

# Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felschutt

Phytosoziologische Untersuchungen in den  
Glarner Alpen

---

Von der  
Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich  
zur Erlangung der  
Würde eines Doktors der Naturwissenschaften  
genehmigte

Promotionsarbeit

vorgelegt von  
**Heinrich Jenny-Lips**  
aus Glarus

---

Referent: Herr Prof. Dr. E. Gäumann  
Korreferent: Herr Prof. Dr. P. Jaccard

Nr. 593

---

Druck von C. Heinrich, Dresden-N.  
1930

*Die Schrift erscheint gleichzeitig in den Beiheften  
zum Botanischen Centralblatt Band XLVI. Abt. II. Heft 2/3. (1930.)  
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

# Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felschutt.

## Phytophysiologische Untersuchungen in den Glarner Alpen.

Von  
H. Jenny-Lips.

(Mit Tafel II und III und 25 Abbildungen im Text.)

### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort . . . . .	120
Einleitung. Methodik . . . . .	121
Allgemeiner Teil . . . . .	123
Erstes Kapitel.	
Entstehung und Eigenschaften der Schuttböden . . . . .	123
Zweites Kapitel.	
Besiedelung der Schuttböden . . . . .	133
Standort, Wuchsort und Keimort . . . . .	133
Morphologie und Anatomie der Schuttpflanzen . . . . .	136
Einteilung der Schuttpflanzen nach ihrer Wuchsform . . . . .	145
Die Pflanzengesellschaften der Schuttböden . . . . .	149
Spezieller Teil . . . . .	155
Drittes Kapitel.	
Klimatischer und geologisch-geographischer Überblick des engeren Untersuchungsgebietes . . . . .	155
Viertes Kapitel.	
Die Felschuttgesellschaften der Glarneralpen . . . . .	164
1. Die <i>Stipa calamagrostis</i> -Assoziation . . . . .	164
2. Die <i>Petasites paradoxus</i> -Assoziation . . . . .	180
3. Die <i>Thlaspi rotundifolium</i> -Assoziation . . . . .	203
4. Die <i>Leontodon montanus</i> -Assoziation . . . . .	224
5. Die <i>Arabis coerulea</i> -Assoziation . . . . .	229
6. Die <i>Oxyria digyna</i> -Assoziation . . . . .	242
7. Zusammenstellung der untersuchten Gesellschaften . . . . .	255

	Seite
Fünftes Kapitel.	
Die Sukzessionsverhältnisse der Felsschuttgesellschaften . . . . .	258
1. Allgemeines . . . . .	258
2. Weiterentwicklung der beschriebenen Gesellschaften . . . . .	265
a) Weiterentwicklung des Stipetum calamagrostidis . . . . .	265
b) Weiterentwicklung des Petasitetum paradoxi . . . . .	270
c) Weiterentwicklung des Thlaspeetum rotundifolii . . . . .	278
d) Weiterentwicklung des Arabidetum coeruleae . . . . .	284
e) Weiterentwicklung des Oxyrietum digynae . . . . .	286
3. Übersicht über die vom Felsschutt ausgehenden Sukzessionsserien	290
Zusammenfassung . . . . .	291
Literaturverzeichnis . . . . .	292

## Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde im Jahre 1922 auf Anregung von Herrn Dr. J. Braun-Blanquet und im Einverständnis mit Herrn Prof. Dr. C. Schröter begonnen. Ihre Vollendung hat sich dann aber infolge sehr starker beruflicher Inanspruchnahme lange hinausgezogen. Nur während der Sommerferien konnte ich jeweils sechs bis acht Wochen im Gebiet arbeiten und während der Frühlingsferien die notwendige Literatur verfolgen.

Um zu einem klareren Urteil über die Systematik der Felsschuttgesellschaften und ihre Abgrenzung zu kommen, schien es wünschenswert, auch Beobachtungen aus anderen Gebieten heranzuziehen. Zeitmangel stand aber der Ausführung weiter Reisen hindernd im Wege. Im Sommer 1925 konnte ich immerhin einige Tage mit Dr. Braun-Blanquet im Nationalpark zubringen. Im August 1926 machte ich einige Exkursionen an den Pilatus, und im Sommer 1928 bot eine Bergfahrt ins Adamello- und Brentagebiet Gelegenheit zu einigen Beobachtungen. Im Frühjahr 1929 endlich besuchte ich auf der Durchreise noch die großen Geröllhalden bei Tenay (Ain) im französischen Jura. So konnten immerhin einige Einblicke in die Verhältnisse eines größeren Gebietes gewonnen werden.

Bei der Ausführung meiner Untersuchungen konnte ich mich der weitgehenden Unterstützung durch meine Lehrer erfreuen. Herrn Prof. Dr. C. Schröter bin ich dankbar für die zahlreichen Anregungen und die uneingeschränkte Hilfe, die er mir während der Studienzeit und auch nachher noch in so weitem Maße zukommen ließ. Zu ganz besonderem Dank bin ich aber Herrn Dr. J. Braun-Blanquet verpflichtet. In zuvorkommender Weise stellte er mir seine ausgedehnten floristischen und soziologischen Kenntnisse zur Verfügung und gewährte mir Einsicht in seine zahlreichen Exkursionsnotizen. Ihm danke ich auch die Einführung in die pflanzensoziologische Methodik; die

vielen Exkursionen, die ich mit ihm in den Alpen und in Südfrankreich ausführen konnte, waren mir ein großer Gewinn. In Dankbarkeit gedenke ich auch der weitgehenden Unterstützung mit Literatur aus den Bibliotheken der Herren Dr. Braun-Blanquet, Prof. Dr. E. Rübél und Prof. Dr. C. Schröter sowie des Botanischen Museums der Eidgenössischen Technischen Hochschule, die mir jederzeit offenstanden. Zu Dank verpflichtet bin ich endlich auch der Kommission der Kantonsschule in Pruntrut und der Bernischen Unterrichtsdirektion, die mir in zuvorkommender Weise einen dreimonatigen Urlaub zum Abschluß der Arbeit gewährt haben.

## Einleitung. Methodik.

Die Pflanzen der Felsschuttböden mit ihren weitgehenden morphologischen Anpassungen sind schon lange gut bekannt. Die Pflanzengesellschaften aber, die sich aus ihnen zusammensetzen, haben bis in die neueste Zeit in den Gebietsmonographien eine sehr stiefmütterliche Behandlung erfahren (z. B. Amberg 1917; Baer 1918; Bolleter 1920; Guyot 1920; Dutoit 1924; Maire 1924; De Litardière et Malcuit 1926) und zwar auch in Arbeiten, in denen Wiesen- und Waldgesellschaften eingehend besprochen und umschrieben werden. Das mag davon herkommen, daß die soziologische Zusammengehörigkeit der in den Mengenverhältnissen stark wechselnden Siedelungen wenig auffällt, und daß die Einheitlichkeit ihrer Zusammensetzung erst beim Vergleich einer großen Anzahl von Aufnahmen hervortritt. Dann wurde offenbar, bewußt oder unbewußt, auf das scheinbare Fehlen der Konkurrenz ein allzu großes Gewicht gelegt. Erst Braun-Blanquet (1918 u. 1926), Lüdi (1921), Frey (1922) und Beger (1922) geben uns eingehende Beschreibungen einzelner Felsschuttgesellschaften, ihrer Zusammensetzung und ihres genetisch-dynamischen Verhaltens.

In der vorliegenden Arbeit sollen nun die Assoziationen der Schuttböden aller Höhenstufen eines größeren Gebietes systematisch untersucht und ihre Verbreitung so weit als möglich festgestellt werden. Eine eingehende Bearbeitung dieser Gesellschaften erscheint auch darum gerechtfertigt, weil sie eine sehr wichtige und in den Gebirgen weit verbreitete Gruppe von Pionierassoziationen darstellen. Mit ihnen beginnt sehr oft die Sukzessionsfolge der Assoziationen, die mit der Ausbildung der Klimaxgesellschaften einen gewissen Abschluß findet. Daß bei der Besprechung dieser edaphisch sehr stark beeinflussten Assoziationen die Autökologie der Arten stark betont wird, erscheint selbstverständlich.

Ferner soll im folgenden gezeigt werden, daß sich die bis jetzt fast ausschließlich an Wiesen-, Wald- und Sumpfgesellschaften erprobten Untersuchungsmethoden auch auf die organisatorisch stark abweichenden Felsschutt-Assoziationen anwenden lassen. Für die Vegetation der Dünen, die mit der des Schuttes sowohl ökologisch als organisatorisch gewisse Ähnlichkeit hat, ist

der Beweis schon von Kühnholz-Lordat (1923 u. 1928) erbracht worden, wenn auch in seinen Arbeiten die Assoziationen zu wenig scharf umrissen sind.

In der pflanzensoziologischen Methodik und Nomenklatur halten wir uns an die von Braun-Blanquet (1921, 1925 und besonders 1928), von Braun und Pavillard (1928), von Pavillard (1922, 1923, 1925) und von Koch (1926) entwickelten Grundsätze. Die Untersuchung der Einzelbestände (Assoziationsindividuen) erfolgte nach der sog. Schätzungs-methode. Dabei wurde auf einer beschränkten Probefläche die kombinierte Schätzung angewendet, bei der Abundanz und Dominanz zusammen gewertet werden; dazu gaben wir noch der Soziabilität eine besondere Zahl.

Den Untersuchungsmethoden und theoretischen Anschauungen der sog. Schule von Upsala können wir nicht folgen (vgl. Du Rietz 1921, 1924; Du Rietz, Fries, Osvald u. Tengwall 1920; Du Rietz u. Gams 1924). Sind schon für geschlossene Gesellschaften ihr Wert und ihre allgemeine Anwendbarkeit angezweifelt (z. B. Braun-Blanquet 1925; Koch 1926), so müßten die starren Methoden in den offenen Felsschutt-, Fels- und Dünenassoziationen vollständig versagen. Wird von der Assoziation nur das Vorhandensein mindestens einer sog. Konstanten verlangt, so müßten sicher zahlreiche Siedelungen einer unserer Gesellschaften getrennt und zu neuen Einheiten geschlagen werden, da sie sich häufig in den dominierenden Arten unterscheiden. Die auf die Konstanten aufgebauten, neuen Gesellschaften hätten außer der gemeinsamen Art wohl nur wenig Übereinstimmung. Welche Unzahl von z. T. sehr heterogenen Gesellschaften bei bloßer Berücksichtigung einer oder nur weniger dominierender Arten unterschieden werden müssen, zeigen deutlich der Reisebericht von Du Rietz (1924) und die Arbeit von Gams (1927). Leider wendet auch Lüdi in seiner neuesten Arbeit (1928) diese Arbeitsweise zur Fassung einzelner seiner Assoziationen an.

#### Bemerkungen zu den Tabellen.

Die Arten sind in den einzelnen Gruppen nach dem Grade ihrer Stetigkeit angeordnet. Stetigkeitszahlen konnten nur für das Thlaspectum gegeben werden, da für die anderen Assoziationen die Zahl der Aufnahmen nicht groß genug erscheint. Übergreifende Charakterarten sind in den Tabellen mit ! bezeichnet. Bei Arten, die außerhalb der Probeflächen, aber innerhalb des betr. Einzelbestandes vorkommen, sind Mengen- und eventuelle Soziabilitäts-werte in Klammern gesetzt. Sowohl in den Tabellen wie im Text gibt die erste Zahl Menge und Dominanz (kombiniert) und die zweite die Soziabilität an. Die Varietäten und Subspezies sind in den Tabellen durch ein vorgesetztes Kreuz † bezeichnet und die Arten der charakteristischen Artenverbindung gesperrt gedruckt.

Ist in den Ergänzungen zu den Tabellen nichts anderes bemerkt, so erhalten die dort angeführten Arten den Mengenwert + und die Soziabilität 1.

Bei den Angaben über den Boden (am Kopf der Tabellen) bedeuten B. = Blöcke, G. = Grobschutt, F. = Feinschutt, E. = oberflächlich und (E) = in der Tiefe gelegene Feinerde. Die vorherrschenden Bodenbestandteile sind fett gedruckt.

## Allgemeiner Teil.

### Erstes Kapitel.

## Entstehung und Eigenschaften der Schuttböden.

### 1. Die Entstehung des Felsschuttes.

Als Schutt bezeichnen wir vom anstehenden Gestein losgelöste Brocken der verschiedensten Dimensionen. Die Abtrennung einzelner Teile vom kompakten Fels geht überall da vor sich, wo er raschen und starken Temperaturänderungen ausgesetzt ist. Diese erzeugen im brüchigen Gestein feine Spalten. Dringt Wasser ein, so wirken besonders Temperaturschwankungen um den Nullpunkt sehr kräftig. Das in den Rissen gefrierende Wasser treibt die Felsstücke auseinander, so daß sie sich beim Auftauen voneinander trennen. Dieser Spaltenfrost ist besonders im Hochgebirge von sehr großer Bedeutung, indem dort zu jeder Jahreszeit nächtlicher Frost mit darauf folgendem Auftauen bei Tag auftreten kann.

Auch im Bereich von Pflanzenwurzeln kann der Fels gesprengt werden und zur Schuttbildung Anlaß geben. Ebenso können gesteinsbewohnende Algen den ersten Anlaß zur Abtrennung von Gesteinstrümmern darstellen.

Die losgelösten Schuttbrocken können an Ort und Stelle liegen bleiben, wenn die Felsoberfläche nicht oder nur wenig von der Horizontalen abweicht. Es entstehen so ebene Abwitterungsflächen oder schwach geneigte Abwitterungshalden. Die maximal mögliche Neigung der Abwitterungshalden ist abhängig von der Oberflächenbeschaffenheit und der tektonischen Lagerung des Gesteins. Auf treppenartig gestuften Schichtköpfen bleibt das lose Material bei größerer Neigung liegen als auf glatten Schichtflächen. Bei ebener Lage und plattigem Schutt scheint im Laufe der Zeit und besonders während der Schneeschmelze eine Sinterung einzutreten, wobei sich die einzelnen Brocken mehr oder weniger parallel auf ihre Schmalseite stellen (Gipfel des Zutreibistocks, am Ofen und anderwärts).

Am steilen Hang stürzen die losen Felsstücke in die Tiefe, entweder in großen Massen auf einmal (Bergsturz) oder in geringer Menge und während langer Zeiträume (Steinschlag). Bei dieser Massenbewegung folgen sie den im Fels vorhandenen Rinnen, die auch das der Tiefe zustrebende Wasser aufsucht. Am Fuße derselben lagern sie sich zu kegelförmigen Haufen, deren Spitze in der Steinschlagrinne liegt. In ihrem oberen Teil sind diese Ablagerungen oft stark vom Wasserzug beeinflusst. Wir bezeichnen den der Massenbewegung unterworfenen und durch sie verlagerten Schutt als Geröll und sprechen daher von Geröllkegeln und von Geröllhalden, wenn die Anhäufung auf größere Strecken hin gleichmäßig erfolgt oder benachbarte Geröllkegel zusammenfließen. Firbas (1924) gibt folgende Definition: Es „bedecken sich im Laufe der Zeit auf den trockenen Hängen einzelne, nicht allzustei Felspartien mit einer zusammenhängenden Bodendecke und bilden so im Verein mit den treppenförmigen, an und für sich bodenbedeckten Felsabsätzen die Schutthalden“. Diese Definition bezieht sich also auf Abwitterungs- und nicht auf Schutthalden.

Die Fortbewegung des Schuttes kann natürlich auch durch Wasser, Schnee und Eis geschehen. Wir bezeichnen dies als Massentransport. Dadurch werden Geschiebeflächen, -kegel und -halden angehäuft oder Moränen aller Art. Je nach seinem Ursprung bezeichnen wir das abgelagerte Material als Lawinen-, Wildbach-, Moränengeschiebe oder -schutt. Hierher sind wohl auch die durch das sog. Bodenfließen entstandenen Schuttalagerungen zu zählen (vgl. Frödin 1918).

Form und Größe der Trümmer hängen in weitgehendem Maße von den petrographischen Eigenschaften des schuttbildenden Gesteins ab. Aber auch die Fallhöhe des Gerölls, Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse und Schneebedeckung mögen von einem gewissen Einfluß sein.

## 2. Die Ablagerung des Schuttes.

Die Ablagerung des Gerölls und des Geschiebes findet nach ganz bestimmten Gesetzen statt. Diese wurden vor allem erforscht von Albert Heim (1874), Piwowar (1903), Heß (1909) und Quarles (1909). Das erste Stadium ist das des *tätigen Schuttes* (*pierrier actif*; Quarles). Durch Zufuhr neuen Materials nimmt die Schuttmenge noch zu. Die Spitze der Schuttkegel steigt immer höher am Hange hinauf. Benachbarte Kegel können an ihren Rändern miteinander verschmelzen. Nur zu oberst, nahe am Fels, bleibt oft noch zwischen den nackten Kegelspitzen ein kleines Dreieck der ehemaligen Vegetation erhalten (s. Bild I, Tafel II). In der entstehenden Schutthalde zeigt eine geringe Depression mit meist größerem Material die Verbindungsnaht an. Während des Wachstums findet eine ungefähre Sonderung der Gesteinsbrocken nach ihrem Durchmesser statt. Je schwerer sie sind, um so größer ist ihre Energie und um

so weiter nach unten rollen oder fliegen sie. Je weiter wir gegen den Gipfel des Kegels ansteigen, um so feiner werden die Trümmer.

Die Aufschüttung erfolgt unter einem bestimmten maximalen Böschungswinkel, der immer geringer ist als die maximale Neigung des festen Felsens. Die Profilinie ist nach Piwowar konkav, im obersten Achtel etwas zu steil, in den untersten beiden Achteln dagegen zu flach. Die Mittellinie der Geröllkegel ist um  $2^{\circ}$ — $4^{\circ}$  steiler als die seitlichen Mantellinien. Quares gibt für tätige Geröllhalden an, daß sie in ihrem obersten Teil etwas flacher sind als tiefer unten. Nach meiner Beobachtung tritt dies für echte, stark tätige Geröllhalden zu, wenn sie von einer einheitlichen Felswand überragt werden. Der oberste Saum ist vor Steinschlag geschützt, so daß das Gefälle sich dort ausgleichen kann. Bei tätigen Geröllkegeln an der Ausmündung von Steinschlagrinnen ist der oberste, tätigste Teil in der Tat der steilste. Weshon Piwowar und Heß hervorheben, hängt der maximale Böschungswinkel von der Bruchart des Gesteins ab. Je eckiger, rauher und grobkörniger der Schutt ist, mit um so größerer Steilheit kann er sich ablagern; denn durch diese Eigenschaften wird die Reibung der Trümmer aneinander stark vergrößert. Genaue Angaben über die Neignungsverhältnisse finden sich in der Arbeit von Piwowar. Daraus gehen Schwankungen des Mittelwertes zwischen  $36^{\circ} 51'$  (kristallin-körnige, massige, eckige Silikatgesteine) und  $27^{\circ} 41'$  (Tonschiefer) hervor.

Der Wassergehalt ist von sehr großem Einfluß auf den Böschungswinkel des Schuttes, indem durch starke Feuchtigkeit dessen innere Reibung bedeutend vermindert wird. Schon Heim (1882) betont, daß Schuttrutschungen vor allem bei nassem Boden stattfinden und zwar oft bei geringer Neigung, die ein Rutschen des trockenen Schuttes nicht erlaubt. Aus diesem Grunde sind vom Wasser angehäufte oder oft davon durchtränkte Schuttablagerungen immer bedeutend weniger steil als trockene Geröllkegel. Ihre Neigung ist infolge der leichten Beweglichkeit auch immer viel ausgeglichener. Heim (1874) gibt für die nicht trockenen Schuttkegel der Wildbäche und Flüsse eine Neigung von  $3^{\circ}$ — $30^{\circ}$ , die aber  $5^{\circ}$ — $10^{\circ}$  gewöhnlich nicht überschreitet. Von besonders großem Einfluß ist die Durchnässung auf leicht verwitternden, tonig-mergeligen und schiefrigen Schutt, wie manche Verrukano- und Bündnerschiefer. Nach Piwowar wird bei diesen letzteren der Böschungswinkel bei hohem Wassergehalt um  $7^{\circ}$  herabgesetzt. Bei Tonschiefern wirkt das tonige Verwitterungsmaterial geradezu als Schmiermittel, so daß solche Schutthalden besonders nach Neuschneefall und starkem Regen sehr beweglich werden. Die Undurchlässigkeit des Untergrundes begünstigt dann noch das Bodenfließen, ähnlich wie es eine gefrorene Bodenschicht tut.

So beobachtete ich 1925 in den Tonschieferhalden des Martinsmaad, wie sich an verschiedenen Stellen starke Anrisse von 50 bis 100 cm Tiefe und bedeutender Ausdehnung zeigten. Einer derselben, in einer Halde von  $32^{\circ}$  Neigung, hatte eine Oberfläche

von etwa 50 qm. Der ausgebrochene Schutt lag etwa 20 m weiter unten und war tief aufgewühlt. Die Vegetation der abgerutschten Masse war natürlich fast vollständig zerstört, begraben, zerrissen und zerquetscht. Immerhin hatten einige Arten selbst so tief einschneidende Eingriffe ohne sichtbare Schädigung ausgehalten. Stöcke von *Doronicum grandiflorum*, *Achillea atrata* und *Saxifraga aizoides* mit fast vollständig entblößten und zum Teil stark zerrissenen Wurzeln blühten und fruchteten fröhlich weiter. Zwei Jahre später, im Herbst 1927, war von den Anrissen nicht mehr viel zu sehen, und die Pflanzenwelt hatte von dem entblößten Boden schon wieder Besitz ergriffen.

In einer Schutthalde macht sich übrigens jeder Anriß in immer weiter um sich greifender Ausdehnung bemerkbar. Berghalb entstehen infolge Überschreitens des maximalen Böschungswinkels kleinere Einstürze, die nach oben weiterfressen und nach und nach flacher werden. So verringert sich die Neigung der Halde immer mehr, wenn die Materialzufuhr aufgehört hat. Überall stürzen Steine zur Tiefe und schaffen für neue Bewegung Platz. Die tätige Schutthalde ist in den Zustand der beweglichen Schutthalde übergetreten (pierrier mobile; Quarles). Ihre Steilheit wird immer geringer und nähert sich dem maximal möglichen Werte des wässeresättigten Schuttes. In der nun entstehenden ruhenden Schutthalde (pierrier fixe; Quarles) sind die Bestandteile natürlich nicht absolut ortsfest, sondern können durch äußere Einflüsse immer wieder aus ihrer Lage gebracht werden. Aber Massenbewegung infolge der Schwerkraft hat aufgehört. Die Oberflächenveränderungen sind gewöhnlich so unbedeutend, daß die Vegetation Zeit findet, den Schutt vollständig zu überziehen und die Trümmer festzulegen. Je rascher sich eine Schutthalde berast oder bewaldet, um so weniger weicht ihre Böschung von der der tätigen Halde ab. So stellt Piwowar fest, daß bei Kalkgesteinen der Unterschied der Steilheit zwischen nackten und bewachsenen Geröllkegeln viel geringer ist als bei den schwer verwitternden, vegetationsfeindlichen Graniten und Gneisen. Bei den sehr leicht zerfallenden Tonschiefergeröllen ist allerdings der Unterschied gewöhnlich ziemlich bedeutend. Die starke Beweglichkeit und Durchfeuchtung rufen einer Verflachung, noch bevor ein vollständiger Vegetationsschluß möglich ist.

Aus diesen Überlegungen heraus ergibt sich auch die ungünstige Beeinflussung von Geröllhalden durch Beweidung. Auch bei ruhenden Halden wird durch den Tritt des Weideviehs immer wieder eine Verlagerung der Gesteinsbrocken bewirkt. Dazu kommt noch eine Behinderung der Vegetation durch das Abweiden der Triebe und das Austreten der unterirdischen Organe. Bei intensivem Weidgang können dadurch an steilen Lagen schon vorhandene Vegetationsinseln überdeckt und vollständig zerstört werden. Dies läßt sich an manchen Orten des Glarnerlandes leicht feststellen, so am Oberblegisee und auf der Sandalp.

Eine Umkehr in der Entwicklung der Schuttböden kann auch durch äußere Kräfte eingeleitet werden. Ich denke hier z. B. an

die im Hochgebirge häufigen Windanrisse, wo mit der Zeit, bei geringen Reliefveränderungen, gänzlich beraster Schutt entblößt werden kann und die Feinerde verloren geht. Das läßt sich z. B. am Richetlipaß, auf dem Ofen und am Zutreibistock beobachten. Auf Vordersand wird eine vollständig überwachsene und als Weide benutzte Geröllhalde an ihrem Fuße vom Sandbach angeschnitten. Das Nachstürzen von Wald- und Rasenflecken greift immer weiter um sich. An mehreren Stellen sind so mitten im Weidegebiet sehr bewegliche Geröllhalden entstanden, auf denen sich die Pionierassoziationen des Schuttes angesiedelt haben.

### 3. Die Feinerde der Schuttböden.

Durch die rein mechanische Verwitterung werden die Schuttbrocken in immer kleinere Gesteinsstücke zerlegt. Immerhin soll dabei eine gewisse untere Grenze nicht überschritten werden (Heß 1909), die von Gesteinsart und Klima abhängt.

Nach der Größe der Trümmer unterscheide ich mit Schröter (1926) die folgenden Kategorien:

1. Fels;
2. Blöcke, bis herab zu 25 cm Durchmesser;
3. Grobschutt, von 25 bis 2 cm Durchmesser;
4. Feinschutt, von 20 bis 2 mm Durchmesser;
5. Sand, von 2 bis 0,25 mm Durchmesser, und
6. Ton mit unter 0,25 mm Durchmesser.

Als Feinerde bezeichne ich mit den Bodenkundlern alle Bodenbestandteile, die durch das 2 mm-Sieb gehen. Auf sie beziehen sich im folgenden alle Analysenresultate, wenn nichts anderes bemerkt ist. Sie ist wahrscheinlich für die Pflanzen das maßgebende Nährsubstrat. Dabei soll aber nicht behauptet werden, daß die gröberen Bodenbestandteile, das sog. Bodenskelett, ohne Einfluß auf die Vegetation seien. Diese wirken nicht nur auf die Durchlässigkeit für Wasser und Luft, sondern auch chemisch, wie z. B. Kalkbrocken in sonst kalkfreier Erde durch Ermöglichung einer Kalkflora beweisen. Wenn aber in einem Schuttboden keine oder nur ungenügend Feinerde vorhanden ist, so kann höhere Vegetation davon nicht Besitz ergreifen: Keim- und Wurzelorte fehlen. Die relative Oberfläche von Grob- und Feinschutt ist so gering, daß darin weder genügend Nährstoffe freigemacht noch das nötige Wasser zurückgehalten werden können. Eine solche feinerdefreie Kalkgeröllhalde jungen Datums liegt zu oberst in den Beckenen. Sie trägt nicht eine einzige Gefäßpflanze. Rechts und links davon sind die älteren Geröllhalden von zahlreichen Arten besiedelt, die in der reichlichen Feinerde genügend Nahrung finden. Ähnliches sehen wir auf den schwer verwitternden Geröllrollen des Rötidolomits.

Nach ihrer Herkunft können wir an Ort und Stelle gebildete Feinerde von der von einem andern Entstehungsort herstammenden unterscheiden. Die mineralische autochtone Feinerde entsteht durch Gesteinszertrümmerung. Diese wird besonders

hervorgerufen durch Temperaturänderungen, durch Sturz und gegenseitige Abnützung der Trümmer. Ihr Einfluß darf aber, besonders bei dichten, splittrig brechenden Kalken und Graniten nicht allzuhoch angeschlagen werden. Bei leicht verwitterbaren, eugeogenen Gesteinen können sich dagegen große Mengen Sand oder Ton bilden, wie Tonschiefer und manche Formen des Verukano zeigen.

Von viel größerer Bedeutung als die mineralische ist die autochthone Feinerde organischen Ursprungs, indem auf den Schuttböden viele starke Humusbildner gedeihen. Wir nennen hier nur *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Salix retusa*, *Saxifraga androsacea*, *Dryas octopetala*, *Arctostaphylos uva ursi* und *Erica carnea* auf Kalk, *Carex curvula*, *Luzula spadicea*, *Saxifraga Seguieri* und *Chrysanthemum alpinum* auf kalkfreiem Schutt. Im Boden fristen Spinnen, Asseln, Insekten und Würmer ihr Leben. Durch Zersetzung und Humifizierung der abgestorbenen Lebewesen kommen organische Bestandteile in den Boden. Der Einfluß starker Humusbildner auf die Entwicklung der Vegetation kann sehr bedeutend sein, wie wir vor allem im Abschnitt über die Sukzessionsverhältnisse auf Schutt sehen werden.

Die ortsfremde, allochthone mineralische und organische Feinerde ist gewöhnlich von sehr großer Bedeutung. Wind und Wasser besorgen ihren Transport. Schon lange war man durch Beobachtungen der Staubablagerungen auf Schnee und Eis auf sie aufmerksam geworden. Aber erst Jenny (Braun u. Jenny 1926) hat den Flugstaub zur Untersuchung herangezogen und im Val Clouza einen gewaltigen jährlichen Staubniederschlag festgestellt, wovon bis ein Drittel Kalkkarbonat sein kann. Für unser Gebiet mit seinen zahlreichen nackten Böden, die dem Wind Gelegenheit geben, sich mit Staub zu beladen, dürften ähnliche Werte zu erwarten sein. Gewiß werden auf den Schutt- und Geröllflächen nicht so große Flugstaubmengen liegen bleiben wie im geschlossenen Regenmesser oder im Vegetationsteppich. Doch sind auf der unebenen Oberfläche des Schuttes zahlreiche windgeschützte Löcher und Ecken, wo das feine Material zurückgelassen wird.

Bei Bergstürzen auch nur kleinen Ausmaßes können große Staubmassen in weitem Umkreis zerstreut werden. Einen schönen Beweis davon erhielt ich am 10. September 1926: Von der hinteren Sandalp herkommend fand ich das gesamte Gebiet von Vorder- und Sandalp von einem dichten Staubmantel bedeckt, der sich bis gegen den Limmernbach hin erstreckte. Von der Höhe des „Lauben“ auf der linken Talseite bis hinauf zu den untersten Felswänden des rechtsseitigen Hanges, d. h. auf einer Fläche von etwa 150 ha, lag die 1—2 mm mächtige Staubschicht. Zwei Tage vorher hatte sich am Zutreibistock eine kleine Felspartie losgelöst; ihre Trümmer waren aber nicht einmal über das breite Grasband des „Lauben“ hinausgelangt. Trotzdem wurde der ganze vordere Teil des Sandalpkessels in eine dichte Wolke von Kalkstaub gehüllt, den eine leichte südliche Luftströmung etwas talaus trieb. Wäre am Abend des 10. September nicht ein starker Gewitterregen gefallen, so

hätte die Alp entladen werden müssen; denn das Vieh fraß das bestaubte Gras nicht mehr.

Als Transportmittel für die Feinerde spielt auch das Wasser eine große Rolle. Auf Fels und Schnee abgelagerter Staub wird in die Tiefe geschwemmt. Anrisse in geschlossenen Vegetationskomplexen bieten Anlaß zur Verschwemmung von Feinerde. Die Traufzone am Fuße von Felswänden zeigt fast immer eine bedeutende Anreicherung humoser Erde. Im Verein mit geringerer Beweglichkeit und verbesserter Wasserbilanz kann diese Erscheinung Anlaß zu einer besonderen Ausbildung der Schuttvegetation geben. Wird aus Wald oder Rasen humose Feinerde weggetragen und im Schutt abgelagert, so erhöht sich die Besiedlungsmöglichkeit desselben bedeutend. So beobachtete ich am Vorderglärnisch grobes, wenig bewegliches Kalkgeröll, das bis in 25 cm Tiefe fast frei von Feinerde war. Ein äußerst armes *Thlaspeetum*-Fragment fristet darin ein kümmerliches Leben. Nur wenige Meter daneben liegt dasselbe Geröll unter einem größeren geschlossenen Rasenfleck (*Sempervivretum*). Schon in 5 cm Tiefe fand ich in diesem reichlich dunkle Feinerde. Dieselben Arten bilden ein ziemlich geschlossenes *Thlaspeetum* mit zahlreichen Rasenpflanzen. Lawinen- und Wildbachschuttkegel danken ihren sehr großen Feinerdegehalt der reichlichen Zufuhr von Erde durch Grundlawinen und Bäche. Durch das Schmelzwasser kann die Feinerde aus einer Lawinenablagerung weit herum im Schutt verteilt werden.

Die Feinerde wird ursprünglich an der Oberfläche des Schuttes abgelagert. Rieselndes Wasser schwemmt sie nach und nach in die Tiefe. Bricht sich aber seine lebendige Kraft am Widerstand der Gesteinsbrocken, so bleibt die Feinerde auf der Oberseite derselben liegen. Sie bildet, je nach Menge, mehr oder weniger reichliche und große, unzusammenhängende Häufchen. In grobblockigem Schutt wird sie bis in 30—40 cm Tiefe eingeschwemmt. Bei schiefrigen Gesteinen und Feinschutt finden wir sie schon nahe der Oberfläche. Aus diesen Verhältnissen heraus erklärt sich ein Bodenprofil, das wenigstens für echte Gerölle charakteristisch ist. Wir unterscheiden:

- a) Die obere Steinluftschicht (im folgenden einfach Steinluftschicht genannt) von wechselnder Mächtigkeit und mit sehr spärlicher Feinerde. In ihr entwickeln sich nur streckungsfähige Teile der Pflanzen, Stengel, Wurzeln und Knospen. Für die Ernährung der Gewächse ist sie nur indirekt von Bedeutung durch Herabsetzung der Verdunstung aus der Feinerdeschicht. In ihrem mechanischen Einfluß ist sie aber unbedingt zum Boden zu rechnen.
- b) Die Feinerdeschicht (Wurzelzone), deren wurzelbare Erde für die Ernährung und Festigung von Wichtigkeit ist. Sie ist meist nur lückenhaft von der Feinerde erfüllt. In ihr entwickeln die Pflanzen ihre hauptsächlichsten Absorptionsorgane.

- c) Die untere Steinluftschicht. Sie ist oft frei von Feinerde oder sehr arm daran. Sie enthält immer nur wenig Humus. In diese Schicht versenken Arten mit langen Wurzeln und Rhizomen ihre Verankerungsorgane. Sie ist nicht immer deutlich entwickelt und geht meist allmählich in die Feinerdeschicht über.

Die im Geröll abgelagerte Feinerde bleibt nicht ruhig liegen, sondern wird, vor allem durch fließendes Wasser, immer weiter bergab getragen. So kommt es, daß die untersten Teile einer Geröllhalde gewöhnlich mehr Feinerde führen als die oberen. An diesen länger befeuchteten Stellen bilden sich oft auch besondere Pflanzengesellschaften aus. In der subalpinen und der unteren alpinen Stufe entwickelt sich hier die sog. Karflur, eine Vegetation, in der hochstengelige, großblättrige Kräuter und Stauden aus den Familien der Ranunculaceen, Umbelliferen und Kompositen dominieren. In der oberen alpinen Stufe finden hier vor allem *Doronicum grandiflorum* und *Cirsium spinosissimum* günstige Lebensbedingungen.

Auf bewachsenem Schutt stellen die Pflanzen ein Hindernis für die Auswaschung der Feinerde dar. Mit einem dichten Wurzel- und Triebgeflecht halten sie dieselbe fest. Palisadenartig aufstrebende Stengel brechen die Kraft des rieselnden Wassers; dichte Horste und Polster begünstigen die Ansammlung von Erde, so daß neue Arten bessere Keimbedingungen finden.

In ihren chemischen und physikalischen Eigenschaften hängt die Feinerde der Schuttböden weitgehend von der Natur des Gesteins ab. Der Humusgehalt der autochtonen wurzelbaren Erde ist sehr gering. Er kann aber durch Einschwemmung und durch die Tätigkeit der Organismen sehr stark erhöht werden. Bei der Humusbestimmung habe ich die von Wiegner (1926) empfohlene Oxydationsmethode mit Bichromat angewendet. Der Kalkgehalt, den ich mit dem Passonapparat bestimmte, wechselt je nach der Art des Muttergesteins und je nach dem Entwicklungszustand der Vegetation. Verrukano und Taveyannazsandstein liefern meist kalkfreie Böden. Bei den übrigen Sedimentgesteinen konnte ich Werte von bis über 90 % bestimmen. Im Laufe der Zeit sinkt der Kalkgehalt der Feinerde besonders infolge der Auslaugung und der Humusanhäufung. Er kann sich dann auch auf ursprünglich kalkhaltigem Gestein dem Werte Null nähern. Eine Analyse des Bodenskeletts gibt uns etwa Aufschluß, warum wir auf kalkfreier Feinerde vereinzelte Kalkpflanzen finden. Der Säuregrad der Feinerde ist auch auf kalkfreiem Schutt sehr gering, wie es sich für einen Rohboden nicht anders erwarten läßt. Ich bestimmte die Wasserstoffionen-Konzentration meiner Böden mit dem Ionoskop des Schweizerischen Serum Institutes in Bern. Für die Verrukanorohböden ergaben sich Werte von pH 6,8 bis pH 5,9. In Kalkschutt reagierte die Feinerde immer annähernd neutral bis leicht basisch. Die Werte schwankten zwischen pH 7,3 und pH 6,8 (vgl. auch Jenny 1925).

