

DIE PFLANZENSUKZESSION IM VORFELD DES TSCHIERVA-GLETSCHERS/OBERENGADIN

MICHAEL RICHTER, ERLANGEN

ABSTRACT

Plant succession in the foreland of the Tschierva Glacier/Upper Engadine, Grisons

The upper part of the Valley of Roseg is characterized by two typical valley glaciers. In the first part of the paper their time-space variation of retreat over the last 140 years is determined (fig. 4 and 5). The succession of plant communities of different age in the foreland of the Tschierva Glacier can be evaluated by "location-for-time-substitution". Ecological change within the sites is described by numerical methods of ordination (program CANOCO; CCA in fig. 9 and 10). By combining the phytosociological data set with environmental parameters (measurements, indicator values, lifeforms) an increasing diversity of species, of surface temperatures, and of soil moisture up to a third defined stage becomes evident (fig. 13, stage of 75 years). At a later stage of development, the site factors as well as the floristic patterns become more homogeneous due to the shadowing effect of a denser tree canopy and due to a developing humus layer.

Aside from the general characteristics of changing stands a classification by similarity analysis (program MULVA; PCA in fig. 14) reveals different speeds and directions of succession. The higher the number of disturbances, the more specialized communities will be formed. Thus, the frequency of catastrophic floods or avalanches determines the aspect of adapted stands. Succession in strongly disturbed stands leads to herbaceous communities with an internal variation of circulating species (carousel effect; right graph in fig. 15). Less catastrophic impacts cause only an interruption of the normal sense of development, resulting in an open coniferous community just as it would in an undisturbed succession. However, the retardation effect prevents a cohort senescence of final woody stands. In this case, mosaic cycles by gap effects in communities of different age involve a relatively high diversity of sites and species within the adult timberline ecotone. This seems to be the main difference between the more continuous development of a primary succession in new volcanic fields and the more heterogeneous dynamics in the foreland of valley glaciers.

ZUSAMMENFASSUNG

Das obere Rosegtal wird durch zwei idealtypische alpine Talgletscher geprägt, von denen zunächst die Rückzugsstadien während der letzten 140 Jahre in ihrer raumzeitlichen Veränderung vorgestellt werden. Am Beispiel der Pflanzensukzession auf dem Vorfeld des Tschiervagletschers lassen sich mit Hilfe moderner vegetationskundlicher Klassifikations- und Ordinationsmethoden verschiedene Wege der Pflanzenbesiedlung und ökologische Standortveränderungen aufzeigen. Die Verknüpfung von Umweltparametern (Maßangaben, Zeigerwerte und Formenmerkmale; CCA) mit dem pflanzensoziologischen Datensatz erbringt in bezug auf die Ausbreitungsstrategie der Arten einige neue Erkenntnisse. Einem Boom anemochorer Arten folgt eine Zunahme zoochor verbreiteter Vertreter. Recht eindrucksvoll machen Ähnlichkeitsanalysen (PCA) deutlich, daß ein gleichsinniger Sukzessionsablauf nicht stattfindet. Geomorphologische Störfälle werden mit neueren Ansätzen der Populationsbiologie verbunden. Karussell-Effekte sowie Mosaik-Zyklen führen in der Mehrzahl zu Gemeinschaften, die sich aufgrund ihrer bleibenden Dynamik nur bedingt als Schlußgesellschaften bezeichnen lassen. Zumindest für Vorfeld-Untersuchungen scheint die geomorphologische Methode einer "location-for-time-substitution" zur Klärung von Sukzessions- bzw. Regressionsschritten besser geeignet zu sein als die von Geobotanikern bevorzugte Dauerquadratmethode, die eher zu hypothetischen Vorstellungen führt.

ZIELSETZUNG

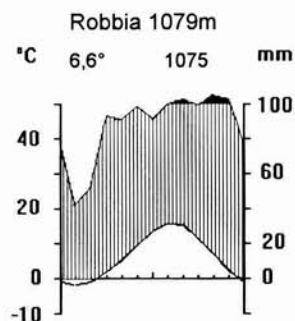
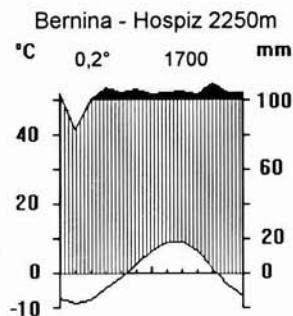
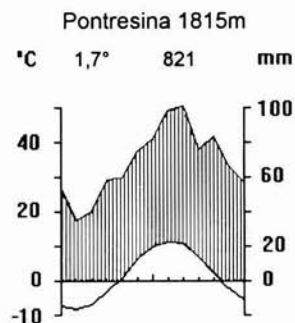
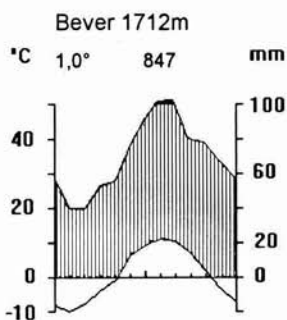
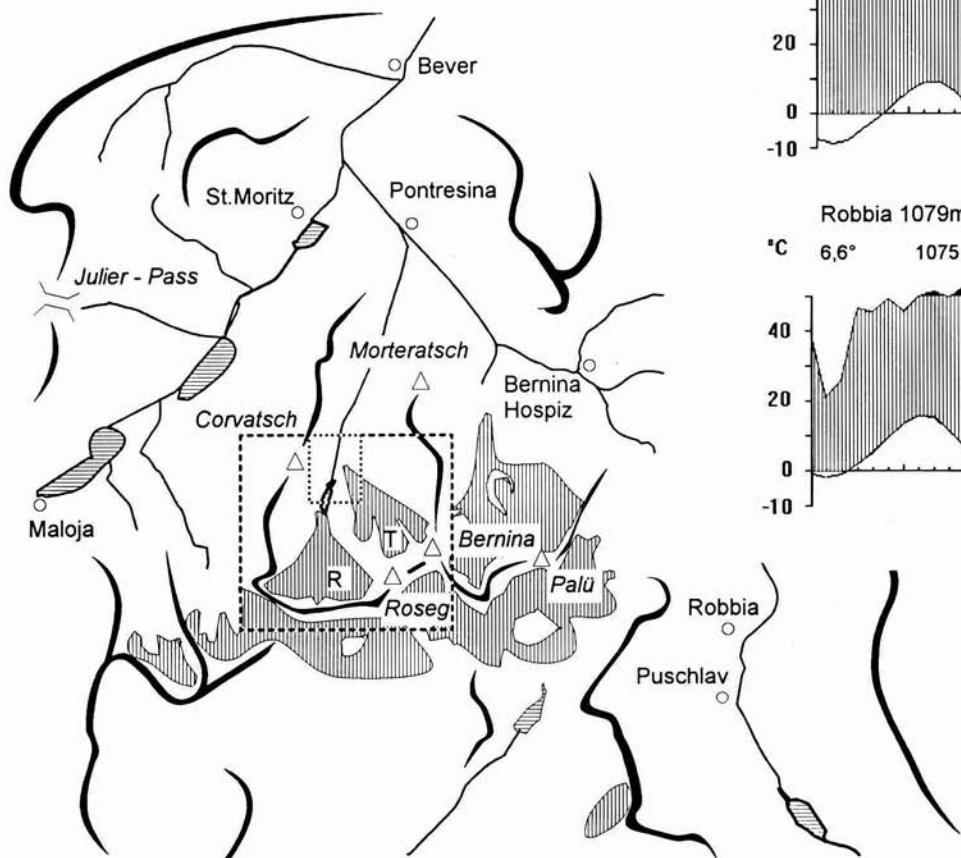
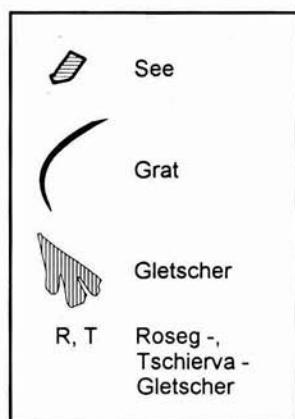
"Nirgends kann man Sukzessionen besser studieren als auf den Vorfeldern großer Gletscher" (ELLENBERG, 1982, S. 581). So liegt über Pflanzensukzessionen in Gletschervorfeldern der Alpen bereits eine derartige Fülle an Literatur vor, daß sich die Frage nach dem Sinn weiterer Untersuchungen stellt. In der Tat dürften herkömmliche Verfahren zur Ermittlung von Abfolgen einzelner Pflanzengesellschaften kaum noch neue prinzipielle Erkenntnisse erbringen.

So soll diese Arbeit nicht ein weiteres Beispiel für eine von vielen ähnlichen Sukzessionen auf silikatreichen Moränen liefern, wie sie auf breiter Grundlage von Dauerquadrat-Untersuchungen und vergleichenden Betrachtungen etwa von LÜDI (1958) beschrieben wurden. Vielmehr soll hier mit Hilfe der "location-for-time-substitution" (PAINE, 1985) veranschaulicht werden, wie diskontinuierlich Sukzessionen ablaufen und wie gerade in Hochgebirgen erhöhte Störungsfrequenzen zu häufigen Rückschlägen führen.

In diesem Rahmen bietet es sich an, mit Hilfe von numerischen Ähnlichkeitsanalysen floristischer Aufnahmen den komplexen Gang der Bestandsentwicklung aufzuzeigen und seine Hintergründe mit modernen Ansätzen zur Ermittlung dynamischer Prozesse aufzuspüren. Dies erfolgt in zwei Schritten nach einem einführenden geoökologischen und geomorphologischen Überblick, indem die Ergebnisse von Klassifikations- und Ordinationsverfahren mit dem Mosaik-Zyklus- und dem Karussell-Modell verknüpft werden.

LAGE UND GEOLOGISCH-PEDOLOGISCHE EINORDNUNG DES GEBIETES

Das Rosegtal befindet sich im Oberengadin im Kanton Graubünden und verläuft östlich parallel zum Hochtal des oberen Inn (Abb. 1). Die Höhendifferenz des Nord-Süd-orientierten Tales beläuft sich auf 2234 m auf einer Distanz von nur 12 km zwischen dem 4049 m hohen Piz



Ausschnitt Abb. 3 und 6

Ausschnitt Abb. 4 und 5

Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes und Klimadiagramme vier ausgewählter Stationen im Nord-Südprofil
 Position of the area and climate diagrams of four weather-stations along a N-S transect

Bernina als Kulminationspunkt und Pontresina am Talausgang bei 1815 m. Bei einer Längserstreckung von 15 km und einer maximalen Breite von 7,5 km im Bereich der Gletscherkessel des Vadret da Tschierva und Vadret da Roseg zeichnet sich das obere Rosegtal durch einen ausgesprochenen Hochgebirgscharakter aus.

Aus der Talorientierung und der Höhenkulmination in der Bernina-Roseg-Sellagruppe ergibt sich die Lage der vergletscherten Bereiche im südlichen Abschnitt. Der S-N-orientierte Roseg-Sella-Gletscher umfaßt 8,5 km², der SE-NW-orientierte Tschierva-Gletscher 6,5 km². Es handelt sich also um mittelgroße Gletscher, die relativ rasch auf Klimaveränderungen reagieren (s.u.). Sieben kleinere Kargletscher im Gratbereich um Piz Corvatsch und Piz Boval/Piz Morteratsch umfassen eine Gesamtfläche von 3 km².

Das Bernina-Massiv liegt im Grenzbereich der penninischen sowie unter- und mittelostalpinen Decken. Im oberen Rosegtal ist das Penninikum nur im Süden an der Nordflanke der Sella-Gruppe mit Phylliten sowie Gesteinen aus der Monzonitserie vertreten. Das Anstehende wird hier zwar zum erheblichen Teil vom Gletschereis überdeckt, jedoch tritt das penninische Kristallin als Geschiebematerial auch im Talgrund zutage.

Der mittlere und nördliche Teil des Rosegtales gehört auf der Westseite zur Err-Decke, auf der Ostseite und im Norden zur Bernina-Decke, so daß der Piz Bernina den höchsten Punkt des Ostalpins bildet. Während die Corvatsch-Gruppe aus verschieferten Graniten, Granodioriten und Quarzdioriten besteht, bauen neben Graniten auch Diorite, Gabbrodiorite und Alkalisyenite den Bernina-Morteratsch- und Surlej-Komplex auf. In allen Deckensystemen treten zudem mesozoische Sedimente zutage (Rauhwacken, Dolomite), die trotz geringen Anteils u.U. zu den recht hohen pH-Werten zwischen 7 und 8 des Moränen-Materials beitragen.

So bestehen in bezug auf die pedologische Ausgangssituation sowohl von den strukturellen Verhältnissen (Geschiebematerial mit feinsandigem Substrat) als auch von der mineralischen Nährstoffgrundlage recht günstige Voraussetzungen für die Bodenbildung. Eisenpodsole finden unter rohhumusreichen Arvenbeständen und als alpine Raseneisenpodsole am Corvatsch-Hang etwa im Bereich um Alp Ota zwar eine weite Verbreitung, an den Hängen des Piz Tschierva sind sie hingegen seltener. Hier überwiegen Ranker und alpine Rasenbraunerden; die Pedogenese im Tschierva-Vorfeld dürfte aufgrund des neutraleren Ausgangssubstrats ebenfalls in diese Richtung gehen.

KLIMATOLOGISCHE EINORDNUNG DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES

Aus den Klimadiagrammen in Abb. 1 zeichnet sich ab, daß die Bernina-Gruppe im Übergangsgebiet zwischen dem kontinentalen Inntal und dem ozeanischen Veltlin eine relativ niederschlagsreiche Position einnimmt (s. Bernina-Hospiz). Dies rührt von der Südostlage sowie vom Massenerhebungseffekt mit sommerlichen Konvektionsregen her. Zwar schlägt sich ein größerer Teil der feuchten Luftmassen an der Südseite nieder, jedoch dürfte zumindest das obere Rosegtal in solchen Fällen noch von übergreifender Bewölkung profitieren. Erst zum Talausgang hin verringern sich die Niederschläge, wie der niedrige Wert von Pontresina belegt. Das Gebiet gilt als schneereich, da die abgeschirmte Lage des Tales für erhöhte Kontinentalität mit tiefen Wintertemperaturen sorgt (GENSLER, 1978). Für das Rosegtal selbst gibt es keine Daten langzeitiger Klimamessungen.

Jedoch liegt von mehreren studentischen Geländepraktika und zwei Abschlußarbeiten Material zur gelände- und mikroklimatologischen Charakterisierung des Rosegtals vor (POTSCH, 1990; BAUMANN, 1991). Bezüglich der thermischen Stellung belegt Abb. 2, daß insbesondere der Minimumtemperatur-Gradient bei Strahlungswetter mit nur 0,24 K/100 m sehr gering ist. Die Ursache hierfür liegt in den negativen Residuen der beiden Stationen Samedan und Roseg-Talgrund. Sie deuten auf eine vor allem im ersten Fall sehr ausgeprägte Kaltluftseebildung hin, während die nächtliche Unterkühlung am Piz Corvatsch durchlüftungsbedingt sein dürfte. Die vier Hangstationen im Rosegtal entsprechen hingegen einer üblichen relativen Überwärmung, wie bei den Minimumtemperaturen der Vergleich zur gleichhohen Pass-Station Bernina-Hospiz belegt.

