

Primärsukzession im Gletschervorfeld des Obersulzbachkees (Hohe Tauern, Österreich), eine Zeitreihe über fast 150 Jahre

– Thomas Becker, Hartmut Dierschke –

Zusammenfassung

In den letzten etwa 150 Jahren haben sich zahlreiche Gletscher der Alpen infolge eines wärmeren Klimas zurückgezogen. Dies gilt auch für eine lange Gletscherzunge des Obersulzbachkees, die um mehr als 3 Kilometer zurück gegangen ist. Die einzelnen Stadien des Rückzugs sind recht gut datiert und waren Anlass für eine vergleichende Untersuchung der Vegetation in 6 datierten Bereichen im Vorfeld dieses Gletschers.

Ein Grundstock von über 20 Arten wuchs 1997 im gesamten Gletschervorfeld; die meisten der insgesamt 191 Arten waren aber absolut oder mit Schwerpunkt an einzelne Stadien gebunden. In einer indirekten Gradientenanalyse (DCA) erklärte der Zeitraum der Eisfreiheit 84% der Variation der Vegetation entlang der ersten Achse; damit war er für die Vegetation der bestimmende Faktor. Die α -Diversität der Vegetation stieg bis 55 Jahre Eisfreiheit kontinuierlich an; danach zeigte sie keinen eindeutigen Trend. Die Evenness fiel durch Dominanzbildung einzelner Arten im Laufe der Entwicklung ab.

Zwei Sukzessionsstadien ließen sich unterscheiden: ein *Cerastium uniflorum*-*Luzula alpinopilosa*-Pionierstadium aus Arten der Schuttfluren i. w. S. mit zahlreichen alpinen Arten auf bis zu 55 Jahre alten Substrat und ein *Festuca rubra*-*Nardus stricta*-Rasenstadium ab etwa 110 Jahren Eisfreiheit mit einer Mischung aus Rasen-, Zwergstrauch- und Hochstauden-Pflanzen. Ersteres Stadium gliederte sich weiter in eine *Oxyria digyna*-*Doronicum clusii*-Phase auf jungem Substrat und eine *Racomitrium canescens*-*Trifolium nivale*-Phase nach mindestens 55 Jahren Eisfreiheit. Trotz oftmals fließender Übergänge ließen sich im Literaturvergleich 3 Assoziationen erkennen: das *Sieversio-Oxyrietum digynae* bis 25 Jahre, das *Agrostio rupestris-Trifolietum pallentis* bis 95 Jahre und das *Sieversio-Nardetum strictae* ab 110 Jahren Eisfreiheit. Auffällig war im gesamten Gletschervorfeld die vollständig ausgebliebene Ansiedlung von Bäumen; mögliche Gründe hierfür werden diskutiert.

Abstract: Primary succession on the forefield of the Obersulzbachkees Glacier (Hohe Tauern, Austria): a chronosequence of almost 150 years

In the last 150 years, numerous glaciers in the Alps have receded as the results of climatic warming. This is also true for a long tongue of the Obersulzbachkees Glacier, which has retreated by more than three kilometres. The various stages of the retreat are well dated and provide an opportunity for a comparative study of vegetation development. Four relevés each were placed in six dated segments of the glacial forelands. A total of 20 species occurred 1997 across the entire glacial forefield; most of the 191 species, however, occurred exclusively or with clear preference in one specific segment. In an indirect gradient analysis (DCA), the length of time since ice cover explained 84% of the variation in the vegetation along the first axis. It was thus the determining factor for the vegetation. The α -diversity of the vegetation of the various stages of retreat increased steadily up to the segment that has been ice-free for 55 years. Beyond that point, no clear trends could be detected. Evenness decreased in the course of vegetation development as single plant species began to dominate.

Two successional stages could be distinguished: a *Cerastium uniflorum*-*Luzula alpinopilosa* pioneer stage with many alpine species of scree on substrates up to 55 years old, and a *Festuca rubra*-*Nardus stricta* turf stage starting at an age of around 110 ice-free years, with a mixture of turf, dwarf shrub and tall herb species. The first stage could be further subdivided into an *Oxyria digyna*-*Doronicum clusii* phase on young substrates and a *Racomitrium canescens*-*Trifolium nivale* phase after about 55 ice-free years. Despite often continuous transitions between the communities, three associations could be recognized in comparison with the literature: the *Sieversio-Oxyrietum digynae*, up until 25 years; the *Agrostio rupestris-Trifolietum pallentis*, up to 95 years; and the *Sieversio-Nardetum strictae* after 100 ice-free years. Noteworthy on the entire glacial forefield was the absence of tree colonisation. Possible explanations for this are discussed.

Keywords: Alps, alpine plant communities, glacial retreat, glacial forefield, Hohe Tauern, primary succession.

1. Einleitung

Viele Alpengletscher erreichten Mitte des 19. Jahrhunderts einen bisher letzten Hochstand, um danach allmählich zurückzugehen (VEIT 2002). Die dadurch entstandenen eisfreien Ränder und Vorfelder mit jungem Substrat sind beliebte Objekte vielfältiger vegetationskundlicher, populationsbiologischer und ökologischer Untersuchungen. So lassen sich z. B. im Nebeneinander der Vegetation unterschiedlich lange eisfreier Substrate Zeitreihen (Chronosequenzen) der Primärsukzession studieren, bestenfalls von offener Pioniervegetation auf Rohboden in der Nähe des Gletschers bis zu einer Schlussgesellschaft auf gletscherfernen Standorten mit gereiften Böden und vom Eis unbeeinflusstem Mesoklima.

Gerade heute, wo die Gletscher weltweit unter allgemeiner Klimaerwärmung im Rückzug begriffen sind, ist dieses Thema hochaktuell, und die Natur schafft hier ideale Versuchsfelder. Erste Untersuchungen wurden aber bereits wesentlich früher durchgeführt, wie z. B. Arbeiten von RÜBEL (1912), LÜDI (1921), FREY (1922) und BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926) zeigen, die heute zu den Klassikern der Vegetationskunde gehören.

Vom Obersulzbachtal in den Hohen Tauern, wo sich eine lange Gletscherzunge des Obersulzbachkees seit 1850 fast kontinuierlich um etwa 3 km zurückgezogen hat, gab es bisher keine derartigen Arbeiten. Die hier mitgeteilten Ergebnisse beruhen zwar auf kurzzeitigen Untersuchungen¹, passen aber teilweise gut in das allgemeine Bild solcher Primärsukzessionen und sollen hier deshalb kurz vorgestellt und mit anderen Ergebnissen verglichen werden. Hauptfragestellung war, ob sich aus einer Abfolge zeitlich datierbarer Rückzugsstadien des Gletschers ein floristisch-dynamischer Gradient der Besiedlung herausarbeiten lässt und ob sich daraus abgrenzbare Phasen und Stadien einer Primärsukzession erkennen lassen.

2. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet ist Teil des Nationalparks „Hohe Tauern“, der bereits 1971 ausgewiesen wurde und seit 1992 in heutiger Größe besteht (STÜBER & WINDING 1992). Der Obersulzbach entwässert nach Norden als 16 km langes Seitental der Salzach Teile der etwa 80 km² großen Gletscherregion (davon Obersulzbachkees ca. 11 km²) unterhalb des Großvenedigers, mit 3674 m NN einer der höchsten Gipfel der österreichischen Alpen.

Komplexe geologische Verhältnisse bedingen das Auftreten penninischer Gesteine an der Oberfläche im „Tauernfenster“ mit einem Kern aus vorwiegend basenarmem Zentralgneis, umgeben von einer Hülle aus Schiefen (s. auch SLUPETZKY 1988, STÜBER & WINDING 1992, VEIT 2002).

Das Gebiet liegt im gemäßigt kontinentalen Klimabereich des „Inneralpinen Tannen-Fichten-Waldgebiets“ mit Jahresniederschlägen von 1400–1700 mm und einer mittleren Jahrestemperatur von 0,6–3,4°C (Juli: 8,8–12,2°C) (nach ZUKRIGL 1982).

Das Obersulzbachtal ist ein gletschergeprägtes Trogtal in Süd-Nord-Erstreckung (Abb. 1). Seine ehemals steilen Hänge sind durch Felsstürze, Schuttkegel und Moränen teilweise abgeflacht, auch der Talboden wurde durch Moränen und Flussablagerungen bzw. -abschwemmungen verändert (alle weiteren Angaben aus SLUPETZKY 1988). Die Tauern-Gletscher hatten zwischen 1850 und 1855 nach allgemeiner Klimaverschlechterung seit dem 16. bis Mitte des 19. Jahrhunderts („Kleine Eiszeit“; s. auch VEIT 2002) letztmals eine größere Ausdehnung erreicht. Einer Reisebeschreibung von 1815 bei SLUPETZKY (1988) ist zu entnehmen, dass sich das Obersulzbachkees mit einer weit ins Tal reichenden Gletscherzunge damals noch im Vorrücken befand. Ein Bericht von 1841 besagt, dass der Glet-

¹ Auf einer Exkursion der Abteilung für Vegetationskunde und Populationsbiologie (Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Universität Göttingen) in die Hohen Tauern/ Österreich im Juli 1997 (s. GÜNZL et al. 1998) ergab sich die Möglichkeit, direkt von unserem Standort in der subalpinen Stufe des Obersulzbachtales (Hofrat-Keller-Hütte, 1669 m NN) aus die Vegetation im Bereich der Rückzugsstadien der letzten fast 150 Jahre des Obersulzbachkees zu studieren.

scher in den vergangenen 40 Jahren um über 600 m vorgerückt war und die Weidewirtschaft zurückgedrängt hatte. Der Maximalstand war etwa 1850 erreicht. Seitdem hat sich der Gletscher fast kontinuierlich bis heute um etwa 3 km zurückgezogen.

Oberhalb dieser fast 150 Jahre alten Eisrandlage sind im Obersulzbachtal Reste ehemaliger Rückzugsphasen durch kleine Moränen und weitere Einzelmerkmale bis heute erkennbar und zeitlich festlegbar. Ein Gletscher-Wanderweg mit 18 Haltepunkten und ein Führer hierzu (SLUPETZKY 1988) ermöglichen in hervorragender Weise die Orientierung und waren Grundlage der vorliegenden Arbeit. Der Gletscherrand von 1850 direkt oberhalb einer steilen Talstufe wird durch einen Wall aus Felsblöcken, Geröll und Sand markiert (Abb. 2). Bis 1860 war das Eis bereits um 150 m, 1880 um 430 m zurückgegangen, 1892 erneut um 100 m. In den letzten Jahrzehnten haben klimatische Veränderungen den Rückzug beschleunigt (ca. 50 m pro Jahr). Heute endet der Gletscher bei 2200 m NN (Abb. 3) und hat etwa 30% an Fläche verloren.

Aus einem großen Gletschertor ergießt sich das Schmelzwasser des Obersulzbaches. Das untersuchte Vorfeld besteht aus einem oben sehr engen, nach unten sich ausweitenden Tal mit Mosaiken und Durchmischungen von fluviatilen Ablagerungen, herausragenden, grob-



Abb. 1: Übersicht des oberen Obersulzbachtales mit dem Ende und Vorfeld des Gletschers. Im Hintergrund die Bergspitzen des Großvenedigers (3674 m NN) und des Großen Geigers (3360 m NN). Während die steilen Flanken teilweise dichter bewachsen sind, gibt es ober- und unterhalb höchstens eine sehr lockere Pflanzendecke (aus SLUPETZKY 1988).



Abb. 2: Moränenreste der Eisrandlage von 1850, dazwischen teilweise dichte Rasen (s. auch Abb. 10).



Abb. 3: Heutiges Ende des Obersulzbachkees bei 2200 m NN (hinten der Große Geiger: 3360 m NN). Das felsige Gletschervorfeld war noch bis 1996 vereist und ist nur sehr locker bis gar nicht von Pflanzen besiedelt.

blockigen Moränenresten und vom Hang herabgekommenen Felsblöcken. Das grobe Substrat ist teilweise durch kiesig-sandige Beimengungen bzw. Auflagen verändert, vermutlich Resultate von Moränenauswaschungen und fluviatilen Überlagerungen durch den Obersulzbach und durch seitlich zufließende Schmelzwasserrinnen. Die Bodenbildung ist durchweg gering und geht bestenfalls bis zu einem humosen Ranker von wenigen Zentimetern Mächtigkeit.

Das relativ abgelegene Obersulzbachtal wird seit langem und heute noch forst- und almwirtschaftlich genutzt. In der subalpinen Stufe gibt es an steileren Hängen noch dichte Fichten- und weiter oben auch Arvenwälder, z. B. im Naturwaldreservat „Poschalm“, das von ZUKRIGL (1982) genauer beschrieben wurde. Weniger steile Hänge und Tallagen werden von Bergwiesen und vor allem von ausgedehnten Weiden eingenommen, durchsetzt von Grünerlen-Gebüsch und Hochstaudenfluren sowie kleinen Vermoorungen (s. GÜNZL et al. 1998). Im oberen Talbereich wird die Vegetation kleinwüchsiger und lückiger. Der Eisrand von 1880 markiert die untere Grenze der Kernzone des Nationalparks.

3. Untersuchungs- und Auswertungs-Methoden

Am 30. Juli 1997 zur Zeit optimaler Vegetationsentwicklung wurden vom Gletscherrand abwärts auf dem Talboden in 6 markierten und im Gletscherweg-Führer von SLUPETZKY (1988) datierten Bereichen (1–6; s. Abb. 4) in vier Parallelgruppen Vegetationsaufnahmen gemacht (zur Aufnahme epilithischer Flechtenbestände s. GÜNZL et al. 2000). Die Aufnahmen wurden jeweils über einen größeren Bereich eines gleich alten Rückzugsstadiums verteilt; sie sollten nicht so sehr einheitliche Pflanzenbestände als vielmehr die jeweiligen Sukzessionsphasen der Gletscher-Rückzugsbereiche erfassen. Die Aufnahmefläche betrug deshalb einheitlich 16 m² (meist 4 x 4 m). Als Kriterien der Flächenwahl dienten eine möglichst geringe Neigung des Talgrundes und das Fehlen auffälliger aktueller Störungen. Sowohl besonders feucht-nasse als auch sehr trockene Bereiche wurden gemieden.

Auf jeder Fläche wurde zunächst der Anteil größerer herausragender Felsblöcke (ab ca. 25 cm Durchmesser) bestimmt, der Rest der Fläche dann als 100% angenommen. Die Deckungsgrade aller Pflanzen sowie der Anteil unbewachsenen Bodens wurden im unteren Bereich in Prozent, bei höheren Deckungen (über 10%) in 10%-Stufen geschätzt.

Die Nomenklatur der Arten folgt bei den Phanerogamen WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), bei den Moosen KOPERSKI et al. (2000) und bei den Flechten SCHOLZ (2000).