#### 4. Die Wasserbilanz der Schuttböden.

Bei oberflächlicher Betrachtung sind wir leicht geneigt, die Schuttböden, besonders die Geröllhalden, als trockene Standorte anzusehen. Hohe Sonnentemperaturen infolge starker Rückstrahlung und oberflächliche Erhitzung des Gerölls bestärken uns noch in dieser Ansicht. Tatsächlich scheint auf Kalkgeröll schon wenige Stunden nach Beendigung des Regens keine Spur Wasser mehr vorhanden zu sein. Als psychologisches Moment mögen zu dieser Auffassung noch die Schattenlosigkeit und Vegetationsarmut beitragen. Demgegenüber konnte ich feststellen, daß im allgemeinen die Schuttböden nicht allzu ungünstig für die Wasserversorgung der Pflanzen sind. Dies betonen übrigens auch schon Schröter (1895, 1908, 1926) und Heß (1909). Ebenso scheinen mir die Messungen von Saugwerten durch Ursprung (in Schröter 1926) auf die mesophilen Eigenschaften der Schuttböden hinzuweisen. Ursprung fand folgende Werte, deren Größe mit der Schwierigkeit der Wasserversorgung zunimmt:

Sauerwiese . . . .	60	Geröll . . . . .	106
Alpenwiese . . . .	80	Felsspalte . . . .	121
		Humusband . . . .	123

Für die Beurteilung der Wasserversorgung der Geröllpflanzen haben wir eine große Anzahl von Faktoren zu berücksichtigen, die zum größten Teil nur wenig untersucht sind. Eine große Rolle spielen die physikalischen Eigenschaften des Bodens, Beschaffenheit und Wasserführung des Untergrundes, Menge und zeitliche Verteilung der Niederschläge, Verdunstung von der Bodenoberfläche usw. (vgl. Lundegårdh 1925).

Für die Schuttböden scheinen mir die Verhältnisse folgendermaßen zu liegen: Sie sind mit ihren einzelnen Feinerdehäufchen, als Ganzes genommen, nur von geringster wasserhaltender Kraft. Ein aufsteigender Wasserstrom ist ausgeschlossen. So kann das in einiger Tiefe liegende Kapillarwasser nicht an die Oberfläche gelangen und verdunsten. Der Wasserverlust einer Gerölloberfläche ist auf diese Weise verhältnismäßig sehr gering. Natürlich sinkt das Niederschlagswasser auch sehr rasch in die Tiefe. Dabei werden aber die geringen Feinerdemengen vollständig mit Wasser gesättigt. Sie halten dieses fest und geben es an die umgebende Luft der Steinluft- und Feinerdeschicht nur sehr langsam ab, da diese sich nur schwer erneuert und mit Wasser rasch gesättigt ist. Weaver (1919) fand, daß in einen Zylinder eingefüllte Feinerde bei Bedeckung mit einer zolldicken Kiesschicht in 30 Stunden achtmal weniger Wasser verdunstet als bei freier Oberfläche. Die wassergesättigten Feinerdehäufchen bieten den Pflanzen während ziemlich langen Trockenperioden noch ausreichend Feuchtigkeit.

Auf den Wasserverlust aus den obersten Bodenschichten muß auch die geringe Dichtigkeit der Vegetationsdecke herabsetzend wirken. Günstig für das Wasserklima ist die kräftige

Taubildung, die infolge starker nächtlicher Ausstrahlung häufig zu beobachten ist.

Trotz alledem muß angenommen werden, daß das Wasser in vielen Schuttböden ein Faktor im Minimum ist. Seine absoluten Mengen, bezogen auf das Gesamtvolumen des Schuttes, sind nur sehr gering.

Die eben auseinandergesetzten Verhältnisse sind vor allem auf Kalkschutt zu finden. Bei Tonschiefern liegen sie insofern anders, als diese infolge ihrer Textur dichter gelagert sind. Bei der leichten Verwitterbarkeit entstehen große Feinerdemengen, die oft zusammenhängende Massen bilden. So ist in gewissen Fällen ein aufsteigender Kapillarwasserstrom möglich; doch ist die Kapillarität nicht so groß, daß eine Versumpfung der Rohböden eintreten könnte, auch wenn ihre Neigung nur gering ist. Die wasserhaltende Kraft der Tonschiefer-Schuttböden ist bedeutend, so daß diese zu den nässesten Schuttböden zählen. Bei langen Trockenperioden wird aber ihre Feinerde bis in eine größere Tiefe austrocknen als bei Kalkgeröll.

Die Verrukanoschutthalde nähern sich bei den schiefrigen Gesteinen mehr den Tonschiefern. Massige, konglomeratische Varianten verhalten sich dagegen eher wie dichter Kalk. Es ist klar, daß bei allen Gesteinen sich jede Abstufung in diesen Verhältnissen finden kann.

Für den Wasserhaushalt der Schuttböden ist auch deren orographische Lagerung von Bedeutung. Die am Fuß von Felswänden und am Ausgang von Steinschlagrinnen liegenden Geröllhalden erhalten oft bedeutende Wassermengen. In weitem Umkreis und für lange Zeit wird die spärliche Feinerde feucht gehalten. Diese wasserziehenden Stellen sind auf den Geröllhalden oft weit hinunter durch eine üppigere Vegetation gekennzeichnet. In der subalpinen Stufe finden sich hier auf Kalkstein die Arten des *Petasitetum paradoxum*, in der alpinen kommt vor allem *Doronicum grandiflorum* zur Geltung. Auch in der stark feuchten Traufzone am Fuße steiler Felswände trägt die günstige Wasserversorgung zur Ausbildung reichlichen Pflanzenwuchses bei.

Von deutlichem Einfluß auf die Überwachsung sind die den Schutt überflutenden Regenbäche. Sie begünstigen die Pflanzen nicht nur durch reichliche Wasserzufuhr, sondern auch durch starke Anhäufung feinen Materials.

Die Schneebedeckung der Schuttböden dauert im allgemeinen etwas länger als die bewachsener Böden in gleicher Höhe und gleicher Exposition (Braun-Blanquet 1913). Zur Verkürzung der Aperaturzeit trägt auch die Vorliebe der Schuttböden für Mulden und Rinnen bei. Der Schnee rutscht auf Geröllhalden auch viel weniger leicht ab als auf Rasen. Ich sah nie eine Grundlawine auf Geröll entstehen. Daß die Überwachsung des Schuttes von der Dauer der Aperaturzeit abhängt, zeigen im Schuttgebiet liegende erhöhte Stellen, welche früher ausapern. Sie sind

oft von einem geschlossenen Vegetationsteppich bedeckt, während ringsum in den Vertiefungen nackter Schutt liegt.

Die Durchlüftung des Schuttes ist so stark, daß der Sauerstoffgehalt im Verhältnis zur Kohlensäure sicher sehr hoch ist, was von einem großen Einfluß auf die Tätigkeit der vorhandenen Bodenorganismen sein muß (vgl. auch Romell 1922).

## Zweites Kapitel.

### Die Besiedelung der Schuttböden.

#### 1. Standort, Wuchsort und Keimort.

Der Gesteinsschutt bietet der Vegetation außerordentlich verschiedene Bedingungen, so daß sich darauf eine Anzahl Standorte unterscheiden lassen, die gewöhnlich auch geomorphologisch faßbaren Einheiten entsprechen. Die wichtigsten derselben seien im folgenden zusammengestellt.

##### A. Natürliche Standorte.

- a) Schutt unbeweglich: Blockfelder, Schotter- und Geschiebefelder.
- b) Schutt wenig beweglich: Abwitterungshalden, Moränen z. T., Bach- und Lawinenschuttkegel.
- c) Schutt beweglich: Geröllkegel und -halden, Moränen z. T.

##### B. Künstliche Standorte.

- a) Schutt unbeweglich: Ruderalschutt, Abraumflächen, Bahndämme.
- b) Schutt beweglich: Abraumhalden.

Es ist klar, daß ein und derselbe Standort an verschiedenen Stellen ganz abweichende Vegetationsbedingungen bieten kann. Wir sind deshalb gezwungen, den von Oettli (1904) vorgeschlagenen und von Heß (1909) zum erstenmal benutzten Begriff des Wuchsortes anzuwenden. Wir bezeichnen damit die unmittelbare Umgebung einer Pflanze, soweit sie auf diese einwirkt.

Um eine Übersicht über die wichtigsten Wuchsorte auf Felsschutt zu geben, ist es notwendig, die für die Besiedelung derselben ausschlaggebenden Faktoren in Betracht zu ziehen. Dies sind, neben chemischen und physikalischen Eigenschaften des Gesteins, besonders die Beweglichkeit und der Feinerdegehalt des Schuttes. Nach ihren hauptsächlichsten Wuchsorten lassen sich die Felsschuttbewohner folgendermaßen gruppieren<sup>1</sup>.

##### 1. Schuttpflanzen der montanen Stufe.

- a) Auf beweglichem, feinerdearmem Geröll: *Stipa calamagrostis* c, *Calamagrostis varia*, *Vincetoxicum officinale*, *Galeopsis ladanum angustifolia* c, *Galium mollugo corrudifolium*, *Carduus defloratus cirsioides* c.

<sup>1</sup> Die mit c bezeichneten Arten sind kalkliebend, die mit s bezeichneten mehr oder weniger kalkmeidend, die übrigen indifferent.

- b) Auf ruhendem, feinerdreichem Schutt: *Teucrium montanum* c, *Scrophularia canina* c, *Globularia cordifolia* c, *Buphtalmum salicifolium*.
2. Schuttpflanzen der subalpinen Stufe.
- a) Auf beweglichem, feinerdearmem Geröll: *Dryopteris Robertiana* c, *Rumex scutatus*, *Silene vulgaris alpina* c, *Athamanta cretensis* c, *Valeriana montana* c.
- b) Auf ruhendem, feinerdreichem Schutt: *Cystopteris filix fragilis regia* c, *Dryopteris Villarsii* c, *Allosorus crispus* s, *Poa cenisia* c, *Gypsophila repens* c, *Moehringia muscosa*, *Epilobium Dodonaei Fleischeri*, *Campanula cochlearifolia* c, *Adenostyles glabra* c, *Petasites paradoxus* c, *Chrysanthemum atratum* c, *Leontodon hispidus crispatus* und *hyoserooides*.
3. Schuttpflanzen der alpinen Stufe.
- a) Auf beweglichem, feinerdearmem Geröll: *Trisetum distichophyllum* c, *Poa laxa* s, *Oxyria digyna* s, *Moehringia ciliata* c, *Papaver alpinum* c, *P. aurantiacum* c, *Thlaspi rotundifolium* c, *Viola cenisia* c, *Linaria alpina*.
- b) Auf ruhendem, feinerdreichem Schutt: *Poa minor* c, *Carex firma* c, *Luzula spadicea* s, *Rumex nivalis*, *Cerastium latifolium* c, *C. uniflorum* s, *C. pedunculatum* s, *Arenaria ciliata*, *Ranunculus glacialis* s, *R. parnassifolius* c, *Hutchinsia alpina* c, *Arabis alpina*, *A. coerulea* c, *A. pumila* c, *Saxifraga oppositifolia*, *S. macropetala* c, *S. biflora* c, *S. aizoides*, *S. androsacea* c, *S. aphylla* c, *S. exarata* s, *S. Seguieri* s, *Epilobium alpinum*, *Androsace alpina* s, *Veronica alpina*, *Galium helveticum* c, *Campanula cenisia* c, *Achillea atrata* c, *Doronicum Clusii* s, *D. grandiflorum* c, *Chrysanthemum alpinum* s, *Leontodon montanus* c, *Crepis Jacquini* c.

Zu einer Einteilung der Wuchsorte auf Schutt können natürlich auch andere Faktoren herangezogen werden. Von grundlegender Bedeutung ist dabei der Kalkgehalt des Muttergesteins. Die Flora karbonatführender Schuttböden ist gänzlich verschieden von der kalkarmer Gesteine. Siedelungen auf Schuttböden ähnlicher physikalischer Bedingungen, aber sehr verschiedenen Kalkgehaltes haben meist nur wenige Arten gemeinsam. Doch scheinen mir, wie schon betont, Beweglichkeit und Feinerdegehalt besonders wichtig. Jene verlangt von den Schuttbewohnern besondere morphologische Anpassungen und großes Regenerationsvermögen. Diese stellt besondere Bedingungen zur Wasserbilanz und zur Aufnahme von Nährstoffen. Von anderen vegetationsbedingenden Faktoren sind noch die folgenden beachtenswert: Dauer der Schneedecke, Verteilung der Feinerde, Berieselungsdauer und -intensität, Einfluß von Vieh- und Wildweide. Nur eingehende Berücksichtigung auch dieser Punkte könnte uns Klarheit über manche scheinbare Ausnahmen in der Besiedelung der Schuttböden bringen und die Verteilung der Arten auf einer Geröllhalde erklären.

Bei der oben gegebenen Einteilung war es mir wohl bewußt, daß die einzelnen Arten nicht streng an die betreffenden Schuttböden gebunden sind. So kommen fast alle Pflanzendes beweglichen Schuttetes auch auf Ruhschutt vor. Aber sie erlangen dort doch nur selten so große Bedeutung wie auf beweglichen Böden. Die weniger extremen Bedingungen erhöhen die Kampfkraft anderer Arten, und diese verdrängen die Pflanzen des beweglichen Gerölls. Auch der umgekehrte Fall tritt ein, daß Ruhschuttbewohner auf Geröll übergehen. Doch ist ihre Vitalität dann infolge mechanischer Verletzungen und Ernährungsschwierigkeiten bedeutend herabgesetzt. Die Individuen bleiben steril oder bringen nur wenige und kümmerliche Blüten hervor.

Von den Wuchsorten sind die Keimorte zu unterscheiden, Stellen, an denen die verschiedenen Arten günstige Keimbedingungen finden. Ihre Zahl ist auf beweglichen Schuttböden sehr stark abhängig von der Beweglichkeit, von der Menge und der Verteilung der Feinerde, vom Zustand der Berasung usw. Die Abnahme der Anzahl günstiger Keimorte ist proportional derjenigen der Feinerde. Ruhende Schuttböden mit schon oberflächlich gelegener Feinerde bieten sehr zahlreiche günstige Keimorte, ebenso in Überwachsung begriffener Schutt. Diese Tatsache erklärt, warum in Schuttgesellschaften solcher Böden immer eine große Anzahl zufälliger Arten vorkommt.

Von den aufgehenden Keimpflanzen kann sich aber nur ein sehr geringer Prozentsatz halten. Die meisten erliegen schon im ersten Jahr den ungünstigen Einflüssen des Schuttetes. Nur selten finden die Keimlinge in erreichbarer Nähe günstige Wuchsorte, so daß sie bald vertrocknen. Manche Pflänzchen, die sich eine Zeitlang gehalten haben, fallen dem Steinschlag zum Opfer oder werden begraben. Es wäre für einen in der Nähe größerer Schuttgebiete wohnhaften Beobachter eine dankbare Aufgabe, festzustellen, wieviele Prozent der ausgestreuten Samen keimen, wie weiterhin das Verhältnis zwischen den Keimpflanzen und den daraus hervorgehenden Samenträgern ist (Selektionskoeffizient; Schröter 1926), welches endlich die den einzelnen Arten besonders zusagenden Keim- und Wuchsorte sind.

Die große Zahl verfügbarer Keimorte erklärt uns, warum eine Neulandsiedelung auf Schutt so mannigfaltig zusammengesetzt ist. Von den Nicht-Schuttpflanzen gehen dann im Laufe der Zeit die meisten zugrunde, und die freiwerdenden Plätze werden nach und nach von Schuttbewohnern besetzt, bis endlich ein typischer Einzelbestand einer Assoziation ausgebildet ist (vgl. S. 150).

Wir haben hier einen Zug, den die Schuttflur mit der Felsflur gemein hat. Die Neulandsiedelungen beider sind heterogen zusammengesetzt. Während aber bei der Schuttvegetation die Auslese durch edaphische Verhältnisse stark mitbedingt ist, muß sie bei Siedelungen auf Fels fast ausschließlich der Konkurrenz zugeschrieben werden.

## 2. Morphologie und Anatomie der Schuttpflanzen.

Die morphologische und anatomische Ausbildung der Schuttpflanzen ist in engem Zusammenhang mit den außerordentlich pflanzenfeindlichen Eigenschaften besonders des beweglichen Schuttes, wie wir sie im vorigen Kapitel beschrieben haben. Im folgenden soll untersucht werden, welche Eigenschaften in Form und Struktur den Pflanzen erlauben, sich auf diesen Böden trotzdem anzusiedeln und zu halten, ja sogar ihr Areal zu vergrößern. Ein und dieselbe Pflanze kann mit ihren einzelnen Teilen zu gleicher Zeit auf verschiedene Reize reagieren und sie an verschiedene Bedingungen anpassen. Wir lassen dabei die Kausalität der Form außer acht. Es würde langwieriger Versuche bedürfen, die über den Rahmen dieser Arbeit hinausgingen, um festzustellen, welche Einflüsse eine Pflanze zu bestimmten Reaktionen veranlassen. Dabei dürfen wir die Tatsache nicht vernachlässigen, daß ein und dieselbe Wachstumsbewegung nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern sogar bei ein und derselben Pflanze durch verschiedene Reize hervorgebracht werden kann. So wird z. B. die Ausbildung des Wurzelsystems weitgehend vom Wassergehalt des Bodens beeinflusst; doch spielen auch die chemische Natur des Bodens und die Zusammensetzung der Bodenatmosphäre eine Rolle. Phosphate und Kalziumionen erhöhen das Wurzelwachstum, ebenso Stickstoffmangel (Lundegårdh 1925).

Es kann sich hier nur darum handeln, festzustellen, wie uns die Art heute an ihren Wuchsort angepaßt erscheint, und wie ihr dies das Fortkommen auf dem Felsschutt ermöglicht.

### A. Der Ernährung dienende Anpassungen.

Damit ein Gewächs die im Schutt weit auseinanderliegenden Feinerdemengen erreichen und sich dadurch Wasserversorgung und Ernährung sichern kann, ist es nötig, daß es einen großen unterirdischen Wuchsraum einnimmt.

So finden wir sehr zahlreiche Schuttpflanzen, die mit einem dicken Wurzelschopf oder langen, stark verzweigten Wurzeln die Nährlösung aus einem weiten Umkreis aufnehmen. Das ausgedehnte Wurzelwerk kann dabei auf weitgehende Verlängerung und starke Verzweigung des Hauptwurzelsystems aufgebaut sein (z. B. *Athamanta cretensis*, *Silene alpina*), oder es treten an die Stelle der kleinbleibenden oder absterbenden Hauptwurzel mehr oder weniger zahlreiche, stark entwickelte Nebenwurzeln, die aus der Basis des ortsfesten oder kurz kriechenden Triebes hervorbrechen (*Stipa calamagrostis*, *Vincetoxicum officinale*, *Ranunculus glacialis* usw.). Endlich sind häufig beide Typen vereinigt, indem sowohl Haupt- als auch Nebenwurzeln entwickelt werden (*Saxifraga biflora*, *S. macropetala*, *S. aizoides*, *Thlaspi rotundifolium*, *Teucrium montanum* usw.).

Bei starker Ausbildung des Hauptwurzelsystems läßt sich oft feststellen, daß sich die Wurzeln erst ganz am Ende, weit von der

Mutterpflanze entfernt, in ein feines Netzwerk von Saugwurzeln auflösen. In diesem Fall entsteht gewöhnlich in unmittelbarer Nähe des Wurzelhalses oder an den untersten Stengelteilen eine größere Anzahl fein verzweigter Faserwurzeln, die die unmittelbar unter der Pflanze liegenden Schichten ausnützen. Die verlängerte Hauptwurzel schöpft dagegen aus weiter entfernten Nährquellen und dient, indem sie sich tief in den Schutt versenkt, der Festigung. Nach diesem Typus gebaut sind z. B. *Silene alpina*, *Gypsophila repens*, *Moehringia ciliata*, *Arenaria ciliata*, *Papaver Sendtneri*, *Thlaspi rotundifolium*, *Hutchinsia alpina*, *Athamanta cretensis*, *Teucrium montanum* und *Linaria alpina*.

Häufig steigt nur ein Teil der Wurzeln steil in die Tiefe und nimmt also eine normale Lage in bezug auf die Pflanze ein. Die anderen Haupt- oder Nebenwurzeln strahlen der Schuttoberfläche mehr oder weniger parallel nach allen Seiten aus. Dabei verlängern sie sich hauptsächlich nach oben. Diese Stellung erklärt sich daraus, daß das Geröll an der Oberfläche rascher fließt als in der Tiefe. Dadurch werden Wurzelhals und Stengelbasen rascher bergab getragen als die Wurzelenden.

Das ausgebreitete Wurzelsystem ermöglicht es der Pflanze, sofort nach Regengüssen größere Wassermengen aufzunehmen. Dabei sind vor allem die zahlreichen Absorptionswurzeln tätig, während die tiefabsteigenden Organe auch bei oberflächlicher Austrocknung die nötigen Wassermengen in die Stengelorgane befördern. Da sie zudem vor allem noch der Festigung dienen (Senkwurzeln), so können wir von einem ausgesprochenen Wurzel-dimorphismus sprechen. Weaver (1919) beschreibt ähnliche Erscheinungen für nordamerikanische Geröllpflanzen (*Krynitzkia virgata*, *Paronychia jamesii*, *Smilacina stellata*, *Pachylophus caespitosus*, *Mentzelia multiflora*). Er nennt die in geringer Tiefe verzweigten Wurzeln typisch für Geröllpflanzen. Ebner (1923) machte dieselben Beobachtungen an vielen Pflanzen der Schotterebenen bei Wien.

Eine eigentümliche Erscheinung, auf die schon Heß hingewiesen hat, ist das Abwärtswachsen mancher Wurzeln parallel der Gerölloberfläche und genau unter den abwärts gekämmten oberirdischen Trieben. So fand ich bei *Vincetoxicum officinale*, daß einzelne Nebenwurzeln, statt wie die anderen bergauf oder fast horizontal hangeinwärts gerichtet zu sein, sich schon nach wenigen Zentimetern bergab krümmten und in etwa 4—5 cm Tiefe der Oberfläche parallel bleibend bergab wuchsen. Auf dem Geröll lag darüber eine ziemlich dicke Schicht abgestorbener und zum Teil schon zersetzter Stengel und Blätter. *Teucrium montanum* verhielt sich ähnlich. Nur waren dort alle Äste der Hauptwurzel, nachdem sie 20—30 cm weit normal gewachsen waren, mit ihren fein verzweigten Enden bergabgekrümmt, ohne daß sie aber dadurch unter das Zweigwerk der Pflanze zu liegen gekommen wären. Es war hier deutlich, daß der bergauf gerichtete Teil ausschließlich der Verankerung diene. Die letzten Faserwurzeln folgten als Absorptionsorgane dem Geröllstrom. Die

Nebenwurzeln verhielten sich aber ganz anders, indem sie schon nach dem ersten Zentimeter eine deutliche Krümmung bergab besaßen, dank welcher sie in geringe Tiefe unter das dichte Kissen der oberirdischen Organe zu liegen kamen.

Der Vorteil dieser Wuchsform ist leicht ersichtlich. Die durch die Zweigdecke vor Auswaschung geschützten Feinerdemengen sind bedeutender und bleiben länger feucht als im offenen Geröll. Die Wasserversorgung gerade durch diese Wurzeln wird sich also günstiger gestalten. Wie übrigens schon Heß betont, können wir die Lage dieser Wurzeln nicht als durch die Schuttbewegung bedingt ansehen. Wie könnten sonst fast alle anderen Wurzeln derselben Pflanze eine andere Stellung einnehmen? Wir könnten etwa an den Hydrotropismus der Wurzeln denken, welcher von Sachs festgestellt worden ist.

In der Literatur finden wir außer bei Heß und bei Quaries auch bei Weaver (1919) Beobachtungen über die starke Wurzelentwicklung der Felsschuttpflanzen. Die feinen Absorptionswurzeln der nordamerikanischen *Aletes acaulis* erfüllen buchstäblich den Boden auf eine Distanz von mehreren Fuß. Eine einzige Pflanze hält auf diese Weise eine Bodenfläche von 4—5 Fuß Radius und von 18 Zoll Dicke zusammen. Ähnlich verhält sich *Apocynum androsaemifolium*.

Daß sich sehr lange Wurzeln nur in den wenig bewegten Fußstücken der Geröllhalden ausbilden (Heß), widerlegen die auf beweglichem Schutt mit mächtigen Pfahlwurzeln verankerten Arten wie *Gypsophila repens*, *Moehringia ciliata*, *Silene alpina*, *Thlaspi rotundifolium*, *Athamanta cretensis* usw.

Viele andere Arten suchen die weiterstreuten Feinerdehäufchen nicht nur mit stark zerteilten Wurzeln zu erreichen. Bei ihnen ermöglicht ein weit verzweigtes und oft sehr ausgedehntes Netz von mit Adventivwurzeln versehenen Kriechtrieben die Ausnützung des Bodens. Die Sprosse können ober- oder unterirdisch kriechen. Eine einzige Pflanze kann so oft die Feinerde auf einer Fläche von mehreren Quadratmetern durchwurzeln, wie Beispiele von *Salix retusa*, *Dryas octopetala*, *Trisetum distichophyllum* und *Petasites paradoxus* zeigen.

Eine Erleichterung der Wasserversorgung wird auch durch Ausbildung einer dichten Hülle abgestorbener Organe am Grunde der Triebe erreicht. Solche Strohtuniken halten das Wasser kapillar fest. Wir finden sie besonders häufig bei den schuttbewohnenden Gramineen, Cyperaceen und den Polsterpflanzen.

## B. Schutz gegen mechanische Beschädigungen und Verschüttung.

Die zweite große Gefahr, welche die Schuttpflanzen bedroht, ist die Beweglichkeit des Bodens. Ändern Gesteinstrümmen ihre Lage, so können wichtige Pflanzenteile verschüttet werden. Die oberflächlich bewegte Geröllschicht reißt die Pflanze aus oder setzt sie einem so großen Zuge aus, daß Wurzeln oder unter-

irdische Stengelorgane zerreißen. An der Grenze zwischen der bewegten und der unbewegten Geröllschicht werden die Triebe abgeschert. Stürzende Steine zermalmen einzelne Pflanzenteile. Endlich können unterirdische Organe freigelegt werden und an der Luft vertrocknen oder verfaulen. Wie schon Schröter (1895) betont, kann die Schuttpflanze auf zwei prinzipiell verschiedene Weisen diesen extremen Bedingungen standhalten. Entweder läßt sie die Bewegungen des Schuttes über sich ergehen, macht sie etwas mit und heilt die erlittenen Schäden durch erhöhte Lebenstätigkeit mehr oder weniger gut aus. Oder sie kämpft aktiv gegen die Geröllbewegung an, indem sie dieselbe aufzuhalten sucht und sich so selbst einen stabileren Wuchsort schafft.

Auf Verschüttung reagieren viele Geröllpflanzen durch Verlängerung ihrer Stengelinternodien oder der Blattstiele. Aus der alpinen und subalpinen Stufe sind eine ganze Anzahl solcher Arten von Heß und von Schröter (1926) beschrieben worden. Im montanen Gebiet fand ich bei *Teucrium montanum* einen unvermittelten Übergang kurzer Internodien von 4—5 mm in solche von 20 mm. Nach Erreichen der neuen Gerölloberfläche wurden die neu gebildeten Internodien wieder kürzer.

Über ein anderes Mittel, sich ans Licht empor zu ringen, verfügen *Stipa calamagrostis* und *Vincetoxicum officinale*. An ihrer Stengelbasis kommen im Herbst die in den Blattachseln stehenden Knospen nur so weit zur Ausbildung, als der Stengel vom Schutt bedeckt ist. Normalerweise sind es nur die untersten zwei oder drei Knospenpaare, zwischen denen nur ganz kurze Internodien liegen. Die folgenden Internodien sind drei bis fünf Zentimeter lang. Wurde im Laufe der Vegetationsperiode die Pflanze bis über die verlängerten Internodien hinaus verschüttet oder auch durch *Erica carnea* oder *Arctostaphylos uva ursi* überwuchert, so treiben die dritten bis fünften Knospenpaare aus (Fig. 1). So werden die Basen der neuen Stengel um bis 5 cm höher gehoben. Die Pflanze erlangt dadurch wieder ihre normale Lage.

Viele Schuttpflanzen bringen, wenn ihr Haupttrieb durch Verschüttung verletzt oder zerstört wurde, schlafende und Dauer-

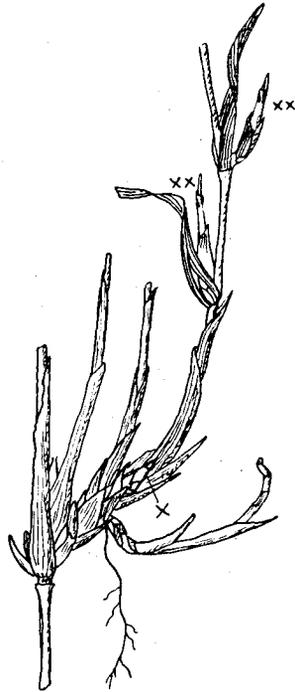


Fig. 1  
*Stipa calamagrostis*. Im vierten Jahr verschüttetes Triebbündel. (xx = erhöht angelegte Erneuerungssprosse; x = normale Erneuerungssprosse).  
2 : 3

knospen zur Entwicklung. Diese sind bei den meisten Geröllpflanzen durch Haare, abgestorbene Blattreste, Blattscheiden oder Niederblätter geschützt. Heß hat festgestellt, daß diese Organe oft verhärteten.

In vielen Fällen kann eine proleptische Entwicklung von Knospen festgestellt werden; statt erst im Frühjahr beginnt ihre Verlängerung schon im Herbst. So überwintert und erträgt der junge Trieb anstatt der Knospe die Schuttbewegung. Der Vegetationspunkt desselben ist meist durch eine Anzahl von Blattpaaren vor Verletzung geschützt.

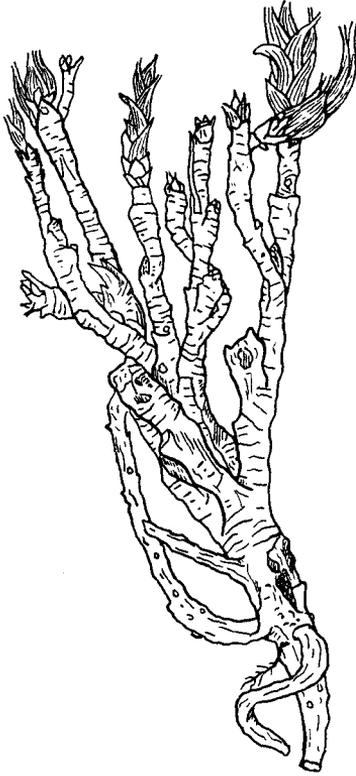


Fig. 2.  
*Athamanta cretensis*. Verzweigter Erdstamm (Caudex multiceps). 1:2

allen die bergauf gerichteten wichtig für die Verankerung. Wir finden sie bei *Ranunculus glacialis*, *Vincetoxicum officinale*, *Doronicum grandiflorum*, *Leontodon montanus*, *L. hispidus*, *Achillea atrata* u. a. m. Ich versuchte bei *Vincetoxicum* einen Einfluß der verschiedenen Zugverhältnisse auf die Struktur der Wurzel festzustellen, ohne aber zu einem greifbaren Resultat zu gelangen.

Ein sehr starker und zur Fixierung der Pflanze erheblich beitragender Erdstamm ist bei den Schuttbewohnern häufig anzutreffen. Dieser wirkt besonders ausgiebig, wenn er stark verzweigt ist, wie bei *Oxyria digyna*, *Rumex nivalis*, *Athamanta cretensis*

Gegen die Entwurzelung und das Zerreißen sind diejenigen Arten am besten geschützt, die dem Geröllstrom eine möglichst geringe Angriffsfläche bieten. So besitzen die Schopfpflanzen sehr stark verlängerte, schlaffe Zweige, die durch das Geröll bergab gekämmt werden (*Moehringia ciliata*, *Gypsophila repens*, *Silene alpina*, *Thlaspi rotundifolium*, *Galium helveticum* usw.). Sie sind Bewohner der beweglichsten Böden. In manchen Fällen werden die Triebe durch Adventivwurzeln in ihrer ursprünglich passiven Lage fixiert (*Saxifraga biflora*, *S. macropetala*, *Gypsophila repens*, *Teucrium montanum*).

Der Verankerung dienen mächtig entwickelte unterirdische Organe, Wurzeln, Erdstämme und Rhizome. Von hervorragend befestigender Wirkung sind die starken, weit verzweigten Hauptwurzeln vieler Schuttbewohner. Bei Pflanzen mit allseitig ausstrahlenden Seitenwurzeln sind vor

(Fig. 2), *Achillea atrata*. Aber auch der meist einfache Erdstamm von *Doronicum* und *Leontodon montanus* trägt zur Verankerung der Stöcke bei.

Zahlreiche Schuttpflanzen bilden weitkriechende Rhizome aus, die ein Ausreißen der ganzen Pflanze verhindern und zugleich der Ernährung dienen. In manchen Fällen sind diese Organe sehr zugfest gebaut, wie bei *Trisetum distichophyllum*, *Poa cenisia*, *Campanula cenisia* und *Petasites paradoxus*.

Der gut ausgeprägte Wurzel dimorphismus erlaubt dank scharfer örtlicher Trennung ernährender und festigender Organe eine viel bessere Anpassung derselben an ihre Funktion. Einige

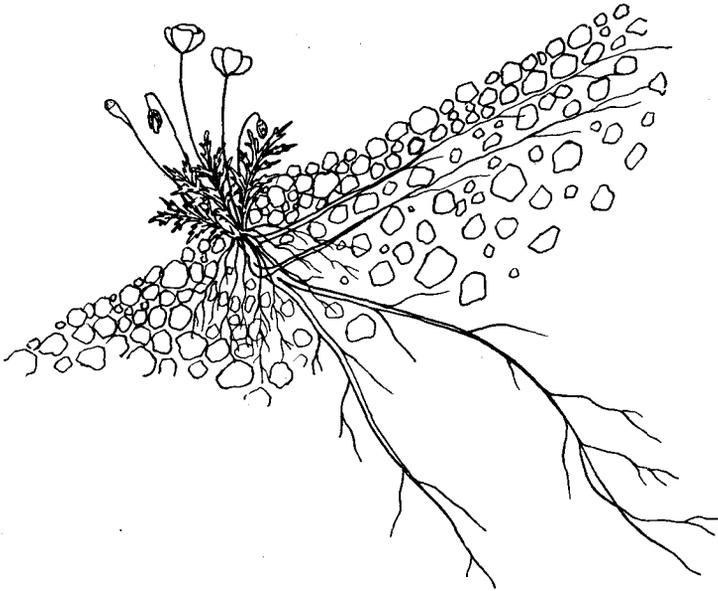


Fig. 3  
Ausbildung des Wurzelwerks bei *Papaver alpinum* ssp. *Sendtneri*.

Beispiele seien hier noch angeführt. Bei *Papaver Sendtneri* ist die Hauptwurzel fast unverzweigt und ohne feine Absorptionswurzeln; sie steigt in die gefestigten Geröllschichten mit spärlichster Feinerde hinab. Die Ernährungswurzeln entspringen in dichtem Schopf an den Stengelbasen und nutzen die feinerde-reichen Geröllschichten aus (Fig. 3). *Campanula cochleariifolia*, eine häufige Bewohnerin feinerdereichen Kalkschutts, besitzt ebenfalls eine wenig verzweigte, tief versenkte Pfahlwurzel. Die absorbierenden Nebenwurzeln sind sehr fein und an den unterirdisch kriechenden Stengelteilen besonders zahlreich. Ähnlich verhält sich die alpine *Campanula cenisia*.

Mit zunehmendem Alter scheint auch etwa eine Änderung der Wurzelfunktion eintreten zu können, indem die jungen

Wurzeln der Ernährung dienen, ältere dagegen die Festigung übernehmen. An diesen sind die Wurzelhaare und die feinen Absorptionswurzeln vertrocknet (*Ranunculus glacialis*, *Compositen*).

Der zur Ernährung nötige große Wurzelraum und der große Abstand zwischen Aufnahme- und Verbrauchsort bedingt das Vorhandensein langer Leitungsbahnen. Im beweglichen Schuttboden ist dies aber mit großen Gefahren verbunden, indem sie leicht zerstört werden können. Um das Leben der Pflanze dennoch zu sichern, bestehen verschiedene Schutzrichtungen.

Viele Schuttpflanzen zeigen eine ausgesprochene Fähigkeit, an den ältesten Wurzelteilen, an unter- und oberirdischen Stengeln Ersatzwurzeln auszubilden. Diese erhalten das Individuum auch bei Zerstörung oder Abtrennung eines Teiles der Zuleitungsbahnen. Selten besitzen eigentliche Geröllpflanzen nur eine typische, schwach verzweigte Pfahlwurzel. Die Verletzung derselben brächte den sicheren Untergang der Pflanze mit sich. Beim Zentralwurzeltypus mit ungefähr gleich stark entwickelten Haupt- und Seitenwurzeln ist diese Gefahr schon bedeutend vermindert, besonders wenn die letzteren sehr hoch an der Hauptwurzel entspringen. Zu diesem Typus gehören *Gypsophila repens*, *Arabis alpina*, *A. coerulea*, *Athamanta cretensis*, *Teucrium montanum*, *Linaria alpina*, *Galium helveticum*, *Campanula cochlearifolia*. Sehr häufig machen auch die zahlreichen Adventivwurzeln an den Stengelbasen die Pflanze von Verletzungen der Hauptwurzel unabhängig.