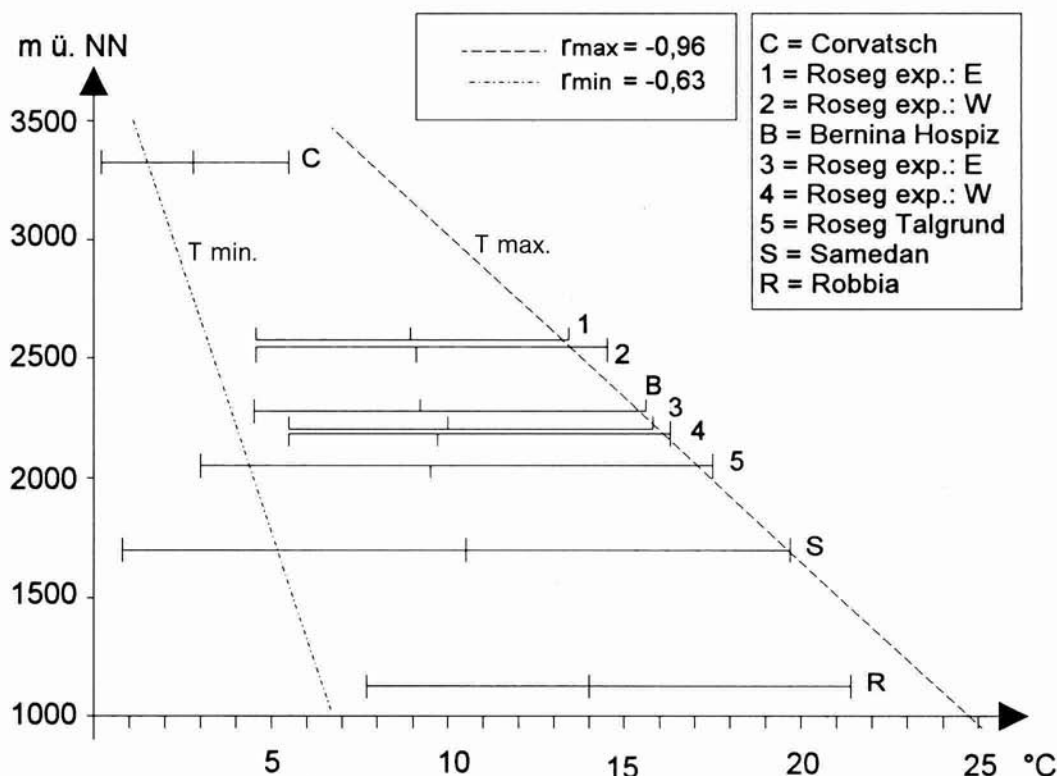


Abb. 2: Mittlere sommerliche Temperaturgradienten von 24 Strahlungstagen auf Grundlage vier ausgewählter Stationen der SMZ im Bernina-Gebiet unter Einbeziehung von fünf 3 1/2 Monate lang laufenden Wetterstationen im Rosegtal (POTSCH, 1990); Zeitraum vom 24.7. bis 5.10.1988.

Average gradients of temperature of 24 clear summer days based on four official stations of the Swiss Meteorological Service in the Bernina region and on five temporary stations in the upper Valley of Roseg (operating from 7-24 to 10-5-1988).

Die "kontinentaleren" Temperaturamplituden des Talgrundes an Strahlungstagen zeigen, daß die thermischen Wuchsvoraussetzungen hier gegenüber der unteren Hangregion relativ benachteiligt sind. Dies gilt nach der Interpretation der Unterlagen von POTSCH (1990) hinsichtlich der Luftfeuchte nicht, da die Wasserdampf-Defizite im Talgrund nachts geringer sind als an den Hängen. Tagsüber erweist sich paradoxerweise nicht der strahlungs- und damit gleichzeitig thermisch begünstigte westexponierte Unterhang des Piz Tschierva, sondern der ostexponierte um Alp Ota auf der Gegenseite als relativ trocken. Dieses bislang kaum bekannte Phänomen ist auf die spezifischen Hangwindssysteme eines meridional verlaufenden Tals zurückzuführen. Der Osthang wird im 2200 m-Höheniveau drei Stunden früher durch Hangaufwinde berührt als der Westhang, so daß tagsüber die durch Verdunstung und Konvektion bereitgestellte Wasserdampf-Abfuhr früher einsetzt und damit länger anhält als auf der Gegenseite (näheres zur lokalen Hangwindzirkulation vgl. URFER-HENNEBERGER, 1970).

Bezüglich des Berg-Talwind-Systems kommt es an Strahlungstagen zu einer deutlichen Überlagerung durch katabatische Gletscherwinde. Fortlaufende Windwegmessungen im Sommer 1988 belegen ebenso wie kurzzeitige im Juli 1991 für das obere Val Roseg, daß sich bei Hochdruck-Wetterlagen der Talwind nur schwach für rund zwei Stunden am Nachmittag durchzusetzen vermag.

GLAZIALMORPHOLOGISCHE GRUNDLAGEN UND GLETSCHERRÜCKZUG

Das Rosegtal weist den typischen Querschnitt eines fluvial vorgeformten alpinen Trogtales auf (Abb. 3). Weiträumig ausgebildete Denudationsverflachungen als Relikte spätertertiärer und pleistozäner Phasen relativer Ruhe der Gebirgshebung bilden die Grundlage für die glazialzeitliche Schultervereisung. Hierzu zählen in erster Linie die Verebnungen am ostexponierten Hang unter dem Piz Corvatsch im Bereich zwischen Alp Surovel, Alp Ota und Murtel, während am westexponierten Hang unter dem Piz Tschierva der Gletscherschurf nur schmale Hangleisten übrig ließ. Resistenzsteilen im letzten Fall bzw. Trogwände im ersten zeugen von der glazialen Übertiefung des Talgrundes, der von einem idealtypischen Formenschatz des Gletscher-Vorfeldes geprägt ist.

Hierzu zählen die Endmoränenzüge im Bereich des Tschierva-Gletschers, die die Grund- und Ablationsmoränen des Rückzuggebietes der letzten 140 Jahre umfassen. Das Vorfeld des Roseg-Gletschers wird hingegen von einer gewaltigen Seitenmoräne des Vadret da Tschierva abgegrenzt, die bis 1945 die Mittelmoräne der damals noch zusammenfließenden Loben bildete. Seither sorgt dieser natürliche Damm für den Stau des langgestreckten Rosegsees. Die Eintiefung des Rosegbaches in den Moränenzug erfolgte durch plötzliche Hochflutereignisse bei Seeausbrüchen, wie mehrere Seeterrassen in der westlichen Seitenmoränen-Umrahmung des Roseg-Vorfeldes bezeugen (KILGER, 1979). In das Südende des Schmelzwassersees kalbt heute der Roseg-Gletscher, dessen Vorgreifen während des letzten Jahrzehntes durch die unmittelbare Einmündung in den See behindert wird. Demgegenüber steht einem langsamen Fortschritt der Gletscherzunge des Vadret da Tschierva nichts im Wege, wie ein Vorgriff von knapp 150 Meter im Verlaufe des letzten 10 Jahre bestätigt. Kleine Stauchmoränen unmittelbar vor dem Eisrand bezeugen im Spätsommer diesen momentanen Trend.

So verzeichnet die fortschreitende Kontrolle der jährlichen Längenänderung seit Mitte der siebziger Jahre für bis zu 75% der schweizerischen Gletscher positive Salden, von denen vor

allem kleinere, neuerdings aber auch einige träger reagierende große Gletscher profitieren (federführend ist die Gletscherkommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = GK-SNG, vgl. Jahresberichte von AELLEN). Dennoch ist die fortschreitende Tendenz im Falle des Tschierva-Gletschers derart gering, daß aufgrund des schwachen Talgefälles die Moränenabfolge in einem etwa drei Kilometer langen und bis zu anderthalb Kilometer breiten Vorfeld erhalten blieb.

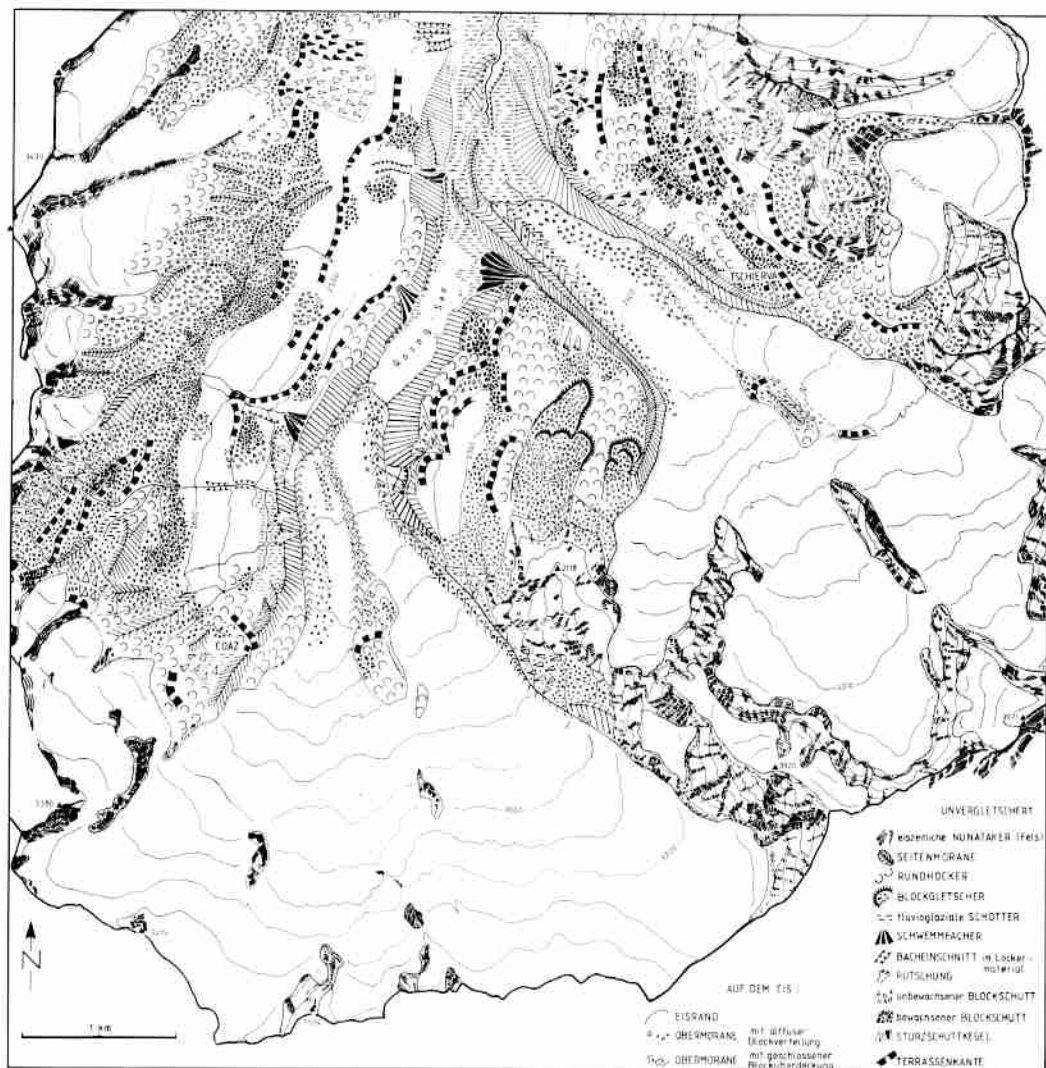
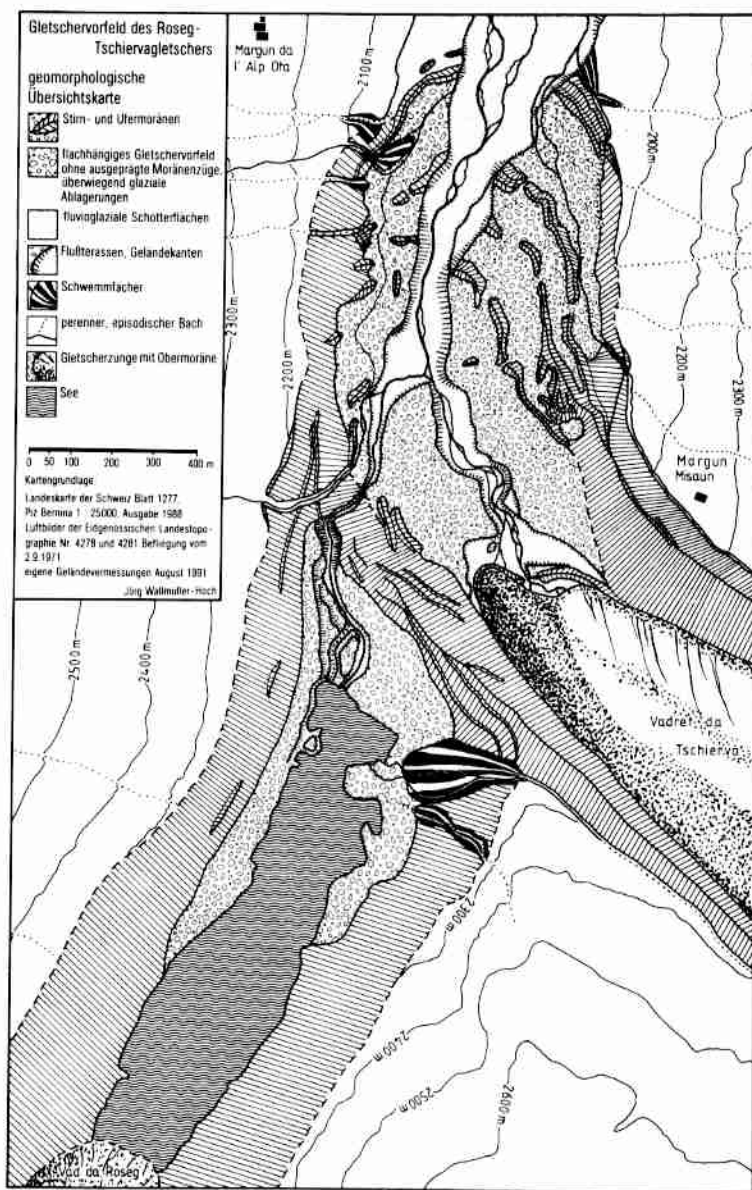


Abb. 3: Geomorphologische Übersichtskarte des oberen Rosegtals (Lage s. Abb. 1).

Die einzelnen Formenelemente (Abb. 4) bestehen aus vier markanten Endmoränenzügen, die von Rückzugsstadien aus den Jahren 1855, 1886, 1901 und 1920 herrühren. Nachträgliche Überformungen erfolgen insbesondere durch das rückgreifende Einschneiden des Rosegbaches, wodurch es zur rektalen Ausweitung der fluvioglazialen Schotterflächen kommt. Bescheidenere Umlagerungen erfolgen aber auch kleinräumig durch episodische Ereignisse, etwa durch die Akkumulation kleiner Schwemmfächer nach Unwettern wie im Juli 1987 (RICHTER, 1987) oder durch Lawinen-Aufschüttungen. Ebenso rührt die in Abb. 4 erkennbare Fragmentierung der Endmoränen von Sturzfluten einzelner Wildbäche infolge katastrophaler Starkregenfälle her.