Aus dem Oberboden (0–5 cm) jeder Aufnahmefläche wurde eine Mischprobe entnommen und in mitgebrachtem destilliertem Wasser aufgeschlämmt. Nach einer Stunde wurde mit einer transportierbaren Glaselektrode ohne und mit Zugabe von KCl der pH-Wert gemessen.

Die Vegetationsaufnahmen sind in Tabelle 1 in zunehmender Entfernung vom Gletscher angeordnet, die Arten nach ihrem Auftreten oder Fehlen in bestimmten Bereichen grob in Gruppen zusammengefasst. Bei den Arten ist die absolute Stetigkeit und als Exponent der mittlere Deckungsgrad in Prozent angegeben. Hinter den Artnamen steht die grobe soziologische Zuordnung zu Vegetationsklassen nach ELLENBERG et al. (2001). In Abb. 12 werden für jeden Aufnahmebereich die Häufigkeit soziologischer Artengruppen mit Gewichtung der Arten nach Stetigkeit in der Tabelle zusammengestellt.

Die Variation der Artenzusammensetzung wurde mit Hilfe einer indirekten Gradientenanalyse (DCA) mit dem Programm CANOCO 4,5 untersucht (HILL & GAUCH 1980, TER BRAAK & SMILAUER 2002). Die Artenwerte wurden durch reziproke Bildung von gewichteten Mittelwerten errechnet und entsprechend ihrer Ähnlichkeit im Diagramm dargestellt (Abb. 14). Seltene Arten wurden in ihrer Gewichtung nicht reduziert. Die Eigenwerte der nicht-korreliert ermittelten Achsen dienen als Maß für die Auftrennung der Arten und geben Aufschluss über die Stärke der Gradienten. In einem zweiten Schritt wurden die Aufnahmewerte der ersten zwei Achsen mit (insgesamt acht) direkten und indirekten Umweltparametern korreliert: Zeit der Eisfreiheit, Hanglage, Hangneigung, Deckung des unbewachsenen Schotters, pH-Werte des Bodens sowie Deckung der Krautschicht und Kryptogamenschicht. Diese Rechnungen wurden als Pearson-Korrelationen mit Hilfe des Programms SPSS 10,0 (NORUSIS 1988) durchgeführt.

Die Evenness als Maß für die Gleichverteilung der Arten einer Fläche wurde auf Grundlage der Vegetationsaufnahmen mit dem Programm PC-ORD 4,2 (MCCUNE & MEFFORD 1999) errechnet.

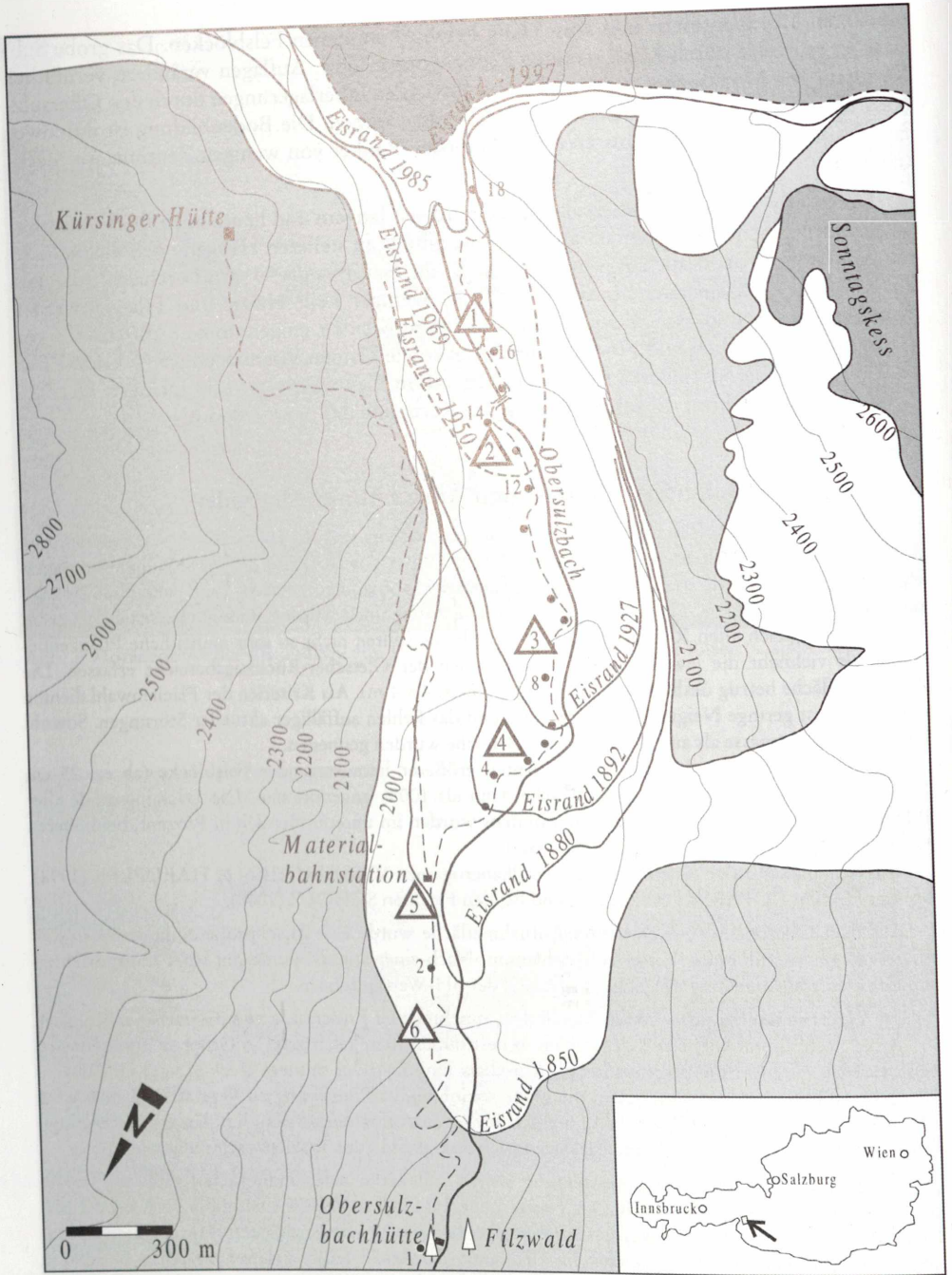


Abb. 4: Lage der Aufnahme­flächen (Bereiche 1–6), maximale und aktuelle Ausdehnung der Gletscher­zung, Eisrandlagen und Haltepunkte (1–18) des Gletscherweges (nach SLUPETZKY 1988).

4. Untersuchungsflächen

Vom Gletscherrand (ca. 2200 m NN) abwärts ist eine oben sehr lückige, abwärts zunehmend dichtere, vorwiegend niedrigwüchsig-rasenartige Pflanzendecke erkennbar. Jeder der ausgewählten 6 Aufnahmebereiche in Abb. 4 lässt sich zumindest grob einer Zeitdauer der Eisfreiheit zuordnen. Das heutige Gletscherende liegt auf einer Verebnung, deren unterer Teil erst in den letzten Jahren freigelegt worden und noch fast völlig pflanzenleer ist. Eine abwärts unmittelbar anschließende, etwa 300 m lange Steilstufe besteht vorwiegend aus glattgeschliffenem Fels und grobblockigem Geröll, in dessen Ritzen nur ganz vereinzelt Pflanzen zu finden sind (Abb. 3). Deshalb begannen unsere Untersuchungen erst in etwa 500 m Entfernung vom Gletscherende.

Bereich 1: 2080 m NN, 150 m oberhalb eines Steges über den Obersulzbach in ca. 500 m Entfernung vom heutigen Gletscherrand, 50 m oberhalb Punkt 16 des Gletscherweges (Gletscherende von 1969, ca. 25 Jahre eisfrei). Erste größere, aber sehr unebene Verflachung aus ruhendem bis schwach bewegtem grobblockigem Substrat. Dazwischen fast humusfreier (hellgrauer) Rohboden aus Kies und Sand mit Flecken sehr lückiger Vegetation, bestimmt vom gelben Blühaspekt von *Doronicum clusii* (Abb. 5).

Bereich 2: 2065 m NN, 100 m unterhalb des Steges, 150 m unterhalb Punkt 16 (= Eisrandlage von 1969, d. h. 30–35 Jahre eisfrei). Leicht geneigter, zum Geröll des Baches auslaufender Südwesthang, von größeren Blöcken durchsetzt. Dazwischen kiesig-sandige Flächen mit schwach humosem Boden (Ranker), lückig von zahlreichen Arten mit kleinen Pflanzen in starker Mischung besiedelt (Abb. 6). Kaum auffällige Blühaspekte (vereinzelt *Achillea moschata* und *Trifolium badium*). Relativ gut entwickelte Kryptogamenschicht aus Moosen und Flechten. Schwach beweidet.

Bereich 3: 2000 m NN, direkt oberhalb (östlich) von Punkt 8 (= Eisrandlage von 1939, also seit ca. 55 Jahren eisfrei). Schwach nach Südwesten geneigtes Gelände mit vielen größeren Blöcken, ca. 50 m unterhalb einer deutlichen Felsstufe. Zwischen den Blöcken flachgründige, etwas humosere Böden (Ranker). Gegenüber Bereich 2 dichtere Vegetation (Abb. 7). Blühaspekte vor allem durch *Trifolium pallescens* und *T. pratense* ssp. *nivale* (dazu *Achillea moschata*, *Campanula scheuchzeri*, *Leontodon helveticus*). Kryptogamenschicht ähnlich Bereich 2. Höchste, etwas produktivere Weiderasen im Tal.

Bereich 4: 1970 m NN, oberhalb von Punkt 4 (= Gletscherrand von 1899, d. h. 90–95 Jahre eisfrei). Größere Verebnung mit teilweise steinärmeren, humosen Rankern, vermutlich aus sandigen Schmelzwasserablagerungen eines größeren Eisstausees, der sich hier zwischen 1880 und 1887 gebildet hatte (s. SLUPETZKY 1988). Dichter, stark befressener Rasen, daher nur vereinzelt buntere Aspekte (Abb. 8). Kryptogamenschicht ähnlich den vorigen Flächen.

Bereich 5: 1930 m NN, im weiteren Gletschervorfeld oberhalb Punkt 2 (= Eisrandlage von 1880, d. h. ca. 110 Jahre eisfrei), unterhalb der Seilbahn-Talstation am östlichen Rand des Talgrundes. Zahlreiche große, kantige Blöcke, vermutlich erst nach Rückzug des Eises vom Hang herabgekommen. Auf stark humosen Rankern wachsen dichte, bunte, teilweise stark abgeweidete Rasen, an fraßgeschützten Blockrändern mit kleinen Zwergsträuchern (Abb. 9).

Bereich 6: 1900 m NN, dicht oberhalb der Steilstufe zum mittleren Talabschnitt im Bereich des Gletscherrandes von 1850 (seit fast 150 Jahren eisfrei), östlich des Fahrweges. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Flächen zwischen gerundeten Steinen oberflächlich nur humusarmer, graugelber Sand, vermutlich erst in jüngerer Zeit vom Fluss oder kleinen seitlichen Schmelzwasserbächen abgelagert. Geschlossene, teilweise stark befressene Rasen wie bei Bereich 5, aber durchsetzt mit Zwergsträuchern (besonders *Rhododendron ferrugineum*) und ersten Hochstauden zwischen Steinen. Bunte Aspekte von *Trifolium*- und *Leontodon*-Arten, *Achillea moschata*, *Campanula barbata* und *C. scheuchzeri*, *Crepis aurea*, *Lotus corniculatus* u. a.

An der Steilstufe unterhalb von Bereich 6 stürzt sich das Wasser des Obersulzbaches über grobes Geröll in die Tiefe. Hier wachsen erste kleine Arven (*Pinus cembra*), die abwärts



Abb. 5: Bereich 1 (2080 m NN, ca. 25 Jahre eisfrei). Offene Pioniervegetation zwischen grobem Gestein. Aspekt von *Doronicum clusii* und *Cerastium uniflorum*.



Abb. 6: Bereich 2 (2065 m NN, ca. 35 Jahre eisfrei). Etwas geschlossenere Pionierrasen aus kleinwüchsigen Gefäßpflanzen und Kryptogamen.



Abb. 7: Bereich der 3 (2000 m NN, ca. 55 Jahre eisfrei). Dichtere Rasenflecken zwischen großen Blöcken, im Gegensatz zu Abb. 6 mit erstem Flechtenbewuchs (bes. *Rhizocarpon geographicum*).



Abb. 8: Bereich 4 (1970 m NN, ca. 90 Jahre eisfrei). Auf feinkörnigem Substrat haben sich dichte Rasen entwickelt.



Abb. 9: Bereich 5 (1930 m NN, ca. 110 Jahre eisfrei). Dichte Rasen zwischen Blöcken vom Westhang.



Abb. 10: Bereich 6 (1900 m NN, fast 150 Jahre eisfrei). Bunter Borstgrasrasen mit Elementen der Milchkrautweiden (vorne *Crepis aurea*, *Trifolium pratense* ssp. *nivale*, *Ranunculus montanus* u. a.).

rasch größer werden. Am Stufenfuß steht bei 1745 m NN eine dicke Arve, deren Alter auf über 400 Jahre geschätzt wird (SLUPETZKY 1988). Sie hat also schon das Vorrücken der Gletscherzunge bis 1850 miterlebt und ist Zeugnis für eine langzeitige Eisfreiheit.

Das von uns untersuchte Gletschervorfeld (1900–2080 m NN) befindet sich überwiegend in der Stufe des ausklingenden Arvenwaldes (*Larici-Pinetum cembrae*) und mit diesem verzahnter Zwergstrauchheiden (*Rhododendro-Vaccinion*). Da mit Ausnahme der Schuttfluren von Bereich 1 der gesamte Talboden beweidet wird, würde man aufgrund der Meereshöhe überall die bereits erwähnten Ersatzgesellschaften der Weiderasen (*Nardion strictae*, *Poion alpinae*) erwarten. Von allen diesen genannten Vegetationstypen ist in großen Bereichen des Gletschervorfeldes aber kaum etwas zu erahnen. Offenbar sind die Böden noch zu jung und die Einwanderung und Etablierung der Arten ist noch nicht abgeschlossen. Wir betrachten deshalb die Vegetation der einzelnen Abschnitte in erster Linie als Sukzessionsstadien und nehmen an, dass das räumliche Nebeneinander der verschiedenen Vegetationstypen ihrem zeitlichen Nacheinander grob entspricht.