Viele Arten des Felsschuttes sind gegen Verletzungen durch mechanische Gewebe geschützt. Verdickte Epidermis, peripherer Korkmantel, Stereombildungen in der sekundären Rinde und Holzzylinder mit vorherrschenden Tracheiden sind häufig festzustellen. *Vincetoxicum officinale* besitzt im Zentralzylinder der schnurartigen Adventivwurzeln ein dickwandiges Holzfasergerüst. Auch das Mark ist verholzt, und das Phloem ist auf zwei schmale, sichelförmige Bänder zusammengedrängt. Ebenso haben die älteren Adventivwurzeln von *Stipa calamagrostis* einen starken Holzzylinder mit etwa 10 großen, im Kreis angeordneten Gefäßen. Die peripheren Holzfasern sind radial gestreckt. Interzellularen fehlen zwischen den stark verholzten Zellwänden.

Gegen das Abscheuern durch stürzende Gesteinsbrocken sind manche Arten durch die schon früher erwähnte Strohtunika geschützt.

Bloßgelegte unterirdische Organe, vor allem die Vegetationsspitzen der Erdstämme und Rhizome werden bei manchen Arten durch die kontraktile Wurzeln wieder in den Schutt hineingezogen, wie Heß das bei manchen Kompositen festgestellt hat.

Von Vorteil ist endlich auch die Leichtigkeit, mit der sich Triebe bewurzeln. Sind Stengelknoten in Berührung mit dem Boden, so bilden sich dort eine bis mehrere Adventivwurzeln, die den Trieb wieder an die Oberfläche des Bodens anpressen,

ja ihn sogar etwas in dieselbe hineinziehen können, wie ich das bei *Saxifraga aizoides* auf sandigem Boden beobachten konnte.

Den aktiven Kampf gegen die Bewegung des Bodens führen eine Anzahl Arten, indem sie sich derselben entgegenstemmen. Sie suchen sie entweder durch zu Bündeln vereinte, wurzelnde oder nicht wurzelnde Horsttriebe oder durch einen Caudex multiceps zu stauen. Der vielköpfige Caudex ist ein aufrechter, geteilter Erdstamm, der besonders schön bei *Athamanta cretensis* (Fig. 2), *Petasites paradoxus*, *Achillea atrata* und anderen Kompositen entwickelt ist. Bei manchen Arten wirken nicht nur die lebenden, sondern auch die toten Triebe stauend. Palisadenartig stehen z. B. die abgestorbenen Halme und Stengel von *Stipa calamagrostis* und *Vincetoxicum* im Schuttstrom.

Andere Geröllpflanzen festigen den Boden, indem sie ihn mit einem dichten Teppich von verholzten oder krautigen, wurzelnden oder nicht wurzelnden Kriechtrieben überziehen. Indem sie sich den Gesteinsbrocken eng anlegen, können sie diese wie mit Klammern festhalten. Mit wurzelnden Polster- und Rasentrieben festigen folgende wichtige Arten den Schutt: *Carex firma*, *Salix retusa*, *S. reticulata*, *Silene acaulis*, *Cerastium latifolium*, *Saxifraga caesia*, *S. aizoides*, *S. aphylla*, *Dryas octopetala*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Teucrium montanum*, *Thymus serpyllum*. Es sind fast alles Pflanzen mit verholzten Spalieren. Von nicht oder nur selten wurzelnden Schuttdeckern seien *Silene alpina* und *Arenaria ciliata* genannt.

Eine Festlegung des Schuttes kann endlich auch durch unterirdische Organe erfolgen. Verzweigte Rhizome und sich zwischen den Gesteinsbrocken emporarbeitende Triebe halten diese in ihrer Lage fest. Endlich dürften auch die Wurzeln etwas zur Befestigung beitragen. Doch steigen ja die am ehesten dazu befähigten stärksten Haupt- und Nebenwurzeln unmittelbar in die stabileren Geröllschichten hinunter.

Durch den Widerstand, den die Schuttpflanzen den Veränderungen ihres Wuchsortes entgegensetzen, kommt es im Geröll nach und nach zur Bildung gefestigter Inseln. Der Schutt staut sich darüber an und bildet flache Terrassen, während darunter eine etwas stärker geneigte Stelle bestehen bleibt, die aber immer etwas feinerreicher ist als das übrige Geröll. Der terrassierende Vegetationsfleck wird durch den Druck der hängenden Gesteinsmassen oft etwas aufgerichtet, so daß seine Neigung bedeutend größer wird als die Maximalböschung des nackten Gerölls. Häufig rollen Horste und kleine Teppiche geradezu bergab. Natürlich bilden sowohl die wenig beweglichen Terrassenflächen als auch die sie bedingenden Vegetationsinseln günstigere Keimbedingungen als der frei Schutt. So stellt das Auftreten von kräftigen Schuttfestigern einen wichtigen Schritt in der Genese der Pflanzengesellschaften und in der Berasung des Schuttes dar. Ein Beispiel möge dies zeigen.

Terrassenbildung auf Kalkgeröll: Vorderglärnisch, 1890 m, Neigung  $34^{\circ}$ — $36^{\circ}$ , Westexposition.

1. Arten des offenen Gerölls. *Trisetum distichophyllum*, *Thlaspi rotundifolium*, *Silene alpina*, *Cerastium latifolium*, *Viola cenisia*, *Athamanta cretensis*, *Galium anisophyllum*, *Chrysanthemum atratum*, *Leontodon montanus*.

2. Beginn der Terrassenbildung durch Horste von *Sesleria coerulea*, *Festuca pumila*, *Carex sempervirens* und *Carex firma*. In ihrem Schutze kommt *Dryas octopetala* auf. Der Graminidenhorst am oberen Ende des sich bildenden Spaliers bleibt aber lange erhalten.

3. Drei Terrassen zeigen folgende Neigungsverhältnisse:

	I.	II.	III.
Neigung der Terrassenfläche . . . . .	26°	25°	25°
Neigung der Böschung . . . . .	50°	70°	45°
Neigung unter der Terrasse . . . . .	34°	40°	36°

Die Artenliste der drei Spaliere zeigt folgende Zusammensetzung:

	I.	II.	III.
<i>Dryas octopetala</i> . . . . .	4.4	4.3	3.3
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	+2	1.3	1.2
<i>Festuca rubra</i> . . . . .	+1	1.1	+1
<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	1.2	—	+2
<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	1.1	+1	+1
<i>Androsace chamaejasme</i> . . . . .	+1	—	+2
<i>Festuca pumila</i> . . . . .	—	1.2	—
<i>Carex firma</i> . . . . .	—	—	2.3
Moo:e . . . . .	+1	—	+1
<i>Athamanta cretensis</i> . . . . .	+1	+1	+1
<i>Galium anisophyllum</i> . . . . .	+1	+1	—
<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	+1	—	+1
<i>Trisetum distichophyllum</i> . . . . .	—	—	+1
<i>Leontodon montanus</i> . . . . .	—	+1	—
Fläche der Spaliere in Quadratmetern . . . . .	1,5	1	1,2

Die Artenliste weist jetzt schon auf eine Initialphase des *Sesleriecto-Semperviretums* hin. Nur vereinzelte Schuttpflanzen haben sich mit verringerter Vitalität gehalten.

### 3. Klassifikation der Schuttpflanzen nach ihren Wuchsformen.

Es erscheint sehr wünschbar, die Schuttpflanzen nach ihrer Wuchsform von einem einheitlichen Standpunkt aus zu gruppieren. Dabei müssen die Formen so gefaßt werden, daß ein Vergleich mit anderen ökologischen Artengruppen möglich ist.

Schröter (1895) unterscheidet den horstbildenden und den ausläufertreibenden Typus. 1926 teilt er die Geröllpflanzen nach der Wuchsform und der Reaktion gegen die Verschüttung in fünf Gruppen ein, die freilich durch mannigfaltige Zwischenformen ineinander übergehen und manchmal durch die verschiedenen Triebe derselben Pflanze repräsentiert sind. Die Schröterschen Gruppen sind die folgenden:

**Schuttwanderer**, mit verlängerten, horizontalen oder aufsteigenden Kriechtrieben den Schutt durchspinnend.

**Schuttüberkriecher**, mit schlaffen, oberirdischen, beblätterten, von einem Punkt entspringenden und nicht wurzelnden Stengeln sich über den Schutt legend.

**Schuttdecker**, wurzelnde Rasendecken bildend.

**Schuttstreckler**, durch Verlängerung aufrechter Triebe und Blätter sich durcharbeitend.

**Schuttstauer**, mit kräftigen Triebbündeln oder Polstern sich dem Schutt entgegenstemmend.

Quarles unterscheidet nur noch drei Typen, die mit denen von Schröter zum Teil übereinstimmen. Er nennt sie lithophiles migrants, l. recouvreurs, l. ascendants. Auch er sieht sich gezwungen, Übergangstypen anzunehmen.

Heß (1909) versucht eine Einteilung nach der Morphologie der Sprosse und Wurzeln, ohne sie aber durchzuführen.

Alle diese Versuche, von denen vor allem die Typen Schröters sehr bekannt geworden sind, wurden von rein autökologischen Gesichtspunkten aus unternommen. Und zwar wird nur die Anpassung an eine der extremen edaphischen Bedingungen in Betracht gezogen. Die Ernährungsschwierigkeiten werden ganz außer acht gelassen. Zudem hat diese Einteilungsart den Nachteil, daß die Schuttvegetation nicht mit derjenigen anderer Standorte verglichen werden kann, da ähnliche Typen nur noch etwa in den Dünen und auf anderen Sandböden getroffen werden. Um die Vergleichsmöglichkeit mit der Vegetation anderer Standorte zu erhöhen und zugleich einiges über die soziologische Bedeutung der Arten aussagen zu können, habe ich im folgenden eine Einteilung versucht, die sich im Prinzip auf die Raunkiaerschen Lebensformen (Raunkiaer 1910; Braun-Blanquet 1928) stützt. Auch hier sind allerdings die einzelnen Typen nicht immer scharf zu trennen. Ferner darf nicht vergessen werden, daß ein und dieselbe Art je nach den äußeren Bedingungen bald zur einen, bald zur anderen Lebens-

formenklasse gezählt werden muß. Dies gilt besonders für manche ausläufertreibende Hemikryptophyten, die z. B. an schneefrei-geblasenen Stellen zu Geophyten werden (*Carex rupestris*, *Campanula cochleariifolia*, *Leontodon montanus*). Ferner können verschiedene Varietäten und Subspezies einer Art zu verschiedenen Gruppen gehören oder sie bilden geographische Rassen verschiedener Zugehörigkeit, z. B. *Arenaria ciliata* ssp. *tenella* (Polsterchamaephyt, und ssp. *moehringioides* (Kriechstaude); *Geranium Robertianum* als Therophyt oder als überwinternd-einjähriger Rosettenhemikryptophyt.

Von den R a u n k i a e r schen Lebensformenklassen kommen auf Felsschutt die Therophyten, Geophyten, Hemikryptophyten, Chamaephyten und Phanerophyten vor. Die letzteren spielen aber eine geringe Rolle, und keine von ihnen sind an den Schutt gebunden. Ich lasse sie also in der folgenden Einteilung außer acht.

**T h e r o p h y t e n** sind in unserem Klima nicht sehr häufig. Auf den ungünstigen Standorten des Schuttes fehlen sie fast vollständig. Die spärliche Feinerde und die große Beweglichkeit des Bodens sind für das Aufkommen der Jungpflanzen nicht günstig. Die Keimung erfolgt gewöhnlich in der relativ stabilen Feinerdeschicht, manchmal in bedeutender Tiefe. Die Sprosse verlängern sich dann, um die Assimilationsorgane ans Licht emporzutragen. Ein Beispiel von *Galeopsis angustifolia* mag dies erläutern. Die Keimung hatte in Kalkgrobgeröll in etwa 12 cm Tiefe stattgefunden; es fand sich da nur spärliche, humusarme Feinerde. Das Hypokotyl ist stark verlängert, über 15 cm lang, unten weiß, nach oben allmählich violett werdend. Die grünen Keimblätter stehen 4 cm über dem Schutt, und die ersten Blattpaare sind eben am Erscheinen. Die Wurzel hat eine Länge von nur 4—6 cm und trägt viele feine Seitenwurzeln mit zahlreichen Saughaaren. Etwa 20 Keimpflanzen sind um die abgestorbene Mutterpflanze gruppiert. — Von den schuttbewohnenden Therophyten scheint einzig *Sedum atratum* auf ein oberflächlich gelegenes Keimbeet angewiesen zu sein. Ihre Keimpflanzen verlangen, wie B r a u n - B l a n q u e t (1913) gezeigt hat, frühe Schneebedeckung.

Die wichtigsten einjährigen Schuttbewohner sind *Sedum atratum*, *Galeopsis angustifolia* und *Euphrasia salisburgensis* (vor allem var. *permixta*). Diese Arten können in den S c h r ö t e r schen Gruppen nicht untergebracht werden.

Die **G e o p h y t e n** sind in den beweglichen Kalkgeröllhalden am besten vertreten. Es finden sich alle Untergruppen der Eugeophyten: Knollen-, Rhizom- und Wurzelknospengeophyten.

Die **K n o l l e n p f l a n z e n** (Geophyta bulbosa) sind auf Schutt selten. Die labile Wurzelschicht sagt ihnen offenbar nicht zu. Am häufigsten werden die für den Schutt nicht typischen *Polygonum viviparum* und *Allium victoriale* gefunden.

Die **R h i z o m p f l a n z e n** (G. rhizomata) sind relativ zahlreich. Manche von ihnen sind aber nur fakultative Geophyten,

d. h. sie können unter günstigen Verhältnissen, bei winterlicher Schneebedeckung, mit grünen Trieben überwintern (*Poa cenisia*, *Trisetum distichophyllum*, *Carex rupestris*, *C. diversicolor* und *C. ferruginea*). Diese Arten besitzen auch nicht eigentliche Rhizome im Sinne Warmings (1918), sondern dünne unterirdische Ausläufer mit verlängerten Internodien, die wir nach diesem Autor als Subole bezeichnen müßten. Da in diesen Organen nur wenig Nahrungsstoffe gespeichert werden können, so ist es für die Pflanzen ein Vorteil, mit grünen Blättern überwintern zu können. Sie sind dann bei der Schneeschmelze sogleich assimilationsbereit. Die anderen Rhizomgeophyten haben mehr oder weniger fleischige Rhizome; sie verlieren im Herbst alle ihre Blätter. Hierher gehören *Dryopteris Robertiana*, *Vincetoxicum officinale*, *Tussilago farfara* und *Petasites paradoxus*.

Die Rhizomgeophyten gehören zu den Schuttwanderern und den Schuttstreckern. Sie sind für die Genese der Assoziationen von Bedeutung als Schuttfestiger und durch Vorbereitung günstiger Keimbeete für neue Arten.

Die Wurzelknospengeophyten (*G. radicigemma*) sind von geringer Bedeutung für die Schuttgesellschaften. Sie gehören zu den Schuttstreckern Schröters. Hierher zählen wir *Aconitum napellus*, *Euphorbia cyparissias*, also nur fakultative Schuttbewohner.

Zahlreiche Hemikryptophyten bewohnen den Felsschutt. Sie gehören den Untergruppen der Horst-, Rosetten- und Schaftpflanzen an. Einzelne können gelegentlich auch als Chamaephyten überwintern (*Stipa calamagrostis* z. B.).

Zu den Horstpflanzen (Hemikryptophyta caespitosa) müssen viele der Schuttstauer Schröters gerechnet werden: *Stipa calamagrostis*, *Poa minor*, *Dryopteris Villarsii*, *Festuca pumila*, *F. rupicaprina*, *Calamagrostis varia*, *Poa laxa*, *Luzula spadicea*. Manche bilden oft kurze ausläuferartige Triebe, besonders wenn sie überschüttet werden (*Stipa calamagrostis*, *Molinia litoralis*, *Carex humilis*, *Dryopteris Villarsii*, *Luzula spadicea*), die übrigen immer mehr oder weniger dichte Horste.

Die Rosettenpflanzen (*H. rosulata*) stellen die artenreichste Gruppe der schuttbewohnenden Hemikryptophyten dar. Hierher gehören Vertreter der Schuttwanderer, -strecker und -decker. Während einzelne absolut ortsfest sind, können andere ober- und unterirdische Ausläufer bilden, die zur Ausbreitung der Art beitragen. Von den Geophyten unterscheiden sich die Erdausläufer treibenden Rosettenpflanzen aber dadurch, daß sie normalerweise mit einer Blattrosette überwintern. Immerhin können mehrere derselben gelegentlich den Winter als Erdpflanzen überdauern. Zu den nicht wandernden Rosettenpflanzen stellen wir *Rumex nivalis*, *Oxyria digyna*, *Ranunculus parnassifolius*, *R. glacialis*, *R. alpestris*, *Biscutella levigata*, *Cardamine resedifolia*, *Arabis coerulea*, *A. pumila*, *Saxifraga stellaris*, *S. androsacea* z. T., *Oxytropis montana*, *Athamanta cretensis*, *Heraclium alpinum*, *Doronicum Clusii*. Ausläufer bildend oder mit

kurzen Rhizomen kriechend sind *Cystopteris regia*, *Sieversia reptans*, *Viola biflora*, *V. cenesia*, *V. calcarata*, *Veronica alpina*, *Campanula cochleariifolia*, *C. cenisia*, *Doronicum grandiflorum*, *Leontodon montanus*.

Die Gruppe der Schaftpflanzen (*H. scaposa*) umfaßt Schuttstrecker und Schuttwanderer. Sie ist auf Schutt weniger stark vertreten. Hierher mögen folgende Arten gestellt werden: *Hutchinsia alpina*, *Valeriana montana*, *Adenostyles glabra*, *Chrysanthemum atratum*, *Carduus defloratus*, *Buphtalmum salicifolium*.

Für die Genese der Schuttgesellschaften sind besonders die Horstpflanzen als Stauer und Festiger wichtig. Aber auch von den Rosettenpflanzen können einzelne eine bedeutende Rolle spielen wie *Rumex nivalis*, *Oxyria digyna*, *Athamanta cretensis*, *Doronicum grandiflorum* und *Leontodon montanus*.

Die Lebensformenklasse der Chamaephyten ist für die Festigung der Schuttböden die wichtigste; denn zu ihr gehören die wirksamsten Schuttstauer und -decker.

Die aktiv niederliegenden Kriechstauden (Chamaephyta reptantia activa) sind ausgezeichnete Schuttdecker. Zu diesen Arten mit gut entwickelten Adventivwurzeln gehören *Arenaria ciliata* z. T., *Moehringia muscosa*, *M. ciliata*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. macropetala*, *S. biflora*, *S. aizoides*, *Satureia alpina*, *Thymus serpyllum*, *Veronica aphylla*, *Chrysanthemum alpinum*.

Bei den passiv niederliegenden Kriechstauden (Ch. rept. passiva) werden gar keine oder nur schwache Adventivwurzeln ausgebildet. Wir zählen hierher *Rumex scutatus*, *Silene alpina*, *Gypsophila repens*, *Cerastium latifolium*, *C. uniflorum*, *C. pedunculatum*, *Papaver alpinum*, *P. aurantiacum*, *Thlaspi rotundifolium*, *Arabis alpina*, *Galium mollugo*, *G. anisophyllum*, *G. helveticum*. Es sind also Schuttstauer und -überkriecher.

Die Polsterpflanzen (Ch. pulvinata) sind ausgezeichnete Bewohner des wenig beweglichen Schuttes. Die wichtigsten derselben sind *Carex firma*, *Silene acaulis*, *Alsine verna*, *Arenaria ciliata* z. T., *Saxifraga bryoides*, *S. Seguieri*, *S. aphylla*, *S. moschata*, *S. exarata*, *Androsace alpina*, *Valeriana supina*. Der große dynamische Wert der Polsterpflanzen beruht auf der Anhäufung von Feinerde und der Schaffung günstiger Keimbeete.

Die Spaliersträucher (Ch. velantia) endlich decken und festigen den Schutt mit wurzelnden, verholzten Kriechzweigen. Sie sind von Bedeutung als abbauende Arten. Durch ihre dichten Spaliere werden die eigentlichen Schuttpflanzen häufig verdrängt und vernichtet. In ihrem Zweigwerk siedeln sich konkurrenzkräftige Rasenpflanzen an. Die Spaliersträucher gehören zu den Schuttdeckern Schröters. Die bedeutendsten sind *Salix retusa*, *Dryas octopetala*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Erica carnea*, *Teucrium montanum* und *Globularia cordifolia*.

Die Halbsträucher (Ch. suffrutescens) sind im Schutt wenig wichtig. *Erysimum dubium*, *Epilobium Dodonaei*, *Origanum vulgare*, *Teucrium chamaedrys*, *Scrophularia Hoppei* und *S. canina* haben hier ihren Platz.

#### 4. Die Pflanzengesellschaften der Schuttböden.

Eine deutliche Umschreibung felsschuttbewohnender Assoziationen finden wir zum erstenmal bei Braun-Blanquet (1918). Eine etwas eingehendere Behandlung erfuhren sie dann später durch Braun und Thellung (1921), Lüdi (1921), Frey (1922), Schmid (1923) und Braun-Blanquet (1926). In den letzten Jahren sind durch polnische Forscher auch aus der Tatra gut umgrenzte Schuttgesellschaften bekannt geworden (Szafer, Pawlowski und Kulczynski 1927; Pawlowski und Stecki 1927; Pawlowski, Sokolowski und Wallisch 1928).

Der Auffassung der mitteleuropäischen Forscher gegenüber hat Du Rietz (1924) auf Grund einer kurzen Alpenreise Zweifel, ob sich „in der labilen, kolonieartigen Vegetation“ gut begrenzte Assoziationen unterscheiden lassen. Die Unterschiede „in der relativen Häufigkeit der verschiedenen Artenkombinationen“ scheinen ihm zu wenig gut ausgeprägt und die Arten meist ganz „unregelmäßig“ gemischt.

Langjährige, eingehende Untersuchungen in den Alpen haben mich überzeugt, daß auf Schuttböden gut charakterisierte Assoziationen unterschieden werden können und müssen. Dafür sprechen folgende Gründe:

1. Wir finden nicht nur im Untersuchungsgebiet sondern auch weiterhin in den Alpen unter ähnlichen ökologischen Bedingungen Pflanzensiedelungen von ganz bestimmter Zusammensetzung; diese kommen auf einem relativ beschränkten Raum zur Ausbildung.
2. Diese Gesellschaften (Assoziationen, Verbände und Ordnungen) besitzen eine charakteristische Artenverbindung. Sie haben eine oft beträchtliche Anzahl von Charakterarten, die sich in anderen offenen Gesellschaften (auf Fels, Schuttböden anderer Art) nicht mit derselben Häufigkeit und derselben Vitalität finden. Außerdem haben diese Gesellschaften eine größere Anzahl steter Arten.
3. Die Gesellschaften sind deutlich abzugrenzende, mehr oder weniger stabile Stadien in einer Serie aufeinanderfolgender Vegetationseinheiten (Sukzessionsserie).

Die Entstehung der Schuttgesellschaften beginnt mit der Besiedelung eines neu entstandenen Schuttbodens durch die ersten Gewächse. Kryptogamen, mit Ausnahme einiger Farne, spielen auf Felsschutt als Pioniere keine Rolle. Däniker (1928) geht viel zu weit, wenn er verallgemeinernd schreibt „typische Pioniere sind Algen, Flechten und Moose. Höhere Pflanzen treten meist nur an sekundär vegetationslosen Stellen als Pioniere

auf.“ Denken wir doch an die zahlreichen phanerogamen Pioniere auf Schuttböden, am Meeresstrande und in Felsspalten! Nur auf manchen wenig beweglichen nivalen und hochalpinen Böden des *Arabidion coeruleae* und des *Androsacion alpinæ* können Leber- und Laubmoose sowie einige Flechten von Bedeutung werden.

Die Erstansiedler sind sehr verschiedener Herkunft. Schuttbewohner sind mit Fels-, Wald- und Wiesenpflanzen gemischt. Zoochore und anemochore Arten herrschen unter ihnen vor. Zu Beginn der Besiedelung haben wir das Stadium der Solitärpflanzen; d. h. die Arten stehen in gar keiner Beziehung zueinander. Bald setzt aber eine gegenseitige, wenn auch anfangs nur schwache Beeinflussung ein. Neben Keim- und Wurzelortskonkurrenz machen sich besonders Veränderungen des Bodens bemerkbar, die oftmals in weitem Umkreis wirken. Oft sind diese Beziehungen natürlich nur sehr schwer festzustellen.

In der aus zufällig zusammengewürfelten Arten bestehenden Neulandsiedelung beginnt nun aber bald eine gewisse Auslese. Diese ist im Anfang wohl ausschließlich durch die ungünstigen edaphischen Bedingungen bewirkt; nicht widerstandsfähige Pflanzen fallen der Schuttbewegung oder dem ungenügenden Wurzelgrund zum Opfer. Natürlich gehen dabei auch eigentliche Schuttpflanzen zugrunde, aber in weit geringerem Maße als schuttfremde Gewächse. So wächst nach und nach die relative Zahl der am besten angepaßten Arten auf Kosten der anderen.

Die Reihenfolge des Auftretens der eigentlichen Schuttbesiedler ist eine reine Zufallserscheinung. Jede beliebige Schuttpflanze kann in der ihr zusagenden Höhenlage als erste auftreten; keine ist auf die Tätigkeit anderer Pionierarten angewiesen. Die Geschwindigkeit der Besiedelung dagegen ist um so größer, je mehr Feinerde sich im Schutt findet und je besser derselbe gefestigt ist.

Neben eigentlichen Schuttpflanzen können auch etwa andere Arten von Anfang an festen Fuß fassen. Manche derselben sind wichtig als Pioniere für Gesellschaften, die normalerweise sich nicht als erste auf den Felsschuttböden einstellen. Unter Umgehung der normalen Anfangsgesellschaften kann so der Schutt berast oder bewaldet werden (s. S. 261).

Die *Organisation* der Anfangsgesellschaften der Schuttböden zeigt in allen Fällen gemeinschaftliche Züge.

Der *Vegetationsschluß* ist besonders in den Initialstadien immer sehr locker. Es scheinen zwischen den einzelnen Pflanzenstöcken gar keine Beziehungen vorhanden zu sein. Die Zahl der Individuen nimmt aber immer mehr zu. Die für das Stadium der Solitärpflanzen bezeichnenden mastigen Stöcke werden kleiner. Die Dichte des Vegetationsschlusses vergrößert sich; doch sind auch in der Optimalphase der Gesellschaft oft nur 5—15 % vegetationsbedeckt.

In vielen Fällen ist aber nur die oberirdische Schicht der Pflanzengesellschaft offen. Graben wir nach, so finden wir, daß

die Feinerdeschicht dicht von Wurzeln und unterirdischen Stengelorganen erfüllt ist, auch wenn der mittlere Individuenabstand einen Meter und mehr beträgt. Ich habe bei meinen Untersuchungen auf diesen schon von Heß betonten Punkt besonders geachtet. Fast immer war festzustellen, daß in den Schuttassoziationen mit der Möglichkeit der Wurzelkonkurrenz auf jeden Fall gerechnet werden muß. Einige Beispiele mögen dies veranschaulichen.

Die Faserwurzeln eines *Thlaspi rotundifolium* sind in 25 cm Tiefe eng mit denen eines in 130 cm Entfernung stehenden *Athamanta-Stockes* verfilzt (Klausenpaß).

In einer *Stipa calamagrostis*-Assoziation ist die unter einer 15 cm mächtigen Steinluftschicht liegende und 5 cm dicke Feinerdeschicht dicht erfüllt von einem Wurzel- und Stengelgeflecht von *Stipa calamagrostis*, *Vincetoxicum officinale*, *Carduus defloratus*, *Rumex scutatus* und *Dryopteris Robertiana* (Pantentbrücke).

Die in etwa 5 cm Tiefe parallel der Schuttoberfläche austreichenden, 60 cm langen Wurzeln eines *Thlaspi rotundifolium* vermengen sich innig mit denen einer in 50 cm Entfernung stehenden Gruppe von *Hutchinsia alpina* und *Poa minor* (Martinsmaad).

In einem *Thlaspetum* mit oberflächlich offener Vegetation liegt in 10 cm Bodentiefe ein so dichtes Geflecht von Wurzeln und Kriechtrieben von *Campanula cochlearifolia*, *Trisetum distichophyllum*, *Viola cenisia*, *Achillea atrata*, *Saxifraga aizoides*, daß eine einzelne Pflanze nicht herausgelöst werden kann. Dagegen läßt sich wohl der dicke Filz mitsamt der Feinerde von den Steinen abheben (Martinsmaad).

Die Absorptionswurzeln einer 70 cm langen Pfahlwurzel von *Teucrium montanum* breiten sich in einer spärlichen Feinerdemenge aus. Darin finden sich auch noch sehr viele Saugwurzeln eines zweiten Gamanderstockes und eines Horstes von *Stipa calamagrostis*; zwischen den drei Pflanzen liegt 60—80 cm Geröll (Weißbrisi).

In einer *Dryopteris Robertiana*-Gesellschaft verzweigen und bewurzeln sich die Rhizome des Schildfarns in 15—20 cm Tiefe. Mit ihnen verflechten sich die feinsten Saugwürzelchen von *Moehringia muscosa* und *Valeriana montana*, obschon die Triebe dieser Arten erst in 80—100 cm Entfernung von *Dryopteris* aus dem Schutt auftauchen (Guppenalp).

Der lockere oberflächliche Schluß wird vor allem durch die Notwendigkeit der großen horizontalen Ausbreitung der Ernährungsorgane bedingt. Der Wurzelraum der Schuttpflanzen ist immer sehr viel größer als das von den vegetativen Teilen eingenommene Volumen. Man könnte auch denken, daß der geringe Vegetationsschluß einem Gleichgewicht zwischen der zerstörenden Wirkung des Gerölls und der Ausbreitungskraft der Pflanzen entspricht. Dagegen zeugt aber die Tatsache, daß sogar Ruhschutt nur eine lockere Vegetationsdecke trägt, solange nur

ungenügende Feinerde vorhanden ist. Auf Schuttböden gleicher Beweglichkeit kann die Dichte des Vegetationsschlusses geradezu als Maß für die vorhandenen Feinerdemengen dienen.

Die floristische Zusammensetzung der Felsschuttassoziationen ist vor allem in den Anfangs- und Endstadien sehr labil. Es tritt immer eine große Zahl zufälliger Arten auf. Bei der lockeren Vegetationsdecke können immer wieder Pflanzen zur Entwicklung kommen, deren Verbreitungseinheiten aus benachbarten, schuttfremden Gesellschaften stammen. Doch bleibt die Vitalität dieser Nichtgeröllpflanzen meist gering, und ihre Vermehrung ist schwach. Die an den Standort angepaßten Arten vermehren sich dagegen rasch, und die Vegetation gewinnt an Einheitlichkeit. In der sich nach und nach ausbildenden Optimalphase der Assoziation besteht ein ziemlich konstantes Verhältnis zwischen Steten, Begleitern und Zufälligen.

Die charakteristische Artenverbindung umfaßt nie eine sehr große Anzahl von Arten. Unter den Charakterarten der Assoziation herrschen Treue und Feste vor. Dies ist wohl ebenfalls auf die edaphischen und Konkurrenzbedingungen zurückzuführen. Den auf den Felsschuttböden am besten gedeihenden Arten fehlt wohl in geschlossenen Pflanzengesellschaften das nötige Licht. Vielleicht ist auch der dichte und von Wurzeln ganz erfüllte Boden zu wenig gut durchlüftet. Tatsache ist, daß wir beim Dichterwerden der Vegetation in den Endphasen der Assoziationen die Arten der charakteristischen Artenverbindung eine nach der anderen verschwinden sehen. Sie nehmen zuerst an Größe ab, werden dann steril und gehen endlich zugrunde.

Neben den Assoziations- sind in den Felsschuttgesellschaften auch die Verbands- und Ordnungscharakterarten zahlreich vertreten. Dies weist auf nahe floristische und ökologische Verwandtschaft der Assoziationen derselben höheren Einheit hin. Dabei mag auch der schon von Schröter betonte stufenvage Charakter mancher Schuttpflanzen mit im Spiele sein.

Die Soziabilität der Arten der Felsschuttgesellschaften ist meist sehr hoch und kann geradezu als ein Charakter derselben angesehen werden. Die starke Häufungsweise steht natürlich im Zusammenhang mit der Wuchsform der Arten. Chamaephyten, Horstpflanzen und Rhizomgeophyten neigen zur Bildung größerer Vegetationsflecke. Dabei darf aber nicht ohne weiteres aus der Wuchsform auf die Soziabilität geschlossen werden. Vielmehr ist hervorzuheben, daß der Zusammenschluß der Triebe bei Schuttpflanzen viel enger ist als bei anderen Pflanzen gleicher Wuchsform.

Unter den Geophyten sind z. B. solche, deren Triebe dicht gedrängt die Schuttschicht durchbrechen und so zu Horsten und Polstern zusammengeschlossen erscheinen (*Vincetoxicum officinale*, *Petasites paradoxus*, *Dryopteris Robertiana*). Nur die beiden schuttsteten Gramineen unter den Geophyten besitzen meist locker gestellte Triebe.

Derselben Erhöhung der Soziabilität begegnen wir auch bei den Hemikryptophyten. Nur wenige Horstpflanzen bilden z. B. so mächtige Büsche wie *Stipa calamagrostis*. Ebenso sind die Triebe der Schaft- und Rosettenpflanzen meist eng zusammengeschlossen und bilden Horste und Polster (*Valeriana montana*, *Athamanta cretensis*, *Chrysanthemum atratum*, *Achillea atrata*, *Doronicum grandiflorum* usw.).

Auch für alle Gruppen der Chamaephyten muß diese Erscheinung festgestellt werden. Mächtige Polster, verholzte Rasen-

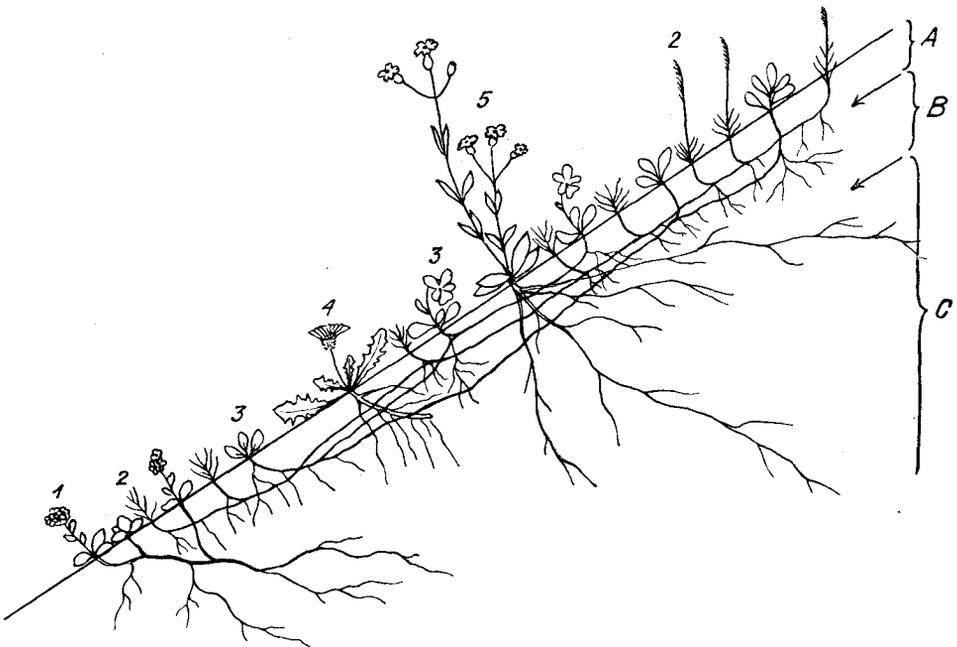


Fig. 4

Wurzelschichtung in einem dichten Einzelbestand des Thlaspectums, Vorderglärnisch, 2250 m; 1 = *Thlaspi rotundifolium*, 2 = *Trisetum distichophyllum*, 3 = *Viola cenisia*, 4 = *Leontodon montanus*, 5 = *Silene alpina*; A = obere Steinluftschicht, B = Nährwurzelschicht und C = Senkwurzelschicht.

decken und Spaliere sind für die Schuttbewohner unter ihnen typisch.

Die vergrößerte Soziabilität erhöht die Kampfkraft der Arten ganz bedeutend. Sie verstärkt nicht nur ihren dynamischen Wert für die Gesellschaft, sondern auch ihre topographische Bedeutung als Schuttfestiger. Soziologischer und topographischer aufbauender Wert müssen für die Schuttpflanzen auseinandergehalten werden; denn eine den Boden stark festigende Art muß nicht nur für die Schuttgesellschaft nicht aufbauend, sondern kann sogar für sie abbauend sein.

