweit sie aber frische Wiesen tragen, unterscheiden sie sich aber doch deutlich von dem des Nardetums. Eine Frischwiese (Festucetum rubrae commutatae) in der Nähe der untersuchten Nardeta (1670 m Meereshöhe) zeigte ein pH von 5,4; eine vermagerte Stelle mit *Nardus* in dieser Wiese pH 5,1.

Die p. H.-Werte des Nardetums scheinen also für diese Gebiete in ziemlich engem Rahmen zu liegen, der mit dem Normalwert von Coulon annähernd zusammenfällt und ebenso mit den Werten aus dem Riesengebirge und den Stellen der stärksten Häufung in den Böden des Tatragebietes.††) Es ist wahrscheinlich, daß bei sorgfältiger Auswahl der Probeflächen und bei Beschränkung auf typische Bestände mit Ausschluß reiner Nardusrasen auch die extremen pH-Varianten noch wegfallen würden. Braun und Jenny†††) haben nachgewiesen, daß der Aziditätsbereich der Krummsegge *(Carex curvula)* wesentlich weiter ist, als der des Curvuletums, und vermutlich wird sich das Nardetum zu der so weit verbreiteten *Nardus stricta* ähnlich verhalten. Da ein dem alpinen Typus nahestehendes Nardetum aus sehr verschiedenen Höhenlagen und in weiter horizontaler Verbreitung angegeben wird, so ist möglich, daß auch bei Ausschluß der untypischen Varianten die wechselnden allgemeinklimatischen Bedingungen sich im Typ der Bodenreifung und damit im Grade der Bodenazidität ausprägen werden, trotzdem das Nardetum, wie alle Schlußgesellschaften, den Boden bis zu einem gewissen Maße zu dem für sein Gedeihen optimalen Zustande hin verändert, ihm gewissermaßen sein pH aufprägt, und außerdem im weniger humiden Gebiete besonders auf lokalklimatisch und edaphisch ungünstig gestellten Örtlichkeiten vorkommt (Moore).

Die Frage der Wertung des Nardetums als Klimax bleibt noch ungeklärt. Die von mir untersuchten Nardetumböden sind nicht völlig gereift; sie werden im Laufe der Zeit noch weitergehende Auswaschung und namentlich Humuseinlagerung erfahren. In den untersuchten Beständen bei Gsteig, die in der Nähe der Baumgrenze liegen, ist als sicher anzunehmen, daß sich die alpine Zwergstrauchheide ausbreiten wird, mit oder ohne Baumoberwuchs.

††) Eine Bodenprobe aus sehr schönem primären Nardetum auf Schinige Platte bei Interlaken (ca. 2000 m) im Sommer 1928 ergab ebenfalls ein pH von 4,7.

†††) Loc. cit. auf Seite 5.

Das Nardetum ist hier in der Regel durch Beweidung (eventuell nach vorhergehender Waldreutung) entstanden und erhalten. Eine primäre Entstehung ist nur in einem der untersuchten Bestände wahrscheinlich. Oberhalb der Rhodoretumgrenze, wo als Zwergsträucher der Schlußgesellschaften nur noch *Loiseleuria* und in beschränktem Umfange *Empetrum* und *Vaccinium uliginosum* in Betracht fallen, ist das Nardetum wahrscheinlich in einem Zwischengürtel, der bis zum Auftreten des Curvuletums reicht, konkurrenzkräftiger, und hier habe ich es, in Verbindung mit dem Loiseleurietum, als Klimax angenommen. In der Gegend von Gesteig bei Saanen ist die Bodenazidität im Loiseleurietum nicht höher als im Nardetum, sondern eher niedriger; ihre Zunahme kann also nicht als sukzessionsbedingender Vorgang wirken. Eher dürfte sich die Verdickung der podsolierten Bodenschicht und die Zunahme der Rohhumushäufung in dieser Richtung geltend machen; aber offenbar geschieht dieser Vorgang, der zum Aufbau eines neuen Bodentypus auf dem Mineralboden führt, auf toniger Unterlage nur sehr langsam.

Wir stoßen bei diesen Untersuchungen stetsfort auf Fragenkomplexe, die noch der eingehenden Erforschung harren. Es zeigt sich aber, daß die Bestimmung der Bodenazidität, so fruchtbar sie sich auch für die Lösung von Sukzessionsproblemen gezeigt hat, doch nur Teillösungen zu bieten vermag. Und auch die Vorgänge der Bodenreifung, als ganzes gefaßt, können naturgemäß nicht alle Vegetationsänderungen erklären. Eine umfassende Einsicht ist nur möglich, wenn einerseits der Boden in seiner ganzen Komplexität, im gegenseitigen Spiel der Faktoren untersucht wird, anderseits die klimatischen Einflüsse erfaßt werden und schließlich auch alle Aufmerksamkeit dem Verhalten der Lebewesen selber zugewendet wird, besonders den noch so wenig bekannten Vorgängen der Artenwanderung und Artenkonkurrenz innerhalb der Pflanzengesellschaften. Das Experiment ist zu allen diesen Untersuchungen unentbehrlich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Repertorium specierum novarum regni vegetabilis

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: BH_56

Autor(en)/Author(s): Lüdi Werner

Artikel/Article: Sukzession der Pflanzengesellschaften und Bodenreifung in der alpinen Stufe der Schweizer Alpen 81-92