5. Ergebnisse

5.1. Analyse des floristischen Gradienten

Die Daten der 6 Bereiche mit je 4 Vegetationsaufnahmen sind in Tabelle 1 zusammengefasst und in den Abb. 11–14 weiter ausgewertet. Einen klaren Entwicklungstrend zeigt der **Deckungsgrad** der Gefäßpflanzen (Tabelle + Abb. 11), im Bereich 1 unter 30%, bei 6 fast 75%. Hingegen nehmen die Moose und Flechten bis zum Bereich 4 zu, gehen dann aber, vermutlich wegen der stärkeren Lichtkonkurrenz durch höhere, dichter schließende Pflanzen, zurück. Parallel dazu verläuft auch die **Artenzahl** der Kryptogamen, sowohl insgesamt als auch bezogen auf 16 m². Die Artenzahl der Phanerogamen steigt, außer einem Einbruch im Bereich 4 (s. u.), fast kontinuierlich.

Trotz vieler Unterschiede gibt es einen **gemeinsamen Grundstock von Arten** (Phanerogamen in Gruppe 7, Kryptogamen in der Gruppenmitte der hier nicht untergliederten Tabelle). Von diesen sind über 20 Gefäßpflanzen fast überall anzutreffen, 10 davon gehören zu typisch alpinen Pflanzengesellschaften (z. B. 4 zu den *Salicetea herbaceae*, je 2 zu den *Thlaspietea rotundifolii* und *Juncetea trifidi*). Sie zeigen sowohl die Nähe der alpinen Stufe als auch konkurrenzarme Gesamtbedingungen an. Aber auch 4 Arten der Borstgrasrasen (*Nardetalia*) und 3 etwas anspruchsvollere Arten der *Molinio-Arrhenatheretea* sind schon ab dem ersten Bereich vertreten. Allerdings ist z. B. *Poa alpina* var. *vivipara* ebenso ein guter Pionier. Auch manche weitere hier angegebene soziologische Schwerpunkte (z. B. *Trifolium pallescens* für Schuttfluren) geben die Realitäten ungenügend wieder.

Bei den weit verbreiteten Kryptogamen gibt es mehrere Arten, die für offene Böden mit Pioniersituation sehr bezeichnend sind, unter den Moosen vor allem *Polytrichum piliferum* und *P. juniperinum* (daneben *P. formosum*) sowie *Racomitrium canescens*. Ihre teilweise dichten Rasen und Polster sind wichtige Humusbildner und können auch als Keimbeet für Gefäßpflanzen dienen.

Neben den genannten hochsteten bzw. nur vereinzelt vorkommenden Arten zeigen viele eine mehr oder weniger enge **Bindung an bestimmte Flächen bzw. Zeitbereiche der Eisfreiheit**. Die Einteilung in die Gruppen 1–6 geschieht teilweise nach ihrer Präsenz, teilweise auch nur nach Schwerpunkten des Deckungsgrades. Diese Gruppen sind auch in der Gradientenanalyse in Abb. 14 (mit Symbolen) dargestellt.

Gruppe 1 ist vor allem bezeichnend für den obersten Bereich (1), eine sehr offene Pionierphase mit wenig Feinsubstrat und fast ohne Bodenbildung (Rohboden = Syrosem). Hier dominieren erwartungsgemäß anspruchslose, meist kleinwüchsige, konkurrenzschwache Pioniere der Schuttfluren (2: *Thlaspietea rotundifolii*) zusammen mit einigen Arten der Krummseggen-Rasen (4: *Juncetea trifidi*) und Schneeböden (3: *Salicetea herbaceae*). Quell-

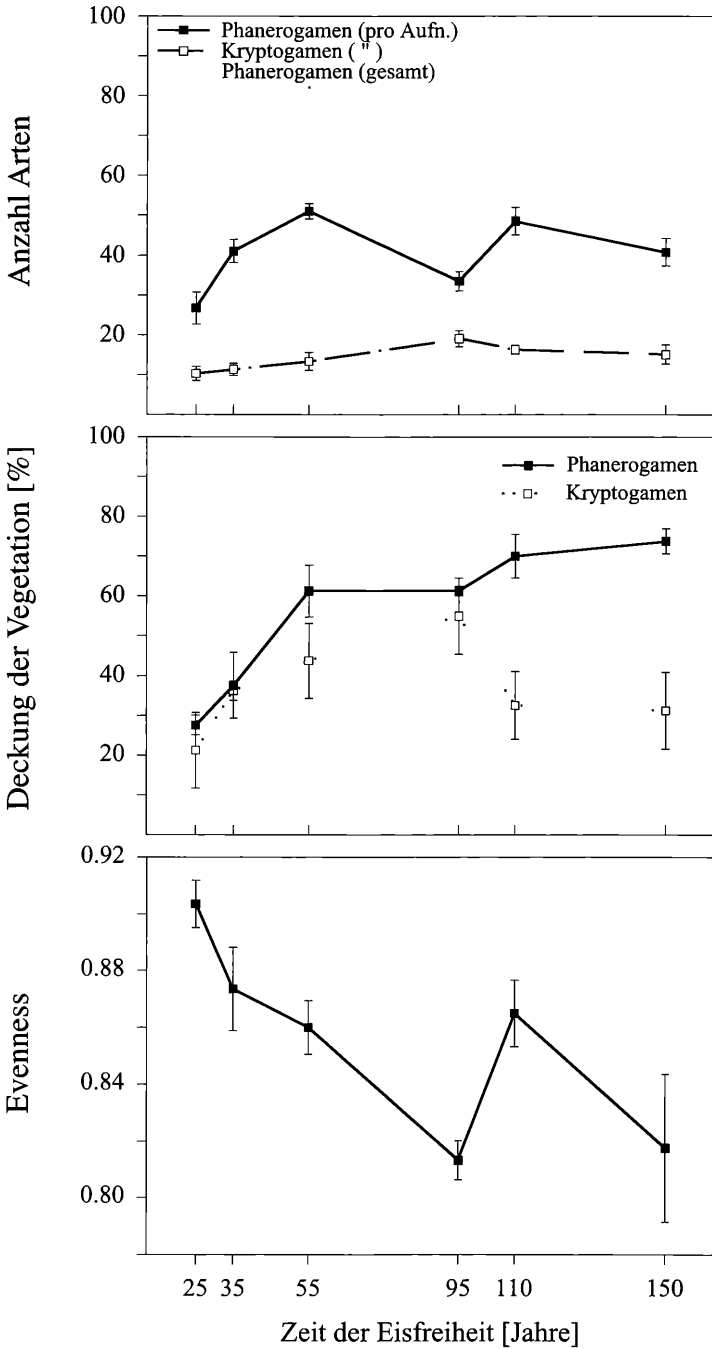


Abb. 11: Artenzahlen, Deckung und Evenness der Vegetation in verschiedenen alten Abschnitten des Gletschervorfeldes.

flurpflanzen wie *Saxifraga stellaris* und *Philonotis fontana* weisen auf kleine Nassstellen oder zeitweise Überrieselung hin. Durch ihre eher ungewöhnliche Wuchsform mit großen Blättern und großen gelben Blüten fällt *Doronicum clusii* besonders auf. Auch in Abb. 14 zeigen diese Arten einen eigenständigen Punkteschwarm. Obwohl die mittlere Artenzahl der Phanerogamen und Kryptogamen nur 27 bzw. 10 beträgt, kommen insgesamt in den vier Parallelaufnahmen 50 bzw. 23 Arten vor, ein Anzeichen für eine starke floristische Inhomogenität des Gesamtbereiches und insgesamt recht hohe Artendiversität.

Gruppe 2 ist locker über die Bereiche 1–3 verteilt, oft mit leichtem Schwerpunkt in der zweiten Spalte der Tabelle. Die Pioniere aus Gruppe 1 sind teilweise noch schwach und mit reduzierter Vitalität vertreten. Wie Abb. 12 zeigt, ist die höhere Artenzahl durch Zunahme sowohl alpiner Arten (3: *Salicetea herbaceae*, 4: *Juncetea trifidi*, 5/6: *Carici-Kobresietea/Seslerietea*) als auch solcher tieferer Lagen (12: *Calluno-Ulicetea*) bedingt, was eine lockere Rasenbildung anzeigt. So gibt es mehrere Gräser und Grasartige wie *Poa minor*, *Festuca puccinellii*, *Juncus trifidus* und *Luzula spicata*, die hier erstmals stärker auffallen. *Luzula alpino-pilosa* ist hingegen bereits bei 1 stärker vertreten. Die DCA (Abb. 14) zeigt eine breite Spanne der Arten, aber eine deutliche Mittelstellung zwischen Gruppe 1 und 3.

Die Ausbildung niedrigwüchsiger Rasen wird noch deutlicher aus Arten der **Gruppen 3 und 4**, die in den Bereichen 2–3 ihren Schwerpunkt haben bzw. von dort an bis in die ältesten Flächen reichen. Im Bereich 3, also auf etwa 55 Jahre eisfreiem Substrat, erreicht die Zahl alpiner Schutt-, Schneeboden- und Rasenpflanzen ihr Maximum (Abb. 12). Relativ hohe Deckung haben hier *Salix herbacea* und *S. retusa* (dazu *Gnaphalium supinum*) aus der Schneebodenvegetation, auch die Polster von *Silene acaulis*. Dass in der gesamten Serie dieser und weitere Basenzeiger vorkommen, mag auf die geringe Bodenbildung und entsprechend nur schwache Versauerung zurückzuführen sein, aber auch auf die relativ weite ökologische Amplitude dieser Arten. Erstmals spielen Klearten (*Trifolium badium*,

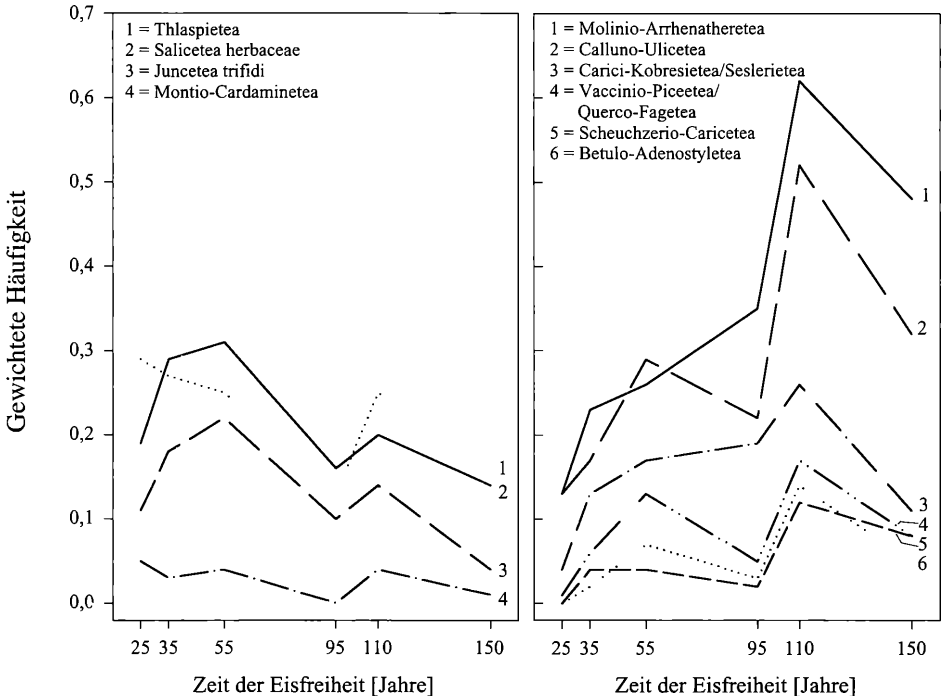


Abb. 12: Gewichtete Häufigkeit von Arten (Anzahl der Arten x Stetigkeit / 100) der Vegetationsklassen in verschiedenen alten Abschnitten des Gletschervorfeldes. Links: Klassen mit abnehmender, rechts: Klassen mit zunehmender Artenhäufigkeit (soziologische Einstufung nach ELLENBERG et al. 2001).

Tab. 1: Vegetation im Gletschervorfeld des Obersulzbachkees
 Absolute Stetigkeiten; 4 Aufnahmen pro Spalte; hochgestellt: mittlerer Deckungsgrad
 in Prozent; in Klammern: jeweilige Vegetationsklasse nach ELLENBERG et al. (2001).

Nr. der Fläche	1	2	3	4	5	6
Zeit der Eisfreiheit [Jahre]	25	35	55	95	110	150
Mittl. Deckung Phanerogamen [%]	28	38	61	61	70	74
Mittl. Deckung Kryptogamen [%]	21	36	44	55	33	31
Mittl. Artenzahl Phanerogamen	27	41	51	34	49	41
Mittl. Artenzahl Kryptogamen	10	11	13	19	16	15
Ges. Artenzahl Phanerogamen	50	66	79	59	84	75
Ges. Artenzahl Kryptogamen	23	25	26	36	32	25
Gruppe 1						
<i>Ranunculus glacialis</i> (2)	4 ¹
<i>Saxifraga stellaris</i> (7)	3 ³
<i>Gentiana punctata</i> (12)	2 ¹
<i>Primula glutinosa</i> (4)	1 ¹
<i>Oreochloa disticha</i> (4)	1 ¹
<i>Oxyria digyna</i> (2)	4 ³	1 ¹	.	.	.	1 ¹
<i>Cardamine resedifolia</i> (2)	4 ¹	2 ¹	.	.	1 ¹	.
<i>Carex curvula</i> (4)	3 ¹	1 ¹
<i>Doronicum clusii</i> (2)	4 ⁴	4 ¹	3 ¹	.	.	.
<i>Cerastium uniflorum</i> (2)	4 ⁴	4 ¹	3 ¹	.	1 ¹	.
Gruppe 2						
<i>Saxifraga moschata</i> (6)	2 ¹	3 ¹	1 ¹	.	.	.
<i>Cerastium cerastoides</i> (3)	1 ¹	2 ¹	1 ¹	.	.	.
<i>Cardamine alpina</i> (3)	1 ¹	1 ¹	1 ¹	.	.	.
<i>Arabis alpina</i> (2)	1 ¹	1 ²	2 ²	.	.	.
<i>Primula minima</i> (4)	1 ¹	1 ¹	3 ¹	.	.	.
<i>Salix reticulata</i> (3)	1 ¹	.	1 ¹	.	.	.
<i>Epilobium nutans</i> (7)	2 ¹	.	1 ¹	.	.	.
<i>Minuartia verna</i> s.l. (10)	.	1 ¹
<i>Pedicularis tuberosa</i> (12)	.	1 ¹
<i>Juncus triglumis</i> (8)	.	1 ¹
<i>Poa minor</i> (2)	.	4 ¹	3 ¹	.	.	.
<i>Carex frigida</i> (8)	.	3 ¹	2 ¹	.	.	.
<i>Saxifraga paniculata</i> (1)	.	4 ¹	3 ¹	.	1 ¹	.
<i>Luzula spicata</i> (4)	2 ¹	4 ¹	3 ¹	2 ¹	.	.
<i>Festuca puccinellii</i> (9)	2 ²	2 ²	3 ²	1 ²	.	1 ¹
<i>Juncus trifidus</i> s.l. (4)	1 ¹	4 ¹	4 ¹	.	1 ¹	1 ¹
<i>Luzula alpinopilosa</i> (3)	4 ⁵	4 ²	4 ¹	1 ¹	3 ¹	3 ¹
Gruppe 3						
<i>Salix retusa</i> (3)	.	3 ¹	3 ⁶	.	.	.
<i>Gentiana nivalis</i> (5)	.	2 ¹	2 ¹	2 ¹	.	.
<i>Saxifraga aizoides</i> (7)	.	3 ¹	3 ¹	.	.	1 ¹
<i>Salix appendiculata</i> (14)	.	.	3 ¹	.	.	.
<i>Anthyllis vuln. ssp. alpestris</i> (6)	.	.	1 ⁵	.	.	1 ¹
<i>Juncus jacquinii</i> (4)	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Carex nigra</i> (8)	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Antennaria dioica</i> (12)	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Salix serpyllifolia</i> (6)	.	.	3 ⁵	.	1 ²	.
<i>Gnaphalium supinum</i> (3)	2 ¹	4 ²	4 ¹	3 ¹	2 ¹	1 ¹
<i>Trifolium prat. ssp. nivale</i> (9)	1 ¹	4 ⁴	4 ¹⁶	4 ⁷	4 ⁷	3 ²
<i>Salix herbacea</i> (3)	1 ¹	2 ³	4 ⁷	.	1 ¹	1 ¹
<i>Silene acaulis</i> s.l. (6)	2 ¹	2 ⁴	4 ⁴	4 ⁵	2 ¹	3 ²