Die Verteilung der Arten und Individuen und damit die Homogenität der Siedelungen sind durch den lückigen Schluß und die erhöhte Soziabilität weitgehend mitbedingt. Die Pflanzen sind zu einem lockeren Mosaik vereinigt, dessen Komponenten durch große nackte Schuttflächen getrennt sind. Auch einjährige Arten, wie *Galeopsis angustifolia*, treten etwa herdenbildend auf, indem die in der Nähe der Mutterpflanzen ausgestreuten Samen in günstigen Fällen alle zur Entwicklung kommen können.

Durch Frequenzbestimmung mittels in einem Einzelbestand ausgelegter Quadrate wird die unregelmäßige, fleckenweise Verteilung sehr schön erfaßt. Wegen der mosaikartigen Ausbildung unserer Assoziationen mit ihren überdispersen Arten und Individuen sind auch Minimalraumbestimmungen wertlos. Ein aus der Artenzahl-Arealkurve abgeleiteter Mittelwert ist bei dem sehr wechselnden Raum, den die Assoziation zu ihrer vollen Entwicklung braucht, absolut nichtssagend.

Denselben Schwankungen von einem Einzelbestand zum anderen ist auch der Dominanzwert der Arten unterworfen. Die zufällig zuerst angesiedelten Arten haben einen bedeutenden Deckungsgrad erreicht, bevor die anderen Komponenten der Assoziation sich angesiedelt hatten. Sie behalten denselben nun für lange Zeit bei und lassen den neuen Ankömmlingen nur ungnern Platz.

Von einer oberirdischen Schichtung kann nur in den wenigsten Fällen gesprochen werden. Einzig in den Beständen lange schneebedeckter und feinerdereicher alpiner und nivaler Schuttböden bildet sich etwa eine Moos- und Flechtenschicht unter der Krautschicht aus.

Eine unterirdische Schichtung ist dagegen bei den meisten untersuchten Siedelungen deutlich ausgeprägt (Fig. 4). Unter der Steinluftschicht erfüllen die Nährwurzeln oft in großer Menge die angereicherte Feinerde. Hier, in dieser Nährwurzelschicht, erreicht der Deckungsgrad der einzelnen Arten und Individuen sein Maximum, und für sie wenigstens ist der Ausdruck „offene Pflanzengesellschaften“ nicht immer gerechtfertigt. Unter diese obere Wurzelschicht senken sich die mächtigen Festigungswurzeln vieler Arten. Ihre Dichtigkeit ist aber nie so groß wie die der Nährwurzeln, so daß diese Senkwurzelschicht, wie wir sie nennen wollen, wieder lückig geschlossen ist.

## Spezieller Teil.

### Drittes Kapitel.

#### **Klimatischer und geologisch-geographischer Überblick des engeren Untersuchungsgebietes.**

Die Glarneralpen umsäumen das Einzugsgebiet der aus den Gletschern des Tödi-Claridengebietes entspringenden Linth. Von rechts und links bringen zahlreiche Bäche ihr Wasser zum Hauptfluß des Tales. Alle ihre Geschiebe werden seit dem Beginn des letzten Jahrhunderts in den Wallensee geführt, in den sich im Gäsi schon bedeutende Schuttmassen vorschieben. Wie der Hauptfluß selbst sind auch seine Zuflüsse wenigstens in ihrem unteren und mittleren Teil korrigiert, so daß wir im Haupttal keine jüngeren Geschiebeablagerungen größerer Ausdehnung finden.

Das Linthtal bildet ein tief eingeschnittenes Alpenquertal von nordsüdlichem Verlauf in seinem untern Teil bis nach Schwanden, von nordnordost-südsüdwestlichem Verlauf zwischen Schwanden und dem Talabschluß. Es ist fast vollständig im Innern der nördlichen Kalkalpenketten gelegen. Die meisten Seitentäler sind von ostwestlichem Verlauf. Nur das Niederntal und das Sernftal etwa von Matt an zeigen dieselbe Richtung wie das Haupttal.

Vom Wallensee bis nach Glarus steigt der Talboden nur schwach an. Auf den beiden Talseiten erheben sich die Bergwände fast unvermittelt steil. Vom Glarus an wird das Gefälle des Talgrundes größer, und zwar nimmt dessen Höhe um 50 m bis zum etwa 5 km entfernten Schwanden zu und von dort um 127 m auf der 10 km langen Strecke bis Linthtal. Hinter dieser Ortschaft wird die Steigung noch stärker und beträgt bis zum 5 km entfernten Tierfeld 127 m. Die Berge sind immer noch sehr steil, wenn auch ihre Hänge stellenweise durch schöne Terrassen gebrochen werden.

Das wichtigste Seitental, das des Sernf, ist nur in seinem untersten Teil schluchtartig eng. Es steigt von Schwanden bis Engi um 250 m, um von da an flacher und zugleich weiter zu werden.

#### **Niederschlagsverhältnisse.**

Die Glarneralpen liegen in der sehr niederschlagsreichen Zone, die sich am Nordrand der Alpen hinzieht. Zur Beurteilung der Niederschlagsverhältnisse besitzen wir die Ergebnisse von 7 im Gebiet gelegenen Meßstationen und die eines Totalisators im Claridengebiet. Mit Ausnahme von Braunwald liegen alle Stationen in der montanen Stufe, während jene als ziemlich maßgebend für die subalpine Stufe angesehen werden kann. Aus der alpinen Stufe gibt uns nur der Totalisator am Geißbüztstock Auskunft.

Nach den „Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt“ berechnen sich für das Jahrzehnt 1917—1926 folgende Monats- und Jahresmittel (Beobachtungsjahre für Braunwald 1919—1927).

	Stationen, Höhe ü. M.						
	Weesen 430 m	Glarus 477 m	Obstal- den 690 m	Auen 821 m	Klöntal 838 m	Elm 958 m	Braun- wald 1190 m
Januar . . . . .	108,2	92,2	99,5	136,9	119,0	108,0	177,0
Februar . . . . .	61,1	59,0	60,2	74,5	71,9	69,5	108,0
März . . . . .	76,2	62,4	73,8	86,6	83,6	70,2	104,6
April . . . . .	138,7	106,1	127,3	141,9	139,8	126,3	157,0
Mai . . . . .	133,3	101,0	122,7	121,7	136,2	108,8	143,7
Juni . . . . .	215,0	178,0	197,8	185,9	236,0	151,7	193,0
Juli . . . . .	183,9	174,7	193,9	171,1	224,7	165,5	214,9
August . . . . .	190,5	163,2	184,3	176,5	216,3	165,4	187,0
September . . . . .	149,3	134,5	143,2	142,6	174,3	138,9	164,4
Oktober . . . . .	108,4	92,2	108,2	112,1	115,0	107,8	120,8
November . . . . .	113,3	98,5	117,7	119,9	125,5	106,9	148,0
Dezember . . . . .	142,7	142,0	156,7	189,9	163,5	154,5	239,9
Jahr . . . . .	1649,6	1403,8	1568,5	1661,7	1815,9	1484,1	1959,9
Tage mit Nieder- schlag . . . . .	148,4	144,9	147,7	153,0	161,6	151,8	163,0

Niederschlags-Monats- und Jahresmittel (1917—1926)  
in Millimetern.

Die 37jährigen Mittel ergeben nach Maurer, Billwiler und Heß (1909) im allgemeinen etwas höhere Jahresdurchschnitte: Weesen 1670 mm, Glarus 1403 mm, Obstal-den 1627 mm, Auen 1726 mm, Klöntal 1894 mm, Elm 1578 mm.

Die reichlichsten Niederschläge fallen in den Sommermonaten Juni, Juli und August; einzig Braunwald zeigt noch ein ausgesprochenes Maximum im Dezember. Die Zahl der Niederschlags-tage ist sehr hoch und beträgt für Klöntal und Braunwald nicht viel weniger als die Hälfte des Jahres. Die etwas geringeren Nieder-schlagszahlen für Glarus und Elm sind durch den Schutz gegen die regenbringenden Nordwestwinde zu erklären, die durch die Wiggis- bzw. Gandstock-Kärpfgruppe abgehalten werden. Ebenso ist die Terrasse von Braunwald etwas im Regenschatten gelegen.

Der Totalisator am Geißbüztistock (2710 m) zeigt in den 11 Jahren seines Betriebes Niederschlagsmengen an, die zwischen 240 cm und mehr als 400 cm schwanken. Der Mittelwert ergibt mehr als 353 cm jährlichen Gesamtniederschlag.

Über die Art der Niederschläge, besonders auch über Einschneien und Ausapern liegen wenige Berichte vor. Heer und Blumer (1846) geben für Glarus eine mittlere Dauer der Schneedecke von 107 Tagen. In Elm beträgt dieselbe 115 Tage (Maurer, Billwiler und Heß), während zwischen erstem und letztem Schneefall in Glarus 182, in Elm 228 Tage liegen. In Elm fallen 29 % der Jahressumme als Schnee, was mit dem im „Klima der Schweiz“ für diese Meereshöhe angegebenen Wert gut übereinstimmt.

Mit der reichen Niederschlagsmenge und der großen Anzahl von Niederschlagstagen hängt die große relative Luftfeuchtigkeit und reichliche Nebelbildung eng zusammen. Höhennebel sind besonders im Sommer und Frühjahr häufig. Talnebel dringen im Winter nur ausnahmsweise weiter als bis nach Glarus vor.

### Temperaturverhältnisse.

Zur Auswertung der Wärmeverhältnisse unseres Gebietes stehen uns nur die Daten der meteorologischen Stationen zur Verfügung; es sind dies Glarus, Auen-Linthtal, Elm und Braunwald mit 10- resp. 8jährigen Mitteln, die in folgender Übersicht zusammengestellt sind.

	Stationen, Höhe ü. M.			
	Glarus 477 m	Auen 821 m	Elm 958 m	Braunwald 1190 m
Januar . . . . .	— 1,07°	— 0,98°	— 2,46°	— 0,84°
Februar . . . . .	— 0,04°	0,14°	— 1,23°	— 0,18°
März . . . . .	3,63°	2,78°	1,75°	1,49°
April . . . . .	7,30°	5,84°	5,03°	3,68°
Mai . . . . .	12,97°	11,83°	11,06°	8,08°
Juni . . . . .	14,43°	13,12°	12,32°	9,28°
Juli . . . . .	16,48°	15,30°	14,62°	11,45°
August . . . . .	15,77°	14,68°	13,67°	10,91°
September . . . . .	13,07°	12,51°	11,46°	8,79°
Oktober . . . . .	7,95°	7,35°	6,35°	5,42°
November . . . . .	2,32°	2,17°	1,25°	1,38°
Dezember . . . . .	— 1,20°	— 0,89°	— 2,08°	— 0,74°
Jahr . . . . .	7,65°	6,98°	5,99°	4,90°

### Übersicht der Temperatur-Monats- und Jahresmittel.

Für Glarus und Elm liegen die Werte unterhalb den nach dem „Klima der Schweiz“ für die betreffende Höhenlage berech-

neten und auch tiefer als die gleich hoch gelegener Stationen des Reuß- oder Rheintals. So hat Altdorf ein um  $1,3^{\circ}$  höheres Jahresmittel als Glarus, wobei die Bevorzugung Altdorfs besonders im Herbst und Winter ausgesprochen ist. Das etwa gleich hoch wie Elm gelegene Vättis hat ein um  $0,7^{\circ}$  höheres Jahresmittel und zeigt vor allem eine große Besserstellung in den Wintermonaten. Diese Erscheinung erklärt sich dadurch, daß im Linthtal der Einfluß des erwärmenden Föhns viel weniger bemerkbar ist als an den genannten Stationen.

Die winterliche Temperaturumkehr zwischen Höhen- und Talstationen ist beim Vergleich der Werte von Auen und Braunwald deutlich zu erkennen. Noch stärker tritt der Unterschied hervor, wenn wir die Werte von Braunwald neben das 37jährige Mittel von Linthtal stellen.

	XII.	I.	II.
Linthtal . . . . .	$-2,3^{\circ}$	$-3,0^{\circ}$	$-0,2^{\circ}$
Braunwald . . . . .	$-0,74^{\circ}$	$-0,84^{\circ}$	$-0,18^{\circ}$

### Windverhältnisse.

Wie aus den meteorologischen Beobachtungen und Mitteilungen von H e e r und B l u m e r (1846) hervorgeht, herrschen im Gebiet die Nord- und Westwinde weitaus vor. Die Richtung der lokalen Winde hängt natürlich in hohem Maße von der Talrichtung ab. Erst in den höheren Lagen, aus denen wir leider keine genauen Angaben haben, verliert das Relief an Bedeutung. Zur Vegetationszeit macht sich bei schönem, ruhigem Wetter der talaufziehende Nordwind geltend; nach Mitternacht wird er abgelöst von einem kühlen, in entgegengesetzter Richtung streichenden Luftstrom.

Der F ö h n, für manche Täler der Alpennordseite von großer Bedeutung, ist für das Linthtal nur wenig wichtig. So ist sein Einfluß auf die Temperaturkurve kaum nachweisbar. Die Zahl der ausgeprägten Föhntage ist für Glarus bedeutend geringer, als man gemeinhin annimmt; sie beträgt im Mittel nur 23,8 pro Jahr (37jähriges Mittel). Am häufigsten weht der Föhn im Frühling und Herbst. Die Zahl der Tage mit Föhnstimmung, ausgezeichnet durch große Trockenheit, Klarheit der Luft und hohe Temperaturen, mag allerdings etwas höher sein als die mit Föhnwind. Auch sind, wie S t r e i f f - B e c k e r (1925) wahrscheinlich macht, die Föhntage im Hintergrunde des Linth- und Sernftales etwas zahlreicher als in Glarus selbst.

Trotzdem, meteorologisch gemessen, der Föhn im Gebiet nur eine kleine Rolle spielt, darf sein Einfluß auf die Vegetation nicht unterschätzt werden. Kann er doch in wenigen Tagen, ja

Stunden, bedeutende Schneemassen zum Verschwinden bringen und das Schmelzwasser fast vollständig austrocknen; mitten im Winter öffnen sich Frühblüher wie *Erica carnea*, *Primula*- und *Gentiana*-Arten. Im Frühjahr kann der Föhn oft verderbend wirken, wenn er mit seinem heißen, trockenen Atem über die Blüten dahinfegt. Im Herbst und im Frühling hat er etwa eine Verlängerung der Assimilationsperiode immergrüner Gewächse zur Folge. Dem Föhneinfluß ist wohl auch das Vorhandensein von relativ zahlreichen xerothermen Arten im Linthtal, hauptsächlich von Glarus an abwärts, zuzuschreiben. Ebenso muß die ziemlich gute Ausbildung der wärmeliebenden *Stipa calamagrostis*-Assoziation dem Föhneinfluß wenigstens teilweise zugute geschrieben werden.

Die

### geologischen Verhältnisse

der Glarneralpen, eines klassischen Gebietes der Alpengeologie, sind außerordentlich verwickelt. Nach der Darstellung in Heim s Geologie der Schweiz und in den zahlreichen Arbeiten von J. Oberholzer lassen sich im Glarnerland vier große Überfaltungsdecken unterscheiden, die über die letzten kristallinen Ausläufer des Aarmassivs und ihren autochtonen Sedimentmantel herübergeschoben wurden. Von unten nach oben und von Süden nach Norden sind es die Glarner-, die Mürtschen-, die Axen- und die Säntis-Drusbergdecke. In den verschiedenen Decken wiederholen sich viele Schichten gleichen geologischen Alters in zum Teil faziellen Abänderungen. So treffen wir an manchen Bergen dieselben Felsarten mehreremale übereinander an. Wir wundern uns daher nicht, in den Schuttböden chemisch und physikalisch sehr verschiedene Komponenten bunt gemischt zu finden. Nur in relativ wenigen Fällen gehören alle Schuttbrocken einer Halde derselben geologischen Schicht an. Einzelheiten in der Tektonik sind hier belanglos und können in der angeführten Literatur nachgeschlagen werden.

Im Talhintergrund, im Sockel des Tödimassivs, treffen wir kristalline Gesteine des Aarmassivs: Sie sind nach Heim äußerst verschiedenartig, kommen aber nur in kleinen Lagern vor und sind deshalb nur von geringer Bedeutung. Einzelne größere Geröllhalden der unteren Sandalp werden von schwer verwitterbaren Gneisen zusammengesetzt. Die grobblockigen, eckigen Trümmer sind zu sehr steilen und beweglichen Kegeln angehäuft, die aber keine für Urgestein charakteristische Vegetation tragen. Die gewaltigen Kalkmassen des Hängenden sind auf sie von zu großem Einfluß.

Während das Karbon in den Glarneralpen nur sehr wenig verbreitet ist, kommt dem Perm eine große Bedeutung als Schuttbildner zu. Die mächtigen Verrukanolager desselben sind vor allem in der Glarner- und Mürtschendecke von großer Ausdehnung. Vom Vorderrheintal aufsteigend legen sie sich über die höchsten Gipfel des Grenzkammes nördlich und nordöstlich

vom Kistenpaß und fallen dann langsam nach Norden, um im Wallenseegebiet unterzutauchen. Ihre größte Mächtigkeit beträgt über 1500 m. Die Textur der Verrukanogesteine ist sehr mannigfaltig: Grob konglomeratisch, breccienartig, grobe bis feine Sandsteine, Schiefer in allen Übergängen vom massigen Gestein bis zu den feinblättrigsten Formen. Im allgemeinen sind die Gesteine nördlich und westlich des Sernftals konglomeratisch, die südlich davon mehr schiefrig. Doch finden sich auch im Kärpfgebiet mancherorts feinschiefrige Varianten. Auch die mineralogisch-chemische Zusammensetzung der Verrukanogesteine ist sehr wechselnd (Milch 1892; 1896). Was uns hier interessiert, ist ihr Kalkgehalt. In den Konglomeraten scheinen nach Heim Kalkgerölle zu fehlen. Auch aus den Analysen von Hezner (Grubenmann und Hezner 1916) ergibt sich die Kalkarmut mancher Verrukanogesteine. Eine Probe von Murg und ihr zugehöriger Verwitterungsboden zeigten folgende Analysenwerte.

	Gestein %	Erde %
CO <sub>2</sub> . . . . .	—	0,89
SiO <sub>2</sub> . . . . .	66,12	70,3
TiO <sub>2</sub> . . . . .	0,81	0,43
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	14,52	12,15
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	5,82	4,00
MnO . . . . .	—	Sp.
MgO . . . . .	1,10	1,06
CaO . . . . .	1,62	1,85
Na <sub>2</sub> O . . . . .	2,21	1,63
K <sub>2</sub> O . . . . .	4,69	2,87
H <sub>2</sub> O . . . . .	3,13	3,44
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> . . . . .	0,31	0,23

Die Zunahme des Kalkgehaltes (hauptsächlich CaCO<sub>3</sub>) im Verwitterungsboden erklärt Niggli (1925) vor allem durch Infiltration und Ablagerung von Karbonat aus den über dem Verrukano liegenden Kalkgesteinen.

Andererseits ergeben die eingehenden Untersuchungen von Milch (l. c.) und von Beder (1909) das Vorhandensein von ziemlich bedeutenden Mengen Kalkkarbonat in manchen Verrukanogesteinen. Dieses kann schon ursprünglich vorhanden gewesen sein oder erst metamorphischen Umwandlungen sein Dasein verdanken. Im ersten Fall glaubt Milch eine Infiltration aus dem ursprünglich über dem Verrukano liegenden Rötidolomit oder einen primären Kalkgehalt des Zements annehmen zu können. Besonders kalkreich erscheint der Zement mancher Sandsteine und mancher Konglomerate. Ein geringer Kalkgehalt der Verwitterungsböden könnte auch durch die Verwitterung des vorhandenen Oligoklas erklärt werden (Domin 1928).

Wir dürfen also nicht verwundert sein, wenn wir mitten im Verrukanogebiet Kalkpflanzen auch an Stellen antreffen, wo eine Infiltration kalkführenden Wassers ausgeschlossen ist. Der geringe Kalkgehalt mag im Verein mit dem kalkhaltigen Flugstaub und der geringen Bodenazidität für sie genügen.

Als Bodenbildner zeigen die Gesteine des Verrukano ein sehr verschiedenes Verhalten. Konglomerate und grobe Sandsteine verwittern nur sehr schwer und ergeben grobblockiges und vegetationsfeindliches Verwitterungsmaterial. Die schiefrigen Varietäten dagegen bilden schwach geneigte, feinerdereiche und feuchte Schuttböden. Sind sie nicht zu lange schneebedeckt, so findet die Vegetation auf ihnen günstige Bedingungen.

Der Rötidolomit der Trias verdient als sehr vegetationsfeindliches Gestein Erwähnung. Er bildet grobe, eckige Gerölle mit sehr spärlicher Feinerde. Ihre Pflanzenarmut ist besonders auffallend im Rötidolomit des autochtonen Sedimentmantels im Tödigebiet. Aber auch in der Schiltgruppe bildet er ausgedehnte nackte Fels- und Schuttböden.

Ein ebenfalls schwer verwitterndes, aber mehr sandbildendes Gestein der Trias ist die Rauwacke, die am Schilttristli, an den Siwellen und am Weißmeilen als Muttergestein einzelner Geröllhalden auftritt.

Von den Gesteinen der Juraformation bilden Lias-sandsteine im Gebiet der Spitzmeilenhütte sandige Schuttböden von geringem Kalkgehalt. Doggerschutt ist nirgends von Bedeutung. Hervorragend wichtig sind dagegen Quintner- und Troskalk des Malms. Es handelt sich um viele hundert Meter mächtige harte Schichten, die in allen Teilen der Glarneralpen ausgedehnte Geröllhalden angehäuft haben. Es würde zu weit führen, sie alle aufzählen zu wollen. Ihre scharfkantigen Bestandteile verwittern nur schwer. Eine Gesteinsprobe von Quinten ergab 52,75 % CaO und 43,25 % CO<sub>2</sub> (Hezner und Grubemann l. c.). Infolge ihrer großen Beweglichkeit sind die Malmgeröllhalden für die Besiedelung ungünstig. Ebenfalls zum Malm gehören die einige hundert Meter mächtigen Zementsteinschichten. Sie bilden sandiges, etwas schiefriges Geröll, das am Gipfel des Vorderglärnisch, an der Ortstockfurkel und am Kirchberg ausgedehnte Flächen bedeckt.

Von der Kreideformation besitzen Oehrlikalk und Valangienmergel einige Bedeutung als schuttbildende Gesteine. Der erste zerfällt in schwer verwitternde, rauhe Trümmer; der zweite dagegen ergibt leicht Feinerde und ist für die Vegetation günstig. Auch aus dem karbonatarmen Kieselkalk des Haute-rivien entsteht etwa vegetationsfreundliches Grobgeröll. Schrat-ten- und Seewerkalk verwittern nur schwer; sie tragen auf der Auernalp, am Ruchenglärnisch und auf dem Gemsialpeli zur Bildung von Geröllböden bei.

Die Flyschgesteine der Tertiärformation endlich gelangen im Sernftal und im Hausstockgebiet zu gewaltiger Entwicklung. Ihre viele hundert Meter mächtigen Schichten sind

von sehr wechselnder Zusammensetzung. Da ihre einzelnen Varianten zudem noch in engem Verband auftreten, bilden die aus ihnen hervorgehenden Schuttböden gewöhnlich ein buntes Gemenge. Häufig herrschen Dachschiefer und Flyschmergel vor, welche infolge ihrer leichten Verwitterbarkeit viel feinerdereichen Schutt bilden. Dieser ist gern feucht und stellt eine günstige Vegetationsunterlage dar. Tonschieferschutt ist immer kalkhaltig, und wenn sich auf ihm etwa als „Kieselpflanzen“ bekannte Arten ansiedeln, so muß dies eher seinen physikalischen Eigenschaften zugeschrieben werden. Der Wildflysch verhält sich trotz seiner viel heterogeneren Zusammensetzung ähnlich. Sandsteine, Nummulitenschichten und Taveyannazsandstein neigen infolge ihrer größeren Massigkeit zur Bildung größerer, weniger vegetationsfreundlicher Schuttböden. Durch Mischung mit Dachschiefen und Mergeln wird zwar ihre Wirkung oft herabgesetzt. Am reinsten kommen sie im Gebiet der Claridenhütte und am Nüschentock-Rüchi zur Ausbildung.

Das Quartär hat uns nur ganz vereinzelt, durch fluvialen Anriß bloßgelegte Schuttböden älteren Datums hinterlassen. In der Nacheiszeit endlich sind die zahlreichen Lokalmoränen, Bach- und Lawinenschuttkegel entstanden, die je nach ihrem Alter von der Vegetation mehr oder weniger bedeckt sind.

### Die Höhenstufen des Untersuchungsgebietes.

Die Höhengrenzen steigen im Glarnerland wie in den anderen nordalpinen Tälern von Norden gegen Süden an. Für die Buchen-, Fichten- und Alpenrosengrenzen ist dies leicht zu beobachten. Ebenso sind die Grenzen in Südlagen gegenüber den Nordlagen etwas erhöht.

Die tiefsten Teile des Linthtales liegen in der Kulturstufe. Darüber erhebt sich der gewaltige Buchenwaldgürtel, dessen größte Breite nach Wirz (1928) 1100 m beträgt. Seine obere Grenze liegt auf der rechten Talseite im Durchschnitt bei etwa 1100 m. Von 900 m im nördlichen Gebietsteil steigt sie bis 1300 m im Talhintergrund. Auf der ost- und südost-exponierten linken Talseite ist die Grenze etwa 100 m höher gelegen. Das höchste Buchenwäldchen, aus zum Teil niederliegenden und strauchförmigen Individuen gebildet, finden wir auf der linken Talseite bei Vordersand zwischen 1500 m und 1560 m. Häufig ist der Buchenwald aber nicht bis zu seiner klimatischen Grenze vorgedrungen, weil ihm auf jungen Bergsturz- und Moränenböden die Fichte weit überlegen ist und nach unten Raum abstreitet.

Der Fichtengürtel reicht im Mittel bis 1780 m (Wirz). Seine obere Grenze liegt im Rautgebiet bei 1720 m, in den Freiberger bei 1850 m. Im Sernftal ist nach Winteler (1926) die klimatische Waldgrenze bei 1930 m, während heute der Fichtenwald nur bis 1780 m ansteigt. Über den obersten Waldbeständen dehnt sich fast immer ein mehr oder weniger breiter Zwergstrauchgürtel aus. Seine dem *Rhodoreto-Vaccinion* angehörenden Klimax-

gesellschaften sind am besten im Verrukanogebiet entwickelt; auf Kalk ist die Bodenentwicklung für sie noch nicht überall genügend weit fortgeschritten. Die obere Grenze der Bestände liegt im Sernftal bei 2050 m in Nordlage, bei 2000 m in Südlage (Winteler).

Über dem Zwergstrauchgürtel, in der eualpinen Stufe, ist auch im Glarnerland wie in Graubünden das *Caricetum curvulae* die klimatische Schlußgesellschaft. Auf Verrukano und Urgestein finden wir die Assoziation gut entwickelt. Auf Kalk und Tonschiefer dagegen sind die Böden noch nicht genügend entkalkt und versauert, um die Ausbildung der Gesellschaft zu sichern. Immerhin finden wir Initialstadien in guter Zusammensetzung bei der Claridenhütte, am Vorab und am Spitzmeilen.

Gegen die Schneelinie hin lösen sich die Rasenbestände immer mehr auf. Die Schneegrenze liegt im Glärnischgebiet um 2500 m, in der Sardonagruppe bei 2630 m und am Tödi bei etwa 2700 m (Jegerlehner). Am Käpfstock läßt sie sich bei etwa 2600 m feststellen.

Zusammenfassend können wir also für unser Untersuchungsgebiet folgende Höhenstufen und Klimaxgesellschaften annehmen:

Montane Stufe . . . . .	bis ca. 1300 m	Buchenwald;
subalpine Stufe . . . . .	bis ca. 1800 m	Fichtenwald;
alpine Stufe . . . . .	bis ca. 2550 m	<i>Rhodoreto-</i> <i>Vaccinion</i> und <i>Curvuletum</i> ;
nivale Stufe . . . . .		<i>Androsacion</i> <i>alpinae</i> und <i>Thlaspeion</i> .

**Verteilung der Schuttböden auf die verschiedenen Höhenstufen.**

Die Felsschuttböden sind in der montanen Stufe der Glarneralpen viel spärlicher als in der subalpinen und in dieser weniger verbreitet als in der alpinen. Diese Erscheinung ist durch orographische und klimatische Verhältnisse bedingt.

Wäre das Gebiet vegetationsfrei, so müßten die Schuttablagerungen überall etwa gleich häufig sein. In der montanen und subalpinen Stufe ist die Schuttbildung zwar geringer als in der alpinen. Dafür würde infolge der Steilheit der Hänge aus den oberen Lagen starke Schutzzufuhr einsetzen, die die verminderte Bildungsgeschwindigkeit der tieferen Lagen aufwäge. Nun sind aber die Talseiten von einem dichten Waldgürtel bestanden, der das stürzende Material aufhält. Es verteilt sich so über den ganzen Hang, statt sich an seinem Fuße anzuhäufen. Nur größeren Felsstürzen gelingt es, den Wald vollständig zu durchbrechen. Dann kommt es mitten im Waldgebiet zur Anhäufung größerer Schuttmassen, wie wir solche z. B. in der Weiß- und Rotrisi bei Ennenda, der Gufelirisi bei Engi, im Niederental und anderwärts sehen. Fehlt der Waldgürtel infolge allzugroßer Steilheit der Hänge, oder ist er zerstört worden, so kommt es natürlich zur

Schuttansammlung auf der Talsohle. In der Tat liegen die meisten montanen und viele subalpine Geröllhalden am Fuß mächtiger Felswände. Bei ihrer Ablagerung helfen oft auch Lawinen und Regenbäche mit. Reine Alluvionsschuttböden sind in der montanen Stufe selten; die bedeutendsten der subalpinen Stufe sind die der unteren Sandalp und des Limmernbodens, wo der stundenlange Talgrund von einer Kieswüste bedeckt ist, während am Fuß der steilen Trogwände mächtige Steinschlaghalden abgelagert sind.

Für die Erhaltung der offenen Schuttböden sind sowohl in der montanen als auch in der subalpinen Stufe die Vegetationsbedingungen nachteilig. Lange Vegetationszeit und Arten mit hoher bestandesbildender Kraft beschleunigen deren Überwachsung.

Auf die Zahl der Schuttvorkommnisse in der montanen Stufe wirkt auch der Mensch vermindern ein. Durch Aufforstung und Verbauung sowie durch Korrektur der Wildbäche sucht er den beweglichen Schutt zu binden oder dessen Ablagerung zu verhindern. Von wie großer Wirkung diese Eingriffe sind, sehen wir deutlich in der Weißrisi bei Ennenda (vgl. S. 268).

Andererseits verhindert oder verzögert der Mensch allerdings auch die Überwachsung des Schuttes. Indem er sein Vieh auf den spärlich berasteten Halden weiden läßt, unterhält er die Beweglichkeit des Bodens und schädigt zugleich die Pflanzen.

In der alpinen Stufe sind die Bedingungen für die Bildung und die Erhaltung von Schuttböden bedeutend günstiger. Zu der intensiveren Verwitterung kommt die verminderte Kampfkraft der Pflanzen. Auch verhindert die Verkürzung der Vegetationszeit eine rasche Berasung des Schuttes. Je mehr wir uns der Schneelinie nähern, um so ausgeprägter werden diese Verhältnisse, so daß wir in der alpinen Stufe eine Zunahme der Schuttböden von unten nach oben feststellen können. In der Nivalstufe sind diese mit den Felsböden überhaupt die einzigen Pflanzenstandorte.

## Viertes Kapitel.

### Die Felsschuttgesellschaften der Glarneralpen.

#### 1. Die *Stipa calamagrostis*-Assoziation.

(*Stipetum calamagrostidis*.)

In den wenigen Geröllhalden der montanen Stufe treffen einige Arten zusammen, die sich an den ihnen zusagenden Standorten — sonnigen Lagen mit nicht allzu dichter Vegetation — regelmäßig einfinden. Viele davon sind für Geröll nicht charakteristisch, indem sie auch andere Stellen ähnlicher Beschaffenheit besiedeln, z. B. Ruderalplätze, Wald- und Gebüschränder, steinige, magere Weiden. Auf Geröllböden aber erlangen sie ihre beste

Entwicklung, da sie durch Konkurrenten nicht behindert werden. Hier vereinigt sich deshalb eine typische Pflanzengesellschaft, die wir, trotz der geringen Anzahl treuer und steter Arten, mit dem Wert einer Assoziation belegen müssen. Die Kombination der auftretenden Arten ist derart charakteristisch, daß sich dieses Vorgehen wohl rechtfertigt.

Es ist wahrscheinlich, daß sich die Assoziation weiter im Süden, in den französischen und italienischen Alpen, in besserer Entwicklung finden läßt. Die Schweiz scheint schon in ihrem Grenzgebiet zu liegen. Ein genaues Studium der Gesellschaft in optimaler Ausbildung würde sie offenbar viel ausgeprägter erscheinen lassen.

Schon auf weite Entfernung hin fallen uns in den montanen Kalkgeröllhalden die mächtigen Büsche von *Stipa* in die Augen. Auf meterlangen Halmen wogen die silberglänzenden Rispen. In der Luft liegt der süße Duft von *Vincetoxicum*; rot und golden leuchten die Blumen von Hohlzahn und Ochsenauge. Vereinzelte Föhren, Fichten und Eschen spenden spärlichen Schatten.

Wie schon gesagt, sind für die *Stipa calamagrostis*-Assoziation geeignete Schuttböden in den Glarneralpen nicht sehr häufig. Sie finden sich vor allem am Fuße des Wiggis gegen den Eingang des Klöntals und zwischen Netstal und Näfels. Am Fuße des Schilt sind ihr zusagende Kalkgeröllhalden oberhalb Mollis im Haltengut, und bei Ennenda bildet die sogenannte Weißbrisi einen günstigen Standort. Weiter taleinwärts verschwinden die Kalkgeröllhalden in den tieferen Lagen zunächst, indem Verrukano und Tonschiefer bis zum Talgrund heruntersteigen, oder, wie am Vorderglärnisch, der Fuß der Berge von einem fast vollständig bewaldeten Schuttmantel umgeben ist. Die Verrukanohalde der Rotrisi bei Ennenda zeigt eine dem *Stipetum* ähnliche Vegetation, die aber durch Aufforstung stark verändert ist. Erst ganz im Talhintergrund, südlich der Linie Schräjenbach-Furbach, treten die Malmwände dem Talgrund wieder näher und zeigen an ihrem Fuß den typischen Geröllsaum. Die lokalen Bedingungen, wenig Sonne bei großer Luftfeuchtigkeit, machen aber diese Halden für das *Stipetum* nicht geeignet, das dort nur in verarmten Beständen vorkommt. Von den Charakterarten überschreiten übrigens *Galeopsis angustifolia* und *Scrophularia canina* nach Süden die Linie Ennenda-Klöntal nicht.

So kommt es, daß wir nicht oft Gelegenheit hatten, das *Stipetum calamagrostidis* im Linthtal in optimaler Ausbildung zu untersuchen. Eine mit Dr. Braun-Blanquet ins Churer Rheintal ausgeführte Exkursion, deren Ziel das Studium der Assoziation bei Felsberg war, zeigte, daß diese am Calanda ähnlich, aber reicher und typischer entwickelt ist als im Linthtal. Dort kommt die Assoziation wohl in der für die Schweiz optimalen Ausbildung vor. Trockene Luft und wenig Niederschlag begünstigen sie in weitgehendem Maße.

Die Pfriemgrasschuttflur ist eine typisch wärmeliebende Gesellschaft mit einigen Charakterarten südlicher Herkunft. So

sind *Stipa calamagrostis* und *Calamintha nepetoides* Jordan mediterranean-montane Arten. Auch *Vincetoxicum officinale*, *Galeopsis angustifolia*, *Galium erectum* und die beiden *Teucrium montanum* und *chamaedrys* sind als wärmeliebende Arten bekannt. Es ist daher begreiflich, daß an lokal ungünstigen Stellen mit großer Feuchtigkeit und in Schattenlagen immer eine Anzahl mehr oder weniger fremder Arten an Stelle der spärlich werdenden Charakterarten treten. Diese gesellschaftsfremden Arten können so überhandnehmen, daß die Zugehörigkeit einer Siedelung zur Assoziation nur schwer erkennbar ist. So fand ich in einer quelligen Geröllhalde oberhalb Mollis einen verarmten Einzelbestand des *Stipetums*, in dem *Dryopteris Robertiana* mit *Equisetum arvense* und *Valeriana tripteris* vorherrscht. *Stipa* selbst fehlt; neben *Vincetoxicum* sind nur einige stete Begleiter vorhanden (*Geranium Robertianum*, *Moehringia muscosa*, *Sesleria coerulea*). Doch nur wenige Meter weiter südlich, wo trockenes Geröll die feuchte Halde überlagert, ist die Assoziation gut entwickelt.