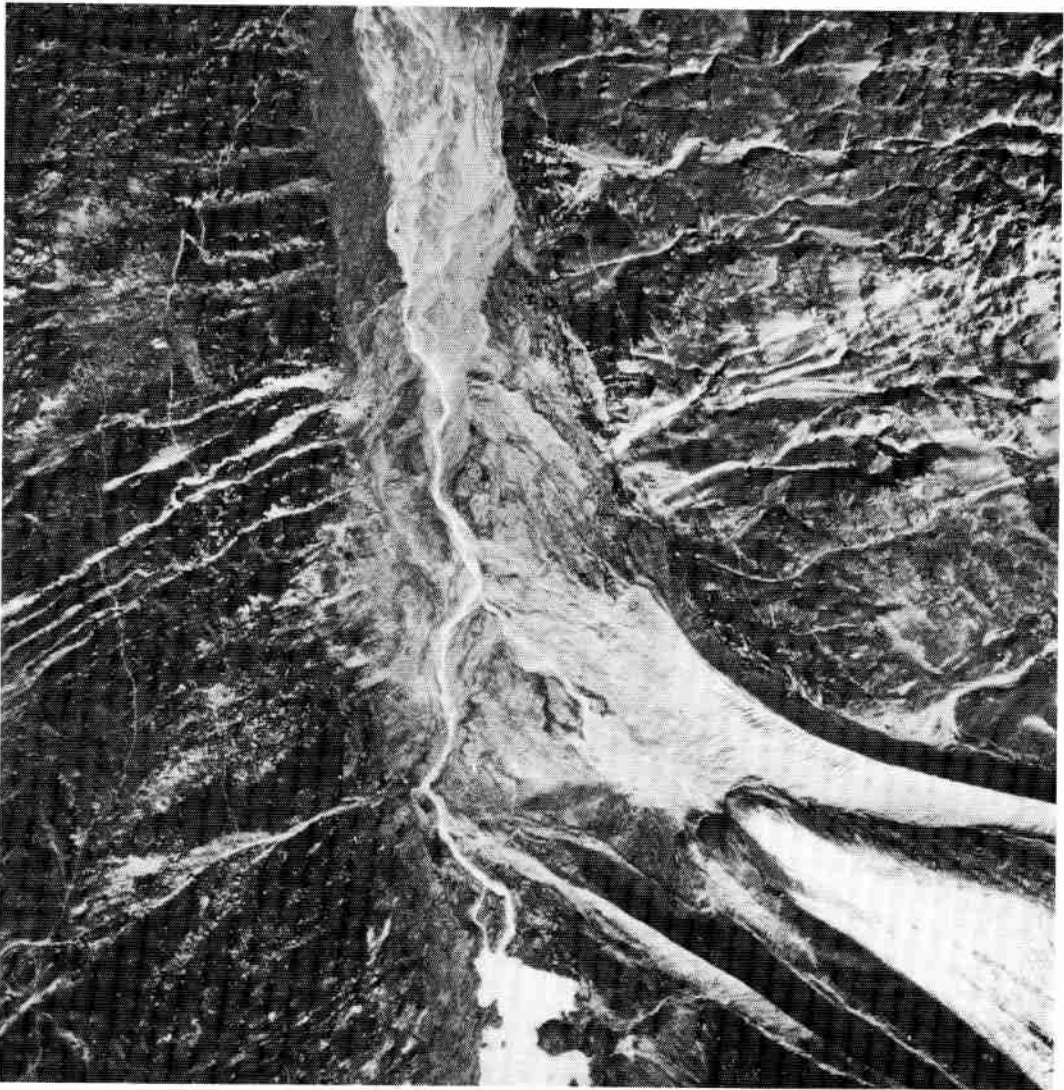


Foto 1: Luftbild-Ausschnitt des Tschierva-Vorfelds im oberen Rosegtal vom 2. 9. 1971: von Osten ragt die zurückgewichene Zunge des Tschierva-Gletschers in das Bild (Reproduktion mit freundlicher Genehmigung der Eidgenössischen Landestopographie, Wabern-Bern).

Part of an aerial photo of the foreland of the Tschierva Glacier (2.9.71): from the east the decreased lobe of the Tschierva Glacier looms into the photo.

Abb. 4 (nebenstehende Seite): Geomorphologischer Formenschatz im Umfeld der Gletscherzungen des Tschierva- und Roseggletschers (Gletscherstand von 1991; Lage s. Abb. 1).

Geomorphic elements in the surroundings of the lobes of the Tschierva and Roseg Glacier (position of 1991).

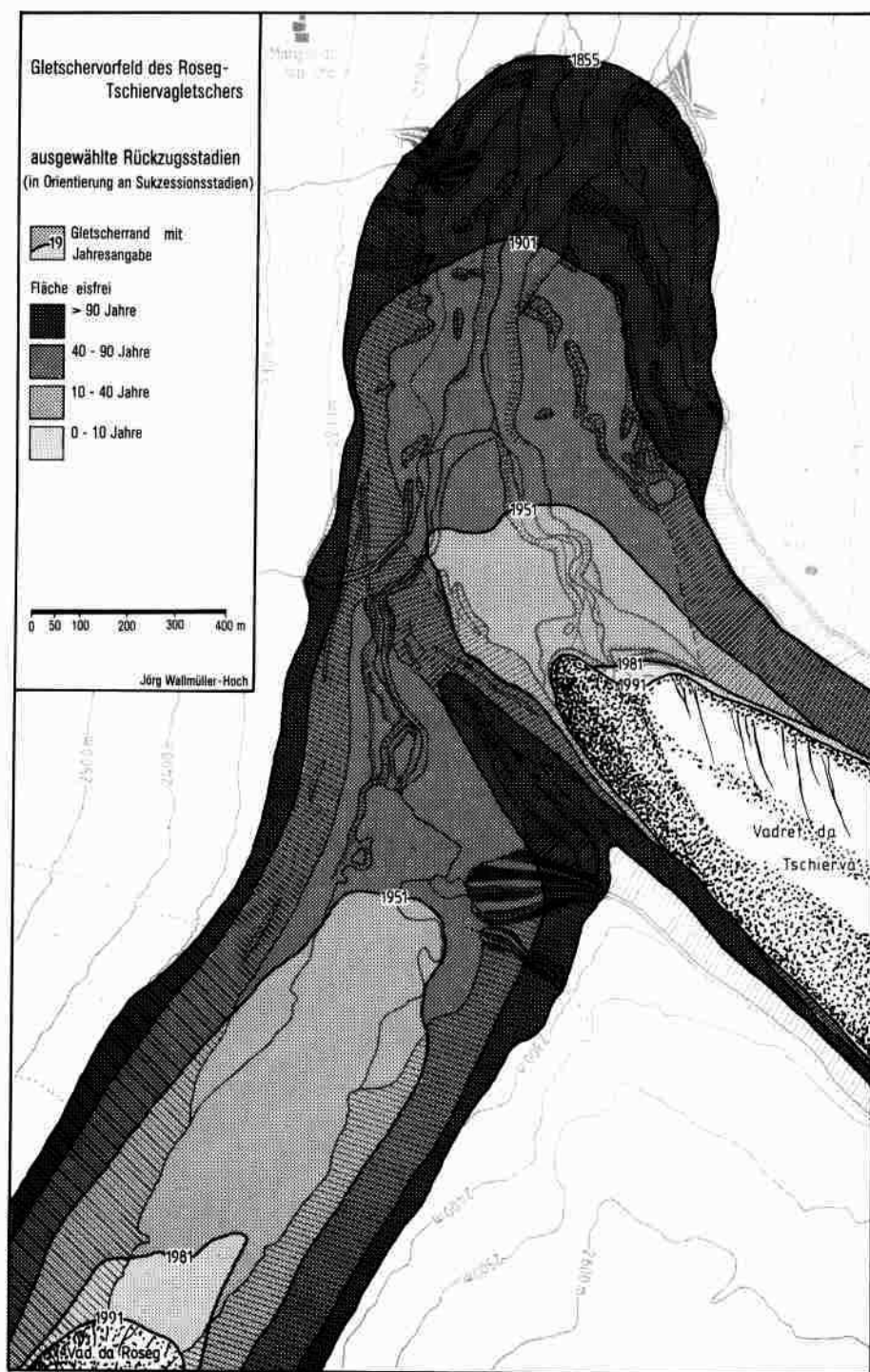




Foto 2: Das Vorfeld des Tschierva-Gletschers mit der rezent vorrückenden Zunge. Im Vordergrund hinter der flachen Flußterrasse der Stauchmoränenzug des Stadiums um 1886 (Aug. 1987).

The foreland of the Tschierva Glacier with its recently increasing lobe. Note the push moraine of 1886 in the foreground.

Abb. 5 (nebenstehende Seite): Gletscherrückzüge von Tschierva- und Roseggletscher zwischen 1855 und heute (nach SCHOLLENBERG, 1976, und Schweizerischem Gletscherkataster; Lage s. Abb. 1).

Some positions of retreat of the Tschierva and Roseg glaciers between 1855 and today.

Die einzelnen Rückzugsstadien wurden von SCHOLLENBERGER (1976) aus alten Zeichnungen, Fotos und topographischen Karten erfaßt und teilweise veröffentlicht (GAMPER, 1986: gleiche Autorin unter neuem Namen). Vor allem auf diesen Arbeiten beruhen die Angaben in Abb. 5, die aus einer genaueren Zuordnung im Rahmen eines der studentischen Geländepraktika resultiert. Die detaillierten Angaben in SCHOLLENBERGER (1976) bilden die Grundlage für eine zeitliche Zuordnung der floristischen Aufnahmeflächen im Tschierva-Vorfeld, wodurch eine "location-for-time-substitution" überhaupt erst möglich wurde.

VEGETATIONSGEOGRAPHISCHE UND PFLANZENSOZIOLOGISCHE ZUORDNUNG

Ebenso ist die vegetationskundliche Betrachtung des oberen Rosegtals als Herkunftsgebiet für den Sukzessionsbereich im Tschierva-Vorfeld als Verständnisgrundlage für die Detailstudien zu verstehen. Abb. 6 zeigt die Verbreitung der wesentlichen Pflanzengesellschaften, von

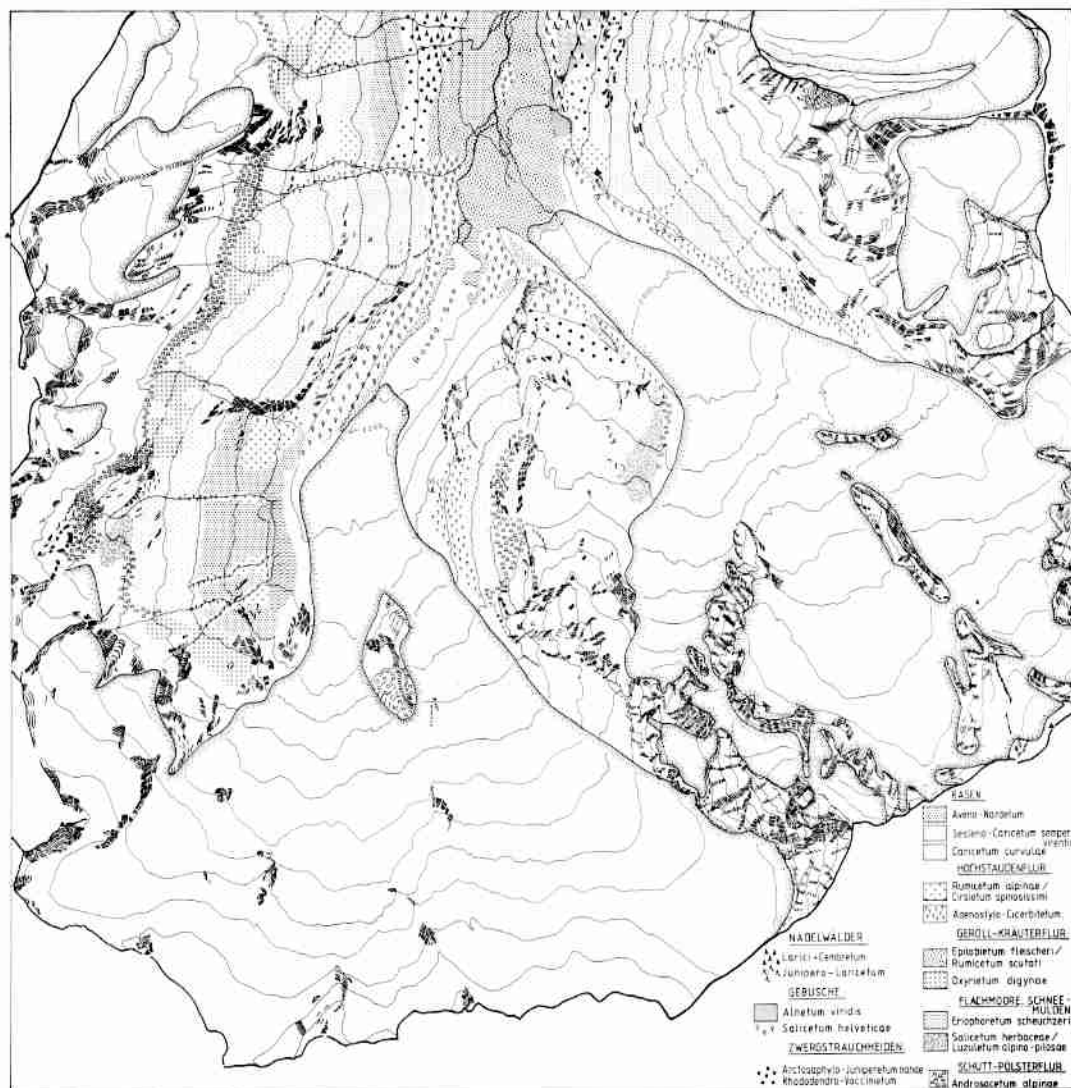


Abb. 6: Vegetationskundliche Übersichtskarte des oberen Rosegtals (Lage s. Abb. 1).

Survey of plant associations of the upper Valley of Roseg.

denen die naturnahen Seggenrasen des *Caricetum curvulae* und *Seslerio-Caricetum sempervirentis* den größten Flächenanteil einnehmen. Beide Assoziationen können hypothetisch das Artenpotential für die Initial-Besiedlung der Gletscher-Vorfelder stellen, da die zugehörigen Vertreter der Schwerkraft folgend einwandern können.

Von den nächstgelegenen Standorten her kommen als Samenpools die Lärchen-Arven-Waldgesellschaften des *Larici-Cembretum* der Hanglagen und des *Junipero-Laricetum* der Schwemmfächer in Frage. Ein im Inntal an die "Malojaschlange" (HOLTMEIER, 1967) angebundener Fichtenwald-Gürtel fehlt im Rosegtal aufgrund mangelnder Nebelfeuchtigkeit. Von den vorhandenen Wäldern aus muß die Vorfeld-Besiedlung von unten nach oben erfolgen, wobei ein langsames Wachstum der Holzpflanzen zu berücksichtigen ist, an deren Übersattungseffekt auch die Existenz der ombrophilen Begleiter gekoppelt ist. Theoretisch ist also von einer verzögerten Etablierung dieses naheliegenden Komplexes auszugehen.

Als weitere Invasoren sind die Arten der Strauchgesellschaften in Betracht zu ziehen, die als Formationen der unteren alpinen Stufe vor allem dem *Rhododendro-Vaccinietum* und dem *Salicetum helveticae* angehören (die Nomenklatur richtet sich nur bei den Kraut- und Rasenfluren nach POTT, 1992; ansonsten findet die in den Alpenländern gebräuchliche Nomenklatur Verwendung, s. etwa ELLENBERG/KLÖTZLI, 1972). Beide Gebüsch-Formationen stellen ihr Artenpotential von oberhalb gelegenen Standorten zur Verfügung, wobei den Weidegebüsch ein erheblicher Vorteil durch die leichten Samen zukommt.

Nur schwer vorhersagen läßt sich die Beeinflussung der Sukzession durch weidewirtschaftlich überprägte Pflanzengemeinschaften wie den Borstgraswiesen des *Aveno-Nardetum* oder den Lägerfluren des *Rumicetum alpinae* bzw. *Cirsietum spinosissimi*. Zwar grenzen entsprechende Assoziationen unmittelbar an das Tschierva-Vorfeld an, jedoch erweist sich die geringe Futterergiebigkeit des Untersuchungsgebietes selbst als wenig weideattraktiv, so daß eine entsprechende Überformung zunächst ausbleibt.

Schließlich bleiben kleinflächige Pflanzengesellschaften spezieller Standorte als potentielle Einflußgrößen abzuwägen. Zu den nahegelegenen zählen die feuchteliebenden Assoziationen der Bacheinschnitte (*Adenostylo-Cicerbitetum*) und Lawinare (*Alnetum viridis*). Aus der höher gelegenen alpinen bis subnivalen Stufe kommen die moosreichen Schneetälchen-Gemeinschaften des *Salicetum herbaceae* und *Luzuletum alpino-pilosae* sowie die Fels- bzw. Schuttgemeinschaften des *Androsacetum alpinae* und *Oxyrietum digynae* in Frage.

Das Tschierva-Vorfeld selbst wird in Abb. 6 dem *Epilobietum fleischeri* zugeordnet, was in Anbetracht der sehr heterogenen Zusammensetzung (s.u.) des Sukzessionsbereiches nur als Verlegenheitslösung zu verstehen ist.