Gruppe 4

Trifolium pallescens (2)	2 ²	3 ¹	4 ⁷	4 ¹⁹	4 ¹³	4 ⁸
Diphasiastrum alpinum (12)	1 ¹	.	2 ¹	1 ¹	3 ¹	.
Rhododendron ferrugineum (13)	1 ¹	.	3 ¹	.	3 ¹	4 ⁵
Helictotrichon versicolor (4)	.	1 ¹	1 ¹	.	1 ¹	.
Campanula barbata (12)	.	1 ²	4 ¹	.	3 ¹	.
Silene rupestris (11)	.	1 ¹	.	2 ¹	1 ¹	.
Agrostis alpina (6)	.	.	3 ¹	3 ¹	1 ¹	.
Trifolium badium (9)	.	4 ³	4 ³	2 ¹	2 ¹	3 ¹
Homogyne alpina (16)	.	2 ¹	4 ¹	1 ¹	3 ²	3 ¹
Euphrasia minima (4)	.	4 ¹	4 ¹	4 ²	4 ¹	1 ¹
Alchemilla vulgaris agg. (9)	.	2 ¹	2 ¹	1 ¹	3 ¹	2 ¹
Galium pusillum (x)	.	1 ¹	1 ¹	3 ¹	4 ¹	3 ¹
Potentilla aurea (12)	.	1 ¹	.	4 ¹	2 ²	4 ¹
Euphrasia officinalis ssp. picta (9)	.	1 ¹	1 ¹	2 ¹	4 ⁴	4 ²
Bartsia alpina (8)	.	.	1 ¹	1 ¹	.	2 ¹
Dryopteris filix-mas (17)	.	.	3 ¹	1 ¹	3 ¹	.
Polystichum lonchitis (2)	.	.	2 ¹	1 ¹	3 ¹	1 ¹

Gruppe 5

Thymus prae. ssp. polytrichus (6)	.	3 ¹	1 ¹	3 ³	4 ⁹	4 ²
Dryopteris expansa (16)	.	.	1 ¹	1 ¹	1 ¹	1 ¹
Lotus corniculatus agg. (9)	.	.	1 ¹	4 ²	4 ²	4 ³
Leontodon hispidus (9)	.	.	2 ²	3 ⁴	4 ²	4 ⁴
Alchemilla alpina (12)	.	.	1 ¹	2 ¹	4 ¹	4 ¹
Nardus stricta (12)	.	.	3 ³	4 ¹⁴	4 ¹¹	4 ³⁴
Soldanella alpicola (3)	.	.	1 ¹	.	1 ¹	1 ¹
Pulsatilla alp. ssp. alpina (6)	.	.	.	1 ¹	2 ¹	.
Aconitum napellus (14)	.	.	.	2 ¹	3 ¹	.
Myosotis alpestris (6)	.	.	.	3 ¹	4 ¹	.
Ranunculus montanus agg. (9)	.	.	.	2 ¹	1 ¹	2 ¹
Festuca rubra agg. (9)	.	.	.	2 ²	3 ²	4 ⁴
Ranunculus acris (9)	.	.	.	1 ¹	3 ¹	2 ²
Cerastium holosteoides (9)	.	.	.	1 ¹	4 ¹	3 ²
Crepis aurea (9)	.	.	.	1 ¹	3 ¹	3 ¹
Selaginella selaginoides (8)	.	.	.	1 ¹	3 ²	4 ¹
Asplenium viride (1)	2 ¹	.
Arnica montana (12)	1 ¹	.
Ligusticum mutellina (3)	2 ¹	.
Carlina acaulis (12)	1 ¹	.
Hieracium pilosella (12)	1 ¹	.
Hieracium lactucella (12)	1 ¹	.
Potentilla erecta (12)	1 ¹	.
Viola biflora (14)	1 ¹	.
Aster bellidiastrum (6)	1 ¹	.
Androsace obtusifolia (4)	1 ¹	.
Achillea millefolium (9)	1 ¹	.
Asplenium ruta-muraria (1)	1 ¹	.
Prunella vulgaris (9)	3 ¹	2 ¹
Botrychium lunaria (12)	2 ¹	2 ¹
Loiseleuria procumbens (13)	1 ¹	1 ¹
Vaccinium vitis-idaea (16)	1 ¹	1 ¹
Parnassia palustris (8)	1 ¹	1 ¹

Gruppe 6

Rumex scutatus (2)	3 ¹
Juniperus com. ssp. alpina (13)	1 ⁵
Carex ornithopoda (x)	1 ¹
Viola palustris (8)	1 ¹
Bellis perennis (9)	1 ¹

<i>Pseudorchis albida</i> (12)	1 ¹
<i>Rumex arifolius</i> (14)	1 ¹
<i>Adenostyles alliariae</i> (14)	1 ¹
<i>Aconitum lycoc. ssp. vulparia</i> (17)	1 ¹
<i>Calamagrostis villosa</i> (16)	1 ¹
Gruppe 7 (keine Bindung an Altersstadien)						
<i>Poa alpina</i> (9)	4 ¹	4 ²	4 ³	4 ⁶	4 ³	4 ⁴
<i>Saxifraga bryoides</i> (2)	4 ³	4 ³	4 ²	4 ²	4 ¹	3 ¹
<i>Achillea moschata</i> (2)	2 ⁴	4 ³	4 ⁴	4 ¹¹	4 ³	4 ¹
<i>Campanula scheuchzeri</i> (12)	2 ¹	4 ¹	4 ¹	4 ¹	4 ²	4 ¹
<i>Veronica alpina</i> (3)	3 ¹	4 ¹	4 ¹	3 ¹	3 ¹	3 ¹
<i>Phleum rhaeticum</i> (9)	4 ¹	1 ¹	2 ¹	4 ¹	4 ³	4 ³
<i>Leontodon helveticus</i> (12)	4 ¹	4 ¹	3 ³	2 ¹	3 ¹	2 ³
<i>Leucanthemopsis alpina</i> (3)	4 ²	4 ¹	4 ¹	2 ¹	1 ¹	2 ¹
<i>Deschampsia cespitosa</i> (x)	4 ³	2 ¹	4 ²	2 ¹	.	4 ²
<i>Sagina saginoides</i> (3)	1 ¹	3 ¹	2 ¹	4 ¹	4 ¹	2 ¹
<i>Huperzia selago</i> (16)	1 ¹	4 ¹	4 ¹	2 ¹	2 ¹	2 ¹
<i>Anthoxanthum odoratum s.l.</i> (9)	2 ²	4 ²	3 ⁴	1 ¹	3 ²	1 ¹
<i>Sedum annuum</i> (11)	2 ¹	4 ¹	1 ¹	4 ²	1 ¹	2 ¹
<i>Agrostis rupestris</i> (4)	1 ²	2 ²	2 ¹	2 ¹	3 ¹	2 ¹
<i>Sibbaldia procumbens</i> (3)	1 ¹	2 ¹	2 ²	3 ²	3 ¹	1 ¹
<i>Sempervivum montanum</i> (11)	1 ¹	3 ¹	1 ¹	2 ¹	3 ¹	2 ¹
<i>Hieracium alpinum</i> (12)	1 ¹	4 ¹	.	2 ¹	3 ¹	1 ¹
<i>Taraxacum officinale agg.</i> (x)	1 ¹	2 ¹	3 ¹	1 ¹	2 ¹	2 ¹
<i>Coeloglossum viride</i> (12)	1 ¹	1 ¹	4 ¹	.	1 ¹	2 ¹
<i>Solidago virgaurea</i> (x)	1 ¹	2 ²	3 ²	1 ¹	1 ¹	1 ¹
<i>Cystopteris fragilis</i> (1)	1 ¹	1 ¹	3 ¹	.	.	1 ¹
<i>Bistorta viviparia</i> (x)	1 ¹	.	2 ¹	.	2 ¹	.
<i>Poa annua</i> (9)	.	1 ¹	.	1 ¹	.	.
<i>Erigeron uniflorus</i> (5)	.	2 ¹	.	.	2 ¹	.
<i>Phyteuma hemisphaericum</i> (4)	.	2 ¹	3 ¹	2 ¹	2 ¹	.
<i>Agrostis capillaris</i> (x)	.	1 ¹	.	.	.	2 ¹
<i>Hieracium murorum</i> (x)	.	1 ¹	.	.	.	1 ¹
<i>Peucedanum ostruthium</i> (14)	.	2 ¹	2 ²	.	2 ¹	2 ¹
<i>Calluna vulgaris</i> (12)	.	.	2 ¹	.	1 ¹	.
<i>Carex sempervirens</i> (6)	.	.	1 ¹	.	1 ¹	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (17)	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Athyrium distentifolium</i> (14)	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Epilobium angustifolium</i> (15)	.	.	1 ¹	.	.	.
<i>Silene vulgaris</i> (9)	.	.	.	1 ¹	.	1 ¹
<i>Vaccinium myrtillus</i> (12)	.	.	.	1 ¹	.	1 ¹
Kryptogamen						
<i>Philonotis fontana</i>	1 ³
<i>Solorina crocea</i>	1 ²
<i>Dicranum spec.</i>	1 ¹
<i>Cladonia symphylicarpa</i>	1 ¹	1 ¹
<i>Bryum spec.</i>	.	1 ¹
<i>Pottia spec.</i>	.	1 ¹
<i>Campylium chrysophyllum</i>	.	2 ¹	1 ¹	.	.	.
<i>Aulacomnium palustre</i>	1 ¹	.	2 ¹	.	.	.
<i>Stereocaulon alpinum</i>	3 ¹	1 ¹	1 ¹	4 ⁴	.	.
<i>Cladonia fimbriata</i>	1 ¹	.	1 ¹	1 ¹	.	.
<i>Cephaloziella spec.</i>	1 ¹	.	.	2 ¹	.	.
<i>Cladonia furcata</i>	1 ¹	.	1 ¹	3 ¹	1 ¹	.
<i>Cladonia_1 spec.</i>	1 ¹	.	2 ¹	1 ¹	2 ¹	.
<i>Racomitrium canescens</i>	4 ¹	4 ¹⁸	4 ¹⁴	4 ⁹	4 ⁵	4 ⁴
<i>Polytrichum piliferum</i>	4 ⁵	4 ³	3 ⁴	4 ³	3 ⁴	3 ³
<i>Polytrichum juniperinum</i>	4 ⁴	4 ⁸	4 ¹⁵	4 ²³	4 ¹⁶	4 ⁴

Bryum caespiticium	3 ⁴	2 ¹	3 ³	2 ²	2 ¹	4 ²
Dicranoweisia crispula	1 ¹	4 ²	3 ¹	3 ¹	1 ¹	.
Polytrichum formosum	3 ¹	2 ¹	3 ²	4 ¹	4 ²	4 ⁵
Drepanocladus revolvens	1 ¹	1 ¹	4 ³	4 ²	3 ²	3 ²
Pseudoleskea incurvata	1 ¹	2 ¹	1 ¹	4 ¹	3 ¹	4 ¹
Cladonia_2 spec.	2 ¹	2 ¹	3 ¹	1 ¹	4 ¹	2 ¹
Cetraria islandica	2 ¹	.	2 ²	4 ³	3 ¹	3 ¹
Scapania spec.	2 ¹	1 ¹	1 ¹	1 ¹	2 ¹	1 ¹
Dicranella cf. subulata	1 ²	.	1 ¹	.	.	1 ¹
Tortula norvegica	.	1 ¹	1 ¹	3 ¹	1 ¹	.
Bryum elegans	.	2 ¹	1 ¹	1 ¹	1 ¹	.
Dicranum scoparium	.	1 ¹	3 ¹	3 ¹	1 ⁵	1 ¹
Barbilophozia attenuata	.	1 ¹	.	2 ¹	3 ²	4 ²
Weissia spec.	.	1 ²	.	.	1 ¹	1 ¹
Peltigera spec.	.	1 ¹	.	3 ¹	3 ¹	.
Cladonia pyxidata agg.	.	1 ¹	.	2 ¹	1 ¹	1 ¹
Desmatodon leucostoma	.	1 ¹	.	1 ¹	1 ¹	.
Tortula tortuosa	.	1 ¹	.	.	1 ¹	.
Brachythecium spec.	.	3 ³	1 ¹	.	.	2 ¹
Brachythecium glareosum	.	.	3 ²	2 ³	4 ²	3 ¹
Plagiomnium affine agg.	.	.	2 ²	1 ¹	1 ¹	2 ²
Ptychodium plicatum	.	.	1 ¹	.	2 ¹	3 ¹
Brachythecium reflexum	.	.	1 ¹	1 ¹	.	.
Cladonia arbuscula	.	.	.	2 ³	.	.
Cladonia phyllophora	.	.	.	1 ¹	.	.
Cladonia rangiformis	.	.	.	1 ¹	.	.
Cladonia uncialis	.	.	.	1 ¹	.	.
Desmatodon cf. latifolius	.	.	.	1 ¹	.	.
Lescuraea mutabilis	.	.	.	1 ¹	.	.
Lophozia cf. longiflora	.	.	.	1 ¹	.	.
Racomitrium ericoides	.	.	.	1 ¹	.	.
Weissia cf. controversa	.	.	.	1 ¹	.	.
Peltigera polidactylon	.	.	.	1 ¹	1 ¹	.
Cladonia_3 spec.	1 ¹	.
Hylocomium pyrenaicum	2 ³	4 ²
Pleurozium schreberi	1 ²	2 ²
Hypnum spec.	1 ¹	1 ¹
Mnium hornum	1 ¹	1 ¹
Dicranum fuscescens	1 ¹	.	.	.	2 ¹	1 ²
Plagiochila porelloides	1 ¹