## Ergänzungen zu Tabelle I.

- Aufnahme 1.** Brand, Wiggis; Feinschutt mit ziemlich viel Feinerde; diese schon oberflächlich liegend; Schutt hart verbacken, so daß oberflächliches Material leicht abrutscht. Initialphase.
- Aufnahme 2.** Mettlen, Wiggis; sehr bewegliches Grobgeröll; Feinerde spärlich in 5—50 cm Tiefe; bis zu dieser Tiefe viele Nährwurzeln. *Rubus spec.*, *Vicia silvatica* +.2, *Lathyrus pratensis*, *Polygala chamaebuxus*, *Helianthemum nummularium*, *Satureia silvatica*, *Orobanche alba*.
- Aufnahme 3.** Mettlen, Wiggis; unter einer Wasserrinne; Steinluftschicht 5 cm; lückiger Vegetationsschluß. *Populus tremula* (1 Keimling), *Fagus silvatica*, *Thesium alpinum*, *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Lamium galeobdolon*, *Knautia silvatica*, *Taraxacum officinale*.
- Aufnahme 4.** Schneisingen, Wiggis; Steinluftschicht 5 cm; offene Optimalphase, 40 % vegetationsbedeckt. *Corylus avellana*, *Eupatorium cannabinum*, *Tussilago farfara* 1.2, *Hieracium florentinum* +.2; außerhalb der Probestfläche *Geranium sanguineum*, *Prunella grandiflora*, *Campanula rotundifolia*.
- Aufnahme 5.** Klöntal; Assoziationsfragment; Vegetation 30—40 % deckend. *Agrostis alba* +.2, *Calamagrostis varia* 1.2, *Gymnadenia conopsea*, *Salix appendiculata*, *Rubus spec.*, *Sanguisorba minor*, *Bellidiastrum Michellii*.
- Aufnahme 6.** Weißbrisi; Terrassenbildung durch *Stipa calamagrostis*; auf den Terrassenflächen viel Feinerde; 10 % vegetationsbedeckt. *Carex ornithopoda* +.2, *Globularia cordifolia* +.3.
- Aufnahme 7.** Weißbrisi; viel humusarme Feinerde; Vegetation sehr offen; *Berberis vulgaris* +.2, *Acer pseudoplatanus*.
- Aufnahme 8.** Büttenen, Klöntal; wenig beweglicher Feinschutt mit viel Feinerde, etwas tätig und berieselt; stark terrassiert. Einzelne Moose, *Silene nutans* 1.2, *Trifolium repens* +.2, *Anthyllis vulneraria*, *Epilobium montanum*, *Daucus carota*, *Verbena officinalis*, *Plantago lanceolata*, *Scabiosa columbaria*.
- Aufnahme 9.** Weg zur Pantenbrücke; 15 cm Steinluftschicht; darunter 5 cm reichlich durchwurzelter, humusreicher Erde, dann humusarme Feinerde mit spärlichen Wurzeln. *Polygonatum officinale*, *Hippocrepis comosa*, *Viola hirta*, *Angelica silvestris*, *Laserpitium latifolium*.

**Aufnahme 10.** Tierfeld; 15 cm Steinluftschicht, sehr beweglich und etwas tätig.

*Pimpinella major*, *Heracleum montanum*, *Orobanche reticulata*, *Crepis blattarioides*.

**Aufnahme 11.** Felsberg bei Chur; Steinluftschicht 15—20 cm, Wurzelschicht 30—40 cm mit viel humusarmer Feinerde. *Berberis vulgaris* l. l., *Erucastrum obtusangulum*, *Sanguisorba minor*, *Potentilla puberula*, *Hypericum perforatum*, *Viola pinnata*, *Daucus carota*, *Cornus sanguinea*, *Verbascum lychnitis*, *Scabiosa columbaria*, *Campanula rotundifolia*, *Carlina vulgaris*, *Globularia cordifolia*. Aufnahme mit Dr. Braun-Blanquet.

**Aufnahme 12.** Lauterbrunnental; *Calamagrostis varia*, *Erucastrum obtusangulum*, *Fragaria vesca*, *Potentilla erecta*, *P. reptans*, *Hypericum perforatum*, *Pimpinella major*, *Angelica silvestris*, *Chrysanthemum vulgare*, *Centaurea jacea*, *Hieracium stictifolium*. (Dr. Braun-Blanquet).

### Organisation des Stipetums.

Bei Betrachtung der Tabelle I fällt uns die geringe Einheitlichkeit der Einzelbestände auf. Außer *Calamintha nepetoides*, *Galeopsis angustifolia*, *Scrophularia canina* und *Stipa* selbst sind sämtliche Arten der charakteristischen Artenverbindung von geringem Treuewert. Aber auch die Treuen und Festen gehen hin und wieder an andere Standorte: *Stipa* besiedelt ziemlich oft auch sonnige Kalkfelsen, Tonschiefer- und Verrukanoschutt. Sie steigt am Südhang des Gufelstocks auf Verrukanogeröll bis 1500 m. Nirgends aber kommt es zur Bildung so mächtiger Büsche wie auf süd-exponierten, montanen Kalkgeröllhalden. *Galeopsis angustifolia* gedeiht ebenfalls nicht selten auch außerhalb des Gerölls, so z. B. in den sonnigen Magermatten des Ennetrösligen ob Ennenda, am warmen Waldrand des Elggis und anderwärts auf steinigem Untergrund. Auch *Scrophularia canina* wächst gelegentlich etwa auf Geröll im Gebüsch am Waldrand. Alle andern Arten aber finden sich an sonnigen Standorten mit lockerer Vegetation und geringer Konkurrenz ebenso häufig wie im *Stipetum*. *Vincetoxicum*, *Carduus defloratus*, *Galium erectum*, *Buphtalmum salicifolium*, *Teucrium montanum*, *T. chamaedrys*, *Origanum vulgare* u. a. m. gehen ebenso oft auf Kalkfels, in sonnige *Sesleria*- und *Bromus erectus*-Halden als auf Kalkgeröll.

Ebenso auffallend ist der relativ geringe Stetigkeitsgrad der meisten Arten. Aus einer Gesamtartenzahl von 107 erreichen nur 3 die höchste Stetigkeitsklasse. Eine Art erhält die Stetigkeit 4, 11 diejenige von 3, 19 die von 2, und die große Mehrzahl der Arten (73) findet sich nur in 0—20 % der Einzelbestände. Dies mag zum Teil von der geringen Zahl der Aufnahmen, zum Teil sicher aber auch von der Verarmung der Gesellschaft in unserem Gebiet herkommen. Treue und anderwärts wohl stete Arten kommen nur vereinzelt vor, weil das feuchte Klima ihnen nicht zusagt, und sie deshalb nur an den bestbesonnenen Stellen gedeihen können. Dann muß die große Anzahl nicht steter Begleiter und Zufälliger aber auch dem früher erwähnten Umstand zugeschrieben werden, daß die offenen Geröllhalden sich ähnlich erhalten wie Ruderalplätze und oft einer Menge nur zufälliger, ephemerer Arten

Ta-  
**Stipa calama-**  
(Stipetum)

Lebensform	Aufnahme	1	2	3	4
	Höhe über Meer	480 m	500 m	500 m	500 m
	Exposition und Neigung	30° E	35° E	32° E	33° E
	Boden	Kalk F. E. bewegl. tätig	Kalk B. G. F. E. s. bewegl. tätig	Kalk F E s. bewegl. tätig	Kalk B. G. E. bewegl. tätig
	Größe der Untersuchungsfläche	20 m <sup>2</sup>	100 m <sup>2</sup>	100 m <sup>2</sup>	25 m <sup>2</sup>
	<b>Charakterarten:</b>				
H.	<i>Stipa calamagrostis</i> . . . . .	1. 2	1. 2—3	+ . 2	1. 3
G.	<i>Vincetoxicum officinale</i> . . . . .	+ . 1	+ . 2	+ . 1	+ . 1
T.	<i>Galeopsis t angustifolia</i> . . . . .	+ . 1	+ . 1	+ . 1	—
Ch.	<i>Reseda luteola</i> . . . . .	—	+ . 1	—	+ . 2
Ch.	<i>Scrophularia canina</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
Ch.	<i>Epilobium t rosmarinifolium</i>	—	—	—	—
Ch.	<i>Calamintha nepetoides</i> . . . . .	—	—	—	—
	<b>Ordnungscharakterarten:</b>				
Ch.	<i>Gypsophila repens!</i> . . . . .	1. 2—3	+ . 2	1—2. 2	(+)
Ch.	<i>Rumex scutatus!</i> . . . . .	—	+ . 2	2. 3	—
Ch.	<i>Moehringia muscosa</i> . . . . .	+ . 2	(+)	—	—
H.	<i>Athamanta cretensis!</i> . . . . .	—	+ . 1	—	+ . 1
H.	<i>Campanula cochlearifolia</i> . . . . .	—	—	—	—
G.	<i>Petasites paradoxus!</i> . . . . .	—	—	—	—
Ch.	<i>Linaria alpina</i> . . . . .	—	—	—	—
G.	<i>Dryopteris Robertiana</i> . . . . .	—	—	—	—
	<b>Differentialart:</b>				
Ch.	<i>Teucrium montanum</i> . . . . .	—	+ . 3	2. 2	—
	<b>Begleiter:</b>				
Ch.	<i>Galium mollugo</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	+ . 1	+ . 1
H.	<i>Buphtalmum salicifolium</i> . . . . .	—	+ . 1	+ . 2	+ . 2
H.	<i>Carduus defloratus</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	—	+ . 2
H.	<i>Sesleria coerulea</i> ↓ . . . . .	+ . 2	+ . 2	+ . 2	1. 2
H.	<i>Brachypodium pinnatum</i> ↓ . . . . .	1. 2	+ . 2	+ . 2	2. 2
H.	<i>Geranium Robertianum</i> . . . . .	+ . 1	3. 2	2. 2	+ . 1
Ch.	<i>Origanum vulgare</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 1	2. 2
G.	<i>Carex diversicolor</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 2
Ch.	<i>Silene vulgaris</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	—	1. 1
Ch.	<i>Teucrium chamaedrys</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 1	+ . 2
Ch.	<i>Thymus serpyllum</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
H.	<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	1. 2	+ . 2	—	1. 2
G.	<i>Mercurialis perennis</i> . . . . .	—	+ . 2	—	(+)
H.	<i>Satureia vulgaris</i> . . . . .	—	+ . 1	—	+ . 1—2
Ph.	<i>Picea excelsa</i> ↓ . . . . .	+ . 2	—	—	—
G.	<i>Anthericum ramosum</i> . . . . .	—	—	—	—
Ph.	<i>Salix incana</i> ↓ . . . . .	(+)	—	—	(+)
H.	<i>Kernera saxatilis</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 1	+ . 1
H.	<i>Arabis hirsuta</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 1	—
Ch.	<i>Medicago lupulina</i> . . . . .	+ . 1	—	—	+ . 1
Ph.	<i>Fraxinus excelsior</i> ↓ . . . . .	+ . 1	+ . 2	—	+ . 1
H.	<i>Digitalis ambigua</i> . . . . .	—	+ . 1	—	+ . 1
T.	<i>Euphrasia salisburgensis</i> . . . . .	—	—	+ . 1	—
H.	<i>Valeriana tripteris</i> . . . . .	+ . 2	—	—	1. 2
H.	<i>Campanula trachelium</i> . . . . .	—	—	—	+ . 1
H.	<i>Leontodon hispidus</i> . . . . .	1. 2	—	—	+ . 1
H.	<i>Hieracium murorum</i> . . . . .	+ . 1	—	—	+ . 1
Ph.	<i>Pinus sibirica</i> ↓ . . . . .	—	—	—	—
H.	<i>Molinia t litoralis</i> . . . . .	(+)	—	—	—
H.	<i>Carex humilis</i> . . . . .	—	+ . 2	—	1. 2
G.	<i>Helleborine latifolia</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2
H.	<i>Aquilegia t atrata</i> . . . . .	—	—	—	—
Ph.	<i>Clematis vitalba</i> . . . . .	—	+ . 2	—	+ . 1
H.	<i>Ranunculus geraniifolius</i> . . . . .	—	—	—	—
Ch.	<i>Sedum album</i> . . . . .	—	—	+ . 2	+ . 1
Ph.	<i>Sorbus aria</i> . . . . .	—	—	—	—
H.	<i>Lotus corniculatus</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
Ph.	<i>Coronilla emeris</i> . . . . .	+ . 1	—	—	+ . 2
H.	<i>Coronilla vaginalis</i> . . . . .	—	—	—	(+)
Ph.	<i>Ligustrum vulgare</i> . . . . .	—	+ . 1—2	—	—
Ch.	<i>Satureia alpina</i> . . . . .	—	+ . 1—2	—	—
H.	<i>Verbascum nigrum</i> . . . . .	—	—	—	—
H.	<i>Cicerbita muralis</i> . . . . .	—	—	+ . 1	+ . 1
	<b>Zufällige</b> . . . . .	—	7	8	7



das Aufkommen ermöglichen. Da in der montanen Stufe die Gesamtartenzahl recht groß ist, so muß immer mit einem ziemlichen Anflug solcher nur vorübergehender Arten gerechnet werden. Einen verwischenden Einfluß auf die Ausbildung der Gesellschaft müssen wir auch der Nähe des Waldes zuschreiben, indem von da aus schon zu Beginn der Besiedelung des Gerölls Waldpflanzen, Bäume, Sträucher und Kräuter, auf den nackten Boden vorgeschoben werden. Die oft nur vereinzelt vorkommenden Holzpflanzen sind für das *Stipetum* aber von hoher Bedeutung; sie sind als Sukzessionszeiger wichtig und typisch für die montane Geröllassoziaton.

Aus der Tabelle I ließ sich folgendes biologisches Spektrum berechnen, wobei nur die Aufnahmen 1—10 des engeren Untersuchungsgebietes in Betracht gezogen wurden.

Therophyten . . . . .	2 = 3,6 %
Geophyten . . . . .	6 = 10,7 %
Hemikryptophyten . . . . .	25 = 44,6 %
Chamaephyten . . . . .	15 = 20,7 %
Phanerophyten . . . . .	8 = 14,3 %

Wir haben also im *Stipetum* eine ausgeprägte Hemikryptophytengesellschaft vor uns, in der immerhin auch die Chamaephyten gut vertreten sind.

An Hand ihrer morphologischen Eigenschaften sei der dynamische Wert einiger besonders wichtiger Arten besprochen.

*Stipa calamagrostis* ist imstande, auch das größte Geröll zu besiedeln. So fand ich in der Weißbrisi einen mehrere Quadratmeter großen Reinbestand mächtiger Horste auf sehr beweglichem Blockgeröll mit einem mittleren Blockdurchmesser von etwa 30 cm. Aber auch auf beweglichem Feingeröll kann die Art als Pionier auftreten. Die mächtigen Horste mit den durch eine feste Strohtunika geschützten Halmbasen werden von einem dichten Zopf langer Faserwurzeln festgehalten und stemmen sich dem Geröll entgegen. Bis über 40 cm tief senken sich die zugfest gebauten Wurzeln in das Geröll. Die jungen Halme richten sich senkrecht empor, während die abgestorbenen mit den langen, zähen Blättern unterhalb des Horstes eine Schutzdecke bilden, die den Stock vor Unterspülung durch Wasser bewahrt. Dem Ausgewalztwerden hält der Stock sehr lange stand, indem er an den Halmbasen zahlreiche Erneuerungstriebe durchbrechen läßt, die sich, einmal erstarkt, dem Gestein palisadenartig entgegenstemmen und es festlegen. Eine große Zahl schon frühe durchbrechender Adventivwurzeln sorgen beizeiten für die Unabhängigkeit dieser neuen Triebe, indem sie bei Abtrennung vom Mutterstock Ernährung und Festigung derselben übernehmen. In wenig beweglichem Geröll und auf Ruhschutt können die durchbrechenden Triebe oft ziemlich lange Internodien ausbilden. So maß ich schon Ausläufer von 12 cm Länge, die nur aus zwei Internodien zusammengesetzt waren. Die Blätter sind daran nur als kurze, fast

spreitenlose Niederblätter ausgebildet. Am Ende der verlängerten Triebe verkürzen sich dann die Internodien, und es kommt durch reichliche Bewurzelung und Neubildung von intra- und extravaginalen Laubblättriemen zur Entwicklung eines neuen Horstes.

Durch die starke Stauwirkung üben die Horste von *Stipa* einen stabilisierenden Einfluß auf das Geröll aus. Die bergwärts sich bildenden Terrassenflächen wie auch der Horst selbst bilden günstige Keimorte für neue Arten. So fand ich darin junge Pflanzen von *Geranium Robertianum*, *Vincetoxicum officinale*, *Campanula cochleariifolia*, *Polygala chamaebuxus*, *Fraxinus excelsior* und *Picea excelsa*.

Keine andere Art des *Stipetums* ist für die Gesellschaft von so großer dynamischer Bedeutung. Keine ist so besiedelungstüchtig und zugleich von so großer schuttfestigender Wirkung. Wahrscheinlich könnte die Art auch zur Festigung beweglicher Rohböden in der ihr zusagenden Höhenstufe mehr als bisher herangezogen werden. Saatgut sollte bei dem reichlichen Vorkommen der Pflanze leicht zu gewinnen sein, und am Erfolg des Versuches ist nicht zu zweifeln (vgl. dagegen Volkart, 1928).

*Vincetoxicum officinale* ist als Besiedler stark beweglichen Gerölls großen mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt. Die Pflanze widersteht denselben dank ihrer mechanisch gut geschützten Wurzeln und Stengel. Lebende und abgestorbene Stengel sind steil aufgerichtet und üben eine ähnliche, wenn auch schwächere Stauwirkung aus als *Stipa*.

Die Besiedelungstüchtigkeit von *Teucrium montanum* ist geringer als die der beiden vorhergehenden Arten. Die Pflanze stellt höhere Anforderungen an Stabilität und Feinerdegehalt des Bodens. Sie kann bis zu einem gewissen Grad für die Gesellschaft stark aufbauend wirken, solange ihre Spaliere nämlich eine nicht allzugroße Ausdehnung erreicht haben. Als niederliegender Spalierstrauch mit starker Zentralwurzel und schwach adventiv bewurzelten Zweigen widersteht sie dem Zug des fließenden Feingerölls. Klammerartig halten die verholzten Zweige den Boden fest und erleichtern so in ihrem Bereich die Keimung neuer Arten. Große, dichte Teppiche von *Teucrium* können aber auch abbauend wirken, indem sie *Stipa calamagrostis*, *Vincetoxicum officinale* und andere Arten ersticken oder ihr Aufkommen aus Samen verhindern. Bäume und Sträucher kommen dagegen im dichten Geflecht leicht zur Entwicklung.

Dies führt uns nun zu den wichtigen abbauenden Arten, von denen besonders einige rasenbildende Chamaephyten und Hemikryptophyten sowie Bäume und Sträucher Erwähnung verdienen. Unter den ersten nennen wir besonders *Globularia cordifolia*, *Erica carnea* und die im Glarnerland nicht sehr häufige *Arctostaphylos uva ursi*. In dem Maschenwerk ihrer Zweige bilden und halten sie kräftig Humus fest. Häufig beobachtete ich darin abgestorbene oder in ihrer Vitalität stark reduzierte *Stipetum*-Pflanzen.

Von Hemikryptophyten spielen einzig *Sesleria coerulea*, *Brachypodium pinnatum* und *Calamagrostis varia* eine gewisse Rolle als Abbauer. Durch ihre sich oft zu dichten Horsten zusammenschließenden Triebe festigen sie den Boden, überdecken ihn mit Rasen und rauben den Geröllpflanzen Luft und Licht.

Bäume und Sträucher wirken im Geröll vor allem rein mechanisch durch ihr großes Festigungsvermögen. Weit weniger fallen dagegen die durch Beschattung und Laubfall hervorgerufenen Veränderungen ins Gewicht. Als wichtigste Phanerophyten seien genannt *Pinus silvestris*, *Picea excelsa*, *Salix incana*, *S. appendiculata*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aria*, *Ligustrum vulgare* und *Berberis vulgaris*.

Die Variabilität der Assoziation ist im Untersuchungsgebiet nur gering. Eine Fazies mit vorherrschendem *Teucrium montanum* scheint am wichtigsten zu sein. Sie bildet sich auf nicht allzu beweglichen Geröllhalden mit viel Feinerde aus. Der Gamander baut im Schutt große Terrassen, die für das Fortschreiten der Vegetation vorteilhaft sind. In dieser Variante des *Stipetums* ist auch ein geringer Anflug von Moosen festzustellen, die sich auf den Feinschutterrassen einstellen (*Tortella*, *Ctenidium molluscum*).

Eine eigenartige Variante mit dominierender *Galeopsis angustifolia* beobachtete ich am Wiggis bei Netstal. Offenes Kalkgrobgeröll von 35° Neigung und sehr großer Beweglichkeit, Feinerde erst von 10 cm Tiefe an führend, trägt folgende Vegetation, die etwa 30 % des Bodens deckt.

*Galeopsis angustifolia* 3.1, *Vincetoxium officinale* 2.2, *Sesleria coerulea* +.2, *Poa pratensis* +.1—2, *Brachypodium silvaticum* +.1, *B. pinnatum* +.2, *Fragaria vesca* +.2, *Medicago lupulina* +.2, *Anthyllis vulneraria* +.2, *Pimpinella major* +.2, *Daucus carota* +.1, *Teucrium chamaedrys* +.2—3, *Satureia vulgaris* +.2, *Galium cruciatum* +.2, *Chrysanthemum leucanthemum* +.2.

Welcher taxonomische Wert dieser Abänderung der Assoziation beizulegen ist, kann ich hier nicht entscheiden, da ich sie nur ein einzigesmal antraf. Sie dürfte als verarmte Initialphase auf jungem Kalkgeröll aufgefaßt werden. Sie steht in nahem Verwandtschaftsverhältnis zu der anthropogen bedingten Gesellschaft, welche wir etwa auf den Kiesanhäufungen der Bahndämme finden, und in der *Galeopsis angustifolia* ebenfalls oft dominiert.

Über die Entwicklung der Assoziation konnte ich in der 1919 durch Felssturz entstandenen Geröllhalde im Brand bei Netstal Beobachtungen machen. In Ostexposition liegen bei 450 bis 520 m grobe, zum Teil noch sehr bewegliche Kalkbrocken. An verschiedenen Stellen wird der Hang von starken Regenbächen durchfurcht; dazu wird das Geröll am Fuße der mächtigen Felswand auch sonst lange feucht gehalten. Am Rande der Wasserrienen ist es viel feiner und oft so hart verbacken, daß gröbere Blöcke leicht abrutschen.

Der erste Besuch der Geröllhalde fand 1922, also drei Jahre nach ihrer Entstehung statt. Seither wurde sie jedes Jahr be-

gangen und die vorgefallenen Veränderungen kontrolliert. Die im Jahr 1922 gefundenen Arten sind zum großen Teil aus der unmittelbaren Nachbarschaft eingedrungen. Es sind vor allem *Stipa calamagrostis*, *Molinia litoralis*, *Dactylis glomerata*, *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Sesleria coerulea*, *Carex diversicolor*, *Silene vulgaris*, *Gypsophila repens*, *Moehringia muscosa*, *Thalictrum*

	Jahr						
	1922	1923	1924	1925	1926	1927	1928
<i>Stipa calamagrostis</i> (7) . . . . .	1	1	1	6	20	25	59
<i>Dactylis glomerata</i> (4) . . . . .	1	15	30	5	10	13	29
<i>Moehringia muscosa</i> (5) . . . . .	1	1	1	—	1	1	6
<i>Taraxacum officinale</i> (6) . . . . .	1	1	—	—	1	—	—
<i>Coronilla emerus</i> (8) . . . . .	1	1	2	2	1	2	2
<i>Medicago lupulina</i> (9) . . . . .	1	1	3	1	4	5	2
<i>Leontodon hispidus</i> (10) . . . . .	1	—	—	3	9	14	52
<i>Fraxinus excelsior</i> (1) . . . . .	4	6	6	3	7	7	6
<i>Kernera saxatilis</i> (2) . . . . .	1	1	44	8	9	30	10
<i>Silene vulgaris</i> (3) . . . . .	1	8	3	3	5	3	3
<i>Vincetoxicum officinale</i> (13) . . . . .	1	1	1	1	1	1	1
<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	—	1	—	—	—	—	—
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> . . . . .	—	1	—	—	—	—	—
<i>Geranium Robertianum</i> (19) . . . . .	—	1	1	1	14	10	9
<i>Sesleria coerulea</i> (11) . . . . .	—	1	3	3	4	14	29
<i>Teucrium chamaedrys</i> (16) . . . . .	—	1	1	1	2	2	12
<i>Carex diversicolor</i> (21) . . . . .	—	1	1	1	1	1	1
<i>Galium erectum</i> (18) . . . . .	—	—	1	1	10	14	26
<i>Carex humilis</i> (12) . . . . .	—	—	1	2	—	—	—
<i>Brachypodium silvaticum</i> (17) . . . . .	—	—	4	5	20	26	33
<i>Origanum vulgare</i> (14) . . . . .	—	—	—	1	2	3	5
<i>Campanula trachelium</i> . . . . .	—	—	—	1	2	2	5
<i>Carduus defloratus</i> (15) . . . . .	—	—	—	4	2	1	3
<i>Gypsophila repens</i> (20) . . . . .	—	—	—	1	3	4	54
<i>Arabis hirsuta</i> . . . . .	—	—	—	—	3	—	—
<i>Asplenium ruta muraria</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	1
<i>Hieracium silvaticum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	1	2
<i>Teucrium montanum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	1
<i>Galeopsis angustifolia</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	2

*aquilegifolium*, *Ranunculus acer*, *R. geraniifolius*, *Kernera saxatilis*, *Arabis hirsuta*, *Rubus saxatilis*, *Medicago lupulina*, *Coronilla emerus*, *Lathyrus pratensis*, *Geranium sanguineum*, *G. Robertianum*, *Mercurialis perennis*, *Acer pseudoplatanus*, *Helianthemum ovatum*, *Epilobium montanum*, *Pimpinella major*, *Laserpitium siler*, *Fraxinus excelsior*, *Vincetoxicum officinale*, *Verbena officinalis*, *Teucrium montanum*, *T. chamaedrys*, *Stachys silvaticus*, *Origanum vulgare*, *Satureia alpina*, *Digitalis ambigua*, *Linaria minor*, *Galium mollugo*, *Valeriana tripteris*, *Knautia arvensis*, *Scabiosa columbaria*, *Cam-*

*panula rotundifolia*, *Carduus defloratus*, *Leontodon hispidus*, *Taraxacum officinale*, *Cicerbita muralis*, *Hieracium murorum*, *H. florentinum*. *Reseda luteola* tritt ebenfalls in sehr großen Mengen auf, während sie der näheren Umgebung der Geröllhalde fehlt. Die Art ist außer auf Geröll im Gebiet sonst fast ausschließlich auf Bahndämmen und anderen künstlichen Schuttanhäufungen verbreitet. Auf Neuland kann sie sich sehr leicht ansiedeln, und ihre Stöcke erreichen eine beträchtliche Größe.

Die Artenkombination in der Geröllhalde ist also äußerst heterogen, und die einzelnen Pflanzenindividuen zeigen keine Beziehungen zueinander. Da

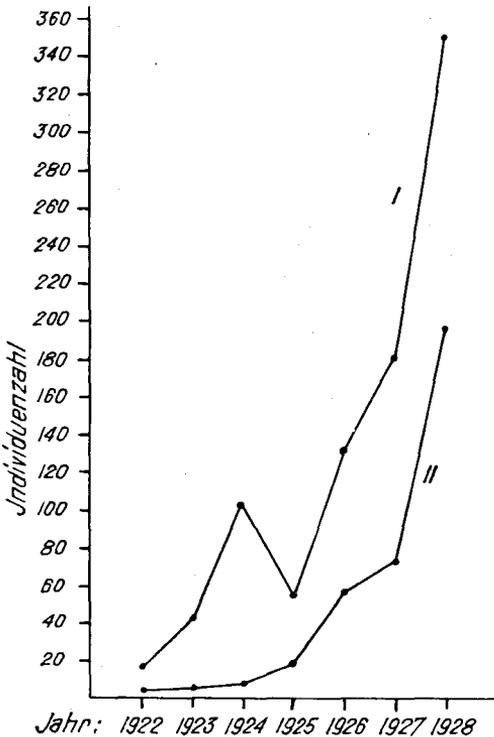


Fig. 5  
*Stipetum calamagrostidis*. Zunahme der Individuenzahl in einer Neulandsiedelung auf montanem Kalkgeröll; I = Gesamtarten, II = charakteristische Artenverbindung des Stipetums.

Um die Entwicklung dieser Siedelung näher verfolgen zu können, grenzte ich in der Geröllhalde eine, wie sich später herausstellte, allerdings zu kleine Fläche von etwa 15 qm ab. Diese wurde jedes Jahr genau untersucht, die darauf befindlichen Individuen jeder Art gezählt und ihre Lage in einen kleinen Plan eingetragen. Die Neigung der Fläche ist 30° E; der Boden wird von hart verbackenem Feinschutt mit einzelnen Blöcken und Grobschutttrümmern gebildet. Das Ergebnis der Untersuchungen ist in vorstehender Tabelle (S. 173) niedergelegt, wobei die Individuenzahl der einzelnen Arten angegeben wird. Die ein-

noch lange nicht alle guten Keimorte ausgenutzt sind, finden sich zahlreiche Keimpflanzen, die sich oft in unmittelbarer Nähe ihrer Mutterpflanze ansiedeln. So kommt es zu ausgedehnten Reinbeständen einer einzigen Art. Besitzt diese noch ein starkes vegetatives

Ausbreitungsvermögen, so können beträchtlich Flächen von ihr bedeckt werden (*Carex diversicolor*, *Stipa calamagrostis*, *Galium mollugo*, *Carduus defloratus*). Bei *Kernera saxatilis* umgab oft ein dichter Kranz von Keimpflanzen die älteren Exemplare. Wir finden hier also genau das, was Schmid (1923) als Neulandsiedelung bezeichnet hat.

gekennzeichneten Zahlen entsprechen denjenigen in den Plänen Fig. 7 und 8.

Schon auf dieser sehr kleinen Fläche spiegelt sich der Verlauf einer Neulandbesiedelung auf Schutt in typischer Weise. Wie auch die Kurven Fig. 5 und 6 zeigen, nehmen sowohl Arten- wie Individuenzahl stark zu. Die Abnahme der Artenzahl im Zeitraum 1926—1927 und die der Individuenzahl 1924—1925 sind reine Zufallserscheinungen. In den Kurven wurden neben der Gesamtartenzahl noch die Arten der charakteristischen Artenverbindung des *Stipetums* ausgeschieden. Ihre Zahl nimmt beständig zu; an der Abnahme 1926—1927 und am Stillstand 1923 bis 1924 sind sie nicht beteiligt. Dieselbe Erscheinung sehen wir für die Individuenzahl. Die rasche Zunahme der charakteristischen Artenverbindung im letzten Beobachtungsjahr ist auffällig. Sie ist viel bedeutender als die der Begleiter, deren Zahl zum erstenmal unter die der ersten Gruppe fällt.

Es wird hier zahlenmäßig nachgewiesen, wie die schutfremden Arten nach und nach an relativer Individuenzahl abnehmen und durch Schuttpflanzen ersetzt werden.

Neben der Individuen- und Artenzahl der Geröllbewohner hat sich auch ihre Soziabilität stark vergrößert. Auseinigen mageren Halmen von *Stipa* hat sich z. B. ein Horst von etwa 70 cm Durchmesser herausgebildet. *Gypsophila repens* deckt an einer Stelle fast einen Viertelquadratmeter des Bodens. Auch *Galium erectum* ist an der Zusammensetzung des Vegetationsteppichs schon weitgehend beteiligt. Es beweist dies ein deutliches Fortschreiten der Siedelung gegen die Optimalphase der *Stipa calamagrostis*-Assoziation.

Um den Vorgang der Besiedelung noch deutlicher zu machen, füge ich zwei Plänen aus den Jahren 1922 und 1926 bei (Fig. 7 und 8). Daraus geht klar hervor, wie die Pflanzen sich im Bereich größerer Blöcke an gefestigten Stellen ansiedeln. Der Vegetations-schluß beträgt heute etwa 25 % der Fläche. (Bild 2; Tafel II).

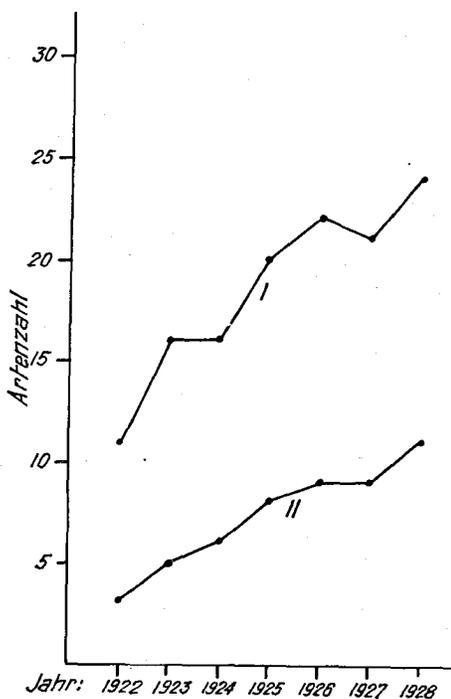


Fig. 6  
*Stipetum calamagrostidis*. Zunahme der Artenzahl in einer Neulandsiedelung auf montanem Kalkgeröll; I = Gesamtarten, II = charakteristische Artenverbindung.

Bei dieser Neulandsiedelung sind die Verhältnisse ziemlich günstig. Viel Feinerde, geringe Beweglichkeit und gute Wasser-

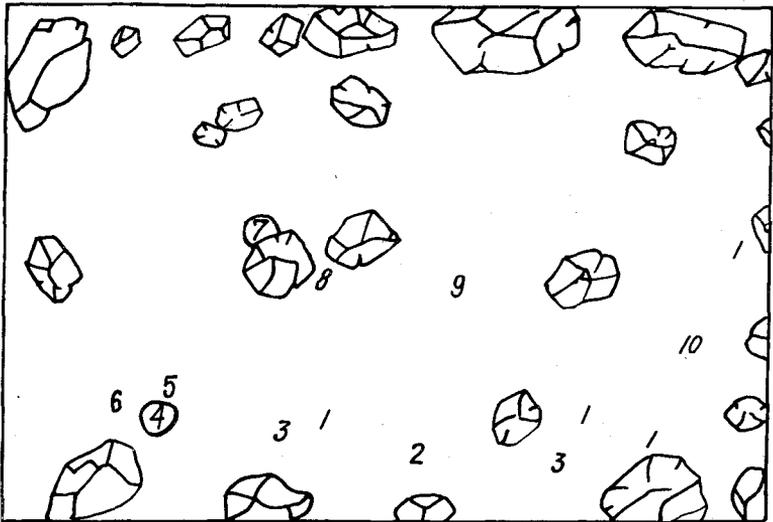


Fig. 7  
*Stipetum calamagrostidis*. Planskizze einer Neulandsiedelung auf montanem Kalkgeröll. Aug. 1922. (Bedeutung der Zahlen siehe Tabelle S. 173.)

versorgung erlaubten die Entwicklung einer reichen Vegetation in kurzer Zeit. Viel schlechter sind die Besiedelungsbedingungen

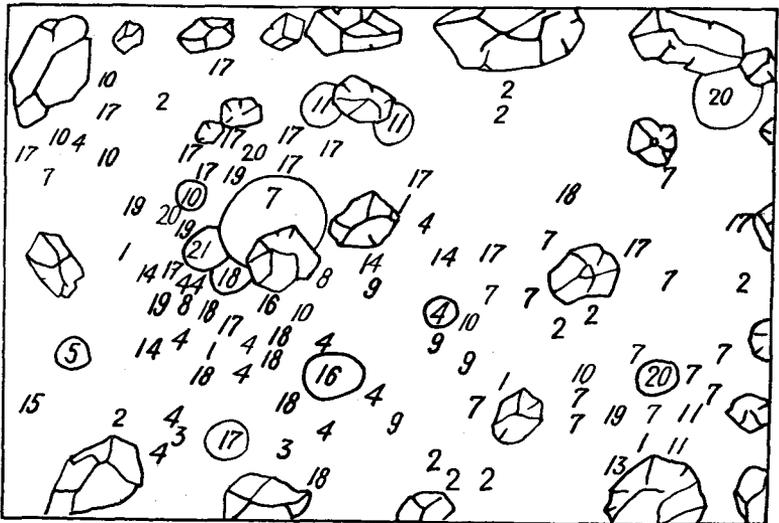


Fig. 8  
*Stipetum calamagrostidis*. Planskizze einer Neulandsiedelung auf montanem Kalkgeröll. Aug. 1926. (Bedeutung der Zahlen siehe Tabelle S. 173.)

in folgendem Fall: In den Jahren 1905—1908 wurde am Südfuß des Wiggis von einem Stollenbau herstammender Kalkschutt in großer

Menge abgelagert. Der größte Schuttkegel liegt bei etwa 750 m. Er ist nach Süden exponiert und hat eine Neigung von 37°. Das Material ist feiner Kalkschutt von 1—5 cm Durchmesser. Da der Boden äußerst beweglich ist, finden am übersteilen Hang leicht große Rutschungen statt. Im untersten Teil mit gröberen Geröllen fehlt die Feinerde gänzlich; Vegetation ist keine vorhanden. Im oberen Teil ist sie bei geringem Feinerdegehalt spärlich. Es fanden sich in zerstreuten Exemplaren *Stipa calamagrostis*, *Salix appendiculata*, *Silene vulgaris*, *Gypsophila repens*, *Satureia vulgaris*, *Vincetoxicum officinale*, *Sambucus ebulus*, *Galium mollugo*, *Tussilago farfara*, *Leontodon hispidus*. Trotzdem diese Halde seit 20 Jahren nicht mehr tätig und die Vegetation in ihrer nächsten Umgebung reichlich ist, konnten bis jetzt nur sehr wenige Arten auf ihr festen Fuß fassen.