Die Höhenlage des Tschierva-Vorfelds zwischen 2050 und 2180 m bringt es mit sich, daß die Stellung des Untersuchungsgebietes mit den Übergangsmerkmalen im Waldgrenzbereich in Verbindung gebracht werden muß. Die Artenverteilung in 110 Aufnahmeflächen von 100 m² am Hang des Piz Tschierva über dem Gletscher-Vorfeld (Abb. 7, links) belegt für den Bereich zwischen 2050 und 3050 m ü.M. je zwei Stufen hoher und niedriger Spannweiten (Abb. 7, rechts). Für den Waldgrenz-Gürtel ist ein Gemisch aus baumfreien, artenreichen und über-schirmten, artenarmen Standorten typisch, das einem "Grenz-Charakter" widerspricht und



Foto 3: Blick von Alp Ota auf die fluvioglaziale Schotterfläche, die in den fluvial stark überformten Moränenkörper zurückgreift. Auf der Gegenseite ist der Endmoränenzug von 1850 weitgehend von Arven und Lärchen besiedelt (Aug. 1987).

View from Alp Ota of the anastomizing riverbed entering the complex of ablation moraines by retrogressive erosion. The terminal moraines of 1850 at the opposite side have been occupied by *Pinus cembra* and *Larix decidua*.

diese Zone zwischen 2100 und 2200 m als vielfältigen Übergang ausweist. Nach US-Nomenklatur würde man einen solchen Komplex als "timberline-ecotone" bezeichnen, womit die variable Überleitung von Wald zu waldfreien Arealen treffender zum Ausdruck kommt als im Begriff "Waldgrenze". Einheitlicher stellt sich dagegen die alpine Zwergstrauchstufe dar, die mit 31 bis 49 Spezies stets hohe Artenniveaus aufweist. Oberhalb nimmt die Spannweite wieder zu, da artenreiche alpine Rasen von artenarmen subnivalen Schuttfuren unterbrochen werden. Zum Gipfel hin sinkt der Variabilitätskoeffizient zusammen mit der Artenzahl rasch gegen Null.

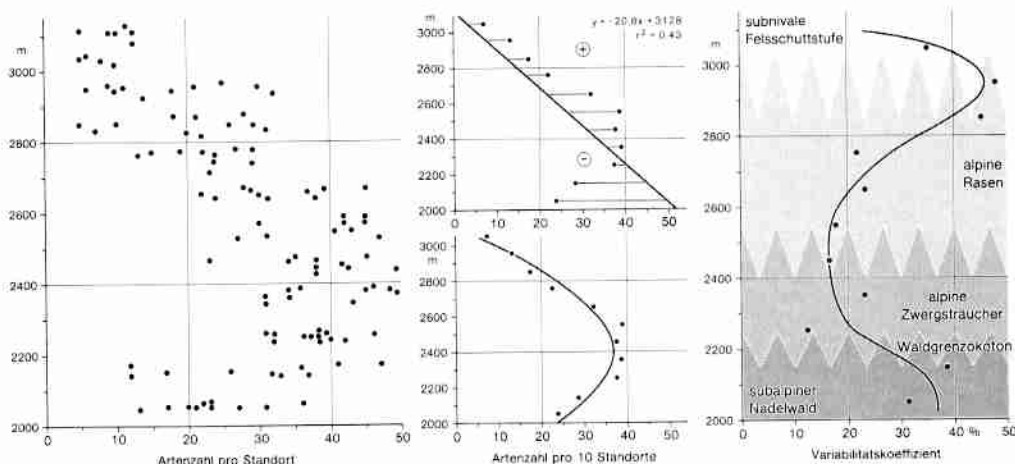


Abb. 7: Einige Aspekte des Höhenwandels der Artenvielfalt am südwestexponierten Hang des Piz Tschierva (zusammengestellt n. Angaben von BAUMANN, 1991). a) Höhenverteilung und Artenzahl der zugrundeliegenden 110 Standorte, b) lineare Korrelation mit Residuen (oben) sowie engere Beziehung (unten), c) Variabilitätskoeffizienten der 100 m-Höhenintervalle.

Some aspects of altitudinal change of species diversity at the southwest-exposed slope of Piz Tschierva. a) altitudinal distribution and number of species of the 110 sites evaluated, b) lapse rate with residuals (above) and clinging correlation (below), c: coefficient of variability for 100 m height intervals.

Bei den zu Zehner-Gruppen gebündelten Artenzahlen in bezug zur Meereshöhe läßt sich kein linearer Trend feststellen (Abb. 7, Mitte oben). Die Bestimmung der Residuen widerlegt stattdessen mit den negativen Abweichungen bzw. in der nicht-linearen Funktion für die drei unteren Höhenlagen eine klimatologisch begründete Artenabnahme, die tatsächlich erst oberhalb 2500 m ü.M. erkennbar wird. Stattdessen kommt im Artenanstieg innerhalb des Waldgrenz-Öktons das standortinterne Phänomen der zunehmend engen Kammerung eines Nischen-Mosaiks zum Ausdruck. Demgegenüber schwindet in der unterhalb folgenden Stufe der Anteil an Standorten hoher Artenvielfalt mit dem zunehmenden Baumanteil, da die Überschattung durch Koniferen sowie die Rohhumusaufgaben eine Nischenangleichung verursachen. Somit

verdeutlicht Abb. 7, daß die auf gleicher Höhenlage befindlichen Wälder als Samenpool weniger in Frage kommen als die Waldgrenz-Ökotone bzw. alpinen Bereiche oberhalb des Tschierva-Vorfeldes.

NUMERISCHE ANALYSE DER SUKZESSIONSFLORA

Grundlage für die numerische Analyse der Vorfeld-Sukzession bilden 76 pflanzensoziologische Aufnahmen, die in der synthetischen Tab. 1 als reduzierter Datensatz mit Stetigkeitswerten zusammengestellt sind (86 von 220 aufgenommenen Arten). Zusätzlich sind 52 weitere Arealaufnahmen aus dem nahen und weiteren Umfeld in eine vergleichende Betrachtung einbezogen (Abb. 8). Sie erlauben über Ähnlichkeitsberechnungen eine Ermittlung des floristischen Verwandtschaftsgrades zwischen Sukzessionsflächen und etablierten Standorten.

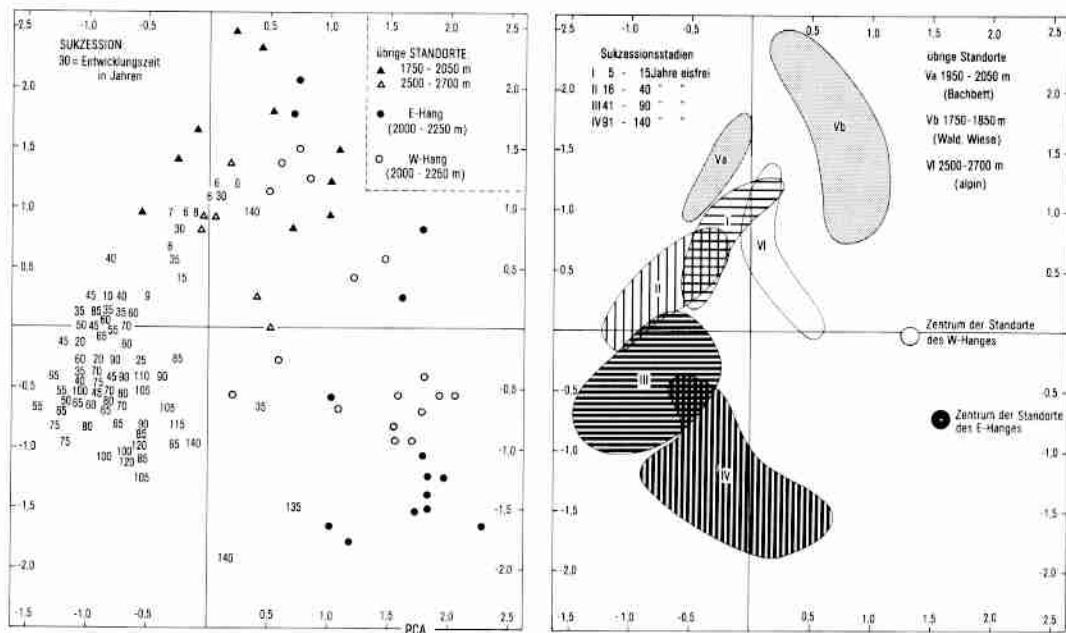


Abb. 8: a) Hauptkomponentenanalyse (PCA) aller Aufnahmen aus dem Rosegtal (76 Sukzessionsstandorte aus dem Tschierva-Vorfeld, 31 Standorte vom West- und Osthang bis 2250 m, 10 Standorte im entfernten Talgrund um 1800 m und 5 im nahen um 2050 m, sowie 6 alpine Standorte um 2600 m). b) Die gleiche Datengrundlage ist zu Standortgruppen zusammengefaßt und läßt die Ähnlichkeitsbeziehungen erkennen: je entfernter Gruppen voneinander stehen, desto unähnlicher ist die Artenkombination.

Principal component analysis of all plots of the Valley of Roseg (76 sites in the foreland of Tschierva, 31 sites on the western and eastern slope up to 2,250 m a.s.l., 10 sites on the far valley bottom at 1,800 m and 5 in the neighbourhood at 2,050 m, and 6 sites of the alpine belt at 2,600 m). b) The same data base has been summarized into groups of sites that show different levels of similarity: the more distant the position of groups the less similar are the combinations of species.

Das hier verwendete Verfahren der agglomerativen Klassifikation (minimum variance) beinhaltet die Erstellung multidimensionaler Ähnlichkeitsmatrizen des Datensatzes auf Artenbasis unter Einbeziehung der Deckwerte (Gewichtung). Die Ähnlichkeitsanalysen, die im vorliegenden Fall auf der VAN DER MAAREL-Formel (1979) beruhen, erlauben im Rahmen einer Hauptkomponentenanalyse (PCA in Abb. 8 und Abb. 14) eine Zusammenfassung ähnlicher Arten- und Arealgruppen. Für die PCA steht das MULVA-Programmpaket zur Verfügung (WILDI und ORLOCI, 1990), in das auch Standortdaten wie Höhenlage, Alter seit dem Eisrückzug, Exposition und Neigung eingegeben sind.

Abb. 8, in der alle 128 Aufnahmen mit allen 220 Arten (also unbereinigte Listen) berücksichtigt sind, zeigt mehr oder weniger deutlich von einander abgehobene Klassen, die in der vorliegenden umgezeichneten Version durch verschiedene Symbole getrennt werden:

- die jüngeren Sukzessionsstadien liegen in einer kleineren Punktwolke um die y-Achse verteilt im 1. und 2. Quadranten (Zahlenwerte bis 40 Jahre eisfrei);
- die folgenden Sukzessionsstadien schließen sich nach links unten bzw. zum 3. Quadranten hin an (höhere Zahlenwerte bis 140 Jahre eisfrei), wobei nach einer Korrespondenzanalyse (CA, hier nicht vorgestellt) mit alleiniger Betrachtung der Sukzessionsaufnahmen drei weitere Phasen getrennt werden können (s.u.);
- die Aufnahmen vom West- und Osthang befinden sich größtenteils weit vom Sukzessionskomplex entfernt im 1. und 4. Quadranten (offene und volle Kreise);
- die tiefer gelegenen Talgrundstandorte und die hoch gelegenen alpinen Matten (offene und volle Dreiecke) haben eine größere Ähnlichkeit mit dem westexponierten Hang (hier E-Hang) und den jungen Sukzessionsstadien als mit dem ostexponierten Hang (hier: W-Hang) und den älteren Stadien.

Tab. 1 (nachfolgende Doppelseite): Synthetische Tabelle aus 76 Aufnahmen im Vorfeld des Tschierva-Gletschers im Rosegtal. Stetigkeit (Stet), mittlerer Deckungsgrad (Deck), Aggregationswert (Aggr), Lebensform (Lb) und Ausbreitungstyp (At) für vier verschiedene Sukzessionsstadien. Maskierter Datensatz der 86 häufigsten von 220 erfaßten Arten (jene, die in mindestens 6 Aufnahmen vertreten sind).

- A = 1-10 (n = 12), B = 11-40 (n = 14), C = 41-90 (n = 32), D = mehr als 90 Jahre (n = 18) Jahre lang eisfrei.
- Stetigkeit: I = in bis zu 20 %, II = in 21-40%, III = in 41-60%, IV = in 61-80%, V = in mehr als 80% der Fälle vertreten.
- Deckungsgrad in % für alle Flächen der jeweiligen Phase gemittelt.
- Aggregationswert: von gering (= 1) bis hoch (= 4; n. HARD in WITTIG, 1991).
- Lebensform: T = Therophyt, G = Geophyt, H = Hemikryptophyt, C = Chamaephyt, Na = Nano-, Mi = Mikro-, Me = Mesophanerophyt.
- Ausbreitungstyp: an = anemo-, bo = boleo-, ch = chamae-, dy = dyso-, en = endo-, ep = epi-, hy = hydrochor, vi = vivipar.

Art	Stet				Deck			Aggr Lf At			
	A	B	C	D	A	B	C	D	ABCD		
<i>Saxifraga aizoides</i>	IV	II	I	-	.3	.1	.1	-	221	C	hy
<i>Achillea nana</i>	III	III	I	-	.1	.1	.1	-	221	H	hy
<i>Alchemilla xanthochlora</i>	II	I	I	-	.1	.1	.1	-	211	H	an
<i>Rumex scutatus</i>	II	I	I	I	.2	.1	.1	.1	2111	H	an
<i>Geum reptans</i>	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	111	H	hy
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	I	I	I	-	.1	.1	.1	-	111	T	bo
<i>Adenostyles tomentosa</i>	I	III	I	-	.1	.1	.1	-	121	H	an
<i>Epilobium angustifolium</i>	-	II	I	-	-	.1	.1	-	21	H	an
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	-	II	I	I	-	.1	.1	.1	211	H	an
<i>Doronicum clusii</i>	-	II	II	I	-	.1	.1	.1	221	H	an
<i>Poa nemoralis</i>	II	III	III	III	.5	.4	.3	.3	2222	H	an
<i>Sempervivum arachnoideum</i>	IV	IV	IV	IV	.2	.3	.3	.3	2222	C	ch
<i>Trifolium thallii</i>	II	III	II	II	.1	.3	.3	.5	2222	H	an
<i>Anthyllis alpestris</i>	III	IV	IV	III	.3	3.0	.4	.1	2322	H	en
<i>Saxifraga bryoides</i>	V	V	V	IV	.2	.4	.5	.4	3332	H	ch
<i>Achillea moschata</i>	V	V	V	V	.6	.8	.7	.7	3333	H	bo
<i>Trifolium badium</i>	V	V	V	V	.3	.5	.9	.2	3333	H	an
<i>Leontodon hispidus</i>	I	III	IV	II	.1	.3	.3	.1	1222	H	an
<i>Salix appendiculata</i>	I	III	IV	II	.1	.4	.5	.1	1222	Na	an
<i>Salix serpyllifolia</i>	I	II	II	II	.1	.1	.1	.1	1222	C	an
<i>Erigeron alpinus</i>	-	III	III	III	-	.2	.2	.2	222	H	an
<i>Festuca varia</i> agg.	-	II	II	II	-	.1	.1	.1	222	H	an
<i>Luzula spicata</i>	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	111	H	bo
<i>Deschampsia caespitosa</i>	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	111	H	an
<i>Salix herbacea</i>	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	111	C	an
<i>Salix hastata</i>	-	I	I	I	-	.1	.1	.1	111	Na	an
<i>Salix glaucosericea</i>	-	I	II	I	-	.1	.1	.1	121	Na	an
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	II	I	-	-	.1	.5	21	H	an
<i>Festuca violacea</i>	-	II	III	II	-	.2	.2	.2	222	H	an
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-	II	IV	II	-	.1	.1	.1	222	H	hy
<i>Salix foetida</i>	-	II	IV	II	-	.1	1.0	.2	232	Na	an
<i>Salix helvetica</i>	-	III	V	III	-	.3	2.5	.3	242	Na	an
<i>Trifolium pallescens</i>	II	III	V	IV	2.0	.4	.4	.2	2232	H	an
<i>Euphrasia minima</i>	II	III	V	IV	.1	.2	.5	.3	2232	T	bo
<i>Poa glauca</i>	II	IV	V	IV	.3	.5	.6	.3	2232	H	ep
<i>Agrostis schraderiana</i>	II	III	V	II	.2	.4	.5	.6	2232	H	an
<i>Campanula cochlearifolia</i>	I	IV	V	IV	.1	.3	.8	.2	1232	H	bo
<i>Sempervivum montanum</i>	I	III	V	IV	.1	.2	.4	.3	1232	C	bo
<i>Agrostis rupestris</i>	I	III	III	IV	.1	.2	.3	.4	1222	H	an
<i>Cerastium strictum</i>	I	III	III	IV	.1	.1	.1	.2	1222	C	bo
<i>Juncus trifidus</i>	-	II	III	III	-	.2	.3	.3	222	H	an
<i>Veronica fruticans</i>	-	II	III	IV	-	.3	.3	.2	222	C	bo
<i>Hieracium pilosella</i>	-	I	II	II	-	.1	.2	.2	122	H	an