Vegetationsklassen: 1=Asplenietea, 2=Thlaspietea, 3=Salicetea herbacea, 4=Juncetea trifidi, 5=Carici rupestris-Kobresietea, 6=Seislerietea albicantis, 7=Montio-Cardaminetea, 8=Scheuchzerio-Caricetea, 9=Molinio-Arrhenatheretea, 10=Festuco-Brometea, 11=Koelerio-Corynepherea, 12=Calluno-Ulicetea, 13=Cetrario-Loiseleurietea, 14=Betulo-Adenostyletea, 15=Epilobietea, 16=Vaccinio-Piceetea, 17=Quercu-Fagetea

T. pallescens, *T. pratense* ssp. *nivale*) eine Rolle, welche den Vegetationsschluss verstärken und die Stickstoffzufuhr verbessern können. Hinzu kommen Arten wie *Alchemilla vulgaris* agg., *Campanula barbata*, *Euphrasia minima* und *E. picta*, *Galium pusillum*, *Homogyne alpina* und *Potentilla aurea*. Immer wieder finden sich einzelne Feuchte- bis Nässezeiger, die auf gelegentlichen bzw. kleinflächig-dauerhaften Wassereinfluss hinweisen (*Bartsia alpina*, *Carex frigida*, *C. nigra*, *Saxifraga aizoides*). In Abb. 14 zeigen die Arten der Gruppe 3 eine mittlere Position, während diejenigen der Gruppe 4 deutlich getrennt von Gruppe 1–2 liegen.

Gruppe 5 leitet über zu den eigentlichen Rasen. Schon im Bereich 3 kommen Arten wie *Alchemilla alpina*, *Leontodon hispidus*, *Lotus corniculatus* und *Nardus stricta* vor. Bereich 4 besitzt etwas unerwartet eine relativ niedrige Artenzahl der Phanerogamen (gesamt 59, pro Fläche nur 34). Abb. 12 lässt erkennen, dass hier einmal die konkurrenzschwachen alpinen

Arten deutlich abnehmen, während andererseits etliche Arten des dichteren Graslandes noch fehlen. Immerhin gibt es aber bereits *Cerastium holosteoides*, *Crepis aurea*, *Festuca rubra*, *Myosotis alpestris*, *Ranunculus acris*, *R. montanus* u. a. Der recht hohe Gesamtdeckungsgrad (61%) wird bestimmt durch *Trifolium pallescens* aus Gruppe 4 und *Nardus stricta* aus Gruppe 5, zusammen mit *Silene acaulis* (Gruppe 3), *Achillea moschata* und *Poa alpina* (Gruppe 7). *Achillea moschata* und *Trifolium pallescens* werden soziologisch zwar den Schuttfluren (*Thlaspietea*) zugerechnet, haben im Untersuchungsgebiet ihren Schwerpunkt aber eher in dichteren Rasenbeständen auf steinigten Böden. Im Gegensatz zu den Gefäßpflanzen erreichen im Bereich 4 Artenzahl und Deckung der Kryptogamen ihr Maximum. Neben *Polytrichum piliferum* spielt hier die Pionierflechte *Stereocaulon alpinum* eine stärkere Rolle; daneben kommen u. a. mehrere Cladonien vor.

Die weiteren Arten von **Gruppe 5 und 6** kommen nur vereinzelt im Bereich 5 oder 6 vor, deuten aber die zunehmende Konsolidierung der Böden an. Auch die DCA ergibt eine recht enge Bindung beider Artengruppen (Abb. 14). Insgesamt zeigen die beiden ältesten Bereiche einen deutlichen Entwicklungsschub der Vegetation. Viele Arten der ersten Phasen sind endgültig durch konkurrenzkräftigere Pflanzen verdrängt, vor allem solche der *Nardetalia* (12) und *Molinio-Arthenatheretea* (9), wie es auch Abb. 12 zeigt. Kleine Lücken, Ränder von Felsblöcken u. ä. ermöglichen aber weiter Einsprengsel einiger Pionierpflanzen und anderer alpiner Arten (s. Gruppe 7), wie z. B. die nur im Bereich 5 vereinzelt gefundenen Arten (Gruppe 5) zeigen. So erreicht die Artenzahl der Phanerogamen mit 84 bei 5 ihr Maximum. Die mittlere Artenzahl pro Aufnahmefläche von nur 49 weist aber auf weiterhin inhomogene floristische Bedingungen des Gesamtbereiches hin. Bei 6 dominiert *Nardus stricta* und lässt manche andere Arten zurücktreten. Im Bereich 5 und 6 kommen erstmals auch Zwergsträucher etwas häufiger vor, allerdings meist nur an fraßgeschützten Rändern von größeren Blöcken und zwischen ihnen. Besonders auffällig ist *Rhododendron ferrugineum* (Gruppe 4), das aber in kümmerlichen Formen sogar schon ganz oben (1) zu finden ist. Weiter zu nennen sind *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea* (Gruppe 7 bzw. 5), *Loiseleuria procumbens* (Gruppe 5) und *Juniperus alpina* (Gruppe 6). Als relativ anspruchsvolle Arten gelten viele Hochstauden. Sie kommen großenteils erst auf älteren Flächen vor, meist aber noch nicht mit optimalem Wuchs. Hierzu gehören *Aconitum napellus* (Gruppe 5) sowie *Adenostyles alliariae* und *Rumex arifolius* aus Gruppe 6. Auch sie sind vorwiegend an fraßgeschützten Stellen zu finden. Gleiches gilt für einige Farne, die teilweise auch schon weiter oben auftreten, so *Dryopteris filix-mas* bereits bei 3, auf einer der Flächen auch *Athyrium distentifolium* sowie *Cystopteris fragilis* bei 1. Kryptogamen gehen auf den älteren Flächen (Bereiche 5–6) in Zahl und Deckung zurück. Vor allem die dominanten Moose offener Vegetation haben abgenommen, fehlen aber nicht ganz. Flechten finden sich generell selten. Dagegen sind Moose eher schattiger Standorte wie *Pleurozium schreberi* oder *Mnium hornu* neu hinzugekommen.

Insgesamt zeigt sich also eine mehr oder weniger deutliche Abfolge von Arten und Artengruppen, allerdings mehr ein gestufter Artengradient als eine schärfere floristische Trennung. Man kann davon ausgehen, dass die meisten vorkommenden Arten in der Umgebung reichlich vorhanden sind, ihre Ausbreitung durch abfließendes Schmelzwasser oder Überflutungen des Baches, von den Hängen abrutschendes Material und auch durch das Weidevieh beschleunigt werden kann. Anfangs- und Endphase unseres Transektes sind deutlich als offene Pionierflur bzw. dichter Rasen physiognomisch und floristisch voneinander getrennt. Wie Abb. 11 zeigt, geht die Evenness als Maß der Gleichverteilung der Arten durch leichte Dominanzbildung einzelner Arten im Laufe der Entwicklung tendenziell zurück. Bemerkenswert ist, dass höhere Gehölze selbst als Jungpflanzen völlig fehlen.

Die Bodenbildung ist insgesamt gering, geht oft kaum über das Stadium des Rohbodens hinaus. Nur der Humusanteil der obersten Schicht nimmt mit der Zeit der Eisfreiheit etwas zu. Der pH-Wert (Abb. 13) liegt bei 1 und 2 im mäßig sauren Bereich, um danach zurückzugehen, was eine leicht verstärkte Bodenbildung andeutet. Die wieder etwas höheren Werte bei 6 mögen auf jüngerer Substrat (s. Kap. 4) zurückzuführen sein.

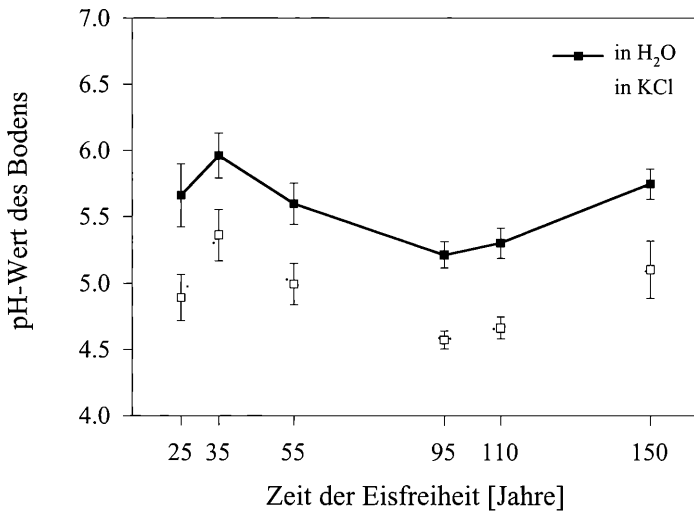


Abb. 13: pH-Werte des Oberbodens in verschiedenen alten Abschnitten des Gletschervorfeldes.

Mögliche kausale Zusammenhänge der Artenverteilung ergibt die Gradientenanalyse (Abb. 14). Die Arten spannen sich im Diagramm entsprechend ihrer Präsenz und Abundanz entlang von Gradienten auf, wobei die erste Achse (x-Achse) mit einem Eigenwert von 0,35 und einer Länge von 6,4 den stärksten Gradienten repräsentiert. Diese erste Achse ist höchstsignifikant positiv mit den Umweltparametern ‚Zeit der Eisfreiheit‘, ‚Deckung der Krautschicht‘ und ‚Abnahme unbewachsenen Schotters‘ korreliert, die 84%, 68% bzw. 54% der Artenverteilung entlang des Hauptgradienten erklären. Daraus kann geschlossen werden, dass das Alter der Flächen, d. h. die zunehmende Bodenbildung und die Besiedlung durch Pflanzen, der bestimmende Faktor für die Verschiedenheit der Vegetation im Vorfeld des Obersulzbachkees ist.

Der zweite Vegetationsgradient (y-Achse) hat mit 0,13 einen deutlich kleineren Eigenwert als der erste und ist mit keinem der untersuchten Umweltparameter korreliert.

5.2. Einteilung in Stadien und Phasen

Sukzessionsserien lassen sich in Stadien und Phasen gliedern. Erstere sind durch deutliche strukturelle und floristische Unterschiede abtrennbar, letztere zeigen eher geringfügigere Veränderungen innerhalb eines Stadiums an (s. auch DIERSCHKE 1994). In unserem Fall sind sowohl nach der Tabelle als auch der Gradientenanalyse bestenfalls zwei Stadien und mehrere Phasen im Gletschervorfeld erkennbar:

1) *Cerastium uniflorum* – *Luzula alpinopilosa* – Pionierstadium (Bereiche 1–3)

Dieses Stadium wird geprägt von offener Vegetation und Arten alpiner Pflanzengesellschaften. Die namengebenden Arten vertreten die Schuttfluren und Schneeböden; hinzu kommen Pflanzen alpiner Rasen. Die geringe Deckung ist durch hohe Anteile unbesiedelbaren Gerölls bis zu Felsblöcken erklärbar, weiter durch fehlende Bodenbildung eingestreuter Feinsubstrate. Ungünstige Wasser- und Nährstoffverhältnisse und lebensfeindliche Klimabedingungen ermöglichen nur sehr genügsamen, spezialisierten Pflanzen eine dauerhafte Ansiedlung und halten konkurrenzkräftigere Arten fern.

Dieses Pionierstadium liegt bereits im Bereich von 25–55 Jahren Eisfreiheit und ist in größeren Teilen des Gletschervorfeldes der vorherrschende Vegetationstyp, selbst noch auf blockreichen Moränenresten weitab vom heutigen Gletscherrand oder im Geschiebe des Obersulzbaches. Es lässt sich weiter in drei Phasen untergliedern:

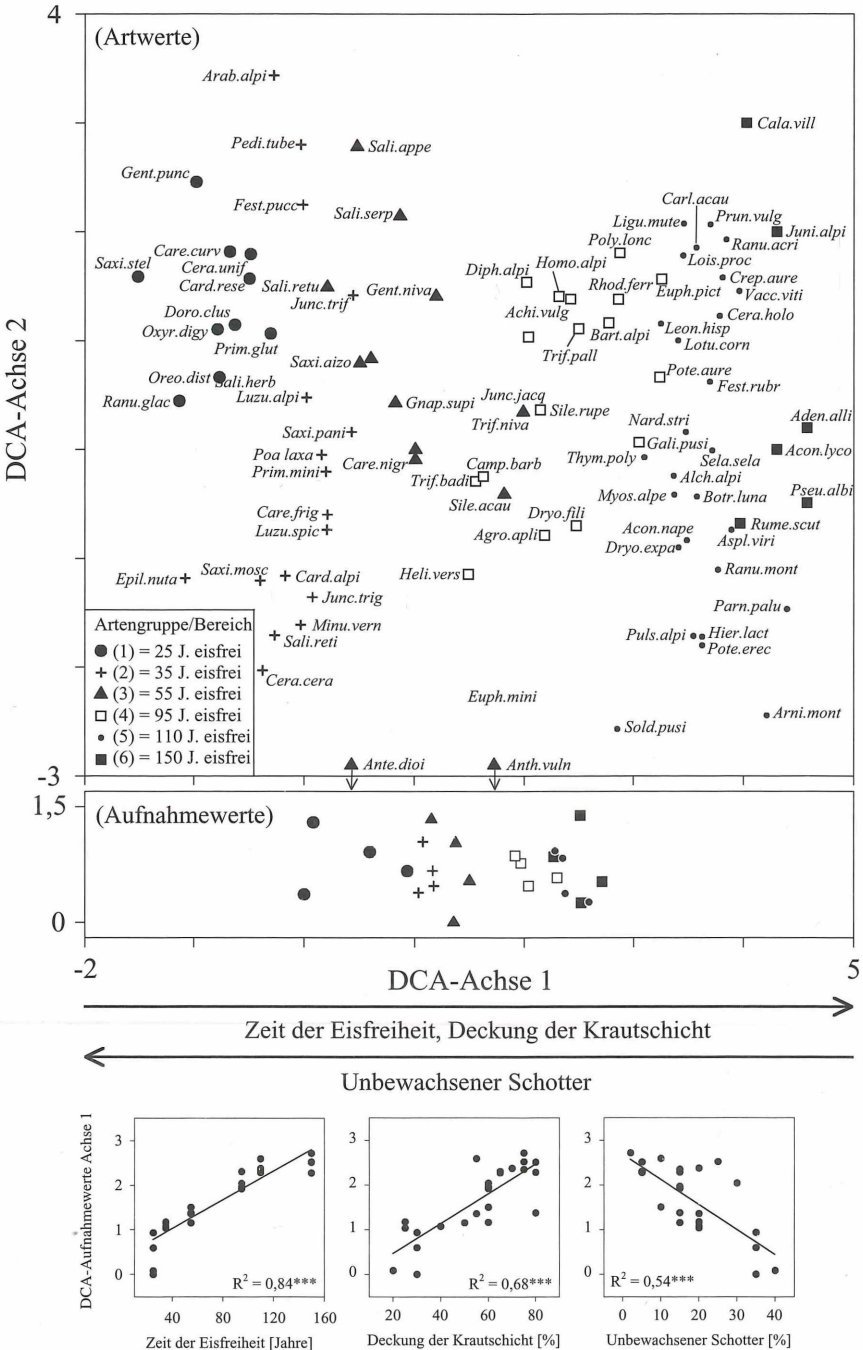


Abb. 14: DCA der Artenzusammensetzung der Vegetation im Gletschervorfeld (nach Tabelle 1; 24 Aufnahmen, 191 Arten). Dargestellt sind die Artwerte (oben) von 90 Arten, die einzelnen Altersbereichen des Gletschervorfeldes zugeordnet werden können (Gruppe 1–6 in der Tabelle) sowie die Aufnahmewerte (Mitte). Eigenwerte Achse 1 = 0,35, Achse 2 = 0,13. Unten: Ergebnisse der Pearson-Korrelationen der DCA-Aufnahmewerte mit Umweltparametern (Anstieg der Parameter in Pfeilrichtung); ***, $P < 0,001$.