Die Verbreitung des *Stipetums* ist bis jetzt nur sehr wenig bekannt. Eigene Beobachtungen konnte ich nur im Linthtal und im Churer Rheintal machen. Aus dem Lauterbrunnental wissen wir durch Lüdi (1921), daß in den beweglichen Kalkgeröllhalden der montanen Stufe ein Höhenglied des *Dryopteris Robertiana*-Bestandestypus mit *Stipa calamagrostis* vorkommt. Aus mir gütigst zur Verfügung gestellten Exkursionsnotizen von Dr. Braun-Blanquet entnehme ich, daß auch im Lauterbrunnental die meisten unserer Charakterarten des *Stipetums* vorkommen. Doch herrscht auf Grobschutt *Dryopteris Robertiana* deutlich vor, während an feinerdereichen Stellen *Stipa* zum Dominieren kommt. Es ist also auch im Lauterbrunnental wahrscheinlich dieselbe verarmte Form des *Stipetums* zu finden wie in den Glarneralpen (s. Aufn. 12, Tab. I). Die lokalklimatischen Bedingungen sind in dem engen Tal wohl noch ungünstiger als im Linthtal. Gams (1927) erwähnt die Assoziation aus dem Unterwallis. Auch seine „*Galeopsis angustifolia*-Variante des *Bromus tectorum* und *squarrosus*-Vereins“ gehört zum *Stipetum*. Vom Südfuß der Alpen gibt Geilinger (1908) als häufigste Geröllpflanzen in der submontanen Stufe der Grignagruppe am Comersee an: *Stipa calamagrostis*, *Epilobium Dodonaei*, *Galeopsis ladanum* ssp. *angustifolia*, *Scrophularia canina*. Jäggli (1928) zählt als erste Pioniere auf dem nackten Dolomitschutt des Monte di Caslano einige *Stipetum*-Pflanzen auf: *Epilobium Dodonaei* ssp. *rosmarinifolium*, *Galium corrudifolium*, *Teucrium montanum* und *Scrophularia canina*.

Braun(-Blanquet) (1915) spricht von einer „Association à *Calamagrostis argentea*“ auf beweglichem Kalkgeröll der Südevennen. Eine gütigst zur Verfügung gestellte Aufnahme eines Assoziationsfragmentes zeigt folgende Zusammensetzung (Causse de la Losère, 600 m; Jurakalkgeröll, 20° geneigt, sonnig):

<i>Stipa calamagrostis</i> ,	<i>Scrophularia Hoppei</i> ,
<i>Galeopsis angustifolia</i> ,	<i>Ptychotis heterophylla</i> ,
<i>Vincetoxicum officinale</i> ,	<i>Aethionema saxatile</i> ,
<i>Epilobium Dodonaei</i> ,	<i>Linaria supina</i> ,
<i>Rumex scutatus</i> ,	<i>Saponaria ocyroides</i> ,

<i>Cephalaria leucantha,</i>	<i>Lactuca viminea,</i>
<i>Teucrium botrys,</i>	<i>Laserpitium gallicum,</i>
<i>Plantago cynops,</i>	<i>Amelanchier ovalis,</i>
<i>Coronilla minima,</i>	<i>Corylus avellana,</i>
<i>Calamintha ascendens,</i>	<i>Arctostaphylos uva ursi.</i>

Es handelt sich um eine für die Sevensen charakteristische Rasse des *Stipetum calamagrostidis* des Alpenfußes oder um eine nahe verwandte Gesellschaft.

## Anhang.

### Die *Erysimum dubium*-*Kentranthus angustifolius*-Assoziation des Jura.

Diese dem *Stipetum calamagrostidis* floristisch und ökologisch nahestehende Assoziation besiedelt die Kalkgeröllhalden des südwestlichen Jura. Sie ist zum gleichen Verband zu rechnen wie das *Stipetum*. Ich hatte Gelegenheit, sie anlässlich einer kurzen Exkursion ins Tal der Albérine (Ain, Frankreich) kennen zu lernen. Die drei unten angeführten Einzelbestände stellen Optimalphasen der Assoziation dar. Die Gesellschaft bewohnt sehr bewegliches Kalkgrobgeröll in Ost-, Süd- und Westexposition. Charakteristisch für sie sind *Erysimum dubium*, *Kentranthus angustifolius*, *Scrophularia Hoppei* und *Linaria petraea*. *Rumex scutatus* und *Silene alpina* fanden sich stets in großen Mengen. *Galeopsis angustifolia*, *Galium erectum* sowie die spärlich auftretenden *Stipa calamagrostis* und *Vincetoxicum* weisen auf das *Stipion* hin.

Beispiele. Lac des Hôpitaux, 370—480 m; sehr bewegliches, feinerdearmes Kalkgeröll. Vegetation offen, 10—20 % deckend.

	Einzelbestand		
	I.	II.	III.
<i>Erysimum dubium</i> . . . . .	3.2	2.2	2.2
<i>Kentranthus angustifolius</i> . . . . .	1.2	—	3.2
<i>Scrophularia Hoppei</i> . . . . .	+2	2.1	3.2
<i>Linaria petraea</i> . . . . .	+2	+2	—
<i>Galeopsis angustifolia</i> . . . . .	2.1	—	2.1
<i>Galium erectum</i> . . . . .	—	1.2	+2
<i>Origanum vulgare</i> . . . . .	—	+1	—
<i>Rumex scutatus</i> . . . . .	3.2	1.2	2.2
<i>Silene alpina</i> . . . . .	1.2	2.2	+2
<i>Dryopteris Robertiana</i> . . . . .	2.2	—	—
<i>Sedum album</i> . . . . .	1.2	2.2	+2
<i>Sedum acre</i> . . . . .	—	+2	+2
<i>Corylus avellana</i> . . . . .	+2	—	—
<i>Arrhenatherum bulbosum</i> . . . . .	1.2	2.2	2.1
<i>Poa pratensis</i> . . . . .	1.2	—	—
<i>Campanula rotundifolia</i> . . . . .	+2	—	—
<i>Festuca ovina</i> . . . . .	1.2	—	—
<i>Senecio erucaeifolius</i> . . . . .	—	—	2.2

Die besiedelungstüchtigsten und für die Assoziation als Pioniere auftretenden Arten sind *Erysimum dubium*, *Rumex scutatus* und *Silene alpina* auf feinerdearmem Geröll, während *Kentranthus* und *Scrophularia* einen gewissen Feinerdegehalt des Bodens verlangen. Je nach dem Vorherrschen dieser Arten lassen sich eine Fazies mit dominierendem *Erysimum* (I und II) und eine solche mit vorherrschenden *Kentranthus* und *Scrophularia* unterscheiden. Die kampftüchtigsten Arten sind ausschließlich Chamaephyten.

*Erysimum dubium* ist durch eine kräftige Pfahlwurzel mit zahlreichen dicken Zweigen tief verankert. Ihre Triebe sind im Bereich der beweglichen Geröllschicht durch eine dichte Hülle abgestorbener Blätter geschützt. Die kleinen Samen werden in großer Menge in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze ausgesät, wenn sich die Fruchträger auf das Geröll niederlegen. Spuren von Feinerde genügen für ihre Keimung. Das Wurzelwerk der Keimpflanzen überzieht Gesteinsbrocken mit einem dichten Netz, die spärliche Feinerde darin festhaltend. Die Großzahl der jungen Pflänzchen geht aber zugrunde. Hat die Keimung dagegen in genügender Tiefe stattgefunden (ich beobachtete sie noch in 20 cm Tiefe), so streckt sich das Hypokotyl bedeutend und trägt die ergrünenden Keimblätter über die Geröllschicht empor. Dank seiner kräftigen Verzweigung ist *Erysimum* ein wirksamer Schuttstauer.

Ähnlich wie der Schotendotter verhält sich *Kentranthus*. Doch sind die Triebe dieser Art noch besser geschützt und bilden dichte Horste. Ebenso kann *Scrophularia Hoppei* große, wenn auch weniger gedrungene Horste aufbauen. Sie ist mit mächtigen Zentralwurzeln in der unteren Steinluftschicht verankert.

Als abbauende Arten treten in der *Erysimum-Kentranthus*-Assoziation schon frühe *Festuca ovina*, *Arrhenaterum bulbosum*, *Corylus avellana* und *Amelanchier ovalis* auf. Auf den vom Schwingel gestauten Treppen baut sich dann ein *Bromus erectus*-Stadium auf, das sich aber kaum bis zum typischen Brometum entwickeln kann, bevor die Gebüsche auftreten. *Corylus* und in Nordlagen auch *Buxus* schließen sich zu einem dichten Busch zusammen, in dem neben diesen beiden dominierenden Arten noch *Amelanchier*, *Prunus mahaleb*, *Sorbus aria* und *Cornus sanguinea* häufig sind.

Die *Erysimum dubium*-Assoziation steigt in verarmten Beständen bis in die subalpine Stufe des Jura hinauf. Dort mischen sich ihnen subalpine Arten wie *Valeriana montana* und *Heracleum alpinum* bei. Ein Beispiel vom Chasseral (1450 m, 35° Neigung, Südexposition, bewegliches Feingeröll mit viel Feinerde in 15 cm Tiefe; Aufnahme mit Dr. Braun-Blanquet) zeigt folgende Zusammensetzung:

<i>Erysimum dubium</i> . . . . .	1—2.2	<i>Knautia silvatica</i> . . . . .	+ .1
<i>Thlaspi montanum</i> . . . . .	1.2	<i>Pimpinella major</i> . . . . .	+ .1
<i>Valeriana montana</i> . . . . .	1.2	<i>Helianthemum vulgare</i> . . . . .	+ .2
<i>Linaria petraea</i> . . . . .	+ .2	<i>Rhinantus angustifolius</i> . . . . .	1.1
<i>Campanula cochleariifolia</i> . . . . .	+ .2	<i>Chrysanthemum</i>	
<i>Heracleum alpinum</i> . . . . .	+ .2	<i>leucanthemum</i> . . . . .	+ .1
<i>Sedum album</i> . . . . .	+ .1		

Jaccard (1908) gibt uns ähnliche Listen vom Reculet bei 1500 m und vom Montoisey bei 1550 m. Am Chasseral geht die Weiterentwicklung gegen den *Sesleria coerulea-Carex sempervirens*-Rasen, auf den dann der Fichtenwald folgt.

## 2. Die *Petasites paradoxus*-Assoziation.

(*Petasitetum paradoxi.*)

Die Schuttböden sind in der subalpinen und der unteren alpinen Stufe viel weiter verbreitet und von viel größerer Bedeutung als in der montanen. Außer Lawinenschuttkegeln, fluvialen Ablagerungen und Gehängeschutt nehmen hier auch schon glaziale und fluvioglaziale Gebilde einen ziemlich großen Raum ein. Gletscherbäche mit ihrem unregelmäßigen Lauf haben Geschiebe abgelagert; alte Moränen sind noch nicht ganz gefestigt und begrünt. So kommt es, daß die Schuttböden der subalpinen Stufe von viel größerer Veränderlichkeit sind als die der montanen. Hierauf beruht eine sehr verschiedenartige Ausbildung der Anfangsgesellschaften und die größere Zahl von Entwicklungsmöglichkeiten durch Übergangsgesellschaften zur Klimaxgesellschaft, dem Fichtenwald, resp. dem Zwergstrauchgebüsch des *Rhodoreto-Vaccinion*.

Trotz dieser recht veränderlichen Verhältnisse bin ich im Lauf meiner Untersuchungen zur Überzeugung gekommen, daß in den Glarneralpen nur eine subalpine Schuttassoziation abgegrenzt werden kann, das *Petasitetum paradoxi* (= *Petasitetum nivei*, Braun 1918). Infolge des Prioritätsgesetzes der Wiener Beschlüsse mußte der Name von *Petasites niveus* Baumg. (Schinz u. Keller 3. Aufl.) abgeändert werden in *P. paradoxus* (Retz) Baumg. (Schinz u. Keller 4. Aufl.). Dadurch sind wir gezwungen, auch den Namen der Assoziation abzuändern; einerseits ist es bedauerlich, daß nun in der Benennung der Assoziationen dieselben Schwierigkeiten auftreten wie für diejenige der Arten, andererseits ist es sicher, daß nur auf diesem Wege eine endgültige Nomenklatur durchgeführt werden kann.

Bevor wir uns dem Studium der verschiedenen Varianten des *Petasitetums* zuwenden, seien einige wichtige Arten der Assoziation in ihren ökologischen Ansprüchen und ihrer Bedeutung für die Gesellschaft kurz besprochen.

*Petasites paradoxus* ist ein sehr besiedelungstüchtiger Rhizomgeophyt. Er besitzt meterlange, sehr zugfeste Rhizome von oft mehr als einem Zentimeter Dicke. Diese verzweigen sich und kriechen unter der Schuttoberfläche weithin, indem sie in große Tiefen absteigen. Auf der Guppenalp fand ich in Steinschlaggeröll noch in achtzig Zentimetern Tiefe senkrecht absteigende, mehr als zentimeterdicke Äste derselben. Auf 215 cm Länge konnte ich eines derselben freilegen; außer den zahlreichen Zweigen nahe der Schuttoberfläche war es nur an einer Stelle

in drei Äste gespalten. Die Rhizome sind auf ihrer ganzen Länge, besonders aber gegen die Blattrosetten hin, mit feinen Nährwurzeln besetzt. An ihren Enden tragen sie große Rosetten langgestielter Blätter, deren schneeweiße, nach außen gekehrte Unterseite die Pflanze schon von weitem auffallen läßt. Die Blüten erscheinen in der subalpinen Stufe in den Monaten Mai bis Juni. Die flugtüchtigen Samen reifen bald nachher (vgl. Bild 3, Tafel III). Sie keimen wahrscheinlich noch im selben Jahr.

Die schneeweiße Pestwurz ist an mehr oder weniger feinerde- reiche, etwas feuchte Schuttböden gebunden. Auf reinen Stein- schlaggeröllhalden fand ich die Pflanze nur selten und dann nur wenig entwickelt. Dagegen liebt sie Lawinen- und Bachschutt und alte Moränen. Auf der Guppenalp wächst sie nur da, wo dem Gehängeschutt ein Lawinen- oder Wildbachschuttkegel aufliegt. Deutlich folgt sie dann der Wasser- und Lawinenbahn nach abwärts, während sie schon einige Meter seitlich davon fehlt, sobald sie sich außer dem Bereiche des Grundwasserstroms findet. Am Spanneggsee ist die Pestwurz nur soweit häufig, als die Regen- und Schmelzwasserbäche von den Felswänden des Mürtchen- stocks herunterkommen. Aus dem gleichen Grunde finden wir sie oft am Felssaume, soweit das Sicker- und Traufwasser der Felsen das Geröll etwas feucht erhält. Dies konnte ich auf Vorder- sand, im Bösbächital und anderwärts beobachten. Ein ähnliches Verhalten hat Quares für *Petasites albus* in der Schutthalde von La Palaz im Unterwallis festgestellt. Auf Alluvionsschutt, Kies und Sand stellt sich *Petasites paradoxus* nicht ein, solange der Grundwasserspiegel hoch liegt oder solange der Standort noch regelmäßiger, länger dauernder Überschwemmung aus- gesetzt ist. So fehlt die Art auf der großen Überschwemmungs- ebene des Limmernbodens und in der Überflutungszone des Sand- baches auf der Sandalp. Nur gelegentliche Überschwemmung durch Regenbäche scheint sie dagegen nicht zu fürchten. Sie erträgt lange Schneebedeckung, ohne sie aber zu verlangen.

Für das *Petasitetum* ist die Pestwurz von großer dynamischer Bedeutung. Ihre flugfähigen Früchte gestatten ihr, Neuland leicht zu besiedeln. Dank ihrer großen Besiedelungstüchtigkeit kann sie auch auf sehr stark bewegten Böden Fuß fassen und sie kräftig festigen. Der Verschwemmung des Bodens setzt sie so- wohl durch ihre seilartigen Rhizome als auch durch die horstartig dichtstehenden Blattrosetten großen Widerstand entgegen. So beobachtete ich einen Reinbestand an der Flanke eines Erosions- grabens im Schutt der Bösbächialp. Die Grabenwände hatten eine Neigung von  $50^{\circ}$ — $55^{\circ}$ ; doch hinderte *Petasites* den Schutt am Abrutschen. Durch ihre oft ausgedehnten Horste kann die Pflanze eine kräftige Stauwirkung ausüben. Dadurch bereitet sie in tätigem und bewegtem Schutt anderen Arten den Boden zur Ansiedelung vor. In den Optimal- und Endphasen der Asso- ziation wirkt sie allerdings stark abbauend; ihr dichtes Blätter- werk bedeckt den Boden so stark, daß die lichtliebenden Geröll- pflanzen verdrängt werden. Auch ist sie ein ziemlich kräftiger

Humusbildner. Für die auf das *Petasitetum* folgenden Gesellschaften ist die Art ein wichtiger Pionier.

*Poa cenisia*, ein ausläufertreibender Geophyt, ist weniger streng als *Petasites* an den feinerdereichen Felsschutt gebunden. Auch sie zieht aber ruhendes, feuchtes Geröll dem trockenen und sehr beweglichen vor. Doch geht sie, besonders in Schattenlagen, auch auf reines Geröll mit nur geringen Feinerdemengen.

Wie Heß festgestellt hat, erträgt *Poa cenisia* Verschüttung, Abschwemmung und Abwitterung. Ihre zum Teil extravaginale Zweige (die oberen sind intravaginal) stehen dicht gedrängt und senkrecht an gefestigten Stellen des Schuttes, z. B. zwischen großen festliegenden Blöcken; dagegen verlängern sie sich bei Verschüttung ganz außerordentlich und bahnen sich auch im beweglichsten Feingeröll einen Weg ans Licht. Dabei können sie sehr große Geröllflächen durchspinnen, und ihre zweizeiligen Blätter bilden mit den zierlich überhängenden grünbraunen Rispen ganze Rasen. Im Kalttäli am Glärnisch fand ich bei 1700 m auf Kalkgeröll eine Fläche von 6—7 qm dicht durchspinnen von den fadenartigen, zähen Trieben eines einzigen (?) Individuums, die in zwei bis fünf Zentimeter Tiefe ungefähr parallel der Schuttoberfläche dahinkrochen und die Steinluftschicht überall erfüllten. Nur selten stiegen sie bis in 15 cm Tiefe hinunter. In elastischen, dichten Zöpfen senkten sich die zahlreichen Adventivwurzeln bis in eine Tiefe von 50 cm. Wie *Petasites paradoxus* steigt übrigens auch *Poa cenisia* bis hoch in die alpine Stufe hinauf. Die Pflanze ist im Geröll nur von geringer stauender und festigender Wirkung.

Es beruht wohl auf einem Irrtum, wenn Winteler (1927) *Poa cenisia* als Charakterart des *Rhodoretum hirsuti* angibt. Kommt die Art in diesem vor (in Winteler's Tabellen fehlt sie), so muß sie als ein Relikt der Pioniergesellschaft gewertet werden, ebenso wie *Valeriana montana* und *Arabis alpina*.

*Gypsophila repens*, ein wichtiger „Berasungspionier offener Alluvialböden und Geröllhalden“ (Braun-Blanquet, Schedae 621), bevorzugt ganz deutlich dieselben Schuttstandorte wie *Petasites*. Doch kann sie auf Alluvionen auch in der Überschwemmungszone zu kräftiger Entwicklung gelangen und ist dort mit *Saxifraga aizoides*, *Agrostis alba* und *Epilobium Fleischeri* zu den wichtigsten Pionieren zu rechnen. Seltener wächst sie auch auf Abwitterungshalden, Fels und, als Relikt, auf steinigem Weiden. Sie besitzt eine äußerst zähe, lange Pfahlwurzel, deren erste Nebenwurzeln ich oft in 5—15 cm Tiefe parallel der Schuttoberfläche aufwärts wachsen sah. Die übrigen Wurzeln sind normal bergwärts gerichtet. Vom Kopf der Senkwurzel gehen zahlreiche feine Nährwurzeln aus, wie wir solche auch an den älteren Zweigen beobachten können. Die vielen Äste bilden ein kräftiges Kissen; da sie erst spät wurzeln, sind sie oft bergab gekämmt, und das ganze Triebbüschel ist an der Pfahlwurzel aufgehängt. Bei Verschüttung können sich die holzigen Zweige auch etwa rhizomartig

verlängern. *Gypsophila repens* ist ein passiv niederliegender, z. T. schopfbildender, wintergrüner Chamaephyt.

Durch seine stauenden und deckenden Kissen beeinflusst das Gipskraut den Schutt in weitem Umkreis. Es steigt bis hoch in die alpine Stufe an; andererseits wird es von der Linth bis an den Wallensee herabgeschwemmt. Das Schwergewicht seiner Verbreitung liegt aber in der subalpinen Stufe. In den auf das *Petasitetum* folgenden Übergangsgesellschaften kann es sich lange halten.

*Valeriana montana*, ein rosettenbildender Hemikryptophyt, ist im typischen *Petasitetum* sehr häufig, fehlt aber auch fast nie in der *Athamanta cretensis*-reichen Subassoziation in sonniger Südlage. Doch erreicht der Bergbaldrian in feuchtem Boden die kräftigere Entwicklung als auf trockenem. Er besiedelt sowohl Alluvionen und Moränenschutt als auch Geröll. Selbst in den beweglichsten Halden gedeiht er gut. Nach Quarles ist seine Pfahlwurzel durch einen Korkmantel geschützt, wie auch die rhizomartig das Geröll durchziehenden Triebe. Diese festigen den Boden kräftig und können mit ihrem reichen Blätterwerk große Flächen zu grünen Inseln umwandeln. Ich fand die Pflanze oft als Erstansiedler im beweglichen Kalkgeröll. Als Stauer und Humusbildner ist sie von Bedeutung für die Entwicklung des *Petasitetums*.

*Silene vulgaris* ssp. *alpina*, ein passiv niederliegender Chamaephyt, besiedelt häufig als erste Blütenpflanze sehr bewegliches und tätiges Geröll. An dessen Feinerdegehalt stellt sie nur geringste Anforderungen; sie meidet auch trockene Südlagen nicht. An der Ortstockfurkel bedecken z. B. ihre starken Büsche große Flächen und verleihen diesen einen einheitlichen, blaugrünen Ton. Gegen Verletzung ist die Art durch zahlreiche Dauerknospen geschützt. Ihre große primäre Pfahlwurzel dient der Festigung, während die sich spät entwickelnden Adventivwurzeln ernährnde Funktion haben. Ich fand im Kalkfeingeröll an der Schiltplanke eine wenig verzweigte Senkwurzel von über zwei Metern Länge, die in einer Tiefe von etwa 50 cm der Gerölloberfläche fast parallel bergauf wuchs. Für das *Petasitetum* und das alpine *Thlaspeetum* ist *Silene alpina* von hohem Pionierwert. Sie übt eine kräftige Stauwirkung aus und bildet und sammelt Feinerde.

*Athamanta cretensis* bewohnt neben Kalkschuttböden auch den Fels; sie ist immerhin auf Geröll häufiger. Mit einer kräftigen, ausdauernden Pfahlwurzel verankert sie sich selbst im beweglichsten Schutt. Sie ist ein wichtiger Pionier auf feinerdearmem, trockenem Boden in Südlage. Mit zahlreichen verzweigten, aufrechten Ästen (s. Fig. 2) durchwächst sie die Steinluftschicht. Die sympodialen Sprosse sind von alten Blattscheiden bedeckt. Sie tragen schlafende Knospen, die bei Verletzung des Haupttriebes auswachsen. Die Endknospen sind durch eine starke Strohtunika vor Schädigungen geschützt. Durch ihre Vorliebe für trockene, feinerdearme Gerölle wird *Athamanta* zur führenden

Art in der nach ihr benannten Subassoziation des *Petasitetums*. Sie kann in Reinbestand oft große Flächen bedecken und durch ihre palisadenartigen Zweige den Schutt stauen. Ihre Humusproduktion ist nur gering. Die Augenzwurz ist ein typischer Rosettenhemikryptophyt.

Der Schildampfer, *Rumex scutatus*, bewohnt vor allem die subalpine Stufe. Zwar steigt er hinab in die montanen und hinauf in die alpinen Schuttböden. Dank seiner flugfähigen Früchte kann er sich überall leicht einstellen. Obschon er nicht an Kalk gebunden ist, findet er doch auf diesem die ihm am meisten zusagenden Bedingungen. Er bevorzugt sonnige Grob- und Feingeröllhalden und fürchtet selbst beweglichstes Material nicht. Im typischen *Petasitetum* treffen wir daher den Schildampfer weniger häufig als in der Subassoziation von *Athamanta cretensis*. Morphologische und anatomische Eigenschaften befähigen die Art in weitgehendem Maße zur Besiedelung ungünstiger Standorte. Die reich verzweigten Stengel sind nach Heß sehr torsionsfähig. Ihre zahlreichen schlafenden Augen sind geschützt durch verhärtete Reste der abgestorbenen Blätter und durch die Ochreen. Die Zweige bewurzeln sich erst spät; die Adventivwurzeln sind reine Absorptionsorgane. In grobem und beweglichem Geröll bildet *Rumex* gewöhnlich lockere Siedelungen. Auf Tonschiefer und anderen feinerreicheren Böden werden die Triebe zu dichten Rasen und Büschen zusammengedrängt. Nach Heß ist *Rumex scutatus* sehr empfindlich gegen Steinschlag und zieht humosen Boden rein mineralischem vor. Bei meinen zahlreichen Untersuchungen sah ich *Rumex scutatus* indes häufig in sehr beweglichen, tätigen Geröllhalden an dem Steinschlag ausgesetzten Stellen, wo sich spärliche mineralische Feinerde erst in bedeutender Tiefe fand. So z. B. bildet er im Gleiter am Glärnisch große Bestände auf äußerst beweglichem Kalkgeröll von 34° Neigung. Etwas Feinerde findet sich erst in 20 cm Tiefe. Stark bewegliches Material besiedelt er auch in der Stockplanke am Schilt, in der Schiltplanke, auf der Plattenalp und auf der Brächalp. Im typischen *Petasitetum* sah ich ihn nur auf der Sandalp häufig, und zwar auch dort auf beweglichem, tätigem Kalkschutt. Schröter (1926) zählt *Rumex scutatus* zu den Schuttwanderern; im Raunkiaer System muß er zur Gruppe der rosettenbildenden Hemikryptophyten gerechnet werden. Dank seiner weiten Verbreitung und festigenden Wirkung ist der Schildampfer einer der wichtigsten Schuttbewohner der Alpen und des Jura.

Kleine, blaublühende Oasen in der Steinwüste bildet die zierliche *Campanula cochlearifolia*. Dieser rosettenbildende Hemikryptophyt ist in allen drei Höhenstufen des Glarnerlandes weit verbreitet, jedoch nirgends so häufig und so gut entwickelt wie auf den subalpinen Schuttböden. Dabei scheint sie sich vor allem auf Schwemmschutt zu gefallen und breitet sich gern am Rande von Wasserrinnen aus. Im *Petasitetum normale* kommt sie regelmäßig vor, und auch in den Varianten ist sie häufig. Ihre Samen keimen gern auf kleinen Schutterrassen,

wie wir sie bergwärts von schuttstauenden Arten finden. Die Pflanze entwickelt einen mächtigen pfahlwurzelähnlichen Erdstamm mit zahlreichen Adventivwurzeln. Im übrigen kann die Wuchsform sehr verschieden sein je nach der Eigenart des Wuchsortes und je nach zufälligen Verletzungen der Pflanze (s. Heß). Am häufigsten sah ich eine zwischen Krone und Caudex stehende Form, wo sich um die zentrale Rosette eine große Zahl von Wandertrieben anordneten. Diese bewurzeln sich leicht und endigen wieder mit einer Blattrosette; sie sind für die Festigung des Bodens nur von geringer Bedeutung.

## Ergänzungen zu Tabelle II.

- Aufnahme 1.** Vordersand; Grobschutt, Feinschutt und Feinerde gleichmäßig verteilt, diese bis in über 30 cm Tiefe reichlich; 97 % Karbonat. Vegetation offen; beweidet. *Angelica silvestris*, *Thesium alpinum*, *Laserpitium latifolium*.
- Aufnahme 2.** Tschingel, Elm; Tonschiefer, stark durchfeuchtet, abgestürzt 1881; sehr viel Feinschutt, Sand und Feinerde, diese oberflächlich. Vegetation offen. *Picea excelsa* +.2, *Helleborine latifolia*, *Salix incana* 1.2, *Silene vulgaris*, *Scabiosa lucida*, *Petasites albus* +.3.
- Aufnahme 3.** Bösbächital; einzelne Blöcke, viel Grobschutt und Sand. 78,5 % Karbonat, 9,7 % Humus, pH 7,3. *Tortella tortuosa* 1.1, *Polygonum viviparum*, *Arabis bellidifolia*, *Trifolium badium*, *Trifolium Thalii*, *Sieversia montana*, *Pimpinella major*, *Gentiana germanica*, *Plantago alpina*, *Globularia cordifolia*, *Hieracium florentinum*.
- Aufnahme 4.** Vordersand; Lawinen- und Wildbachschutt, Feinerde spärlich. Vegetation 50 % deckend. *Brachypodium silvaticum* +.2, *Polygonum viviparum*, *Thesium alpinum*, *Sedum album*, *Oxytropis montana*, *Euphrasia hirtella*, *Cirsium acaule*.
- Aufnahme 5.** Spannegg; viel Grobschutt, Feinerde in 2 cm Tiefe, lange berieselt; beweidete Terminalphase. *Juniperus communis*, *Picea excelsa*, *Carex firma* +.2, *Carex sempervirens* +.2.
- Aufnahme 6.** Oberblegialp; Grobschutt, sandige Feinerde; beweidet. *Ranunculus acer*, *Alchemilla vulgaris*, *Trifolium pratense*, *T. badium*, *Veronica aphylla*, *Erinus alpinus*, *Buphtalmum salicifolium*, *Bellidiastrum Micheli*.
- Aufnahme 7.** Guppenalp; Grobschutt, etwas Feinschutt und Feinerde; 52,2 % Karbonat, pH 7,2; schattig, beweidet. *Dactylis glomerata*, *Rubus saxatilis*, *Geranium silvaticum*, *Daphne mezereum*, *Lamium galeobdolon*, *Pedicularis foliosa*, *Digitalis ambigua*, *Knautia silvatica*, *Crepis blattarioides*.
- Aufnahme 8.** Bösbächital; Grob- und Feinschutt, viel Feinerde in 2—30 cm Tiefe. 89 % Karbonat, pH 7,1; lawinenschneebedeckt. *Tortella tortuosa*, *Cystopteris eufragilis*, *Carex sempervirens* +.2, *Minuartia verna*, *Laserpitium latifolium*, *Gentiana campestris*, *Globularia nudicaulis* +.2, *G. cordifolia* +.2, *Buphtalmum salicifolium*, *Hieracium florentinum*.
- Aufnahme 9.** Glärnischhütte; Blöcke, Grob- und Feinschutt, viel sandige Feinerde schon oberflächlich. *Cystopteris regia*, *Biscutella levigata*, *Arabis bellidifolia*, *Veronica aphylla*, *Bartsia alpina*, *Senecio doronicum*, *Hieracium bifidum*, *Arabis pumila*.
- Aufnahme 10.** Scarltal; Dolomit; sehr viel Feinerde in 5—10 cm Tiefe. *Pinus prostrata*, *Helleborine atropurpurea*, *Salix nigricans*, *Clematis alpina*, *Biscutella levigata*, *Campanula rapunculoides*, *Centaurea scabiosa*, *Hieracium staticifolium*.