Art	Stet				Deck				Aggr Lf At			
	A	B	C	D	A	B	C	D	ABCD			
<i>Cirsium spinosissimum</i>	-	I	II	II	-	.1	.2	.4	122	H	an	
<i>Solidago alpestris</i>	-	I	III	III	-	.1	.1	.2	122	H	an	
<i>Senecio doronicum</i>	-	I	II	III	-	.1	.1	.2	122	H	an	
<i>Salix purpurea</i>	-	I	II	II	-	.1	.1	.3	122	Mi	an	
<i>Thelypteris phegopteris</i>	-	I	II	IV	-	.1	.1	.1	122	G	hy	
<i>Senecio carniolicus</i> ssp.	-	I	I	II	-	.1	.1	.1	112	H	an	
<i>Luzula alpino-spinosa</i>	-	I	I	II	-	.1	.1	.1	112	H	en	
<i>Salix retusa</i>	-	I	I	II	-	.1	.1	.1	112	C	an	
<i>Festuca halleri</i>	-	I	I	II	-	.1	.1	.2	112	H	hy	
<i>Alnus viridis</i>	-	I	I	II	-	.1	.1	.2	112	Mi	an	
<i>Trifolium nivale</i>	-	I	I	III	-	.1	.1	.3	112	H	an	
<i>Parnassia palustris</i>	-	-	I	I	-	-	.1	.1	11	H	an	
<i>Carex sempervirens</i>	-	-	I	I	-	-	.1	.1	11	H	ep	
<i>Antennaria dioica</i>	-	-	II	II	-	-	.1	.2	22	H	an	
<i>Lonicera coerulea</i>	-	-	II	III	-	-	.1	.2	22	Na	en	
<i>Leontodon helveticus</i>	-	-	II	IV	-	-	.2	.3	22	H	an	
<i>Botrychium lunaria</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	G	hy	
<i>Taraxacum officinale</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	an	
<i>Biscutella laevigata</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	hy	
<i>Hieracium villosum</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	an	
<i>Aster alpinus</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	an	
<i>Thesium alpinum</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	en	
<i>Erigeron uniflorus</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	an	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	an	
<i>Polygonum viviparum</i>	-	-	I	II	-	-	.1	.1	12	H	vi	
<i>Alchemilla vulgaris</i>	-	-	I	III	-	-	.1	.2	12	H	an	
<i>Cerastium uniflorum</i>	-	-	I	III	-	-	.1	.2	12	C	bo	
<i>Potentilla aurea</i>	-	-	I	III	-	-	.1	.4	12	H	bo	
<i>Gentiana nivalis</i>	-	-	I	IV	-	-	.1	.2	12	T	bo	
<i>Larix decidua</i>	-	-	I	III	-	-	.1	2.5	13	Me	dy	
<i>Pinus cembra</i>	-	-	I	IV	-	-	.1	1.0	13	Me	dy	
<i>Thymus polytrichus</i>	-	I	I	IV	-	.1	.1	.5	112	C	an	
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	-	I	II	IV	-	.1	.1	.4	122	C	en	
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	-	I	III	IV	-	.1	.1	.5	122	Na	bo	
<i>Juniperus nana</i>	-	I	IV	V	-	.1	.2	2.9	124	Na	en	
<i>Phleum alpinum</i>	I	I	II	III	.1	.1	.2	.2	1122	H	an	
<i>Cardamine resedifolia</i>	I	I	III	III	.1	.1	.1	.2	1122	H	ba	
<i>Galium anisophyllum</i>	I	II	II	IV	.1	.2	.2	.3	1122	C	ep	
<i>Saxifraga paniculata</i>	I	II	IV	V	.1	.1	.2	.3	1123	C	ch	
<i>Epilobium fleischeri</i>	I	III	V	V	.1	.2	.7	.4	1233	C	hy	
<i>Poa alpina</i>	II	IV	V	V	.2	.3	.7	.7	2233	H	an	
<i>Myosotis alpestris</i>	I	I	I	III	.1	.1	.1	.2	1112	H	bo	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	I	I	I	II	.1	.3	.1	.1	1112	H	bo	

Als erste Interpretation läßt sich nun aus Abb. 8 (links) festhalten, daß die floristische Struktur aller Sukzessionsstadien nur schwach mit derjenigen der Expositionsstandorte korreliert. Natürlich verändert sich innerhalb der Sukzession die Artenkombination im Laufe der Zeit, jedoch mit unterschiedlicher Deutlichkeit. So zeichnet sich das 1. Stadium noch recht klar als enger Komplex ab, während später die Durchmischung der einzelnen Stadien immer größer wird; alte und mittlere Stadien können also ähnliche Artenstrukturen aufweisen. Erst im letzten Teil der Sukzessionsreihe kommt es im 3. Quadranten wieder zu einer relativen Bündelung der späten Stadien, d.h. zu einer Konsolidierung des Artenbesatzes, da die Symbole der über neunzig Jahre alten Standorte recht dicht zusammenstehen. So zeichnet sich bereits ab, daß nicht unbedingt von einer kontinuierlichen Pflanzensukzession auszugehen ist.

Der rechte Teil von Abb. 8 faßt die kaum überschaubaren Einzelaufnahmen in getrennten Rasterfeldern zusammen. Deutlicher zu erkennen sind nun die ineinander übergehenden Sukzessionsschritte. Dem Pionierstadium ziemlich nahe stehen die Felder mit Aufnahmen aus der alpinen Region (VI, rechts neben I) und aus dem Flußbett bei Pontresina (Va, links neben I). Eine begrenzte Verwandtschaft ist naheliegend, handelt es sich doch in beiden Fällen um Standorte, die von Pionieren und auch kältetoleranten, heliophilen Arten gekennzeichnet werden. Weiter entfernt stehen die verbliebenen Areale aus der Pontresina-Umgebung (Vb), die sich bei nur sieben Aufnahmen durch die erhebliche Standort-Heterogenität aus Wald, Fett- und Magerwiese als großes Feld abzeichnen.

Die geringe floristische Ähnlichkeit zwischen Gletscher-Vorfeld und Hangstandorten wird durch die beiden isoliert stehenden Zentrumsunkte deutlich. Daraus ergibt sich, daß selbst in den ältesten erfaßten Stadien nach ca. 140 Jahren Entwicklungszeit ein Terminalstadium noch nicht erreicht sein dürfte. Immerhin schwenken in Abb. 8 die älteren Stadien in Richtung auf die schwarzen Punkte des Tschierwa-Hanges ein, so daß zu dem dortigen Artenbesatz ein größerer Trend besteht als zum Gegenhang.

Bislang erfolgten die Gruppierungen mit dem Ziel, Stichproben nach Ähnlichkeitsmaßen aufzugliedern. Der mit der Klassifikation verbundene Aspekt des ökologischen Wandels läßt sich aber aus der floristischen Struktur erst erschließen, wenn die Form der Abhängigkeiten bekannt ist. In der nun folgenden Ordination wird es möglich, die Zusammenhänge zwischen einem Aufnahmekollektiv und den ursächlichen ökologischen Faktoren zu erhellen.

Ordinationsverfahren kommen diesem Vorhaben insofern entgegen, als sich die gleitenden Übergänge in der Artenzusammensetzung gut herausarbeiten lassen. Dies wird dadurch möglich, daß sich vieldimensionale Ähnlichkeitsstrukturen eines Aufnahmekollektivs in möglichst wenigen Dimensionen übersichtlich abzeichnen, wofür mehrere Ordinationsverfahren zur Verfügung stehen. Bei der indirekten Gradientenanalyse wird der floristische Raum zur Interpretation herangezogen. Der Bezug zu den entscheidenden Umweltparametern erfolgt nach einer Mustererkennung entweder indirekt auf nicht-numerischem Wege oder man verwendet kanonische Ordinationstechniken (s.u.). Indem die Ordination im Gegensatz zur Klassifikation keine Gruppen bildet, sondern Arten bzw. Aufnahmen als Kontinuum auffaßt, wird die Ermittlung der Gewichte aus allen Arten für die Aufnahmen (und umgekehrt) in der Korrespondenzanalyse so lange iterativ wiederholt, bis Arten und Aufnahmen stabile Gewichte erhalten (reciprocal averaging; zur Ordination s. JONGMAN et al., 1987).

Eine alleinige Behandlung der Sukzessionsdaten des Tschierva-Vorfelds in einer kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA; Programmpaket CANOCO, s. TER BRAAK, 1988) läßt zunächst nur die ökologisch bedingten Ähnlichkeitsmuster im floristischen Raum erkennen (Abb. 9). Die Kürzel aus je vier Buchstaben für Gattung und Art lassen innerhalb der Punktwolke kaum eine klare Gruppierung gemeinsamer Elemente erkennen. Dies gilt umso mehr bei Einbezug aller berechneten Arten, von denen hier viele aus Übersichtsgründen fehlen (wichtige Bereiche lassen sich notfalls als "Lupe" im Detail betrachten, s. Abb. 9). Ein solcher Ausschnitt in der Nähe des Achsenkreuzes deutet im vorliegenden Fall darauf hin, daß die dort aufgeführten Arten in allen Aufnahmen auftreten können: mit zunehmender Distanz vom Ordinationszentrum steigt also die Isolierung des Objekts. *Euphrasia minima* und *Poa alpina* (EUPHMINI, POA-ALPI) bilden demnach standortvage Elemente, während *Cerastium uniflorum* und *Saxifraga aizoides* (CERAUNIF, SAXIAIZO) spezielle Indikatoren sein müssen.

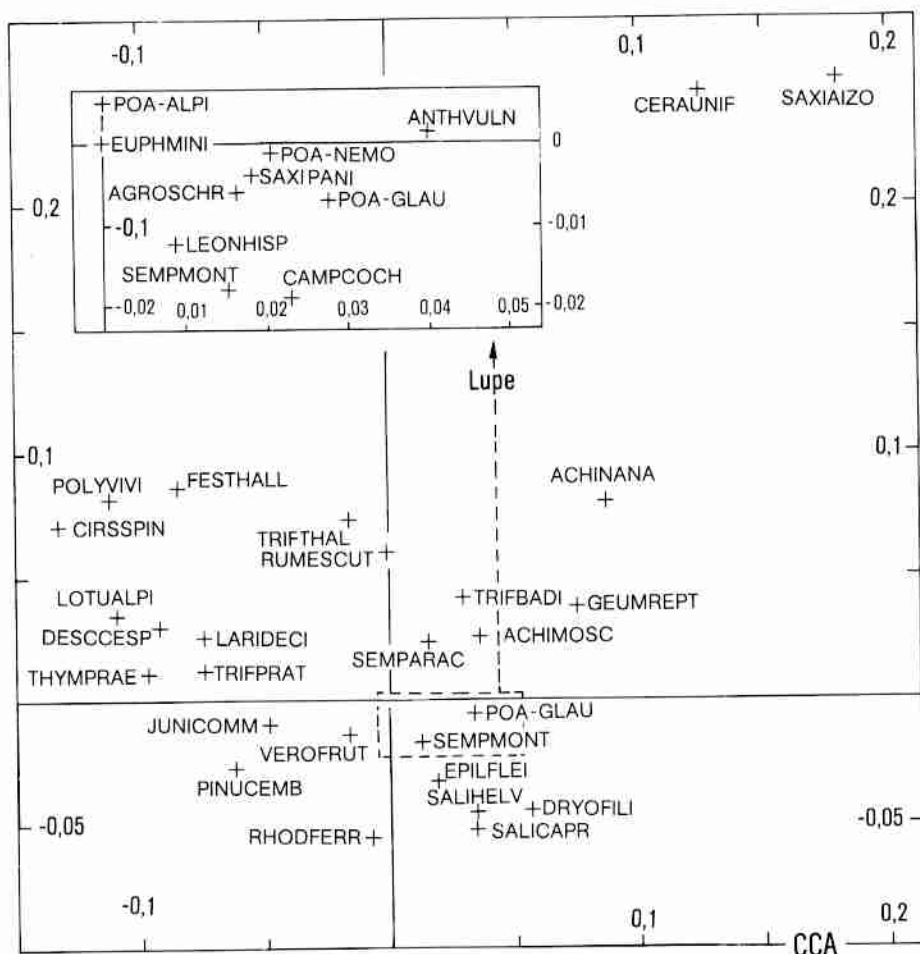


Abb. 9: Direkte Gradientenanalyse anhand des Datensatzes aus Tab. 1 vom Tschierva-Vorfeld: Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) der Arten.

Direct gradient analysis of the data set of table 1: canonical correspondence analysis of species.

Diese letztgenannten isolierten Arten prägen zugleich die Initialphase der Sukzession. Die nächststehenden *Achillea nana* bis *A. moschata* deuten eine Sukzessionsfortsetzung in den 4. Quadranten hinein an, wo *Salix helvetica* und *S. caprea* eine Verbuschungsphase ankündigen. Von dort verläuft der Trend in Richtung auf *Rhododendron ferrugineum* und *Juniperus communis*, die beide dem Baumaufwuchs etwas vorauslaufen. *Pinus cembra* ist bereits vertreten, *Larix decidua* folgt im 2. Quadranten. *Cirsium spinosissimum*, *Lotus alpinus* und *Trifolium pratense* verkünden Weideeinflüsse, die als Indiz für eine fortentwickelte (= beweidbare) Vegetation herhalten können. Somit zeigt die Arten-CCA im scatter plot einen Entwicklungsablauf in einer Schleife von oben rechts über die untere Mitte zum linken Rand (CA- bzw. CCA- bedingter "Hufeiseneffekt", ein mathematisches Artefakt).

Der prinzipielle Vorteil der indirekten Gradientenanalyse liegt in der leichten Bestimmbarkeit des Pflanzeninventars einer Probeffläche in Relation zu aufwendigen ökologischen Meßprogrammen, da Pflanzenarten klar abgegrenzte Einheiten bilden. Bei der Messung von Ökofaktoren ist zudem nie sichergestellt, ob aus der Vielzahl möglicher Variablen die erklärenden ausgewählt und ob sie für die Vegetation relevant sind.

Im Anschluß an die Arten-CCA läßt sich mit aufgenommenen oder über Zeigerwerte abgeleiteten Umweltfaktoren und Formenmerkmalen eine multiple Regression durchführen. Hierbei erfolgt eine Verknüpfung der bislang ermittelten theoretischen Variablen (Muster auf Ordinationsachsen) und realen Variablen. Dies ermöglicht eine kanonische Korrespondenzanalyse (CCA; TER BRAAK, 1990), ein Modus der multiplen direkten Gradientenanalyse. Jedoch ist an die Ordinationsachsen aus der CCA gegenüber der PCA und CA die Bedingung geknüpft, daß sie Linearkombinationen der gemessenen Ökofaktoren bilden müssen. Die Ordinationsachsen der CCA sind also die Achsen, entlang derer die Punktwolke der Arten bzw. Aufnahmen optimal verteilt ist, und die gleichzeitig optimal mit der Gesamtheit der aufgenommenen Umweltvariablen korrelieren.