1.1) *Oxyria digyna* – *Doronicum clusii* – Phase (Bereich 1)

Der noch nicht lange (bis 25 Jahre) eisfreie Bereich liegt mit über 2080 m Höhe im Übergangsbereich zur Alpen Stufe, also in Nähe der potenziellen Waldgrenze, die hier in Tallage und Gletschernähe ohnehin etwas herabgedrückt sein mag. Grobes, teilweise noch bewegliches Geröll bis zu Felsblöcken lassen nur punktuell in Ritzen oder kleinflächig auf Kies- und Sandinseln Pflanzenwuchs zu. Unter den meist kleinwüchsigen Pionierpflanzen fällt *Doronicum clusii* besonders auf, sowohl durch üppige Entwicklung als auch durch reichliches Blühen. Am Boden gibt es bereits einige Kryptogamen mit geringem Deckungsgrad.

1.2) *Racomitrium canescens* – *Trifolium nivale* – Phase (Bereiche 2–3)

Der Name verrät bereits eine dichtere Kryptogamenschicht und das Auftreten etwas anspruchsvollerer Gefäßpflanzen. Der Flächenanteil feinkörnigerer Substrate ist höher, die Bodenbildung aber noch sehr gering (sehr flachgründige Ranker). In der Vegetation nimmt nach mindestens 55 Jahren Eisfreiheit der Anteil subalpiner Arten (vor allem der Magerrasen und Milchkrautweiden) zu und ergibt mit den alpinen Pionieren eine bunte Mischung und höhere Bedeckung. Während in der ersten Phase exogene Standortfaktoren vorherrschen, werden jetzt allmählich endogene Wechselwirkungen im Bestand wirksam, die zum Abschluss einiger konkurrenzschwacher Pioniere führen.

1.3) *Trifolium pallescens* – Übergangsphase (Bereich 4)

Der Moränenklee ist zwar schon in vorhergehenden Phasen vertreten, erreicht aber erst hier (bei maximal 95 Jahren Eisfreiheit) sein Optimum. Mit langen Seitentrieben dicht am Boden deckt er größere Bereiche ab. Inwieweit dies Ursache oder Folge einer relativ niedrigen Zahl von Gefäßpflanzen ist, oder ob letzteres durch abweichendes Substrat (sandige Ablagerungen eines früheren Eisstausees) erklärt werden kann, muss offen bleiben. Die Kryptogamenschicht ist relativ dicht und artenreich.

2) *Festuca rubra* – *Nardus stricta* – Rasenstadium (Bereiche 5–6)

Erst in Bereichen, die über etwa 100 Jahre eisfrei sind, gibt es dichte, allerdings von herausragenden Blöcken unterbrochene Rasen mit Arten der Borstgrasrasen (*Nardetalia*) und Milchkrautweiden (*Poion alpinae*). Der humose Ranker im Bereich 5 garantiert offenbar bereits eine verbesserte Nährstoffsituation. Eine mögliche Weiterentwicklung deuten erste Hochstauden und Zwergsträucher an.

6. Diskussion

6.1. Einordnung in die allgemeine Sukzessionsfolge silikatischer Gletschervorfelder

Aus der größeren Zahl vorliegender Untersuchungen aus Gletschervorfeldern der Alpen sind zum Vergleich mit unseren Ergebnissen vor allem solche aus Silikatgebieten der Zentralalpen geeignet. Die Pionierstadien sind überall sehr ähnlich. Die Weiterentwicklung hängt von der Höhenlage, dem Regional Klima und örtlichen Gegebenheiten ab. Eine kurze, breitere Literaturübersicht gibt BURGA (1999a, b).

Die zeitlichen Stadien und Phasen können räumlich aufeinander folgen, gemäß den Rückzugsphasen des Gletschers. Oft gibt es aber auch kleinräumigere Mosaik und Abfolgen unterschiedlicher Vegetation im gesamtem Gletschervorfeld. Dies zeigen gut verschiedene Vegetationskartierungen, z. B. von FRIEDEL (1956), JOCHIMSEN (1970), AMMANN (1975) und BURGA (1999a, b). KRAUSE & FRENZEL (1997) haben Karten von 1957 und 1994 aus dem Vorfeld des Schwarzensteinkees verglichen. Gut erkennbar ist dort das Vorrücken der Pioniervegetation gegenüber dem zurückweichenden Gletscher.

6.1.1. Pionier-Stadium

In fast jeder Arbeit über Gletschervorfelder wird ein offenes Pionierstadium beschrieben, dessen Pflanzen sich erst weiter vom Gletscher weg etwas stärker zusammenschließen. Hier sei eine kurze Zusammenfassung wichtiger Ergebnisse versucht, die auch für unser *Cerastium uniflorum* – *Luzula alpinopilosa* – Stadium zutreffen dürfte.

Bereits unmittelbar am Eisrand können trotz sehr extremer Bedingungen erste Pflanzen wachsen. Diese Anfangsphase ist durch eher zufälliges Zusammenkommen zahlreicher Pflanzen ohne Konkurrenz gekennzeichnet. So sprechen BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926, S. 208) von einem „Stelldichein bunt zusammengewürfelter Pflanzenscharen ohne jeden Gesellschaftswert“ Trotz bunter Mischungen werden immer wieder ähnliche Artenkombinationen im Pionierstadium (Erstpioniere und Folgepflanzen) erwähnt, oft die folgenden Arten (solche auch im Obersulzbachtal unterstrichen): *Achillea moschata*, *Arabis alpina*, *Artemisia genipi*, *Cardamine resedifolia*, *Cerastium cerastioides*, *C. pedunculatum*, *C. uniflorum*, *Doronicum clusii*, *Epilobium fleischeri*, *Geum reptans*, *Leucanthemopsis alpina*, *Linaria alpina*, *Luzula alpinopilosa*, *L. spadicea*, *Oreochloa disticha*, *Oxyria digyna*, *Poa alpina*, *P. minor*, *Ranunculus glacialis*, *Rumex scutatus*, *Sagina saginoides*, *Saxifraga aizoides*, *S. bryoides*, *S. moschata*, *S. oppositifolia*, *S. stellaris*, *Sedum alpestre*, *S. atratum*, *Silene acaulis*, *Trifolium badium*, *T. pallescens*, *Tussilago farfara*. Viele Pionierpflanzen gehören zu den Arten höchster Berggipfel, wo sie heute unter verbesserten Klimabedingungen weiter hinaufsteigen (GOTTFRIED et al. 1994).

Im Einzelnen ist die Artenkombination je nach den lokalen Bedingungen sehr variabel. Als Hauptfaktoren werden oft genannt: Geomorphologische Feingliederung des Geländes, Konsolidierungsgrad des Schuttes, Art und Zersetzungsgrad (Textur, Korngröße) des Substrates, klimatische Bedingungen je nach Höhenlage, Meso- und Mikroklima (Strahlungs- und Windexposition, Dauer der Schneedecke bzw. der Vegetationsperiode u. a.), Wasserkapazität, Bodenfeuchtigkeit, Ausmaß der Bodenbildung. Manche dieser Faktoren können auf kleinstem Raum unterschiedlich wirken. Aus biologischer Sicht wichtig sind z. B. der regionale Artenpool, Möglichkeiten der Pflanzenausbreitung und auch der Einfluss von Weidetieren. Zusätzliche Differenzierungen gibt es mit nachträglichen Störungen durch Lawinen, Erdbeben, Steinschlag, fluviale Ablagerungen und Erosion; sie erhöhen noch die allgemein große Vielfalt von Kleinstandorten.

Die offenbar **rasche Ansiedlung mancher Arten nach Rückzug des Eises** lässt reichlichen Sameneintrag vermuten. Dem ist aber wohl nicht so, wie ERSCHBAMER et al. (2001) herausgefunden haben. Im Vorfeld des Rotmoosferners wurden Samenregen, Samenbank, Keimung und Etablierung im Pionierstadium untersucht. Nach 25 Jahren Eisfreiheit ist die Samenbank noch sehr gering und artenarm. Die Keimung wird durch leicht verbesserte Bedingungen, z. B. im Schutz von Blöcken oder Pflanzen („safe sites“) verbessert. Viele Keimlinge vertrocknen aber bereits im Sommer, nur wenige überdauern den Winter. Bei Aussaat gibt es im Pionierbereich zwar reichliche Keimung, aber auch dann ist Austrocknung der grobkörnigen Substrate ein entscheidendes Hindernis für die Etablierung, und die Mortalitätsrate ist allgemein sehr hoch (STÖCKLIN & BÄUMLER 1996; s. auch ELLENBERG 1996, S. 632). Auch auf der von ERSCHBAMER et al. (2001) untersuchten 40 Jahre alten Moräne sind die Ergebnisse kaum besser. Nur *Trifolium pallescens*, eine in vielen Arbeiten als typische Folgeart genannte Pflanze, hat eine gute Samenbank und reichliche Keimung. Ihre Samen werden zwar kaum weiter ausgereitet, die trockenoleranten Keimlinge können sich aber im Schutz toter Seitentriebe der Mutterpflanze gut festsetzen und so in wenigen Jahren eine hohe Deckung erreichen (STÖCKLIN & BÄUMLER 1996).

ERSCHBAMER et al. vermuten, dass die Ansiedlung von Gefäßpflanzen weniger durch Samen als vielmehr durch Pflanzen und Pflanzenteile zustande kommt, die mit Lawinen, Berggrutschen oder durch fließendes Wasser aus der Nachbarschaft hierher gelangen. Ein Vergleich der benachbarten Hänge mit dem Gletschervorfeld zeigt eine relativ enge floristische Verwandtschaft und bestätigt diese Vermutungen (RAFFL & ERSCHBAMER 2004).

Diese Ergebnisse erklären jedoch kaum das rasche Auftreten vieler Pflanzen nach Rückzug des Eises. Vielleicht enthalten bereits die auf dem Eis liegenden Schuttdecken genügend Samen und Pflanzenreste, was einmal untersucht werden sollte.

Nach schwieriger Ansiedlung müssen die Pflanzen, vorwiegend klein- und langsamwüchsige, ausdauernde Arten, in dem **extremen Lebensraum** zurecht kommen. STÖCKLIN & BÄUMLER (1996) haben einige Pionier- und Folgepflanzen im Gletschervorfeld

populationsbiologisch untersucht. Vor allem Arten, die in Gletschernähe vorkommen, haben sehr effiziente Ausbreitungsmodi durch viele kleine, flugfähige Samen, aber meist nur eine geringe Ausbreitungsdistanz bis zu etwa 10 Metern. Nach Etablierung kommen viele schon im zweiten Jahr zur Blüte und Samenbildung. Große Bedeutung hat vegetative Ausbreitung durch Ausläufer und klonalen Wuchs. Weitere **Wuchsstrategien** werden öfters erwähnt. Schon SCHROETER (1926; s. auch JOCHIMSEN 1962) unterschied mehrere „ökologische Gruppen“ von Schuttpflanzen: Schuttwanderer mit langen Kriechtrieben zwischen dem Gestein (*Achillea atrata* u. a.), Schuttüberkriecher mit oberirdischen langen Stängeln (*Arabis alpina*, *Cerastium uniflorum*, *Linaria alpina* u. a.), Schuttstrecker, die sich mit verlängerten Trieben durch bewegten Schutt arbeiten (*Doronicum clusii*, *Oxyria digyna* u. a.), Schuttdecker mit rasigem Wuchs (*Saxifraga oppositifolia* u. a.) und Schuttstauer mit kräftigen Horsten oder Polstern (*Poa minor*, *Silene acaulis* u. a.). Solche Wuchsformen sind aber variabel. So kann die Rosettenstaude *Trifolium pallescens* bei günstigen Bedingungen mit langen Kriechtrieben dichte Teppiche bilden, in extremen Lagen eher polsterartigen Wuchs aufweisen (HILLIGARDT 1993).

Große Variabilität und Anpassungsfähigkeit besteht auch im **Wurzelsystem** der Pionierpflanzen (JOCHIMSEN 1962, 1983). Es gibt sehr flexible, dem Substrat angepasste Wurzeln, die auch die jeweils notwendige Elastizität und Reißfestigkeit ausbilden. Oft ist eine lange Hauptwurzel vorhanden, die sich tief im Schutt verankert. Dort können die Pflanzen Nester mit feuchtem Feinsubstrat erreichen und nutzen (ELLENBERG 1996). Bei häufiger Überschüttung kommt es zu mehreren Wurzelstockwerken einer Pflanze.

Die recht hohe Artendiversität im Pionierstadium erklärt sich durch zahlreiche **Mikrostandorte** bei zu Beginn fehlender Konkurrenz, vermutlich auch durch eine bessere Nährstoffversorgung als man zunächst erwartet (ELLENBERG 1996). Genauere ökologische Messungen gibt es noch wenig.