Lebensform	Aufnahme			Peta-		
	Höhe in m ü. M.			1	2	3
	Neigung und Exposition			1120	1300	1380
	Boden			33° E	30° NW	flach
	Größe der Probestfläche in m²			Lawinschutt	Bergsturz	Alluvion
			beweg. tätig	beweg. tätig	ruhd.	
			25	25	40	
	<b>Charakterarten:</b>					
G.	<i>Petasites paradoxus</i>	3. 2	2. 3	3. 3		
G.	<i>Poa cenisia</i>	—	(+)	1. 2		
Ch.	<i>Gypsophila repens</i>	—	1. 2	1. 2		
H.	<i>Valeriana montana</i>	+ . 2	1. 2	+ . 1		
Ch.	<i>Silene f alpina</i>	+ . 2	—	+ . 1		
H.	<i>Athamania cretensis</i>	1. 2	—	—		
H.	<i>Adenostyles glabra</i>	+ . 2	+ . 2	—		
Ch.	<i>Rumex scutatus</i>	+ . 1	—	+ . 2		
	<b>Differentialarten:</b>					
Ch.	<i>Saxifraga aizoides</i>	+ . 1	+ . 2	+ . 2		
H.	<i>Agrostis alba</i>	+ . 2	2. 2	1—2. 2		
Ch.	<i>Epilobium f Fleischeri</i>	—	—	—		
G.	<i>Tussilago farfara</i>	—	+ . 2	—		
H.	<i>Botrychium lunaria</i>	—	—	—		
Ch.	<i>Salix retusa</i> ↓	—	—	—		
Ch.	<i>Dryas octopetala</i> ↓	—	—	—		
Ch.	<i>Thlaspi rotundifolium</i>	—	—	—		
G.	<i>Trisetum distichophyllum</i>	—	—	—		
Ch.	<i>Moehringia muscosa</i>	—	—	—		
G.	<i>Dryopteris Robertiana</i>	—	—	—		
Ch.	<i>Arabis alpina</i>	—	—	+ . 1		
	<b>Verbandscharakterarten:</b>					
Ch.	<i>Linaria alpina</i>	+ . 1	—	—		
H.	<i>Chrysanthemum atratum</i>	—	—	—		
H.	<i>Hutchinsia alpina</i>	—	1. 2	+ . 1		
H.	<i>Poa minor</i>	—	—	—		
H.	<i>Leontodon f crispatus</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Achillea atrata</i>	—	—	—		
Ch.	<i>Moehringia ciliata!</i>	—	—	+ . 2		
H.	<i>Doronicum grandiflorum</i>	—	—	+ . 2		
Ch.	<i>Galium helveticum</i>	—	—	—		
H.	<i>Dryopteris Villarsii</i>	—	—	—		
H.	<i>Leontodon f hyoserooides</i>	—	—	—		
	<b>Ordnungscharakterarten:</b>					
H.	<i>Campanula cochleariifolia</i>	2. 2	1. 2	1. 2		
H.	<i>Festuca rupicaprina</i>	—	—	+ . 2		
G.	<i>Vincetoxicum officinale!</i>	—	—	—		
Ch.	<i>Teucrium montanum</i>	—	—	+ . 2		
	<b>Begleiter:</b>					
Ch.	<i>Thymus serpyllum</i>	+ . 2	+ . 2	1. 1		
H.	<i>Alchemilla Hoppeana</i>	+ . 1	—	+ . 1		
H.	<i>Carduus defloratus</i>	+ . 1	+ . 2	+ . 1		
H.	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	—	+ . 2	1. 2		
H.	<i>Anthyllis vulneraria</i>	—	1. 2	+ . 1		
Ch.	<i>Galium f anisophyllum</i>	—	—	—		
G.	<i>Euphorbia cyparissias</i>	—	—	—		
Ch.	<i>Helianthemum grandiflorum</i>	+ . 1	—	—		
Ph.	<i>Salix appendiculata</i> ↓	—	2. 2	—		
H.	<i>Lotus corniculatus</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Poa alpina</i>	—	—	—		
H.	<i>Festuca pumila</i>	+ . 2	—	+ . 2		
T.	<i>Euphrasia salisburgensis</i>	+ . 1	1. 1	—		
H.	<i>Scabiosa lucida</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Sesleria coerulea</i> ↓	—	—	—		
Ch.	<i>Satureia alpina</i>	+ . 2	—	—		
G.	<i>Carex ferruginea</i> ↓	—	+ . 2	+ . 1		
Ch.	<i>Hippocrepis comosa</i>	+ . 1	—	+ . 1		
H.	<i>Linum catharticum</i>	+ . 1	1. 1	+ . 1		
H.	<i>Ranunculus geraniifolius</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Leontodon f vulgatum</i>	—	1. 2	—		
H.	<i>Calamagrostis varia</i> ↓	+ . 2	—	—		
H.	<i>Hieracium murorum</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Asplenium viride</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Solidago virga aurea</i>	—	—	—		
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Kernera saxatilis</i>	+ . 1	—	+ . 1		
Ch.	<i>Veronica fruticans</i>	—	—	+ . 1		
Ch.	<i>Arenaria ciliata</i>	—	—	+ . 1		
H.	<i>Geranium Robertianum</i>	—	—	—		
H.	<i>Parnassia palustris</i>	—	+ . 2	+ . 1		
G.	<i>Aconitum napellus</i>	—	—	+ . 1		
	<b>Zufällige</b>	3	6	11		



Lebensform	Petasitetum epilobietosum				
	Aufnahme	12	13	14	15
	Höhe in m ü. M.	1410	1610	1960	1960
	Neigung und Exposition	flach	25° SE	flach	flach
	Boden	Alluvion	Moräne	Alluvion	Alluvion
Größe der Probefläche in m²	16	40	25	25	50
	<b>Charakterarten:</b>				
G.	<i>Petasites paradoxus</i>	3.3	1.2	—	—
G.	<i>Poa censis</i>	3.2	—	—	1.2
Ch.	<i>Gypsophila repens</i>	—	+ .2	+ .2	+ .2
H.	<i>Valeriana montana</i>	—	+ .1	—	—
Ch.	<i>Silene f alpina</i>	—	—	—	—
H.	<i>Athamanta cretensis</i>	—	—	—	—
H.	<i>Adenostyles glabra</i>	—	+ .2	—	—
Ch.	<i>Rumex scutatus</i>	—	—	—	—
	<b>Differenzialarten:</b>				
Ch.	<i>Saxifraga aizoides</i>	—	2.2	1.2	1.2
H.	<i>Agrostis alba</i>	—	—	—	1.2
Ch.	<i>Epilobium f Fleischeri</i>	2.2	1.2	3.3	1.2
G.	<i>Tussilago farfara</i>	—	—	+ .2	+ .2
H.	<i>Botrychium lunaria</i>	—	—	—	+ .1
Ch.	<i>Salix retusa</i> ↓	+ .1	+ .1	—	+ .1
Ch.	<i>Dryas octopetala</i> ↓	—	+ .2	—	+ .2
Ch.	<i>Thlaspi rotundifolium</i>	—	1.3	—	4.3
G.	<i>Trisetum distichophyllum</i>	—	—	—	—
Ch.	<i>Moehringia muscosa</i>	—	—	—	—
G.	<i>Dryopteris Robertiana</i>	—	+ .2	—	—
Ch.	<i>Arabis alpina</i>	—	—	—	—
	<b>Verbandseigenarten:</b>				
Ch.	<i>Linaria alpina</i>	—	+ .2	+ .2	+ .2
H.	<i>Chrysanthemum atratum</i>	—	—	+ .1	+ .2
H.	<i>Hutchinsia alpina</i>	—	—	+ .2	—
H.	<i>Poa minor</i>	—	+ .1	+ .1	—
H.	<i>Leontodon f crispatus</i>	—	—	—	+ .2
H.	<i>Achillea atrata</i>	—	—	—	—
Ch.	<i>Moehringia ciliata</i>	—	—	—	—
H.	<i>Doronicum grandiflorum</i>	—	—	—	—
Ch.	<i>Galium helveticum</i>	—	—	—	—
H.	<i>Dryopteris Villarsii</i>	—	—	—	1.2
H.	<i>Leontodon f hyoseroides</i>	—	—	+ .1	1.2
	<b>Ordnungseigenarten:</b>				
H.	<i>Campanula cochleariifolia</i>	(+)	+ .2	—	+ .2
H.	<i>Festuca rupicaprina</i>	—	+ .2	—	—
G.	<i>Vincetoxicum officinale</i>	—	—	—	—
Ch.	<i>Teucrium montanum</i>	—	—	—	—
	<b>Begleiter:</b>				
Ch.	<i>Thymus serpyllum</i>	+ .2	—	+ .2—3	(+)
H.	<i>Alchemilla Hoppeana</i>	+ .1	+ .2	—	—
H.	<i>Carduus defloratus</i>	+ .1	—	—	—
H.	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	+ .1	—	—	+ .1
H.	<i>Anthyllis vulneraria</i>	1.2	+ .1	+ .2	—
Ch.	<i>Galium f anisophyllum</i>	+ .2	—	+ .1	+ .1
G.	<i>Euphorbia cyparissias</i>	+ .1	—	—	—
Ch.	<i>Helianthemum grandiflorum</i>	+ .2	—	—	—
Ph.	<i>Salix appendiculata</i> ↓	(+)	—	—	—
H.	<i>Lotus corniculatus</i>	—	—	—	—
H.	<i>Poa alpina</i>	—	+ .2	+ .2	1.2
H.	<i>Festuca pumila</i>	+ .2	—	+ .2	+ .2
T.	<i>Euphrasia salisburgensis</i>	(+)	1.1	+ .1	—
H.	<i>Scabiosa lucida</i>	2.2	—	—	—
H.	<i>Sesleria coerulea</i> ↓	—	+ .2	—	+ .2
Ch.	<i>Satureia alpina</i>	—	—	—	—
G.	<i>Carex ferruginea</i> ↓	+ .2	—	—	—
Ch.	<i>Hippocrepis comosa</i>	1.2	—	—	—
H.	<i>Linum catharticum</i>	—	—	—	—
H.	<i>Ranunculus geraniifolius</i>	—	—	—	+ .1
H.	<i>Leontodon f vulgatum</i>	+ .1	—	—	—
H.	<i>Calamagrostis varia</i> ↓	—	+ .1	—	—
H.	<i>Hieractium murorum</i>	+ .1	+ .1	—	—
H.	<i>Asplenium viride</i>	—	+ .2	—	—
H.	<i>Solidago virga aurea</i>	—	—	—	—
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i>	—	—	—	—
H.	<i>Kernera saxatilis</i>	+ .1	—	+ .1	+ .1
Ch.	<i>Veronica fruticans</i>	+ .1	—	—	+ .1
Ch.	<i>Arenaria ciliata</i>	—	—	—	+ .1
H.	<i>Geranium Robertianum</i>	+ .1	—	—	—
H.	<i>Parnassia palustris</i>	—	—	—	—
G.	<i>Aconitum napellus</i>	—	+ .1	—	+ .1
	<b>Zufällige</b>	16	10	4	5



- Aufnahme 11.** Val Cluozza; viel Grob- und etwas Feinschutt, humose Feinerde in 5 cm Tiefe. *Pinus prostrata*, *Biscutella levigata*.
- Aufnahme 12.** Roßmattertal; 2 m über Mittelwasser; Blöcke, Grob-, Feingeröll und Sand. Vegetation deckt 50 %; Terminalphase mit viel Moosen. *Dryopteris aculeata*, *Picea excelsa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata* +.2, *Trifolium pratense*, *Geranium silvaticum*, *Daphne mezereum*, *Origanum vulgare* +.2, *Euphrasia picta*, *Valeriana tripteris*, *Globularia cordifolia*, *Plantago montana*, *Buphtalmum salicifolium*, *Hieracium bijidum*, *Moose* 2.2.
- Aufnahme 13.** Tentiwang; viel Feinschutt und Feinerde, sehr feucht und lange schneebedeckt; beweidete Terminalphase. *Cystopteris eufragilis*, *Dryopteris lonchitis*, *Festuca rubra*, *Biscutella levigata*, *Arabis pumila*, *Pinguicula alpina*, *Veronica aphylla*, *Bellidiastrum Micheli*, *Erigeron alpinus*, *Hieracium villosiceps*.
- Aufnahme 14.** Obersand; 40 cm über Mittelwasser oft überschwemmt, Kalkschutt mit viel Sand. Vegetation sehr offen. *Festuca pulchella*, *Cerastium latifolium* +.2, *Arabis pumila*, *Oxytropis montana* +.2.
- Aufnahme 15.** Wie oben, aber 1 m über Mittelwasser; selten überflutet. Vegetation viel geschlossener. *Moose* +.2, *Silene acaulis* +.2, *Oxytropis montana* 1.2, *O. campestris* +.2, *Campanula Scheuchzeri* +.2, *Erigeron alpinus* +.2.
- Aufnahme 16.** Obersand; Grob- und Feinschutt, viel Feinerde, 57,7 % Karbonat, 5,4 % Humus. Vegetation ziemlich geschlossen. *Moose* +.2, *Hedysarum hedysaroides*, *Gentiana campestris*, *Bellidiastrum Micheli*, *Hieracium villosiceps*.
- Aufnahme 17.** Schilt, Stockplanke; Grobgeröll, wenig Feinerde in 15 cm Tiefe. Vegetation sehr offen. *Asplenium trichomanes*, *Dactylis glomerata* +.2, *Phleum pratense* +.2, *Rubus saxatilis*, *Vicia sepium*, *Medicago lupulina*, *Trifolium pratense*, *Prunella grandiflora*, *Veronica chamaedrys* +.2, *Galium mollugo*, *Valeriana tripteris*, *Scabiosa columbaria*.
- Aufnahme 18.** Schilt, Stockplanke; Blöcke und Grobgeröll, wenig Feinerde. Beweidet. *Galium mollugo*.
- Aufnahme 19.** Meerenalp; Grobgeröll mit spärlicher Feinerde von 20—50 cm Tiefe; 72 % Karbonat, pH 7,1. Offene Initialphase. *Dactylis glomerata* +.2, *Pimpinella major*, *Daphne mezereum*, *Knautia silvatica* +.2, *Campanula Scheuchzeri*.
- Aufnahme 20.** Brächalp; Blöcke mit viel Grobgeröll und spärlicher Feinerde von 20 cm Tiefe an. Vegetation 20 % deckend. *Aconitum lycoctonum* 1.2, *Vicia sepium* 2.2, *Heracleum montanum* +.2, *Laserpitium latifolium*.
- Aufnahme 21.** Plattenalp; blockiges Grob- und etwas Feingeröll; etwas Feinerde von 10 cm Tiefe an. Sehr offene Optimalphase. *Carex sempervirens* +.2, *Rhinanthus angustifolius*.
- Aufnahme 22.** Plattenalp; Feingeröll mit Feinerde von 20 cm Tiefe an. Offene Vegetation; mittlerer Individuenabstand 30 cm. *Biscutella levigata* +.2, *Heracleum montanum*, *Rhinanthus angustifolius* 1.1.
- Aufnahme 23.** Schiltplanke; Grobgeröll mit spärlicher Feinerde. Vegetation offen. *Rhinanthus angustifolius*, *Knautia silvatica* +.2.
- Aufnahme 24.** Scarltal; Grobgeröll, Feinerde erst in 10—40 cm Tiefe. Offene Initialphase. *Pinus prostrata*, *Helleborine atropurpurea*, *Biscutella levigata*, *Vicia sepium*, *Laserpitium marginatum*, *Heracleum Pollinianum*, *Hieracium staticifolium* +.2.

- Aufnahme 25.** Val Sesvenna; Grob- und Feingeröll mit wenig und tiefliegender Feinerde. *Thesium alpinum*, *Coronilla vaginalis* 1,2, *Viola pinnata*, *Globularia cordifolia*, *Hieracium staticifolium*.
- Aufnahme 26.** Guppenalp; Blöcke, Grobschutt mit viel humusreicher Feinerde; feucht und lange schneebedeckt. Moose 1,3, *Sedum album* +.2, *Vicia cracca*, *Lamium galeobdolon*, *Galium mollugo*, *Scabiosa columbaria*, *Campanula trachelium*.
- Aufnahme 27.** Guppenalp; Grobschutt mit Feinerde in 10 cm Tiefe, 43,4 % Karbonat. Lange schneebedeckt. Moose +.2, *Phleum pratense* +.2, *Festuca commutata* +.2, *Carex ornithopoda* +.2, *Sedum album* +.2, *Vicia cracca*, *Lamium galeobdolon*, *Satureia vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *Scabiosa columbaria*, *Crepis blattarioides*.
- Aufnahme 28.** Gleiter, Glärnisch; Grob- und Feingeröll, Feinerde in 15 cm Tiefe. *Carex firma*, *C. sempervirens*, *Polygonum viviparum*, *Heliosperma quadridentatum*, *Viola biflora* 2,1, *Primula elatior*, *Pedicularis verticillata*, *Campanula rotundifolia*.
- Aufnahme 29.** Bösbächital; Blöcke und Grobschutt; Feinerde erst von 15 cm Tiefe an und bis in 50 cm Tiefe spärlich. 15,8 % Karbonat, pH 7,2. *Phleum pratense*, *Urtica dioeca*, *Cerastium strictum*, *Medicago lupulina*, *Daphne mezereum*, *Galium mollugo*.

### 1. Die typische Subassoziation (*Petasitetum normale*).

Die floristische Zusammensetzung der Gesellschaft geht aus der Tabelle II, Aufnahmen 1—11, hervor. Da die Vegetationsbedingungen auf den vom *Petasitetum* bestandenem Schuttböden nicht ungünstig sind, ist die Gesamtartenzahl ziemlich hoch. Sie schwankt zwischen 24 und 47 Arten und beträgt im Mittel 33. Die Tabelle umfaßt 68 Arten, zu denen noch fast gleich viel Zufällige kommen. Von den acht Charakterarten sind drei Stete. Die große Anzahl von Verbands- und Ordnungscharakterarten tritt deutlich in Erscheinung. Dabei ist der Austausch zwischen alpinen und subalpinen Stufen viel bedeutender als zwischen montanen und subalpinen. Nur *Vincetoxicum* und *Teucrium montanum* haben ihr Schwergewicht in der montanen Stufe, während neun Arten im alpinen Geröll zu Hause sind. Von den Differentialarten sind für den Typus der Assoziation und zugleich für die nahe verwandte Subassoziation mit *Epilobium Fleischeri* bezeichnend *Saxifraga aizoides* und *Agrostis alba*. Der Steinbrech ist zugleich eine Stete des *Petasitetums*. Bei der Gruppe der Begleiter fällt die hohe Stetigkeit von *Thymus serpyllum* auf. Dieser ist ja auch auf montanen und alpinen Schuttböden oft anzutreffen. Er besiedelt den Schutt mit ausgedehnten und etwas verholzten Spalierrasen und kann wesentlich zur Verminderung der Beweglichkeit beitragen. Im übrigen bemerken wir auch bei dieser Gruppe die große Zahl stufen- und schuttfremder Arten. Zum Teil sind diese Begleiter schon Anzeichen für den beginnenden Abbau der Assoziation.

Die Figur 9 bringt die Verteilung der Arten auf die verschiedenen Stetigkeitsklassen zum Ausdruck. Zur Berechnung wurden nur die Aufnahmen aus dem engeren Untersuchungsgebiet heran-

gezogen. Es ergibt sich dabei das gewöhnliche Bild: Nur wenige Arten finden sich mit größter Stetigkeit, während ihre Zahl in den unteren Stetigkeitsklassen zunimmt. Ähnliche Kurven hat Scherrer (1923) für das *Brometum erecti* und das *Molinietum coeruleae* des Limmattales gefunden, während sich für Fett- und Emdwiesen eine zweigipflige Kurve ergab (Scherrer 1925). Der Unterschied in der Kurvenform wird durch verschiedene floristische Homogenität hervorgerufen. Assoziationen mit zweigipfliger Kurve sind homogener, denn sie besitzen eine größere Anzahl steter Arten. Frey (1927) wendet die von Romell aus-

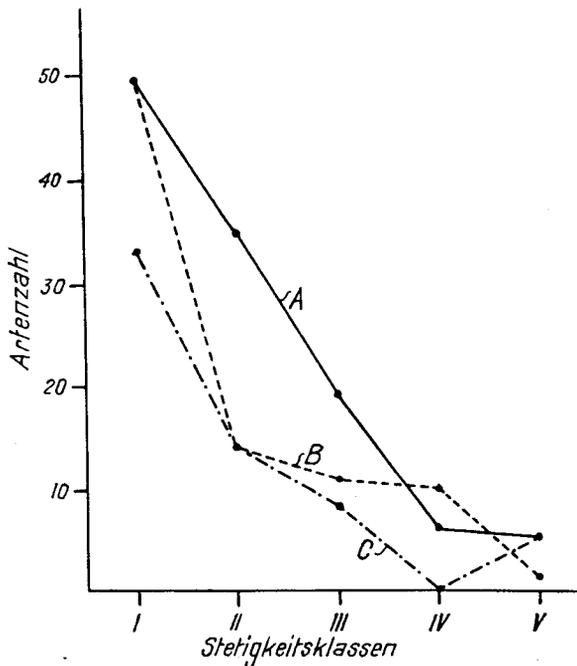


Fig. 9  
Stetigkeitsdiagramm des *Petasitetum paradoxi*; A = *P. normale*  
B = *P. epilobietosum*, C = *P. athamantetosum*.

geführten Berechnungen an, um die Verteilung der Arten auf die verschiedenen Stetigkeitsklassen zu erklären. Er kommt zum Schluß, daß bei eingipfligen Kurven die untersuchten Siedelungen eine kleine Anzahl von Elementarstandorten, d. h. Standorten mit einer bestimmten Faktorenkombination, enthalten, während diese bei den Assoziationen mit zweigipfliger Kurve zahlreicher sind. Zwischen den beiden Erklärungen besteht nun allerdings ein Widerspruch, indem eine homogene Vegetation mit einer großen Zahl steter Arten eher einer geringen Variabilität der Standorte entspricht als einer großen. Daß in einer Fettwiese, wie Frey annimmt, trotz ihrer regelmäßigen Beeinflussung durch den Menschen die Zahl der Elementarstandorte größer sein soll, d. h.

die ökologischen Bedingungen verschiedenartiger seien als auf dem wenig beeinflussten, aber völlig unreifen Boden des *Brometums* und des *Molinietums*, scheint sehr unwahrscheinlich. Jaccard (1908) fand übrigens den größten Gemeinschaftskoeffizienten vergleichener Wiesenflächen ebenfalls auf Halbkulturwiesen, während natürliche Wiesenbestände sehr geringe floristische Übereinstimmung zeigten. Seite 228 schreibt er: „dès que par la culture, par l'engrais en particulier, on modifie les conditions de concurrence au profit d'un petit nombre d'espèces, la diversité de composition florale diminue“.

Wie dem auch sei, so können wir aus dem für unsere Assoziation erhaltenen Kurvenbild auf die geringe floristische Übereinstimmung der einzelnen Siedelungen des *Petasitetums* schließen. Die wenigen Steten sind zudem gerade fast ausschließlich Charakterarten und Differentialarten der Assoziation, nur wenige sind gesellschaftsvage Begleiter.

Die Soziabilität der Arten des *Petasitetums* ist im allgemeinen groß; einige derselben vereinigen sich oft zu dichten Herden. Diese stark bestandesbildenden Arten sind für den Aspekt der Assoziation um so wichtiger, da sie gern in Menge auftreten. Wenn wir einen Einzelbestand aus der Ferne betrachten, so erscheint uns die Vegetation oft fast geschlossen. Weithin leuchtet die schneeige Unterseite der Pestwurzblätter; besonders wenn der Wind darüber hinstreicht, sind sie auffällig. Auch die anderen Arten tragen aber zum scheinbaren Schluß der Vegetation bei. Erst beim Durchwandern des Schuttes sehen wir, daß zwischen den Horsten, Spalieren und Rasenflecken noch sehr viel nackter Boden vorhanden ist. Trotz des geringen tatsächlichen Schlusses zeigt aber die Vegetation ein sehr farbenprächtiges Bild. Aus der grauen Steinwüste leuchten in hellem Blau die Teppiche von *Campanula cochleariifolia*. In mächtigen Büschen blüht die weiße oder rötliche *Gypsophila repens*. *Valeriana montana* bildet große Kolonien und erfüllt die Luft mit ihrem eigenartigen Dufte. Das Blattwerk von *Rumex*, *Silene* und *Athamanta* gibt dem Ganzen einen blaugrünen Schimmer, und alles ist eingerahmt und zusammengehalten vom kräftigen Ton der Pestwurzblätter.

### Ökologie des *Petasitetum normale*.

Die Assoziation ist an kalkhaltige Schuttböden mit ziemlich großem Feinerdegehalt gebunden. Sie meidet tätiges und stark bewegliches Geröll und verlangt von ihrem Standort eine bedeutende Feuchtigkeit. So kommt es, daß wir sie vor allem auf Moränen- und Alluvionsböden und Lawinenschuttkegeln finden. Die bedeutenden Mengen sandiger Feinerde sind auf diesen Standorten befähigt, große Wassermengen zurückzuhalten. Selbst bei oberflächlicher Austrocknung bleibt der Boden in einiger Tiefe lange feucht. Nur auf Tonschiefer fand ich das *Petasitetum* auch auf eigentlichen Geröllhalden. Der große Feinerdegehalt derselben scheint ihm zuzusagen.

Für den Kalkgehalt der *Petasitetum*-Böden wurden Werte festgestellt, die zwischen 52 % und 97 % schwanken. Der Humusgehalt wechselt ebenfalls stark, ist aber immer sehr gering. Erst in den Endphasen der Gesellschaft vergrößert er sich. Die Reaktion der Böden ist immer neutral oder schwach basisch, die gemessenen Werte schwanken zwischen pH 7,3 und pH 7,0.

An die Schneebedeckung stellt das *Petasitetum* von allen subalpinen Schuttgesellschaften die größten Anforderungen. Wir finden es häufig an Stellen, wo Lawinenschnee bis weit in den Vorsommer hinein liegen bleibt. Die günstige Wirkung der langdauernden Schneedecke ist wohl in der ausgiebigen Durchnässung des Standortes zu suchen.

Aus den 76 im *Petasitetum normale* angeführten Arten berechnet sich folgendes biologisches Spektrum:

Therophyten . . . . .	3 = 4 %
Geophyten . . . . .	9 = 11,8 %
Hemikryptophyten . . . . .	40 = 52,6 %
Chamaephyten . . . . .	23 = 30,3 %
Phanerophyten . . . . .	1 = 1,3 %

Wir haben also eine sehr ausgeprägte Hemikryptophyten-Gesellschaft vor uns, und zwar stellen die Rosettenpflanzen den größten Prozentsatz der Arten. Die ebenfalls gut vertretenen Chamaephyten sind z. T. als abbauende Arten erwähnenswert.

Die floristische Verwandtschaft des *Petasitetums* weist auf das alpine *Thlaspeetum* hin, mit dem wir es zum Verband des *Thlaspeion* zusammenziehen. Der floristischen Verwandtschaft entspricht übrigens, wie Braun-Blanquet es für andere Gesellschaften des Nationalparks festgestellt hat, auch hier eine ökologische Ähnlichkeit. Die beiden Assoziationen berühren sich in so vielen Punkten, daß Lüdi (1921) das *Petasitetum* als Nebentypus zum *Thlaspeetum* stellt. Es scheint aber doch besser, die Gesellschaft als eigene Assoziation abzutrennen. Erstens besitzt sie gute Charakterarten, die im alpinen Kalkgeröll des *Thlaspeetums* nie oder nur ausnahmsweise vorkommen (*Petasites paradoxus*, *Gypsophila repens*, *Valeriana montana*, *Athamanta cretensis*, *Rumex scutatus*). Zweitens sind stete Arten des *Petasitetums* im *Thlaspeetum* wenig verbreitet und von geringer Vitalität (*Poa cenisia*, *Campanula cochleariifolia*, *Agrostis alba*). Drittens sind die Höhenlagen, in denen die beiden Gesellschaften ihre optimale Ausbildung finden, nicht dieselben.

Die vertikale Verbreitung der Gesellschaft erstreckt sich über die gesamte subalpine und den untersten Teil der alpinen Stufe. *Petasites paradoxus* selbst und eine Anzahl Begleiter finden sich aber auch bis tief in die montane Stufe herabgeschwemmt. Neben *Gypsophila repens* kommen am Wallensee noch *Arabis alpina*, *Rumex scutatus*, *Linaria alpina* und *Saxifraga aizoides* vor. Das *Petasitetum* kommt aber erst bei 800 m zu fragmentarischer Ausbildung. In guter Zusammensetzung begegnete ich ihm erst von etwa 1100 m an und bis gegen 2000 m. Aber noch bei

2100 m ist es gut ausgebildet, mit allen Charakterarten; nur mischen sich ihm dort viele alpine Pflanzen des *Thlaspeetums* bei.

Aus den übrigen Teilen der Alpen ist mir das *Petasitetum* nur aus dem Unterengadin bekannt, woher die Aufnahmen 10 und 11 stammen. Als Charakterart tritt dort noch *Hieracium staticifolium* in den Beständen auf. Von dort wurde die Gesellschaft auch zuerst beschrieben (Braun-Blanquet 1918). Beger's (1922) Artenlisten des *Petasitetums* aus dem Schanfigg stimmen mit den meinen nahe überein. Auch dort ist die Zunahme der *Thlaspeetum*-Arten mit der Höhe sehr deutlich. Bolleter (1920) beschreibt Fragmente der Gesellschaft vom Fylschschiefer-schutt des Lavtinatobels im Weißtannental. Ebenso haben wir von E. Schmid (1923) eine Liste von Arten, die kalkhaltige Gneisgerölle auf der Hüfialp und auf Golzeren besiedeln. Das Vorhandensein von *Petasites paradoxus*, *Valeriana montana*, *Poa cenisia* und *Dryopteris Robertiana* lassen die Existenz der Assoziation im Maderanental vermuten. Durch Lüdi (1921) kennen wir sie aus dem Berner Oberland. Seine Listen zeigen Endstadien des sich gegen das *Piceetum* hin entwickelnden *Petasitetums*. Soweit sich aus den spärlichen Angaben bei Gams (1927) schließen läßt, findet sich die Gesellschaft auch auf dem subalpinen Kalkgeröll des Unterwallis. Aus den Südalpen gibt uns Geilinger (1908) die häufigsten subalpinen Geröllpflanzen. Da sich darunter fast alles für unser *Petasitetum* charakteristische Arten finden, so wird das Übergreifen der Assoziation auch auf die Grignagruppe wahrscheinlich. Die meisten Arten der charakteristischen Artenverbindung werden übrigens auch von Hayek (1907) aus den ausgedehnten subalpinen Geröllhalden der Sanntaleralpen (Karawanken) erwähnt. Dazu gesellen sich noch eine Anzahl unserer Differentialarten und Verbands- und Ordnungscharakterarten.

## 2. Die Subassoziation mit *Epilobium Fleischeri*.

(*Petasitetum epilobietosum Fleischeri*.)

Ökologisch und floristisch nahe verwandt mit dem *Petasitetum normale* ist die Vegetation mancher Alluvionsböden und Moränen, deren Oberfläche aus grobem Material und Sand besteht. Tonige, schlammige und humose Bestandteile fehlen diesen Böden fast völlig. Sie sind durch das fließende Wasser weggetragen worden. Erst in bedeutender Bodentiefe können sich größere Wassermengen finden. Im übrigen schwankt der Wassergehalt dieser Böden stark. Bei Hochwasser, d. h. während der Schneeschmelze oder bei starken Regengüssen werden die Alluvionen überschwemmt; tagelang bleiben die Pflanzen untergetaucht. Nach dem Zurückweichen des Wassers sind sie oft tief im Sand vergraben. Bald nachher ist die Bodenoberfläche schon wieder stark ausgetrocknet. Hier ist der Standort des *Petasitetum epilobietosum*.

In floristischer Hinsicht ist die Subassoziation vom *Petasitetum normale* durch folgende Eigentümlichkeiten unterschieden.

Die Anzahl der Charakterarten ist geringer als im *Petasitetum normale*. *Silene alpina*, *Rumex scutatus* und *Athamanta cretensis* fehlen in den Aufnahmen vollständig. *Valeriana montana* kommt nur einmal vor. Von den Differentialarten sind einige ihrem Charakter gemäß in der Subassoziation viel stärker vertreten (*Saxifraga aizoides* und *Epilobium Fleischeri*).

Das Weidenröschen ist ein hervorragend zur Besiedelung von Alluvionsböden geeigneter Chamaephyt. Seine verholzten Zweige stehen in dichten Büschen; sie setzen sich unterirdisch in weitkriechende Rhizome fort, die sich stark verzweigen und reich bewurzeln. Bei Verschüttung erlauben austreibende Dauerknospen der Pflanze wieder ans Licht zu gelangen. Dank seiner sehr tief absteigenden und weit verbreiteten Absorptionsorgane kann sich *Epilobium Fleischeri* auf den oberflächlich stark austrocknenden Böden halten.

*Saxifraga aizoides*, eine Kriechstaude, zeigt große Vorliebe für Schwemmböden und Quellstellen. Die kräftige Pfahlwurzel macht der Pflanze auch die tieferen Schuttschichten zugänglich. Reiche Bewurzelung der niederliegenden Zweige festigt sie und erlaubt ihr, auch die oberflächlichen Schichten auszunutzen. Die etwas sukkulenten Blätter sammeln Wasser und helfen der Pflanze wohl über sehr trockene Perioden hinweg. Wie *Epilobium* besitzt auch sie, wenn sie ausgerissen wird, ein weitgehendes Wiederbewurzelungsvermögen, wie ihr häufiges Vorkommen auf Alluvionen der tieferen Alpentäler und des Alpenvorlandes beweist. Da beide Arten sich häufig auch in anderen Gesellschaften einstellen, dürfen sie nicht als Charakterarten des *Petasitetums* angesehen werden.

Die Begleiter der Weidenröschen-Schuttflur sind relativ viel zahlreicher als im typischen *Petasitetum*. Wir zählen in der Subassoziation nur fünf Charakterarten des *Petasitetums* gegen 39 Begleiter. Von den Assoziations- und Verbandscharakterarten sind nur drei Arten mit der höchsten Stetigkeit vorhanden, von den vier Differentialarten zwei und von den Begleitern außer dem auch im *Petasitetum normale* steten *Thymus serpyllum* noch *Anthyllis vulneraria*, *Poa vivipara*, *Kerneria saxatilis* und *Botrychium lunaria*. Das stete Vorkommen von *Linaria*, *Anthyllis* und *Poa vivipara* scheint für die Vegetation der Alluvionen charakteristisch zu sein.

Die Lebensformen sind an der Zusammensetzung der Siedelungen in ähnlicher Weise beteiligt wie beim Typus der Assoziation, was das folgende biologische Spektrum zeigt:

Therophyten . . . . .	2 = 3,4 %
Geophyten . . . . .	6 = 10,2 %
Hemikryptophyten . . . . .	35 = 59,3 %
Chamaephyten . . . . .	15 = 25,4 %
Phanerophyten . . . . .	1 = 1,7 %

Die Keimbedingungen sind auf Alluvionsböden ungünstig, indem durch das rasche oberflächliche Austrocknen die Keimpflanzen leicht zugrunde gehen. Dieser Nachteil wird aber mehr als aufgewogen durch die Erleichterung der Ansiedelung neuer Pflanzen, die durch das Wasser herzugeschwemmt werden. Aus diesem Grunde finden sich gewöhnlich auch zahlreiche alpine Arten in den Siedelungen der Subassoziaton.

Der Vegetationsschluß der Gesellschaft ist weniger dicht als im *Petasitetum normale*, wohl weil die Ernährungsbedingungen infolge Fehlens der feinsten Bodenbestandteile ungünstig sind. Die Dichtigkeit der Vegetation und die vorhandene Artenzahl sind übrigens proportional der Erhebung des Bodens über den Mittelwasserspiegel. Ein Beispiel mag dies verdeutlichen und zugleich zeigen, wie heterogen solche Siedelungen zusammengesetzt sein können.

Limmernboden, 1800 m; Kalkschotterebene mit viel Sand:

- a) ca. 20 cm über Mittelwasser stehen folgende, regelmäßig überschwemmte Solitärpflanzen: *Agrostis alba*, *Poa minor*, *Gypsophila repens*, *Saxifraga aizoides*, *S. biflora*, *Galium pumilum*;
- b) ca. 80 cm über Mittelwasser, nur selten überflutet, ist die Vegetation viel geschlossener:

<i>Agrostis alba</i> ,	<i>Hutchinsia alpina</i> ,
<i>Gypsophila repens</i> ,	<i>Arabis pumila</i> ,
<i>Epilobium Fleischeri</i> ,	<i>Saxifraga oppositifolia</i> ,
<i>Thymus serpyllum</i> ,	<i>S. caesia</i> ,
<i>Linaria alpina</i> ,	<i>S. aizoides</i> ,
<i>Poa minor</i> ,	<i>Parnassia palustris</i> ,
<i>Campanula cochleariifolia</i> ,	<i>Dryas octopetala</i> ,
<i>Sesleria coerulea</i> ,	<i>Alchemilla Hoppeana</i> ,
<i>Festuca rupicaprina</i> ,	<i>Oxytropis campestris</i> ,
<i>F. rubra</i> ,	<i>O. montana</i> ,
<i>F. pumila</i> ,	<i>Euphrasia salisburgensis</i> ,
<i>Carex ferruginea</i> ,	<i>Bellidiastrum Michellii</i> ,
<i>C. firma</i> ,	<i>Taraxacum alpinum</i> .
<i>Polygonum viviparum</i> ,	

Es bildet sich also eine durch Anschwemmung alpiner Arten stark veränderte *Epilobium Fleischeri*-Gesellschaft aus. Die Weiterentwicklung erfolgt über ein Stadium mit dominierender *Dryas* zu einem *Caricetum sempervirentis*, wenn der Boden noch weiter über den Grundwasserspiegel gehoben wird.

Die Zunahme der Vegetationsdichte ist dadurch ermöglicht, daß die feinsten Bodenbestandteile im Schutt verbleiben und dessen Wasserbilanz verbessern. Zugleich werden mehr Nährstoffe freigesetzt. Ferner sind die Pflanzen infolge der Bodenerhebung seltener der zerstörenden Wirkung des fließenden Wassers ausgesetzt.

Die Verwandtschaft des *Petasitetum epilobietosum* mit anderen Schuttgesellschaften darf nicht nach dem Vorherrschen des Weidenröschens beurteilt werden. Dieses ist indifferent gegenüber der chemischen Zusammensetzung des Bodens; mit dieser und mit den lokalklimatischen Bedingungen wechselt aber die Begleitflora so stark, daß nicht alle Bestände mit dominierendem *Epilobium* zur selben Assoziation gerechnet werden dürfen. Aus diesem Grunde können die in der Literatur beschriebenen *Epilobium Fleischeri*-Assoziationen nicht vereinigt werden. Ihre auf das Vorherrschen der einen Art begründete Benennung ist daher zu verwerfen. Das *Epilobietum* von Frey (1922) ist wohl eine Mischgesellschaft ohne Assoziationswert. Der Bestandestypus auf Kalkalluvionen, den Lüdi (1921) als *Epilobietum Fleischeri* bezeichnet, muß als eine Subassoziation des *Myricarietum germanicae* aufgefaßt werden. Er hat mit dieser Assoziation die charakteristischen *Erigeron*-Arten gemeinsam.

Das *Myricarietum* Begers (1922) ist überhaupt mit dem *Petasitetum epilobietosum* nahe verwandt. Doch unterscheiden sich die Gesellschaften deutlich durch eine verschiedene Verteilung der Charakterarten.

Die Bestände mit dominierendem *Epilobium Fleischeri* müssen also entweder zu einer Subassoziation des *Myricarietums* gerechnet werden, wenn dessen Charakterarten überwiegen, oder dann als Subassoziation des *Petasitetums* aufgefaßt werden, wenn die Charakterarten dieser Gesellschaft reicher vertreten sind. Vielleicht läßt sich, wenn die beiden Varianten in Zukunft auseinander gehalten werden, auch eine Vorliebe derselben für verschiedene Höhenlagen feststellen.

Ob sich die „Kalkvereine des *Epilobium Fleischeri*, der *Saxifraga aizoides* und der *Anthyllis vulneraria*“ im Unterwallis (Gams 1927) dem *Petasitetum epilobietosum* anschließen lassen, ist mir nicht klar. Immerhin sagt Gams selbst, daß die Gesellschaften unter sich verbunden sind durch *Tortella inclinata* und *Hieracium staticifolium*. Die Trennungslinie zwischen diesen „Vereinen“ ist sehr willkürlich nach dem Vorherrschen einer einzigen Art gezogen.

### 3. Die Subassoziation von *Athamanta cretensis*.

(*Petasitetum athamantetosum cretensis*.)

Von allen subalpinen Geröllböden bieten die sonnigen Halden großer Beweglichkeit der Vegetation die ungünstigsten Bedingungen. Sie werden besiedelt von einer Variante des *Petasitetums*, in der vor allem *Athamanta cretensis* und *Silene alpina* von großer Bedeutung sind.

Organisatorisch ist diese Subassoziation vom Typus insbesondere durch negative Merkmale unterschieden. Die Artenliste (Aufn. 17—25, Tab. II) ist stark verarmt. Sie zählt im Mittel nur 17 Arten; die Schwankungen der Artenzahl sind sehr groß, zwischen 10 und 35 Arten. In extremen Fällen fehlen Begleiter

und Zufällige fast vollständig. Daraus darf aber nun nicht geschlossen werden, daß wir in den Siedelungen nicht Assoziationsindividuen vor uns hätten; denn sie wiederholen sich in ähnlicher Zusammensetzung an sehr zahlreichen und relativ weit getrennten Lokalitäten. Auch in dieser oberflächlich sehr offenen Vegetation herrscht der Kampf um die ernährende Feinerde, wie Beobachtungen über Wurzelkonkurrenz zeigten. In Aufnahme 21 liegt eine weit fortgeschrittene Terminalphase vor, in der die Zahl der Begleiter und Zufälligen, die zum Teil der auf das *Petasitetum* folgenden Assoziation angehören, abnorm hoch ist.