Die in Abb. 10 vorgestellten Strahlenachsen als Ergebnis der CCA muß man sich nun als overlay über die Arten-CA aus Abb. 9 vorstellen. Aufgeführt sind verschiedene Umweltvariablen und Formenmerkmale, die aus einer Datenbank für jede einzelne Art resultieren. Im Beispiel finden acht numerische Variablen Berücksichtigung: Artenzahl, Rückzugsalter und Hangneigung als konkrete Meßdaten, Stickstoffgehalt, Bodenfeuchte und -reaktion auf Grundlage von Zeigerwerten (hier nach LANDOLT, 1977) sowie Ausbreitungstypen- (nach MÜLLER-SCHNEIDER, 1986) und Lebensformen-Spektren (wiederum nach LANDOLT; die letzten beiden bilden hier deswegen keine nominalen Variablen, da sie in die Berechnung als Prozentwerte eingehen).

Aus der vergleichenden Betrachtung der Art-Umwelt-Beziehungen in Abb. 9 und 10 kristallisieren sich einige ökologische Merkmale der Sukzessionstypen im Tschierva-Vorfeld heraus. Die als Vektoren aufgetragenen Variablen beschreiben über die Pfeillänge die Bedeutung des Einflusses. Die Pfeilrichtung wird durch die Übertragung der Objekte auf das Lot interpretierbar. So spiegelt die Reihenfolge der Projektionspunkte die Rangfolge der zugehörigen Arten in bezug auf diese Variable wider. Bei Nominalvariablen wie Lebensform oder Ausbreitungstypus besagt ein langer Pfeil, daß einzelne (nicht unbedingt alle!) in Pfeilrichtung liegende Arten an den jeweiligen Faktor gebunden sind.

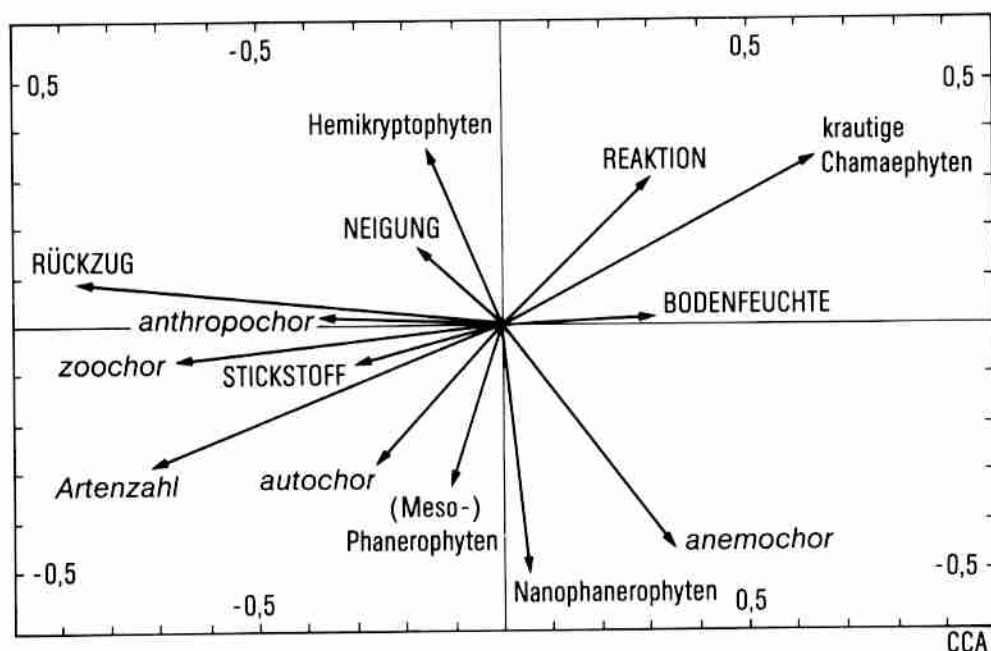


Abb. 10: Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) einiger Umweltvariablen und Merkmale auf Grundlage des Datensatzes aus Tab. 1.

Canonical correspondence analysis of some environmental features based on the data set of table 1.

In Abb. 10 belegt etwa der Reaktionspfeil, daß die beiden Pionierarten *Cerastium uniflorum* und *Saxifraga aizoides* an einen leicht abweichenden Reaktionswert gebunden sind. Tatsächlich ist diese gleichzeitig durch krautige Chamaephyten gekennzeichnete Gemeinschaft an schwach basisches Ausgangsmaterial geknüpft. Einen Hauptfaktor bildet aber natürlich das Rückzugsalter, dessen Pfeilrichtung auf die ältesten Stadien hinweist. Nicht im gleichen Sinne verläuft der Trend der maximalen Artenzahl, da diese nicht in der späten Entwicklungsphase, sondern im Übergangsstadium zwischen Gebüsch und lichten Baumbeständen gegeben ist. Recht gut lassen sich einige Lebensformen einordnen: den krautigen Chamaephyten folgen im 2.-3. Sukzessionsstadium Nanophanerophyten, während Hemikryptophyten und Mesophanerophyten schwächere und die seltenen Thero-/Geophyten überhaupt keine Phasenschwerpunkte bilden. Bei den Ausbreitungstypen zeigen die anemo- und zoochoren Typen einen relevanten Einfluß, wobei der Eintrag windverteilter Samen den tierverbreiteten vorauszieht. Keine große Rolle spielen unter den angeführten Umweltfaktoren die Neigung und die übrigen Zeigerwerte.

ÖKOLOGISCHE BEURTEILUNG DER SUKZESSION

Die aus der CCA resultierende ökologische Interpretation in Abb. 11, die den Streuungsdiagrammen in Abb. 9 und 10 nachempfunden ist, verdeutlicht eine reguläre Sukzessionsveränderung. Da die Ordination die gängigen Vorstellungen zum Standortwandel in einem alpinen Gletscher-Vorfeld weitgehend bestätigen, sei hier nur auf die weniger bekannten ausbreitungsökologischen Prozesse eingegangen.

So geht aus Abb. 12 hervor, daß Windsamer mit Kleearten (*Trifolium div. spec.*, *Anthyllis*) und Gräsern als initiale Sippen am raschesten reagieren (inkl. die vegetative *Agrostis schraderiana*, die aber zunächst per Wind an den Standort gelangt). Strauchwüchsige *Salix*-Arten als weitere anemochore Großgruppe kommen in der mittleren Besiedlungsphase zum Tragen. Windverbreitete Arten überwiegen im vorliegenden Fall eines hochgelegenen Standortes auch daher, als sie aus allen Himmelsrichtungen eingetragen werden, also auch hangaufwärts. Hingegen stammen die ebenfalls in der ersten Besiedlungsphase bevorteilten Hydro- und Chamaechoren zunächst von höher gelegenen Standorten, da Wasser und Schnee als Transportagenzien der Schwerkraft folgen (z.B. Steinbrech-Gewächse: *Saxifraga div. spec.*).

Mit zunehmendem Sukzessionsalter gewinnen zoochore Arten an Bedeutung, die vor allem von tiefer gelegenen Standorten eingetragen werden. Dies gilt weniger für Epichore, die als Haft- oder Klettfrüchte schon frühzeitig von durchstreifendem Gams- oder Rotwild verbreitet werden. Jedoch spielen Endochore und vor allem Dysochore erst in der letzten der in Abb. 12 abgetragenen Phase eine größere Rolle. Im ersten Fall erfolgt die Verbreitung durch Säuger, Vögel und ferner Insekten, die das Gebiet neben der Querung schon nutzen, sich somit länger darin aufhalten und Fäkalien freisetzen (Kerne von *Juniperus*, *Lonicera* und *Vaccinium div. spec.*). Im zweiten Fall werden Samen zu Depots zusammengetragen, später aber vergessen (vor allem Arvensamen durch sibirische Tannenhäher, vgl. HOLTMEIER, 1993).

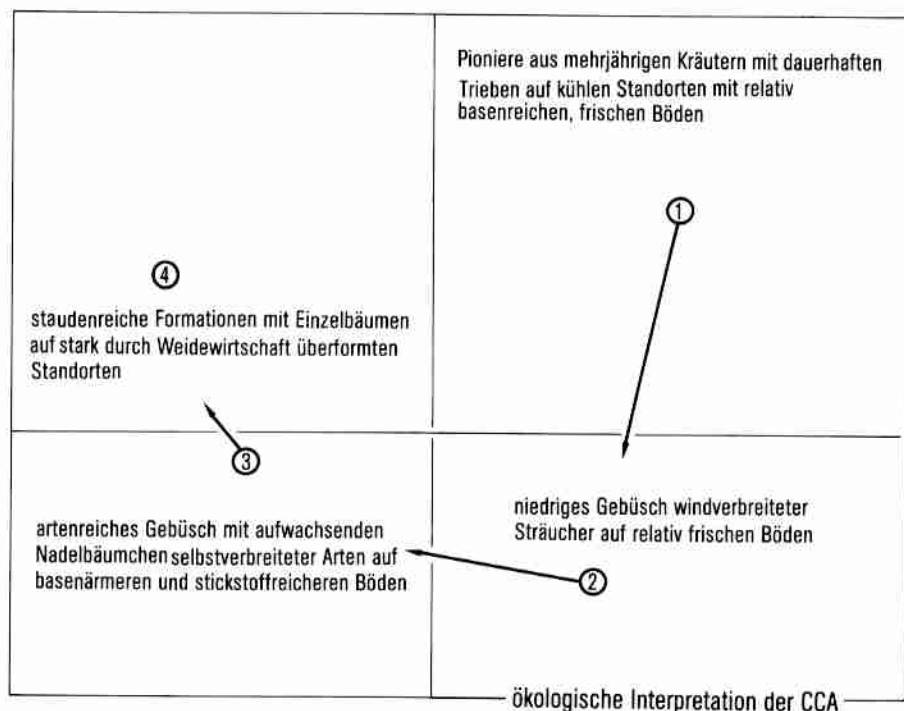


Abb. 11: Zusammengefaßte Interpretation des ökologischen Standortwandels im Verlauf von vier Sukzessionsphasen auf Grundlage der Abb. 9 und 10.

Compiled interpretation of ecological change of the sites within four phases of succession, based on fig. 9, 10.

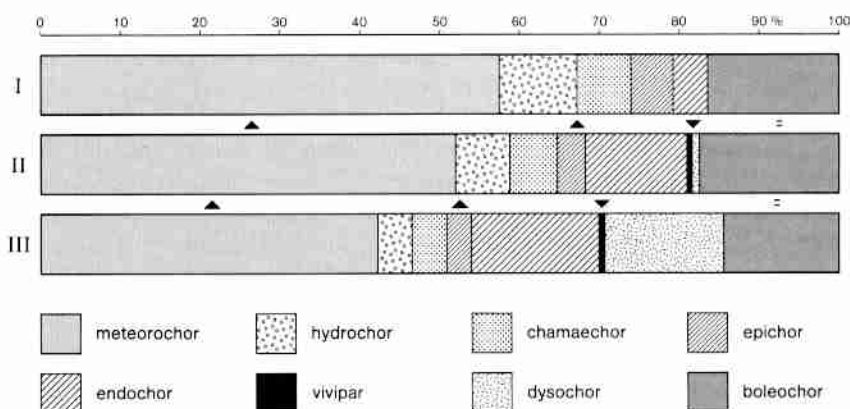


Abb. 12: Prozentuale Verteilung der Arten nach Ausbreitungstypen im Vorfeld des Tschierva-Gletschers, nach Deckungsgrad gewichtet. I = bis 12 Jahre, II = 12-90 Jahre, III = mehr als 90 Jahre eisfrei. Pfeile: Richtung der Zunahme

Proportional distribution of species of different types of expansion in the foreland of the Tschierva Glacier, weighted by values of coverage. I = up to 12 years, II = 12-90 years, III = more than 90 years exempt from ice. Arrows: direction of increase.

Das allmähliche Zusammentreffen von Pflanzen mit unterschiedlichen Ausbreitungsstrategien dürfte in den Übergangsphasen zwischen Initial- und Terminalstadium einen Artenboom auslösen. Andeutungsweise geht dies schon aus der Gegenüberstellung der Artenzahl typischer Bestände aus vier verschiedenen Sukzessionsstadien hervor (Abb. 13 und Tab 2). Bleibt zu überprüfen, inwiefern in Primärsukzessionen die Übergangsstadien, ähnlich wie bei zahlreichen Sekundärsukzessionen (RICHTER, 1989), eine besonders hohe Nischenvielfalt aufweisen.

Im ersten Beispiel eines niedrigen Sukzessionsalters sind erst 12 Arten etabliert, die insgesamt eine Überdeckung von 1-2% ergeben. Da diese Fläche fast ausschließlich von Steinen, Grus und Sand ähnlicher Farbe geprägt wird, ist von relativ einheitlichen mikrothermischen Verhältnissen auszugehen. Dies trifft insbesondere für die Maximaltemperaturen an der Bodenoberfläche zu, die ebenso wie in den anderen Beispielen gleichzeitig an 35 Stellen im m^2 -Raster erfaßt sind. Die Standardabweichung liegt hier mit 7,4 K deutlich unter den entsprechenden Werten der anderen Flächen (stets größer als 10 K; vgl. Tab. 2). Trotz eines recht hohen Durchschnittswertes zeigt die relativ große Amplitude von 32 K zwischen kältestem und wärmstem Wert (22° C bzw. 54° C), daß es zwischen größeren Steinen durch Schatteneinwirkung rasch abkühlen kann.

Im zweiten Standort haben sich neben Kräutern und Gräsern schon erste Salix-Sträucher etabliert. Die Deckung der Strauchschicht beträgt immerhin 7%, die Kraut- und Zwergstrauchschicht 9%, außerdem ist eine Überdeckung von 35% durch poikilohydre Moose und Flechten zu vermerken. Gerade letztere tragen dazu bei, daß die mittlere Temperatur an diesem Standort am höchsten liegt, da an acht von 35 Stellen die Werte 50°C übersteigen. Hier verhindern die ausgetrockneten Moose und Flechten einen latenten Umsatz der Strahlungsenergie und

sorgen somit für einen Heizeffekt. Aber auch die Standardabweichung ist an diesem Standort mit 11,1 K hoch, da unter den Büschen die niedrigsten Maxima bei 19°C liegen.

Ähnliches gilt für den mit 38 Arten besonders reichen dritten Standort, in dem neben verschiedenen buschförmigen Salices bereits erste Bäumchen vertreten sind; die Baumschicht beläuft sich hier auf 15%, die Zwergstrauchschicht auf 60%, während die Krautschicht nur noch 15% umfaßt. Die intensivere Strauchüberdeckung bedingt eine Verringerung der mittleren Maximaltemperatur (34°C). Jedoch bleibt die Standardabweichung hoch, da die Bodenoberflächentemperaturen über den nach wie vor bestehenden poikilohydrinen Flechten und Moosen bis zum absoluten Maximalwert von 61°C ansteigen, gleichzeitig die Tiefstwerte aber wieder unter 20°C liegen (Amplitude von 45 K).

Mit 21 Arten ist die floristische Vielfalt am letzten Standort wieder deutlich geringer. Dies hängt nun mit der nahezu geschlossenen Überschirmung und der zunehmenden Rohhumusproduktion der bestandsbildenden Koniferen zusammen. Durch die Überschattung ist die mittlere Maximaltemperatur auf einen relativen Tiefstwert von 24,7°C herabgedrückt, wobei anzumerken bleibt, daß nur noch an zwei Stellen mehr als 50°C, jedoch an 14 Stellen weniger als 20°C erreicht werden. Immerhin liegt die Amplitude noch immer recht hoch, da in dem allgemein schattigen Bestand Strahlungsflecken auf Rohhumus (geringe Wärmeleitfähigkeit) auftreten.