Die **Bodenbildung** verläuft unter den extremen Klimabedingungen und geringer Pflanzendecke der alpinen Stufe sehr langsam. ERSCHBAMER et al. (1999) fanden dort erst bei etwa 75 Jahren Eisfreiheit einen humosen Oberboden von 3–4 cm. Vom Vorfeld des Rhone-Gletschers beschreibt SCHULIGER-BOSSARD (1988, zitiert nach ELLENBERG 1996) einen Rohboden-Ranker nach 57 Jahren Eisfreiheit, bis 110 Jahren danach immer noch einen Ranker. Ab 160 Jahren lassen sich erste Anzeichen einer Verbraunung, erst nach 340 Jahren ein Übergang zur Braunerde feststellen. Nach BURGA (1999a, b) dauert es bis zur Ausbildung von Podsolen unter subalpinen Heiden und Nadelwäldern 500–1000 Jahre. VEIT (2002) rechnet bei subalpinen Moränen bis zur Bildung von Braunerden mit 200 Jahren, für Podsole mit 600–700 (bis 3000) Jahren. In der Alpinen Stufe sind noch nach 3000 Jahren Ranker vorherrschend.

Auch in unserem Gebiet ist nach 150 Jahren immer noch ein flachgründiger Ranker mit schwacher Humusaufgabe gegeben, obwohl in der subalpinen Stufe die Bedingungen der Bodenentwicklung etwas günstiger sind.

Allgemein sind auch auf Silikatgestein in der ersten Pionierphase neutrale bis schwach saure Bedingungen vorhanden, die auch manchen basiphilen Pflanzen die Ansiedlung ermöglichen (BRAUN-BLANQUET & JENNY 1926). Bei fortschreitender Bodenbildung kommt es zu leichter Versauerung, die sich erst viel später unter Rohhumus von Zwergsträuchern und Nadeln von Bäumen so verstärkt, dass erste Podsolierungserscheinungen zu erkennen sind. Unsere eigenen Messungen zeigen Werte, die für Anfangsstadien typisch sind (s. auch KRAUSE & FRENZEL 1997, RAFFL & ERSCHBAMER 2004).

Hingewiesen wird öfters auf die **sehr durchlässigen Böden**, deren grobe Korngrößen den Kapillaraufstieg des Bodenwassers verhindern. So können schon dicht über fließendem Wasser recht trockene Bedingungen herrschen. Ein Zeiger solcher Verhältnisse ist z. B. *Racomitrium canescens*, das auch in unseren Flächen eine große Rolle spielt.

Die **Nährstoffbedingungen** sind nach ELLENBERG (1996) etwas besser als zunächst anzunehmen. Auf Schnee und Eis gesammelter Staub ergibt beim ersten Abschmelzen bereits eine schwache Düngung. Später tragen die Pflanzen selbst zur Verbesserung bei,

besonders Leguminosen, die mit Luftstickstoff bindenden Mikroorganismen in Symbiose leben und so eine wichtige Rolle in der Sukzession spielen (ERSCHBAMER 2001).

Besonders unter dem kontinental getönten **Klima** der Zentralalpen gibt es im Sommer regenarme Perioden (LÜDI 1958) und allgemein eher lebensfeindliche Bedingungen. FREY (1922) maß im Sommer zwischen Tag und Nacht im obersten Substrat Temperaturen von 0–50 °C. ERSCHBAMER (1997) stellte im Juli über dem Substrat einer Pionierflur Schwankungen der Temperatur von 2 bis 14 °C fest. Bei künstlichem Schutz kam es zu einer mittleren Temperaturerhöhung um 1,2 °C, die z. B. bei *Trifolium pallescens* zu besserem Wachstum führte (s. auch ERSCHBAMER 2001).

Im Vorfeld des Obersulzbachkees fehlt die oberste, eisrandnahe Pionierphase, da hier offene Felswände des engen Tales Pflanzenwuchs weitgehend verhindern. Unsere *Oxyria-Doronicum*-Phase bildet eher schon das Ende der lockeren Pionierbestände. Dies passt gut zu Angaben von LÜDI (1958 u. a.), der für diese erste Pionierphase ein Alter von 25–30 Jahren ansetzt (s. auch KRAUSE & FRENZEL 1997). Später beginnen erste standörtliche und floristische Differenzierungen unter zunehmendem Einfluss endogener Wirkungen des Bestandes, wie sie bei uns die *Racomitrium-Trifolium*-Phase dokumentiert. Wenn auch in der subalpinen Stufe des Obersulzbachtales Keimungserfolge etwas größer sein mögen, als oben geschildert, kann hier ebenfalls ein größerer Teil der Pflanzenansiedlung durch Materialtransport von den Hängen oder durch Fließwasser angenommen werden. Möglicherweise haben auch die Weidetiere zur Ausbreitung mancher Arten, auch gegen den raum-zeitlichen Gradienten, beigetragen. So berichtet ELLENBERG (1996) über Kleearten, die im Kot der Rinder ausgesät werden.

6.1.2. Rasen-Stadium

Schon späte Phasen des Pionier-Stadiums können eine rasenartige Struktur aufweisen, wie unsere *Racomitrium-Trifolium*-Phase. Als Folgearten der lichtbedürftigen, meist kleinwüchsigen Pionierpflanzen treten etwas wuchskräftigere Gräser und Grasartige auf, z. B. *Agrostis rupestris*, *Anthoxanthum alpinum*, *Carex curvula*, *C. sempervirens*, *F. puccinellii*, *Helictotrichon versicolor*, *Juncus trifidus*, *Luzula*-Arten, *Phleum rhaeticum*, *Poa alpina*, ebenfalls Kräuter des dichteren Graslandes. Noch bestimmen aber die Pionierpflanzen der Schuttfuren und Schneeböden mit das Bild der lückigen Bestände. Irgendwann werden diese Arten stärker zurückgedrängt und durch weitere Graslandpflanzen ersetzt, die zunehmend geschlossene Rasen bilden. Voraussetzung sind ein festliegendes Substrat und zumindest ein deutlicher Humushorizont.

Die Zeitdauer bis zur Ausbildung eines solchen Rasen-Stadiums kann sehr lang sein. Für die alpine Stufe gibt es Angaben von etwa 140 Jahren (RAFFL & ERSCHBAMER 2004) oder 80/100–180 Jahren (CACCIANIGA & ANDREIS 2004). In der subalpinen Stufe mag es etwas rascher gehen. Im Obersulzbachtal ist nach gut 100 Jahren ein floristisch eigenständiges Rasen-Stadium erreicht. ELLENBERG (1996, S. 638) gibt für den Beginn der Rasenbildung sogar nur 10–20 Jahre an, meint aber wohl die Schlussphase des Pionier-Stadiums. BURGA (1999a, b) nennt 37 Jahre für Initialen des *Nardetum* und 97 Jahre für erste Flecken des *Festucetum violaceae*. LÜDI (1958) fand im Vorfeld des Rhonegletschers erste Rasen nach 60–120 Jahren, FRIEDEL (1938) nach etwa 75 Jahren. Diese Angaben stimmen recht gut mit unseren Ergebnissen überein.

Häufig wird für die subalpine Stufe kein eigenes Rasen-Stadium ausgewiesen, da dort die Entwicklung bald zu Zwergstrauchheiden und Gehölzen weitergeht. ELLENBERG (1996) weist darauf hin, dass diese Rasen vor allem bei Beweidung länger erhalten bleiben, während sonst Holzpflanzen bald überhand nehmen. Ähnliche Angaben finden sich bei FRIEDEL (1938), LÜDI (1945, 1958), KRAUSE & FRENZEL (1999) und CACCIANIGA & ANDREIS (2004). So kann davon ausgegangen werden, dass ein länger anhaltendes Rasen-Stadium eine durch anthropo-zoogene Beeinflussung gebremste Sukzession anzeigt.

6.2. Syntaxonomische Zuordnung

Viele Arbeiten sind vorwiegend auf die Deutung dynamischer Vorgänge ausgerichtet. Hierfür reicht eine Gliederung von Sukzessionsserien in Stadien und Phasen aus. Letztere sind oft auch nur als dynamische Untereinheiten einer Assoziation anzusehen. Stadien weisen hingegen deutlichere floristische (oft auch strukturelle) Unterschiede auf und können unterschiedlichen Syntaxa zugeordnet werden. Schon BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926) nennen für die gletschernahe Pioniervegetation z. B. ein *Oxyrietum digynae*, gefolgt vom *Salicetum herbaceae* oder *Luzuletum spadiceae*, die sich bereits 250 m vom Gletscher entfernt zum *Caricetum curvulae*, in tieferen Lagen zum *Nardetum strictae* entwickeln. FRIEDEL (1938) beschreibt bis 500 m Entfernung vom Gletscher ein *Oxyrietum*, in älteren, 60–70 Jahre eisfreien Bereichen einen *Agrostis rupestris-Trifolium pallescens*-Rasen. Bei BURGA (1999a, b) gibt es nach 7 Jahren Eisfreiheit das *Epilobietum fleischeri*, daneben nach 12–27 Jahren das *Oxyrietum digynae*.

Allgemein lässt sich die Pioniervegetation auf Silikat in Gletschervorfeldern der Alpen den *Thlaspietea rotundifolii* (Gebirgs-Schuttfluren) und hier dem *Androsacion alpinae* zuordnen, das bereits von BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926) beschrieben wurde. Eine inhaltliche und nomenklatorische Revision von ENGLISCH et al. (1993) ergab für das oft erwähnte *Oxyrietum* den Namen *Sieversio-Oxyrietum digynae* Friedel 1956. *Sieversia* (= *Geum*) *reptans* kommt zwar in unseren Aufnahmen nicht vor und ist überhaupt im Obersulzbachtal eher selten, die Zugehörigkeit unserer *Oxyria-Doronicum*-Phase zu dieser Assoziation steht aber außer Frage, vermutlich in der genannten Subassoziation *luzuletosum alpinopilosae*, die auf lange Schneebedeckung hinweist.

ENGLISCH et al. (1993) erwähnen für feinkörnigere Substrate eine von *Trifolium pallescens* bestimmte Gesellschaft. Die ersten Folgegesellschaften der Pionierphase wurden kürzlich von CACCIANIGA & ANDREIS (2004) in den Italienischen Alpen näher untersucht. Es ergaben sich zwei neue Assoziationen innerhalb der *Thlaspietea: Saxifraga bryoidis-Poetum alpinae* und *Agrostis rupestris-Trifolietum pallentis*. Eher zu letzterer passt unsere *Racomitrium-Trifolium nivale*-Phase und auch noch die *Trifolium pallescens*-Übergangsphase. Nach Angaben obiger Autoren verschwindet das *Sieversio-Oxyrietum* spätestens nach 100 Jahren Eisfreiheit ganz, die Rasengesellschaften bilden sich erst richtig nach 80–100 Jahren.

Die Rasenvegetation unterscheidet sich deutlicher nach ihrer Höhenverbreitung. In der alpinen Stufe ist mit ihr bereits das Endstadium der Sukzessionsserie erreicht, auf mittleren Silikatstandorten oft das *Caricetum curvulae*. In der subalpinen Stufe (wie im Obersulzbachtal) ist der Artenwechsel zwischen Pionier- und Rasen-Stadium noch deutlicher, oft in Richtung eines Bürstlings- oder Borstgrasrasens (*Sieversio-Nardetum strictae*), auf besseren Böden zu einer Milchkrutweide (*Crepido-Festucetum commutatae*). Für ersteren sprechen im Obersulzbachtal *Agrostis capillaris*, *Alchemilla alpina*, *Antennaria dioica*, *Arnica montana*, *Botrychium lunaria*, *Campanula barbata*, *Carlina acaulis*, *Diphasiastrum alpinum*, *Hieracium lactucella*, *H. pilosella*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Potentilla aurea*, *P. erecta* und *Pseudorchis albida*. Etwas anspruchsvollere Arten der Milchkrutweiden sind z. B. *Achillea millefolium*, *Alchemilla vulgaris* agg., *Bellis perennis*, *Cerastium holosteoides*, *Crepis aurea*, *Leontodon hispidus*, *Lotus corniculatus*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *R. montanus* und *Rumex arifolius*. Beide Vegetationstypen sind oft eng verzahnt und schwer abtrennbar. Auch in anderen Arbeiten werden solche oder ähnliche Rasen erwähnt, oft auf eine Phase mit viel *Trifolium pallescens* folgend.

6.3. Mögliche Ursachen für das Ausbleiben älterer Sukzessionsstadien im Obersulzbachtal

6.3.1. Zwergstrauch- und Gehölz-Stadien in anderen Gebieten

In vielen Arbeiten über Gletschervorfelder wird das frühzeitige Aufkommen erster Zwergsträucher, Sträucher und Jungbäume geschildert. LÜDI (1945, 1958) beschreibt z. B. aus dem Vorfeld des Rhone-Gletschers nach 40–60 Jahren Eisfreiheit ein Zwergweiden-Sta-

dium, gefolgt von säureertragenden Zwergsträuchern (*Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium*-Arten u. a.), die nach 60–130 Jahren eine Heide bilden. Er weist darauf hin, dass in kontinentaleren Klimabereichen der Zentralalpen (zu denen auch das Obersulzbachtal gehört) die Bodenbildung nur sehr langsam verläuft, so dass die Entwicklung von Gehölzen eher dürrtugig ist. Hingegen fand BURGA (1999a, b) im Vorfeld des auch von LÜDI untersuchten Morteratsch-Gletschers schon nach 10–15 Jahren Eisfreiheit erste Jungbäume (bes. *Alnus viridis*, *Larix europaea*), erste Arven nach 25–30 Jahren und nach knapp 100 Jahren einen Lärchen-Arvenwald mit Zwergsträuchern. CACCIANIGA et al. (1996) beschreiben aus den Italienischen Alpen ein Stadium mit 1–3 m hohen Weiden (*Salicion waldsteiniana*) nach 70–90 Jahren Eisfreiheit, gefolgt von 3–4 m hohen Sträuchern und Jungbäumen, bei 140–170 Jahren eine Zunahme der Zwergsträucher und schließlich in sehr alten Bereichen (seit dem 17. Jahrhundert eisfrei) einen subalpinen Nadelwald.