Nachdem nun zumindest bei den Bodenoberflächentemperaturen ein Beleg für eine artenfördernde Nischenvielfalt erkennbar wird, bleiben kurz entsprechende Zusammenhänge mit anderen Ökofaktoren aufzuhellen. Dies betrifft etwa die an die Verdunstungsrate des Oberbodens gekoppelte Bodenfeuchte. Hier läßt sich aus den Angaben in Tab. 2 ableiten, daß mit zunehmender Überschirmung und steigendem Humusgehalt die Bodenfeuchte im Mittel zunimmt und letztlich auch die Variabilität, da kleine unbewachsene Flächen selbst im letzten Stadium noch für Ausreißer sorgen. Die Humusanreicherung wird durch sinkende mittlere pH-Werte gekennzeichnet, die von pH 8,6 über 6,3 und 6,1 abfallen, im letzten Fall allerdings wieder auf pH 6,6 ansteigen. Für die pH-Werte läßt sich ebenfalls eine erhöhte Standardabweichung in den beiden Übergangsphasen belegen, so daß auch hier wieder ein Zusammenhang zur temporären Artenvielfalt besteht.

Tab. 2: Einige mikroklimatische Kennwerte von Tagesmessungen an einem Strahlungstag (3.-4.8.1992, Bodenoberflächentemperaturen) und Bodenfeuchtwerte auf den in Abb. 13 vorgestellten vier Standorten.

Sukzessionsalter	ca. 5	ca. 25	ca. 75	ca. 125 Jahre
Temperaturminimum	22,0°C	19,0°C	16,0°C	14,0°C
Temperaturmaximum	54,0°C	59,0°C	61,0°C	55,0°C
Temperaturamplitude 13.30 Uhr MEZ:	32,0 K	40,0 K	45,0 K	41,0 K
Standardabweichung	7,4 K	11,1 K	11,2 K	10,7 K
Temperaturmittel	37,5°C	40,2°C	34,2°C	24,7°C
Bodenfeuchtespanne	0,7-3,5%	2,2-7,6%	0,2-8,0%	3,5-29,0%
Bodenfeuchtemittel	2,6%	4,4%	4,9%	6,7%
Artenzahl	12	19	38	21

Bezeichnend für die Übergangsphasen zwischen erstem und letztem Sukzessionsstadium ist aber nicht nur die standortinterne Artenvielfalt, sondern auch die generelle Gesellschaftsvielfalt. Dies betrifft wiederum die dritte Phase zwischen dem 41. und 90. Rückzugsjahr im besonderen Maße, wie der Blick auf ein weiteres Klassifikationsergebnis zeigt (Abb. 14). Dieser auf einen Raum von rund 500 m Breite übertragbare Zeitabschnitt (Abb. 5) ist im Dendrogramm in allen Klassen vertreten: sowohl im linken als auch im mittleren und rechten Teil des Clusters treten Artengemeinschaften dieser Altersgruppe auf. Daraus erfolgt ein Hinweis auf das breite Gesellschaftsspektrum in diesem Bereich, wo nach Störungen wieder Ähnlichkeiten mit den Anfangsstadien auftreten (z.B. 9. Standort von links: 50 Jahre), aber auch weit fortgeschrittene Entwicklungsstadien vorkommen (z.B. 3. und 8. Standort von rechts: 65 bzw. 55 Jahre). Auch der gesamte mittlere Abschnitt, der etwas gleichförmigere Ähnlichkeitniveaus einnimmt, setzt sich aus verschiedenen Altersgruppen zusammen. Die Sukzession verläuft also keineswegs so gleichförmig, wie es beschriebene Idealvorstellungen oder das Schema in Abb. 11 erwarten lassen.

MORPHODYNAMISCHE EINFLÜSSE AUF DIE PFLANZENSUKZESSION UND DIE ZEIT DANACH: OPEN END?

Die häufige partielle Überformung des Gletschervorfeldes durch rückschreitende Erosion des Hauptbachs, durch Hochfluten in den Wildbächen, randliche Lawineneinwirkung oder partiellen Schneedruck verhindert eine gleichförmige Etablierung der Vegetation in gesetzmäßigen Sukzessionsschritten. Vielmehr sorgen Einbrüche mit regressiver Wirkung von Beginn an für eine Formationsheterogenität und ungleichmäßige Assoziationsbildung, die sich durch ein Nebeneinander verschiedener Altersstufen auszeichnet.

Aus geomorphologischer Sicht liegen die Prozesse für derartige Rückschläge auf der Hand: frische Akkumulationen von Stauch-, Grund- und Ablationsmoränen sind vor allem gegenüber Umlagerungsprozessen bei Hochfluten besonders anfällig. Im vorliegenden Fall kann dies infolge von schlagartigen Bachdurchbrüchen bei Gletscherstürzen in den Rosegsee erfolgen, noch häufiger aber nach sommerlichen Starkregen. Hier kommt es nicht nur zu kleinräumigen Verlagerungen, sondern im rektalen Bereich des ausgedehnten Verwilderungsbereiches auch zu rückwärtigem Einschneiden. Der Komplex der fluvioglazialen Aufschotterung greift auf diese Weise immer weiter in das Vorfeld ein. Die in Abb. 4 eingezeichneten Schotterflächen zwischen dem Moränenkomplex sind in Luftbildern aus den 50er Jahren noch kaum festzustellen und dehnen sich jährlich aus. Innerhalb der Moränenfelder sind die zahlreichen lokalen Umlagerungen als "trigger" für die Wege der Pflanzensukzession besonders wirksam.

In Anlehnung an REMMERT (1988) verursachen also Katastrophen bzw. Störungen gerade zu Beginn der natürlichen Sukzession eine gemischte Altersstruktur der Vorfeld-Vegetation. Solche Impulse haben in der Folgezeit zur Konsequenz, daß sie innerhalb der einzelnen Rückzugsstadien Kohortbestände verhindern, also kein synchrones Absterben alternder Bestände auftreten kann ("cohort senescence", MÜLLER-DOMBOIS, im Druck). Flächenhafte "stand-level dieback processes" dürften demnach für Primärsukzessionen auf vulkanischem Substrat typischer sein als auf Gletscher-Vorfeldern im Hochgebirge.

Dort erfolgt hingegen das Absterben von Einzelbäumen zu unterschiedlichen Zeiten und verursacht mosaikartige Lücken mit entsprechenden Mikrosukzessionen (Mosaik-Zyklus-Theorie nach REMMERT, 1991, entspricht in etwa einer "cyclic microsuccession" nach FORCIER,

1975). Ein Terminalstadium ist im Falle des Tschierwa-Vorfeldes noch nicht erreicht, wie die Ähnlichkeits-Unterschiede zwischen den ältesten Stadien und den etablierten Standorten in der Umgebung belegen (Abb. 8). Ob diese Situation auf eine sehr langsam fortschreitende Sukzession im Spätstadium zurückgeht oder auch auf Weideeinflüsse, bleibt hier unklar. Denkbar ist nach den Ausführungen zu den Störungseinwirkungen jedoch auch eine fortwährende Auflichtung auf dem Weg zum Terminalstadium, so daß letzteres schon vor einer Stabilisierung Lücken aufweist. Solche "treefall gap effects" (SHUGART, 1984) dürften die Ausbildung einer eindeutigen Schlußgesellschaft eher verhindern.

Bei regelmäßigen Störungen schon in frühen Sukzessionsstadien kann es bereits vorzeitig zur Ausbildung eines Art-Mosaik-Zyklus kommen. In Anlehnung an das jüngst beschriebene "carousel model" (VAN DER MAAREL et al., 1993) treten hier beständige Variationen in der Zusammensetzung mit periodischem bzw. episodischem Vorkommen und Verschwinden einzelner Arten auf. Bei der Betrachtung der überwiegend krautigen Pflanzen sind kleinere Umwälzungen einzubeziehen, wobei etwa das Umwenden einiger Steine u.U. bereits ein erneutes Karussell in Gang setzt.

Abb. 13 (nebenstehend): Pflanzenmuster auf vier Standorten unterschiedlichen Sukzessionsalters im Tschierwa-Vorfeld. Die Flächen dienten zugleich der Untersuchung zur Diversität der Bodenfeuchte, Bodenreaktion und Oberflächentemperatur (s.a. Tab. 2).

Plant patterns of four sites of succession of different age in the foreland of the Tschierwa Glacier. At the same time, the areas served for investigations in the diversity of soil moisture, acidity and surface temperatures (table 2).

Legende / Legend:

	Pinus cembra		Larix decidua
	Salix nigricans		Alnus viridis
	Salix helvetica, Salix spec.		Salix serpyllifolia
	Rhododendron ferrugineum		Lonicera caerulea
	Juniperus communis ssp. alpinus		Vaccinium gaultherioides

† Poa glauca, Poa nemoralis

† Poa alpina, Phleum alpinum

• Deschampsia flexuosa, Juncus trifidus

• Trifolium pallescens, Trifolium badium, Anthyllis vulneraria

• Sempervivum montanum, Sempervivum arachnoideum, Saxifraga paniculata

★ Epilobium fleischeri

Cerastium arvense ssp. strictum, Galium anisophyllum, * Helianthemum grandiflorum, Leontodon hispidus, Leontodon helveticus

* Thymus praecox ssp. polytrichus, Antennaria dioica, Hieracium pilosella

• Veronica fruticans, Euphrasia minima, Campanula cochleariifolia

* Saxifraga bryoides, Saxifraga aizoides

• Achillea moschata

• Biscutella laevigata, Solidago alpestris

• Flechten / Moose

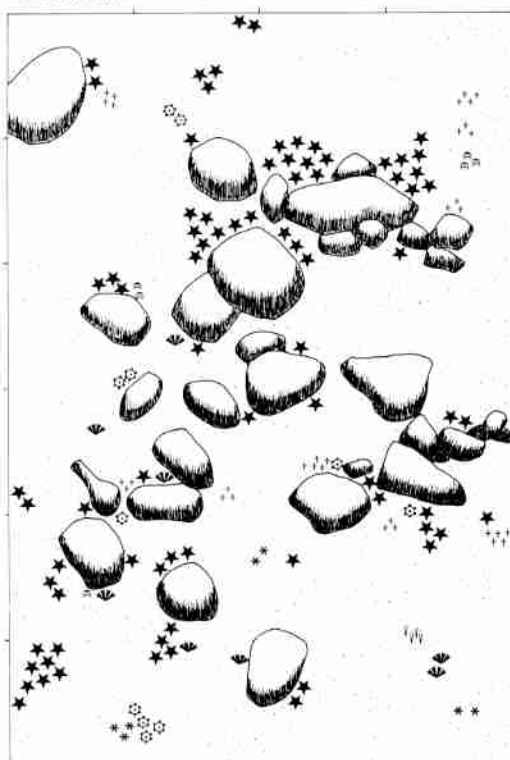
• Schotter

• Streu

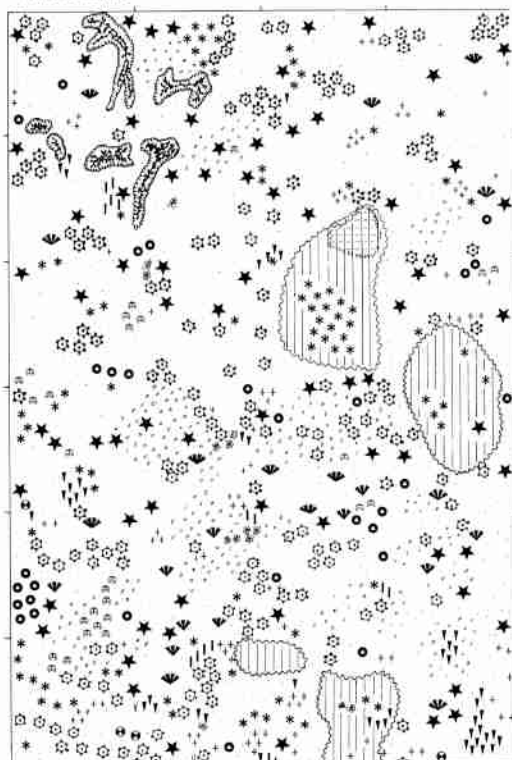
• Steine

• Stamm

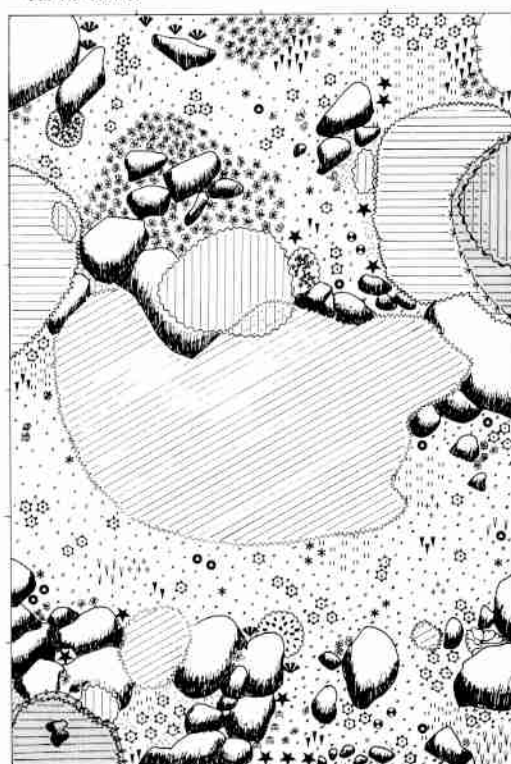
ca. 5 Jahre



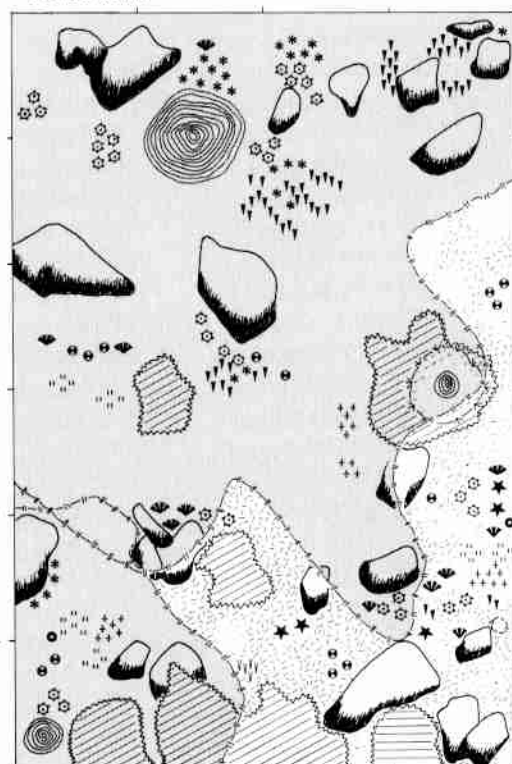
ca. 25 Jahre



ca. 75 Jahre



ca. 150 Jahre



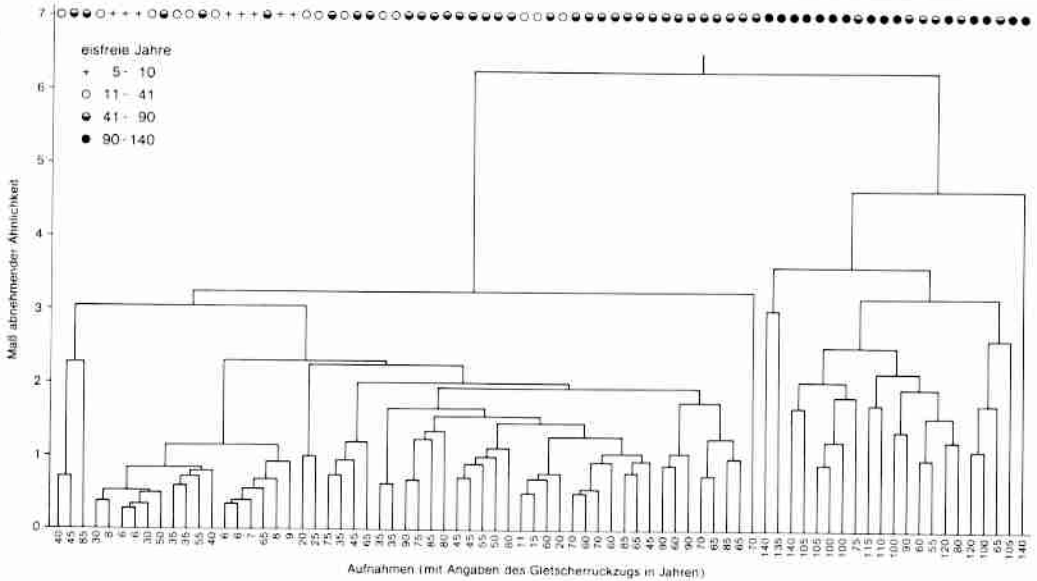


Abb. 14: Dendrogramm der Arten-Ähnlichkeiten der 76 Sukzessionsaufnahmen im Tschierwa-Vorfeld. Halbwegs ähnliche Gruppen lassen sich bei den Anfangsstadien links (= Kreuzchen) und bei den späten Stadien rechts (= Vollkreise) ausmachen. In den Zwischenstadien sind die Altersstufen (untere Zahlenwerte) stark vermischt.