Sehr gut ist die Vegetationsentwicklung von subalpinen Randmoränen mit kalkbeeinflusstem Silikatgestein des Aletsch-Gletschers dokumentiert, vor allem von RICHARD (1968, 1973, 1975; s. auch LÜDI 1958, DIERSCHKE 1994, S. 424 ff.). Schon 30–60 Jahre nach Rückzug des Gletschers entwickelt sich ein Zwergweiden-Stadium (bes. *Salix helvetica*), bereits mit Jungpflanzen des späteren Waldes (*Larix europaea*, *Picea abies*, *Pinus cembra* u. a.); es hat nach 90–110 Jahren sein Optimum. Nach 60–100 Jahren beginnt die Ausbildung einer *Rhododendron ferrugineum*-Heide, auf über 80–100 Jahre eisfreien Flächen wachsen bereits Jungwälder aus *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Larix europaea*, *Picea abies* und unterwüchsiger *Pinus cembra*. Bis zu einem vollständigen Lärchen-Arvenwald werden an schattig-feuchten Nordhängen unter relativ günstigen Bedingungen mindestens 200 Jahre angesetzt.

6.3.2. Besonderheiten im Obersulzbachtal

Das vorwiegend in der subalpinen Stufe gelegene Vorfeld des Obersulzbachkees ist ein potenzielles Wuchsgebiet des zentralalpinen Lärchen-Arvenwaldes (*Larici-Cembretum*), zusammen mit Grünerlen-Gebüsch und vielleicht auch Legföhren-Knieholz, wie umliegende Bereiche zeigen. Allerdings spielt die Lärche im Obersulzbachtal keine Rolle. Die Vegetationsentwicklung im Gletschervorfeld ist eher langsam und verharrt heute in einem gehölzfreien Rasen-Stadium. Verschiedene Gründe hierfür sind schon angeklungen und werden hier noch einmal zusammengefasst:

a) Das **kontinental getönte Klima** der Zentralalpen, auch ein gehölzfeindliches Mesoklima unterhalb des Gletschers (kalte Gletscherwinde, Kaltluftansammlung, langanhaltende Schneedecke, kurze Vegetationsperiode) können das Aufkommen von Gehölzen stark behindern. Die Häufigkeit von Arten der Schneeböden, vor allem im oberen Teil, mag solche Vorstellungen unterstützen, auch eine wenig vitale, chlorotische, etwa 0,5 m hohe Fichte, die oberhalb von Bereich 3 innerhalb eines ringförmigen Steinwalles wächst. Im unteren Teil ähneln die Rasen bereits einer Ersatzgesellschaft des Lärchen-Arvenwaldes. Selbst dort gibt es aber keine Gehölze, wohl aber schon direkt unterhalb der äußersten Eisrandlage von 1850. Somit dürfte das Klima – zumindest im unteren Teil des Gletschervorfeldes – kein entscheidender Hinderungsgrund für junge Arven und andere Gehölze sein. Fichten könnten aufgrund der Höhenlage höchstens im unteren Teil des Gletschervorfeldes gut wachsen. Nach HARTL & PEER (1989) reicht die Stufe des Fichtenwaldes in den Hohen Tauern von 700 bis 1700 m NN. Unsere Untersuchungsflächen beginnen erst bei 1900 m.

b) Bis heute zeigen die **Böden** selbst in ältesten Teilen des Gletschervorfeldes und bei feinkörnigem Substrat nur eine sehr schwache Entwicklung bis zum flachgründigen Ranker. Neben Gestein und Klima können fluviatile Umlagerungen bis in jüngste Zeit hierfür Ursachen sein. So erwähnt SLUPETZKY (1988) ein starkes Hochwasser des Obersulzbaches vom August 1987. Insgesamt deutet die Tal-Topographie aber auf keine großflächigen Überschwemmungen hin, dagegen die Zusammensetzung der gut entwickelten Kryptogamenschicht eher auf trockene Bedingungen. Damit wird sicher die Ansiedlung von Gehölzen erschwert, sollte aber nicht unmöglich sein.

c) Als Hauptursache des Ausbleibens von Gehölzen, zumindest von Grünerlen, Legföhren und zumeist auch Zwergsträuchern, muss die langzeitige, bis heute anhaltende **Beweidung** mit Rindern angenommen werden. Fast alle unsere Untersuchungsflächen (ab Bereich 2) zeigten zur Aufnahmezeit mäßige bis sehr starke Fraßspuren. Im unteren Teil des Vorfeldes gibt es an weniger weidezugänglichen Rändern größerer Felsblöcke oder auf kleinen Blockrücken einzelne Zwergsträucher und Hochstauden, die eine mögliche Weiterentwicklung andeuten. Junge Sträucher oder Bäume sind aber selbst dort nicht zu finden, im Gegensatz zu den umliegenden Hängen. Eine ähnliche Situation schildern KRAUSE & FRENZEL (1997) aus dem Vorfeld des Schwarzensteinkees.

d) Für die Ansiedlung von Arven (*Pinus cembra*) ist der **Zeitraum** der Eisfreiheit vielleicht noch zu kurz. Die zu besiedelnden Gebiete liegen vom nächsten Wald über 1 km weit entfernt und zudem oberhalb bestehender Arvenvorkommen (z. B. im Filzwald). Arven werden bergauf vor allem durch den Tannenhäher ausgebreitet, der die schweren Samen in Vorratslagern vergräbt und einen Teil dort vergisst (MATTES 1982, REISIGL & KELLER 1989). Diese Form der Ausbreitung bedingt relativ geringe Distanzen, meist nur wenige 100 m.

Insgesamt muss die Vegetation im Vorfeld des Obersulzbachkees also eher als Sonderfall als Normalfall angesehen werden. Dennoch lässt sich aus dem räumlichen Nebeneinander die zeitliche Abfolge der Vegetation recht gut ableiten. Viele offene Fragen sollten zu intensiveren Untersuchungen anregen. BURGA (1999a, b) fordert die Einrichtung von Reservaten in Gletschervorfeldern, die bisher unzureichend geschützt sind. Zwar liegt unser Gebiet in einem Nationalpark, aber Beweidung ist dort zugelassen. Es wäre interessant, einzelne Flächen einzuzäunen, um die Entwicklung mit und ohne Beweidung nebeneinander vergleichend untersuchen zu können.

Danksagung

Der Exkursionsgruppe (s. Teilnehmerliste in GÜNZL et al. 1998) danken wir für die Unterstützung bei der Anfertigung der Vegetationsaufnahmen, insbesondere G. Ellwanger und R. Mast, die Kleingruppen führten. Bei der Bestimmung der Pflanzen half insbesondere K. Lewejohann. H. Dengg, der im Auftrag des Vereins Naturschutzpark unser Quartier betreut hat, danken wir herzlich für die Versorgung während der Exkursion.

Literatur

- AMMANN, K. (1975): Gletschnahe Vegetation in der Oberaar (Grimsel) einst und jetzt. – Mitt. Naturforsch. Ges. Bern N.F. 32: 122–128. Bern.
- BRAUN-BLANQUET, J. & JENNY, H. (1926): Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. – Denkschr. Schweizer Naturforsch. Ges. 63: I–VIII, 1–349. Zürich.
- BURGA, C.A. (1999a): Vegetation development on the glacier forefield Morteratsch (Switzerland). – Applied Veg. Sci. 2 (1): 17–24. Uppsala.
- (1999b): Vegetationsdynamik in Gletschervorfeldern der Schweizer Zentralalpen am Beispiel von Morteratsch (Pontresina, Graubünden, Schweiz). – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 11: 267–277. Hannover.
- CACCIANIGA, M. & ANDREIS, C. (2004): Pioneer herbaceous vegetation on glacier forelands in the Italian Alps. – Phytocoenologia 34 (1): 55–89. Berlin, Stuttgart.
- , –, CERABOLINI, B. & RAVAZZI, C. (1996): Vegetation dynamic processes in periglacial areas cleared after the little ice age: case studies in the Italian Alps. – Coll. Phytosoc. 24: 649–663. Berlin, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1095 S.
- WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scripta Geobot. 18: 1–262. Göttingen.

- ENGLISCH, T., VALACHOVIC, M., MUCINA, L., GRABHERR, G. & ELLMAUER, T. (1993): *Thlaspietea rotundifolii*. – In: GRABHERR, G. & MUCINA, L. (Hrsg.): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil 2: Natürliche waldfreie Vegetation: 276–342. Jena, Stuttgart, New York.
- ERSCHBAMER, B. (2001): Responses of some Austrian glacier foreland plants to experimentally changed microclimatic conditions. – In: WALTHER, G.-R., BURGA, C.A. & EDWARDS, P.J. (Edit.): „Fingerprints“ of climate changes. – Adapted behaviour and shifting species ranges: 263–279. New York etc.
- , BITTERLICH, W. & RAFFL, C. (1999): Die Vegetation als Indikator für die Bodenbildung im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Obergurgl, Ötztal, Nordtirol) – Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 86: 107–122. Innsbruck.
- , KNERINGER, E. & NIEDERFRINIGER SCHLAG, R. (2001): Seed rain, soil seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. – Flora 196 (4): 304–312. Jena.
- FREY, E. (1922): Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Besiedlungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden. – Mitt. Naturforsch. Ges. Bern 6: 1–196. Bern.
- FRIEDEL, H. (1938): Boden- und Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Rhonegletschers. – Ber. Geobot. Inst. Rübel 1937: 65–76. Zürich.
- (1956): Die alpine Vegetation des obersten Milltales (Hohe Tauern). Erläuterungen zur Vegetationskarte der Umgebung der Pasterze. – Wiss. Alpenvereinshefte 16: 1–153 + Karte. Innsbruck.
- GOTTFRIED, M., PAULI, H. & GRABHERR, G. (1994): Die Alpen im „Treibhaus“: Nachweise für das erwärmungsbedingte Höhersteigen der alpinen und nivalen Vegetation. – Jahrb. Ver. zum Schutz der Bergwelt 1994: 13–27. München.
- GÜNZL, B., BECKER, T., DIERSCHKE, H., FISCHER, P., LEWEJOHANN, K., MAST, R., RENKER, K. & SCHMIDT, M. (1998): Bericht über die Alpenexkursion in die hohen Tauern (Obersulzbachtal). – Göttingen: 124 S.
- , FISCHER, P. & SCHMIDT, M. (2000): Lichenologische Untersuchungen zur Primärsukzession an Felsblöcken eines Gletschervorfeldes in den Hohen Tauern. – Jahrb. Ver. zum Schutz der Bergwelt 65: 167–172. München.
- HARTL, H. & PEER, T. (1989): Die Pflanzenwelt der Hohen Tauern, 2. Aufl. (Hrsg.: Nationalparkkommission Hohe Tauern). – Universitätsverlag Carinthia, Klagenfurt: 173 S.
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. (1980): Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. – Vegetatio 42(1): 47–58.
- HILLIGARDT, M. (1993): Durchsetzungs- und Reproduktionsstrategien bei *Trifolium pallescens* Schreb. und *Trifolium thalii* Vill. I. Untersuchungen zur Wuchsformmorphologie und Vergesellschaftung. – Flora 188 (1): 93–116. Jena.
- JOCHIMSEN, M. (1962): Das Gletschervorfeld – keine Wüste. – Jahrb. Österr. Alpenver. 87: 135–142.
- (1970): Die Vegetationsentwicklung auf Moränenböden in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren. – Veröff. Univ. Innsbruck 46: 5–22. Innsbruck.
- (1983): Standortabhängige Bewurzelung einiger alpiner Pionierpflanzen. – In: BÖHM, W., KUTSCHERA, L. et al. (Hrsg.): Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung: 417–434. Irdning.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriften. Vegetationskd. 34: 1–519. Bonn.
- KRAUSE, H.G. & FRENZEL, B. (1997): Die Entwicklung der Vegetation eines zentralalpiner Gletschervorfeldes seit dem Jahr 1957. – Jahrb. Ver. zum Schutz der Bergwelt 62: 189–226. München.
- LÜDI, W. (1921): Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. – Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 9: 1–364. Zürich.
- (1945): Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den Seitenmoränen des Großen Aletschgletschers, mit einem Vergleich der Besiedlung im Vorfeld des Rhonegletschers und des Oberen Grindelwaldgletschers. – Ber. Geobot. Inst. Rübel 1944: 35–112. Zürich.
- (1958): Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizeralpen. – Flora 146: 386–407. Jena.
- MATTES, H. (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher, *Nucifraga caryocatactes* (L.) und Arve, *Pinus cembra* L., und ihre forstliche Bedeutung in der oberen Gebirgswaldstufe. – Eidgenöss. Anstalt für das forstl. Versuchswesen. 241: 1–74.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. (1999): PC-ORD for Windows, Version 4.2. – MjM Software, Gleneden Beach, Oregon U.S.A.

- RAFFL, C. & ERSCHBAMER, B. (2004): Comparative vegetation analyses of two transects crossing a characteristic glacier valley in the Central Alps. – *Phytocoenologia* 34 (2): 225–240. Berlin, Stuttgart.
- REISIGL, H. & KELLER, K. (1989): *Lebensraum Bergwald*. – Fischer, Stuttgart: 144. S.
- RICHARD, J.-L. (1968): Les groupements végétaux de la Réserve d'Aletsch. – *Beitr. Geobot. Landesaufnahme Schweiz* 51: 1–30. Bern.
- (1973): Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses) – *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 83 (3): 159–174.
- (1975): Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses). – In: SCHMIDT, W. (Red.): *Sukzessionsforschung*. *Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1973*: 189–209. Vaduz.
- RÜBEL, E. (1912): *Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes*. – *Englers Bot. Jahrb.* 47(19): 1–615. Leipzig.
- SCHOLZ, P. (2000) *Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands*. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 31: 1–298. Bonn.
- SLUPETZKY, H. (1988): *Gletscherweg Obersulzbachtal – Naturkundlicher Führer zum Nationalpark Hohe Tauern* 4, 2. Aufl. – Österreichischer Alpenverein, Innsbruck: 79 S.
- STÖCKLIN, J. & BÄUMLER, E. (1996): Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on glacier foreland. – *J. Veg. Sci.* 7 (1): 45–56. Uppsala.
- STÜBER, E. & WINDING, N. (1992): *Erlebnis Nationalpark Hohe Tauern*. Band Salzburg. 2. Aufl. – Neukirchen: 305 S.
- TER BRAAK, C.J.F. & SMILAUER, P. (2002): *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Ordination (version 4.5)*. – Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- VEIT, H. (2002): *Die Alpen - Geoökologie und Landschaftsentwicklung*. – Ulmer, Stuttgart: 352 S.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998) *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.
- ZUKRIGL, K. (1982): *Vegetation und Bestandesstruktur in einem Naturwaldreservat der Hohen Tauern*. – In: DIERSCHKE, H. (Red.): *Struktur und Dynamik von Wäldern*. *Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1981*: 333–344. Vaduz.

Dr. Thomas Becker
Fachbereich Biologie, Pflanzenökologie
Universität Marburg
Karl-von-Frisch-Str. 8
35032 Marburg
beckert@staff.uni-marburg.de

Prof. Dr. Hartmut Dierschke
Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften
Abt. für Vegetationsanalyse und Phytodiversität
Untere Karspüle 2
37073 Göttingen
hdiersc@gwdg.de