Cluster of species similarity of the 76 plots of succession in the foreland. Note the fairly similar groups of the initial stages on the left side (= cross marks) and of the later stages (= black circles). The intermediate stages show a mixture of different ranks of age (years in numbers, below).

An dieser Stelle erscheint eine Abgrenzung des Mosaik-Zyklus-Modells langlebiger Pflanzengemeinschaften gegenüber kurzlebigen mit Karussell-Effekten angemessen. So könnte man für den ersten Fall davon ausgehen, daß in dichten Beständen viele Störungen abgefangen werden. Puffereffekte bestehen hierbei vor allem bei klimatischen Anomalien, da die Überschirmung für eine interne Steuerung mit Ausgleichsfunktion sorgt. Veränderungen verlaufen relativ zyklisch, da sie vor allem vom spezifischen Lebensalter gesteuert werden.

Demgegenüber bezieht sich bei etwas weiterer Begriffsfassung das Karussell-Modell auf Gemeinschaften mit vielen kurzlebigen Arten unterschiedlicher Störungsreaktionen. Die Puffereffekte gegenüber klimatischen Anomalien sind in offenen Beständen geringer. Da mit vorzeitigem Absterben einzelner Arten zu rechnen ist, verlaufen Veränderungen eher azyklisch. Entsprechende Theorien müßten jedoch durch weitere populationsökologische Studien untermauert werden.

Die im Begriff "Karussell" beinhaltet räumliche Rotation von Pflanzengruppen innerhalb einer Assoziation kann dagegen nicht als prinzipieller Unterschied gegenüber dem Mosaik-Zyklus-Modell gesehen werden. Auch bei Waldzyklen im Sinne von REMMERT (1991) dürfte eine Rotation bzw. eben ein Karussell andersartiger Baumgruppen auf größeren Lücken die Regel sein, wobei es sich hier jedoch wegen der längeren Verweildauer der Komplexe um eine vorübergehend andere Assoziation handelt. Demnach kann eine Sukzession unter natürlichen

Voraussetzungen nicht in eine stabile Terminalgesellschaft überleiten, sondern es bleibt auch weiterhin ein dynamischer Wechsel im Sinne der "zyklischen Mikrosukzessionen" erhalten.

So wie im Falle des Mosaik-Zyklus-Modells das Klimax-Konzept zu hinterfragen ist (vgl. BÖHMER, in diesem Heft), muß im Falle des Karussell-Modells das Nischen-Konzept neu beleuchtet werden: alle Arten dieser Pflanzengemeinschaft haben die gleiche Habitatsnische, etwa den "überspülungsgefährdeten Muldenbereich im Komplex der Ablationsmoräne". Die meisten dieser Arten sind kurzlebig und besitzen innerhalb oder auch außerhalb der Habitatsnische kleinere Regenerationsnischen, von wo aus sie sich ausbreiten können. Die Artenvariation resultiert aus der individuellen Fähigkeit, sich zu etablieren, zu reetablieren bzw. zu regenerieren. Sie machen dabei vom Nebeneinander jeweils vorteiliger Bedingungen in den Mikrostandorten und von komplexen raumzeitlichen Ausbreitungsstrategien Gebrauch (VAN DER MAAREL et al., 1993). Etabliert sich eine Kräuterflur mit mehr oder weniger hohem Strauchanteil zu einer angepaßten Spezialgesellschaft mit bleibender hoher Dynamik, so erscheint für sie der Begriff "Terminalstadium" nicht ganz treffend. Hierzu können etwa überdauernde Weidenröschen- oder Alpenlattich-Schotterfluren zählen (*Epilobietum fleischeri* oder *Adenostylo-Cicerbitetum*).

Ob ein Habitat-Karussell tatsächlich als solches fortlebt, hängt entscheidend von Nachbarschaftsentwicklungen im Einzugsbereich des Standorts ab. Sobald oberhalb gelegene Ökotope durch fortschreitende Sukzessionen eine weitgehende Versiegelung im Sinne von bannenden Gebüschern oder Baumstandorten erfahren, lassen auch die Karussell-Effekte im Einflußgebiet nach. In diesem Falle ist dann theoretisch von einem Einscheren in eine weiterführende Sukzession bis hin zu einem "Terminalstadium mit Mosaik-Zyklus" auszugehen, wie es etwa das mittlere Schema in Abb. 15 beschreibt. Hierzu können auch Grünerlen- oder Weidengebüsche (*Alnetum viridis* oder *Salicetum helveticae*) zählen.

Daß eine erhebliche Standort-Diversität gerade in labilen Hochgebirgsstandorten verbreitet ist, kommt nicht von ungefähr: hier liegen Bereiche erhöhter katastrophaler Einflüsse, so daß die Erforschung von Mosaik-Zyklen oder Karussell-Effekten im Hochgebirge Vorteile für das Gesamtverständnis erbringt. Dies gilt für Standorte verstärkter Abtragung noch mehr als für solche erhöhter Akkumulation. Gerade die Gunstlage des Tschierva-Vorfeldes im Waldgrenzökoton mit der daran gekoppelten Artenvielfalt (Abb. 7) dürfte eine rasche, gleichförmige Sukzession eher verhindern als begünstigen. Denn es ist davon auszugehen, daß ein größerer Samenpool mehr Variationsmöglichkeiten einer Gesellschaftsabfolge ermöglicht als ein kleiner.

Die zufälligen Spielvarianten (Abb. 15) der Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Tschierva-Vorfeldes machen deutlich, daß nicht nur geomorphologische Störfaktoren eine Vielzahl an Sukzessionswegen verursachen. Vor dem Hintergrund zahlreicher Wege mit verschiedenartiger Dynamik erweisen sich die von Geobotanikern bevorzugten Erhebungen auf Dauerquadratflächen als wenig hilfreich. Für die Sukzessionsforschung bietet sich bei Gletscher-Vorfeldern die aus geowissenschaftlicher Sichtweise entwickelte Methode der hier verwendeten "location-for-time-substitution" an, die bei Vegetationskundlern noch auf Skepsis stößt.

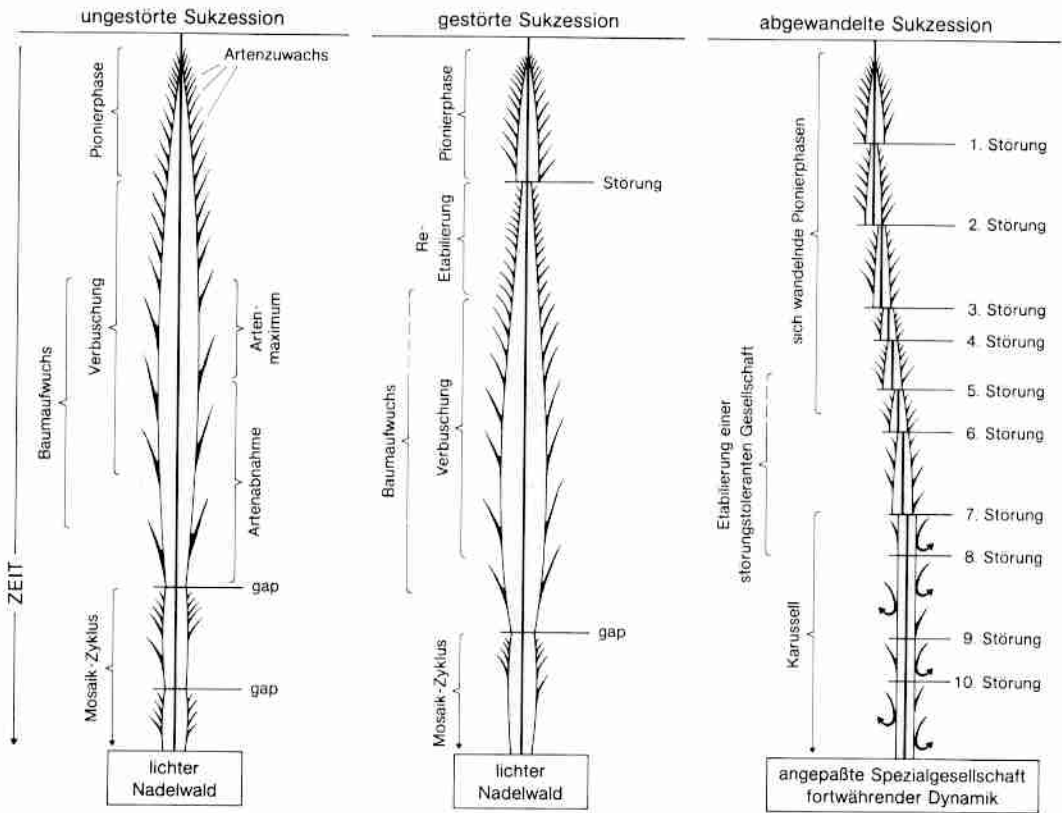


Abb. 15: (Nebeneinander verlaufende) Wege einer ungestörten Sukzession und zwei unterbrochener Sukzessionen: in der Mitte mit einmaligem Rückschlag und folgender Weiterleitung in ein Terminalstadium mit Mosaik-Zyklen; rechts ein häufig gestörter Standort mit Einmündung in ein Habitat-Karussell. Die Stärke der Linien deutet die Artenzahlveränderungen an.

Parallel running paths of undisturbed succession (left side) and of two interrupted successions: in the middle with a unique backstrike and sequent flow to a final stage with mosaic cycles; at the right a frequently disturbed stand with entrance into a habitat-carousel. The thickness of lines marks the alteration of species numbers.

Danksagung

Die Bearbeitung des floristischen Datensatzes mit Hilfe der MULVA- und CANOCO-Programmpakete ermöglichten Herr Dipl.-Biol. Florian Bemmerlein-Lux und Herr Dr. Hagen Fischer (beide Ifanos/Nürnberg; vgl. auch Kursskripte FISCHER und BEMMERLEIN-LUX, 1990). Ihnen sei an dieser Stelle für die bereitwillige Diskussion der Ergebnisse gedankt. Meiner Mitarbeiterin Gisela Baumann MA (San Pedro de Atacama/Chile) danke ich herzlich für die gemeinsame Datenerhebung und Datenverarbeitung.

LITERATUR

- AELLEN, M., versch. Jahre: Die Gletscher der Schweizer Alpen im Jahre (x). Auszug aus dem (x.) Bericht der Gletscherkommission der SNG. Die Alpen, Zürich
- BAUMANN, G., 1991: Untersuchungen zur Artenvielfalt und mikroklimatischen Vielfalt in verschiedenen Höhenstufen des Val Roseg. Unveröff. Magisterarbeit Inst. f. Geographie FAU, Erlangen, 83 S.
- ELLENBERG, H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, 989 S.
- ELLENBERG, H./KLÖTZLI, F., 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 48/4, S. 587-930, Zürich
- FISCHER, H./BEMMERLEIN-LUX, F., 1990: Multivariate Methoden in der Ökologie. Teil 1: Analysemethoden. Ifanos Kursskript, S. 1-133, Nürnberg
- FORCIER, L.K., 1975: Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science 189, S. 808-810, Washington D.C.
- GAMPER, B., 1986: Bernina mit Tschierva- und Roseggletscher. Kommentare zum Schweizerischen Schulwandbilderwerk, 51/212, Zürich, 40 S.
- GENSLER, H., 1978: Das Klima von Graubünden. Arbeitsber. Schweiz. Meteorolog. Zentralanst., 77, Zürich, 125 S.
- HOLTMEIER, F.K., 1967: Die Verbreitung der Holzarten im Oberengadin unter dem Einfluß des Menschen und des Lokalklimas. Erdkunde 21, S. 249-258, Bonn
- HOLTMEIER, F.K., 1993: Der Einfluß der generativen und vegetativen Verjüngung auf das Verbreitungsmuster der Bäume und die ökologische Dynamik im Waldgrenzbereich. Geoökodynamik XIV, S. 153-182, Bensheim
- JONGMAN, R.H.G./TER BRAAK, C.J.F./VAN TONGEREN, O.F.R., 1987: Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen, 299 S.
- KILGER, B., 1979: Die Sedimente am Eisrand des Roseggletschers (Graubünden, Schweiz). Univ.-Diss. Tübingen, 182 S.
- LANDOLT, E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. Rübel ETH 64, Zürich, 208 S.
- LÜDI, W., 1958: Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizeralpen. Flora 146, S. 386-407, Jena
- MÜLLER-DOMBOIS, D., 1994 (im Druck): Vegetation dynamics and the evolution of *Metrosideros polymorpha* in Hawaii. Phytocoenologia 24, Berlin/Stuttgart
- MÜLLER-SCHNEIDER, P., 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geobot. Inst. Rübel ETH 85, Zürich, 263 S.
- PAINE, A.D.M. 1985: "Ergodic" reasoning in geomorphology: time for a review of the term? Progress in Physical Geography 9, S. 1-15, London
- POTSCH, J., 1990: Klimatologische und vegetationskundliche Untersuchungen im oberen Val Roseg. Unveröff. Magisterarbeit Inst. f. Geographie FAU, Erlangen, 85 S.
- POTT, R., 1992: Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. Stuttgart, 427 S.
- REMMERT, H., 1988: Gleichgewicht durch Katastrophen. Aus Medizin und Forschung 1, S. 7-17, Weinheim
- REMMERT, H., 1991: Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht. Laufener Seminarbeiträge 5/91 (ANL), S. 5-15, Laufen/Salzach
- RICHTER, M., 1987: Die Starkregen und Massenumlagerungen des Juli-Unwetters 1987 im Tessin und Veltlin. Erdkunde 41, S. 261-274, Bonn

- RICHTER, M., 1989: Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung und zum Standortwandel auf mediterranen Rebbrachen. *Braun-Blanquetia* 4, Camerino/Bailleul, 196 S.
- SCHOLLENBERG, B., 1976: Moränenwälle im hinteren Rosegtal. Unveröff. Diplomarbeit Inst. f. Geographie Uni., Zürich, 88 S.
- SHUGART, H.H., 1984: A theory of forest dynamics. New York usw., 278 S.
- TER BRAAK, C.J.F., 1988: CANOCO - a FORTRAN program for CANONical Community Ordination by (p)artial (d)etrended (c)anonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis, Version 2.1. Wageningen, 95 S.
- TER BRAAK, C.J.F., 1990: Upgrade notes: CANOCO Version 3.10. Wageningen, 35 S.
- URFER-HENNEBERGER, C., 1970: Neuere Beobachtungen über die Entwicklung des Schönwetterwindsystems in einem v-förmigen Alpental (Dischmatal bei Davos). *Archiv f. Meteor., Geophys., Bioklimat. B* 18, S. 21-42, Wien
- VAN DER MAAREL, E., 1979: Transformation of cover/abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39, S. 97-114, Den Haag
- VAN DER MAAREL, E./SYKES, M.T., 1993: Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Vegetation Sc.* 4, S. 179-188, Uppsala
- WILDI, O./ORLOCI, L., 1990: Numerical exploration of community patterns. Den Haag, 124 S.
- WITTIG, R., 1991: Ökologie der Großstadtflora, Stuttgart, 261 S.