Von den Charakterarten des *Petasitetums* fehlen vor allem die an feuchte Feinerde gebundenen *Petasites paradoxus* und *Gypsophila repens*. Ein einziges Mal fand sich *Poa cenisia*. Als Differentialarten erscheinen nach der Tabelle *Trisetum distichophyllum* und *Thlaspi rotundifolium*. *Athamanta* ist häufiger und reichlicher als im Typus der Assoziation. *Valeriana montana*, *Silene alpina* und *Rumex scutatus* sind mit ihr zugleich die einzigen Steten der Subassoziation. Die Verschiedenheit zwischen dem *Petasitetum normale* und unserer Variante ist so groß, daß ich anfänglich diese als eine eigene Assoziation anzusehen geneigt war; aber die Abwesenheit von eigenen Charakterarten ließ ihren wenigstens vorläufigen Anschluß an das *Petasitetum* vorteilhafter erscheinen. Vielleicht ist sie anderwärts, in den trockeneren Teilen der Alpen, besser ausgeprägt und kann vom *Petasitetum* abgetrennt werden.

Das biologische Spektrum der Subassoziation ist ähnlich dem des *Petasitetum normale*.

Therophyten . . . . .	2 = 4,3 %
Geophyten . . . . .	6 = 12,7 %
Hemikryptophyten . . . . .	25 = 53,2 %
Chamaephyten . . . . .	14 = 29,8 %
Phanerophyten . . . . .	0 = 0 %

Der Vegetationsschluß ist locker, wie es ja auf den feinerdearmen, beweglichen Geröllhalden nicht anders zu erwarten ist. Nur selten stehen die Pflanzen so nahe zusammen, daß das nackte Geröll nicht von weitem schon hervortritt. Abundanz wie Soziabilität der bestandesbildenden Arten ist gering. Alle vier steten Arten können dominieren, ohne daß an den Bedingungen des Standortes Verschiedenheiten bemerkbar sind; es handelt sich um eine reine Zufallserscheinung. Die anderen Arten treten im Vegetationsbild gewöhnlich ganz zurück; so haben nur die Steten einen aufbauenden Wert. Ihre Anwesenheit ist nötig, um den Schutt einigermaßen festzulegen und dadurch weiteren Arten die Besiedelung der sich langsam anhäufenden Feinerde zu ermöglichen.

Die von unserer Subassoziation bewohnten Geröllböden sind meist feinerdearm. Die Wurzelschicht liegt tief, und die Pflanze muß über weit laufende Absorptionsorgane verfügen, um sich ernähren zu können. Keimplätze mit nicht allzu tief gelegener Fein-

erde sind spärlich. Die Gesteinsbrocken sind meist groß, Feingeröll fehlt oft gänzlich. Weitere pflanzenfeindliche Faktoren sind die immer vorhandene Beweglichkeit und die meist festzustellende Tätigkeit der Halden.

### Verbreitung.

Die *Athamanta cretensis*-Subassoziation ist vertikal weit verbreitet. Sie steigt herunter bis auf etwa 1400 m. Einzelne ihrer Komponenten gedeihen sogar häufig in der Laubwaldstufe. Andererseits geht die Gesellschaft wie das *Petasitetum normale* bis in die untere alpine Stufe. In der eualpinen Stufe werden dann die ihr zusagenden Standorte vom *Thlaspectum rotundifolii* besiedelt, von dessen Arten wir ja übrigens einzelne häufig in unseren Aufnahmen antreffen. Im Übergangsbereich mischen sich die beiden Gesellschaften regelmäßig.

Außer in den Glarneralpen sah ich die Subassoziation noch im Unterengadin und zwar im Val Scarl, Val Sesvenna und Val Cluozza (Aufn. 28 und 29). Von den Arten des *Petasitetums* fehlt dort *Valeriana montana*. Diese zeigt auch bei uns eine gewisse Vorliebe für feuchte Standorte und scheint im regenarmen Unterengadin nicht mehr auf trockenes Geröll zu gehen. Dagegen ist wohl *Heracleum alpinum* ssp. *Pollinianum* bestandestreu oder -hold. Ob die Gesellschaft auch in anderen Teilen der Alpenkette entwickelt ist, konnte ich der Literatur nicht entnehmen. Dies scheint mir aber angesichts der weiten Verbreitung der Arten in den mitteleuropäischen Gebirgen und ihres Gebundenseins an die extremen Standorte sehr wahrscheinlich. Aus den Angaben von Gremlich (1876) zu schließen, dürfte sie sich in den Kalkalpen Österreichs und in den Dolomiten finden und ebenso wie bei uns in den tieferen Lagen das *Thlaspectum* vertreten.

#### 4. Die Subassoziation von *Dryopteris Robertiana*.

(*Petasitetum dryopteridetosum Robertianae*).

Die Subassoziation mit dominierendem Rupprechts-Schildfarn ist vom *Petasitetum normale* sowohl floristisch als auch ökologisch stärker verschieden als die vorhergehenden Varianten. Von den Charakterarten fehlen *Petasites paradoxus*, *Gypsophila repens* und *Athamanta cretensis*. *Silene alpina* tritt nur zufällig in einem einzigen Lokalbestand auf; Verbands- und Ordnungscharakterarten sind ebenfalls spärlicher, *Linaria alpina* und *Chrysanthemum atratum* fehlen. Von den Differentialarten sind typisch *Dryopteris Robertiana*, *Moehringia muscosa* und *Arabis alpina*, Arten, die sich auch sonst zusammen finden, z. B. auf schattigen Blöcken und an Felsen. Die nicht häufige *Heliosperma quadridentatum* könnte vielleicht auch zu den Differentialarten gestellt werden; sie gedeiht außer auf schattigem Geröll auch an quelligen Felsen. Die Begleiter sind wenig zahlreich und ohne große Bedeutung. Einzig *Poa alpina* kommt etwas häufiger vor.

*Dryopteris Robertiana* ist ein ausgeprägter Rhizomgeophyt, dessen meterlange, sehr zugfest gebaute und verzweigte Rhizome das Geröll durchwandern. Schröter (1926) zählt die Art zu den Schuttwanderern. Das Rhizom verwirrt an seinem unteren Ende, während es am oberen weiterwächst. Es ist auf seiner ganzen Länge dicht mit Resten abgestorbener Blätter bedeckt. Die vielen Adventivwurzeln finden reichliche Nahrung, da sich das Rhizom in der relativ wenig beweglichen und feinerdereichen Gerölltiefe von 30—50 cm hinzieht. Die in jungem Zustand dicht von braunen Spreuschuppen umhüllten Blätter dringen auf sehr zerbrechlichen Stielen durch die Steinluftschicht ans Licht empor.

Die anatomische Untersuchung des Rhizoms zeigt, daß seine mechanische Widerstandskraft besonders durch den dicken Sklerenchymbelag der drei Gefäßbündel bedingt ist, sowie durch die stark verdickten und verholzten Zellwände in der Rindenschicht. Die Zellen der Rinde sind im Herbst prall gefüllt mit Stärke.

*Dryopteris Robertiana* verlangt ausgiebige Luft- und Bodenfeuchtigkeit. Sind diese genügend groß, so geht die Art auch auf sehr bewegliches Geröll. Die Feinerde kann in ziemlicher Tiefe liegen. Sind im *Petasitetum normale* Stellen mit reinem Grobgeröll, die nicht von Schutt überführt, aber doch genügend feucht sind, so tritt etwa der Schildfarn in Masse an Stelle der Pestwurz, ohne daß die Begleitflora stark wechselt (Spannegg).

Die Bedeutung des Schildfarns für das *Petasitetum* liegt in der Bildung von Feinerde und in der Festigung des Schuttes. In der von den Rhizomen durchzogenen Geröllschicht häufen sich oft große Mengen mullartiger Zersetzungsprodukte an, die die wasserhaltende Kraft des Bodens bedeutend erhöhen.

### Ökologie.

Die Subassoziatio n stimmt in ihren ökologischen Ansprüchen mit der für sie besonders bezeichnenden Art überein. In Südlage entwickelt sie sich nur bei langdauernder Befeuchtung des Gerölls am Ausgang von Runsen. Sie bevorzugt deutlich grobblockigen Gehängeschutt. Die geringe Artenzahl der Siedelungen ist ein Ausdruck für die relativ ungünstigen edaphischen Bedingungen der Standorte, unter denen große Beweglichkeit und tiefliegende Feinerde besonders zu nennen sind.

Das biologische Spektrum der angeführten Einzelbestände zeigt folgende Zusammensetzung:

Therophyten . . . . .	1 = 3,1 %
Geophyten . . . . .	5 = 15,6 %
Hemikryptophyten . . . . .	18 = 56,3 %
Chamaephyten . . . . .	7 = 21,9 %
Phanerophyten . . . . .	1 = 3,1 %

Der Aspekt der Subassoziatio n ist im allgemeinen sehr eintönig; Arten mit auffallenden Blüten fehlen; *Dryopteris* dominiert gewöhnlich. Sie kann „den Halden im Hochsommer einen weithin sichtbaren, braunen Farbton“ geben (Luedi 1921).

## Verbreitung.

Die Subassoziation steigt von allen subalpinen Schuttgesellschaften am wenigsten hoch. Sie besiedelt Höhenlagen zwischen 1200 und 1600 m. Weiter oben treten Varianten des *Thlaspeetums* an ihre Stelle, in denen *Doronicum grandiflorum* vorherrscht.

Die horizontale Verbreitung der Variante ist noch wenig bekannt. Luedi (1921) beschreibt sie aus dem Lauterbrunnental. Die Verwandtschaft mit dem *Petasitetum* ist auch ihm schon aufgefallen. Seine Charakterarten finden sich mit einigen Ausnahmen auch bei uns. Eine Mischung der Subassoziation mit anderen Gesellschaften, vor allem mit Arten der *Dryopteris aculeata*-Geröllflur und mit anderen Varianten des *Petasitetums* scheint Schmidt (1923) auf der Golzernalp gefunden zu haben. Bei Dutoit (1924) finden wir nur verarmte Fragmente beschrieben, die sich auf Geröll der Waldlichtungen in der subalpinen Stufe verbreiten. Gams (1927) zählt unter „Varianten, Fragmenten und Mischsiedelungen der höheren Waldstufen“ auch das *Dryopteridetum Robertianae* auf, ohne die Gesellschaft näher zu charakterisieren.

Anhangsweise sollen noch einige subalpine Schuttgesellschaften erwähnt werden, die nicht weiter untersucht werden konnten.

Eine Siedelung, die ihrer floristischen Zusammensetzung nach in die Nähe des *Petasitetum dryopteridetosum* gehört, besiedelt auf der Brächalp bei 1600 m eine 30° steile Kalkblockhalde in Ostexposition. Zwischen den ruhenden Blöcken findet sich in größerer Tiefe ein wenig Feinerde. In 100 qm mit 30 % Vegetationsbedeckung notierte ich folgende Arten:

<i>Dryopteris Villarsii</i> . . .	2.3	<i>Cystopteris eufragilis</i> . . .	+ .2
<i>Adenostyles glabra</i> . . .	2.3	<i>Phleum Micheli</i> . . .	+ .2
<i>Dryopteris lonchitis</i> . . .	1.2	<i>Dactylis glomerata</i> . . .	+ .2
<i>Aconitum lycoctonum</i> . . .	1.2	<i>Poa nemoralis</i> . . . . .	+ .2
<i>A. napellus</i> . . . . .	1.2	<i>Anemone alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Rubus saxatilis</i> . . . . .	1.2	<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	+ .1
<i>Asplenium viride</i> . . . . .	1.2	<i>Saxifraga aizoon</i> . . . . .	+ .2
<i>Geranium silvaticum</i> . . .	1.2	<i>S. rotundifolia</i> . . . . .	+ .2
<i>Laserpitium siler</i> . . . . .	1.2	<i>Vicia sepium</i> . . . . .	+ .1
<i>Valeriana montana</i> . . .	1.2	<i>Viola biflora</i> . . . . .	+ .2
<i>Solidago virga aurea</i> . . .	1.2	<i>Daphne mezereum</i> . . . . .	+ .2
<i>Dryopteris Robertiana</i>	+ .2	<i>Pimpinella major</i> . . . . .	+ .1
<i>Silene alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Laserpitium latifolium</i>	+ .2
<i>Heracleum montanum</i> . . .	+ .2	<i>Gentiana lutea</i> . . . . .	+ .2
<i>Digitalis ambigua</i> . . . . .	+ .2	<i>Valeriana tripteris</i> . . . . .	+ .2
<i>Carduus defloratus</i> . . . . .	+ .2	<i>Crepis blattarioides</i> . . . . .	+ .2

Als Pioniere dieser vielleicht nach *Dryopteris Villarsii* zu benennenden Gesellschaft (*Dryopteridetum Villarsii*) treten *Dryopteris Villarsii*, *Adenostyles glabra*, *Asplenium viride* und *Valeriana montana* auf. Die Siedelung entwickelt sich weiter zu einem *Piceetum*, wenn die Beweidung aufhört.

Eine zum Verband des *Adenostyliion* zu zählende Gesellschaft bewohnt ähnliche Standorte wie das *Petasitetum*, verlangt aber sehr reichliche Feinerdemengen und große Bodenfeuchtigkeit. Hochstauden mit mastigem Blattwerk herrschen vor, wie folgendes Beispiel zeigen (Aufnahme mit Dr. Braun-Blanquet):

Vordersand, 1300 m, Neigung 20°, Exposition N, Blöcke mit viel Feinerde; in 100 qm

<i>Dryopteris Robertiana</i> . . . +.1	<i>Rubus saxatilis</i> . . . . +.1
<i>D. lonchitis</i> . . . . . +.1	<i>Geranium silvaticum</i> . . +.1
<i>Lilium martagon</i> . . . +.1	<i>G. Robertianum</i> . . . . +.1
<i>Polygonatum verticillatum</i> 1.1	<i>Mercurialis perennis</i> . . 1.1
<i>Urtica dioeca</i> . . . . +.2	<i>Viola biflora</i> . . . . . 1.1
<i>Thesium alpinum</i> . . . +.1	<i>Epilobium alpestre</i> . . . +.1
<i>Rumex arifolius</i> . . . . +.1	<i>Chaerophyllum Villarsii</i> . +.1
<i>Delphinium elatum</i> . . . 1.1	<i>Gentiana asclepiadea</i> . . +.1
<i>Aconitum napellus</i> . . . 1.1	<i>Lamium galeobdolon</i> . . +.1
<i>A. lycoctonum</i> . . . . . 1.1	<i>Lonicera alpigena</i> . . . +.1
<i>A. paniculatum</i> . . . . . 2.2	<i>Valeriana montana</i> . . . +.1
<i>Anemone alpina</i> . . . . +.1	<i>Knautia silvatica</i> . . . +.1
<i>Ranunculus lanuginosus</i> . +.1	<i>Adenostyles glabra</i> . . . 1.1
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> +.1	<i>Adenostyles alliariae</i> . . 3.2
<i>Lunaria rediviva</i> . . . . 1.1	<i>Senecio alpinus</i> . . . . +.1
<i>Saxifraga rotundifolia</i> . +.1	<i>S. nemorensis</i> . . . . . 1.1

Die Siedelung erinnert in ihrer Zusammensetzung an das *Delphinietum elati* (Beger 1922) aus dem Schanfigg, mit dem es auch den Standort gemein hat.

Braun-Blanquet (1926) beschreibt eine dem *Petasitetum* nahestehende Assoziation aus den Alpen von Briançon, das *Avenetum montanae*. Diese Pionierassoziation auf Kalkgeröll hat mit unserem *Petasitetum* eine Anzahl Charakterarten gemein, so *Silene alpina*, *Rumex scutatus*, *Adenostyles glabra*, ferner *Chrysanthemum atratum*, *Dryopteris Robertiana*.

### 3. Die *Thlaspi rotundifolium*-Assoziation.

(*Thlaspeetum rotundifolii*.)

Die Schuttböden der alpinen Stufe lassen sich in zwei durch Übergänge miteinander verbundene Gruppen einteilen. In der ersten stehen solche, die nur wenig geneigt sind, erst spät schneefrei werden und lange unter dem Einfluß des schmelzenden Schnees stehen. Die zweite Gruppe umfaßt mehr oder weniger geneigte Schuttablagerungen, die viel früher ausapern und nicht lange vom Schmelzwasser durchrieselt werden. Auf ihnen entwickelt sich bei genügendem Kalkgehalt das *Thlaspeetum* oder die nahe verwandte *Leontodon montanus*-Assoziation.

Es sei hier zuerst einiges über die Ökologie der wichtigsten Arten des *Thlaspeetums* angeführt und auf ihren dynamischen

Wert hingewiesen. Ich lehne mich dabei vor allem an Heß (1909) an, dessen Angaben aber durch eigene Beobachtungen ergänzt werden sollen.

In unserem Gebiet ist von *Thlaspi rotundifolium* ausschließlich die ssp. *oligospermum* (Gaud.) Braun-Blanquet (Schedae 437) vertreten. Es ist eine tief verankerte Schoppfpflanze mit langen, den Schutt durchkriechenden Ästen. Am Ende derselben stehen die rosettig gehäuften Blätter. Diese fand ich am 2. Januar am Schilt (2260 m) unter einer halbmeterdicken Schneedecke grün, die innersten rot überlaufen. An im Winter ständig schneefreien Stellen gedeiht die Pflanze nicht. Braun-Blanquet (1913) fand ihre Samen noch nach zwei Jahren zu 16 % keimfähig.

Das Täschelkraut besiedelt jede Art von Kalkgeröll, sowohl Blockhalden wie feines Material. In letzterem vermag es eine geringe Stauwirkung auszuüben. Es dominiert häufig in der Assoziation (s. Bild 4, Tafel III) und erfüllt dann die Luft mit dem feinen Duft ihrer lila Blüten. Gegen Verschüttung und Verletzung schützt sich die Pflanze durch tief im Geröll verborgene, in den Primärblattachsen liegende Knospen. Diese können auch an Zweigen mit unverletztem Haupttrieb ausschlagen. Die aus proleptisch entwickelten Knospen hervorgegangenen Triebe hatten Ende Dezember 1—4 cm Länge und besaßen 1—3 Paare kleiner, gegenständiger, ungestielter Blätter. Ich fasse die Art als passiv niederliegenden Chamaephyten auf, während Heß sie zu den Hemikryptophyten zählt.

*Moehringia ciliata* ist im *Thlaspectrum* weit verbreitet. Besonders häufig sah ich sie in beweglichen Kalkgrobgeröllhalden. Blütengeschmückten Guirlanden gleich durchkriechen die schwach verholzten Zweige den Schutt. Die Pflanze ist durch eine tiefsteigende Senkwurzel fest verankert, trägt aber zur Verfestigung des Bodens wenig bei. Ihre Blätter sind nach Braun-Blanquet (1913) wintergrün.

*Viola cenisia* durchspinnt mit schwach verholzten Wandertrieben weithin den Boden. Durch starke Bewurzelung machen sie sich unabhängig von der ursprünglichen Grundachse. Als Schuttfestiger und Humusbildner kommt der Pflanze keine Bedeutung zu. Sie kann als Erstsiedler in sehr beweglichem und feinerdearmem Geröll auftreten, wobei sie sonnige Lagen vorzuziehen scheint.

*Saxifraga aphylla*, eine in den Glarner Alpen seltene Art, sah ich in großen Mengen in den Brenta-Dolomiten, wo sie in den Kalkschutthalden südlich der Bocca Tuckett als Schuttstauer von Bedeutung ist. Mit ihren kurz kriechenden, bewurzelten Rasentrieben bedeckt sie halbquadratmeter große Flächen des feinen Dolomitgerölls. An und in ihren Rasen siedeln sich häufig *Sesleria ovata*, *Potentilla nitida*, *Valeriana saxatilis* und *Carex firma* an.

Von größerer Bedeutung als Schuttstauer ist *Cerastium latifolium*, eine sehr besiedelungstüchtige Art, die auch lange

Schneebedeckung erträgt. Sie gedeiht am Claridenfirn sogar an Stellen, die sicher nicht jedes Jahr schneefrei werden. Sie geht dort näher ans Gletscherende als *Saxifraga aizoides* und *Saxifraga oppositifolia*. An starker, bis fast meterlanger und wenig verzweigter Pfahlwurzel hängt ein dicker Schopf bewurzelter Laubblatttriebe. Die feinen Adventivwurzeln brechen vor allem an den Stengelbasen hervor und dienen ausschließlich der Ernährung. Sie halten aber auch den Boden so fest zusammen, daß das von den Stengeln gebildete Kissen auf einem kleinen Schutthöcker steht, wenn ringsherum der Feinschutt abgetragen wird. Im Grobschutt ist der Wuchs von *Cerastium latifolium* lockerer; die Zweige bewurzeln sich weniger leicht, und die Stauwirkung der Pflanze ist vermindert. *Cerastium latifolium* bevorzugt aber ganz deutlich Feinschutt von nicht allzugroßer Beweglichkeit; sie geht auch auf Abwitterungshalden und ausnahmsweise sogar in Felsspalten.

*Poa minor*, ein durch eine schwache Strohtunika geschützter Hemikryptophyt, ist ein häufiger Erstbesiedler alpinen Kalkgerölls. Sie liebt besonders feines, etwas bewegliches oder verbackenes Material in nicht zu schattiger Lage. Ausnahmsweise geht sie auch auf Grobgeröll, wo sie sich auf geringen Feinerdeanhäufungen zwischen den Brocken ansiedelt. Ihre zarten Zweige bilden lockere, oberflächlich wurzelnde Horste. Diese wirken etwas stauend und ertragen, wie Heß gezeigt hat, die Geröllbewegung leicht. Sie fahren mit den bewegten Schuttmassen zu Tale, ohne Schaden zu nehmen. *Poa minor* scheint winterliche Schneebedeckung zu verlangen. Ich fand sie im Januar bei 2200 m unter 60 cm Schnee mit grünen Trieben. Außer im *Thlaspeetum* kommt die Art auch etwa in den anderen alpinen Kalkschuttgesellschaften vor.

*Linaria alpina* ist eine typische Schopfpflanze mit kräftiger Pfahlwurzel. Sie festigt den Feinschutt durch Überdecken. Ihre Hauptverbreitung findet die Art in den Gesellschaften des alpinen Kalkschuttes, geht aber auch in die anderen Assoziationen der Ordnung und, meist in der *var. concolor*, auch auf Verrukano. Die von Braun-Blanquet (1913) bei 3000 m gesammelten Samen zeigten eine Keimkraft von nur 4 %.

*Doronicum grandiflorum* kann in wenig beweglichem, lange schneebedecktem Fein- und Grobgeröll dominieren. Ihre gelben Blütensonnen geben der ganzen Schuttfläche einen warmen Farbton. Sie wächst oft zusammen mit *Cystopteris regia*. In sehr beweglichem Geröll ist die Gemswurz etwas spärlicher und besiedelt vor allem das oberste Ende der Halden, wo sie vor Stein Schlag geschützt ist und besser mit Wasser versorgt wird. Zu meinem Erstaunen sah ich sie auch häufig auf Verrucanoschutt mit kalkfreier und schwach saurer Feinerde (bis pH 6,5).

*Doronicum* besitzt einen kräftigen sympodialen Erdstamm, der gewöhnlich mehr oder weniger horizontal den Schutt durchwächst. Oft erscheint er senkrecht zum Gefälle des Hanges gerichtet. Wie Heß gezeigt hat, wird er in seiner Lage durch

kontraktile Wurzeln festgehalten. Diese schnurartigen, bis 2 mm dicken und nach allen Richtungen ausstrahlenden Adventivwurzeln brechen an den Knoten aus und bleiben lange erhalten. Mit ihrer Hilfe und dank der dichtstehenden Blattrosetten kann *Doronicum* den Schutt etwas stauen und auch als Humusproduzent eine Rolle spielen. Für die Samen fand Braun-Blanquet (1913) eine Keimkraft von 71 %.

*Galium helveticum* ist ein vor allem auf rieselndem und auf verbackenem Feingeröll wichtiger Schuttüberkriecher. Im Grobschutt ist die Art viel spärlicher, wächst dagegen häufig auf Tonschiefer-Abwitterungshalden. Ihre Wurzel ist vom Zentralwurzeltypus und verzweigt sich in geringer Tiefe in zwei bis drei starke Äste, die zahlreiche Seitenwurzeln tragen. An der Stengelbasis brechen ebenfalls eine größere Zahl Nährwurzeln hervor, die die obersten Bodenschichten ausnützen. Die Sprosse der Kriechstaude können sich bei Verschüttung stark verlängern; ihre Niederblätter sind klein und gelblich gefärbt. Erreicht die Triebspitze die Gerölloberfläche, so werden nur noch kurze Internodien gebildet, und die großen gelbgrünen Blattquirle häufen sich rosettenartig. In der Niederblattregion stehen zahlreiche Ersatzknospen, die auch ohne Verletzung des Haupttriebes zur Entwicklung gelangen können.

*Trisetum distichophyllum* hat dieselbe Wuchsform wie *Poa cenisia*; sie kommt auch mit dieser zusammen oft vor. Sie ist eine der wenigen Arten des *Thlaspeion*, die keine winterliche Schneedecke verlangen.

*Achillea atrata* gedeiht besonders in lange schneebedeckten und feuchten Lagen. An ihrem langen, mit seinen Ästen weithin kriechenden Wurzelstock trägt sie zahlreiche Adventivwurzeln. Dank ihres rasigen Wuchses bedeckt die schwärzliche Schafgarbe oft größere Flächen. Sie nimmt als Schuttfestiger und Humusbildner an der Entwicklung des *Thlaspectrum*s erheblichen Anteil. Sie findet sich im übrigen auch dann und wann in den anderen Gesellschaften des *Thlaspeion*.

#### Ergänzungen zu Tabelle III.

**Aufnahme 1.** Meerenalp; Kalk, viel humose Feinerde in 5 cm Tiefe, 77,5 % Karbonat, pH 7,1. Vegetation ziemlich geschlossen. *Saxifraga aizoon* +.2, *Gentiana campestris*, *Euphrasia salisburgensis*, *Hieracium murorum*.

**Aufnahme 2.** Vorderglärnisch; Kalk; Vegetation offen.

**Aufnahme 3.** Ruosalp, Schächental. Vegetation offen. *Tozzia alpina*, *Pedicularis verticillata*. An Stellen mit ruhendem Grobgeröll *Doronicum grandiflorum* 3.3, *Rumex scutatus* 2.2, *Thlaspi rotundifolium* 2.2, *Cystopteris regia* 2.2.

**Aufnahme 4.** Tentiwang; Kalk mit Diorit; Feingeröll und Feinerde oberflächlich sehr spärlich, von 10 cm Tiefe an in Menge. 29 % Karbonat. Lange schneebedeckt. Vegetation sehr offen.

**Aufnahme 5.** Ortstock; Kalkschutt; Südseite der Moräne, 8 Monate Schnee. Vegetation sehr offen. *Saxifraga linifolia*, *Euphrasia salisburgensis*. Auf der länger schneebedeckten Nordseite der Moräne fehlen *Cerastium latifolium*,

*Campanula Scheuchzeri*, *Veronica aphylla*; häufiger sind *Doronicum grandiflorum* und *Thlaspi rotundifolium*, neu *Rumex nivalis* und *Saxifraga stellaris*.

**Aufnahme 6.** Widersteiner Furkel; Verrukanoschiefer; tätig und bei Regenwetter beweglich, lange schneebedeckt, Kalk nur in Spuren, pH 6,6. Vegetation 20 % deckend. *Viola calcarata*, *Arenaria ciliata*, *Ranunculus geraniifolius*, *Epilobium alpinum*, *Anthyllis vulneraria*, *Minuartia verna*, *Trifolium nivale*, *Trifolium badium*, *Cerastium strictum*.

**Aufnahme 7.** Glärnischhütte; Kalk, Feinerde häufig, in 0—5 cm Tiefe, lange schneebedeckt. Vegetation 5 % deckend. *Leontopodium alpinum*, *Bellidiastrum Micheli*, *Saxifraga linifolia* +.2, *Soldanella alpina*.

**Aufnahme 8.** Ortstock; Kalkschutt. Vegetation 2 % deckend, nach oben mit der Dauer der Schneedecke an Dichtigkeit zunehmend. *Saxifraga stellaris*, *Allium schoenoprasum*, *Epilobium alpinum*, *Trifolium Thalii*, *Potentilla aurea*.

**Aufnahme 9.** Gemsjalpeli; Kalk, Feinerde eingeschwemmt, bis in über 50 cm Tiefe, 68 % Karbonat. Vegetation ziemlich geschlossen, Schafweide. *Thymus serpyllum* 1.2, *Euphrasia salisburgensis* 1.1, *Carduus defloratus*.

**Aufnahme 10.** Bischofalp; brockiger Sandstein und Tonschiefer, Feinerde bis in über 75 cm Tiefe, 0,8 % Karbonat, pH 7,0. Vegetation offen, schließt sich nur unter großen Blöcken, Dauergesellschaft, Gemsweide, lange schneebedeckt. *Saxifraga stellaris*, *Ranunculus geraniifolius*.

**Aufnahme 11.** Klausenpaß; Kalk, Feinerde erst in 15 cm Tiefe reichlich, humusarm. *Euphorbia cyparissias*, *Senecio doronicum*, *Saxifraga aizoon*.

**Aufnahme 12.** Wallenbachtal; Kalkgeröll, Feinerde spärlich von 10 cm Tiefe an, nimmt bis gegen 40 cm Tiefe zu, 18 % Karbonat. Offene Optimalphase, mittlerer Individuenabstand ca. 30 cm. *Oxytropis montana*, *Euphorbia cyparissias*, *Gentiana campestris*, *Thymus serpyllum* +.2, *Pedicularis verticillata*, *Solidago pumila*, *Hieracium bifidum*.

**Aufnahme 13.** Märcherstöckli; Kalkgeröll, viel Feinerde von 5—50 cm Tiefe. Vegetation sehr offen, Schafweide.

**Aufnahme 14.** Glattalp; Zementsteingeröll, Feinerde von 5 cm Tiefe an. Vegetation in der steinschlagfreien Zone am Fels, 5 % deckend, Schafweide.

**Aufnahme 15.** Beckenen; Kalkgeröll, Steinluftschicht 5 cm, darunter viel Feinerde. Vegetation sehr offen; 10 % deckende Optimalphase.

**Aufnahme 16.** Zutreibistock; Kalkgeröll, in 5 cm Tiefe reichliche Feinerde. 71 % Karbonat, 11,2 % Humus. Vegetation offene Optimalphase. *Ranunculus geraniifolius*, *Saxifraga linifolia*, *Soldanella alpina*.

**Aufnahme 17.** Schächentaler Windgelle; Kalkschutt, viel oberflächliche Feinerde, wenig Humus. Vegetation sehr offen.

**Aufnahme 18.** Weißmeilen; Liasschiefer; Feinschutt und Feinerde stellenweise oberflächlich, 12 % Karbonat. Vegetation offen. *Bartsia alpina*, *Homogyne alpina*.

**Aufnahme 19.** Segnespaß; Tonschiefer und Sandstein, Feinerde stellenweise oberflächlich. Vegetation ziemlich geschlossen. *Viola calcarata*.

**Aufnahme 20.** Weißmeilen; Quartenschiefer, schon oberflächlich viel Feinerde, im Hangenden Rauwacke, 1 % Karbonat, pH 6,8. Vegetation offen.

**Aufnahme 21.** Pilatus; Kalkgeröll, tätig, beweglich. Vegetation offene Initialphase.

**Aufnahme 22.** Röti; Jurakalkschutt, plattig, 21 % Karbonat, lange schneebedeckt, durch Schafe beweglich erhalten. Vegetation offen, in Entwicklung gegen Rasen.

**Aufnahme 23.** Nüschenalp; plattiger Flyschschutt, Feinerde schon oberflächlich, 8 % Karbonat, lange schneebedeckt. Vegetation 10 % deckend.

Ta-  
**Thlaspi rotundi-**  
(Thlaspeetum)

Lebensform	N o r m a l e s			
	Aufnahme	1	2	3
	Höhe über Meer in m	1760	1910	1980
	Neigung und Exposition	20° E	37° W	35° E
	Boden	Lawinschutt B. G. (E.) — —	Geröll F. E. beweg. —	Geröll G. F. E. s. beweg. tätig
Größe der Probefläche in m²	25	25	50	
	<b>Charakterarten:</b>			
Ch.	<i>Thlaspi rotundifolium</i> . . . . .	+ . 1	+ . 1	1 . 1
Ch.	<i>Moehringia ciliata</i> . . . . .	2 . 2	—	1 . 2
H.	<i>Viola cenisia</i> . . . . .	1 . 2	1 . 2	—
Ch.	<i>Saxifraga aphylla</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Papaver f Sendtneri</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Differentialart:</b>			
Ch.	<i>Cerastium latifolium</i> . . . . .	—	+ . 2	—
	<b>Verbandscharakterarten:</b>			
H.	<i>Poa minor</i> . . . . .	1 . 2	—	+ . 2
Ch.	<i>Linaria alpina</i> . . . . .	+ . 1	—	1 . 2
H.	<i>Doronicum grandiflorum</i> . . . . .	2 . 2	—	+ . 2
Ch.	<i>Galium helveticum</i> . . . . .	—	—	2 . 2
G.	<i>Trisetum distichophyllum</i> . . . . .	2—3 . 3	2 . 2	—
Ch.	<i>Silene f alpina!</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	—
H.	<i>Chrysanthemum atratum</i> . . . . .	—	+ . 1	—
H.	<i>Athamanta cretensis!</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	—
H.	<i>Leontodon montanus!</i> . . . . .	—	+ . 1	—
G.	<i>Cystopteris f regia</i> . . . . .	—	—	—
G.	<i>Poa cenisia!</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Valeriana montana!</i> . . . . .	1 . 2—3	—	—
H.	<i>Rumex scutatus!</i> . . . . .	—	—	1 . 2
H.	<i>Adenostyles glabra!</i> . . . . .	—	—	+ . 2
Ch.	<i>Gypsophila repens!</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga macropetalal!</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Ordnungscharakterarten:</b>			
H.	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 2
H.	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	+ . 2	—	—
H.	<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Arabis alpina</i> . . . . .	—	—	+ . 1
H.	<i>Campanula cochlearifolia</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Rumex nivalis</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga androsacea!</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Arabis coerulea!</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Begleiter:</b>			
Ch.	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	—	—	2 . 2
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Taraxacum f alpinum</i> . . . . .	+ . 2	—	—
H.	<i>Poa f vivipara</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Viola biflora</i> . . . . .	1 . 2	—	—
H.	<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	—	—	—
G.	<i>Aconitum napellus</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Alchemilla Hoppeana</i> . . . . .	+ . 2	—	—
H.	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Festuca pumila</i> ↓ . . . . .	—	—	—
G.	<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Galium fanisophyllum</i> . . . . .	2 . 2	1 . 2	—
T.	<i>Sedum atratum</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Veronica aphylla</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Sesleria coerulea</i> ↓ . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Salix retusa</i> ↓ . . . . .	—	—	—
	<b>Zufällige</b> . . . . .	4	—	2

belle III.  
folium-Assoziation.  
rotundifolii.)

Thlaspectum							
4	5	6	7	8	9	10	11
1980	2000	2100	2100	2120	2120	2120	2150
31° N W	30° S	27° W	20° W	28° S	36° S	35° N	33° S
Geröll G. F. (E.) beweg. tätig	Moräne B. G. F. E. beweg. —	Geröll G. E. beweg. tätig	Geröll B. G. E. beweg. tätig	Moräne B. G. E. n. beweg. —	Geröll G. F. E. s. beweg. tätig	Geröll F. E. beweg. tätig	Geröll B. G. (E.) beweg. tätig
100	100	50	50	75	50	25	100
1. 2	+ . 2	2. 2	2. 2	1. 2	+ . 2	1. 2	1. 2
2. 2	1. 2	—	1. 2	+ . 2	(+)	+ . 2	1. 2
—	—	—	—	—	2. 2	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
—	+ . 3	—	—	—	—	—	—
2. 2	+ . 2	+ . 1	1. 2	2. 2	1. 2	+ . 1	+ . 2
+ . 2	1. 2	1. 2	+ . 1	+ . 2	+ . 2	+ . 1	+ . 3
+ . 2	+ . 2	2. 2	2. 2	2. 2	—	1. 2	1. 2
—	2. 2	—	+ . 2	+ . 2	1. 2	—	1. 3
—	—	1. 2	—	—	3. 2	—	1. 2
—	—	+ . 2	+ . 2	—	2. 2	—	—
—	—	+ . 2	—	—	—	—	—
—	—	—	+ . 2	—	—	—	—
—	—	—	+ . 2	—	—	—	+ . 2
—	—	—	—	—	+ . 2	—	—
—	—	—	—	—	—	—	+ . 2
—	—	1. 3	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	+ . 1	—
—	+ . 2	—	—	—	—	—	—
1. 2	1. 2	+ . 2	1. 1	1. 2	—	+ . 1	—
2. 2	1. 3	—	3. 2	2. 3	—	+ . 2	—
+ . 2	1. 2	—	+ . 2	+ . 2	+ . 2	—	—
+ . 2	+ . 2	1. 2	+ . 1	+ . 2	—	+ . 2	+ . 1
+ . 2	—	—	+ . 2	+ . 2	+ . 2	—	+ . 1
+ . 1	+ . 1	—	—	—	—	+ . 2	—
—	+ . 2	—	—	1. 1	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
+ . 2	+ . 2	—	+ . 2	—	2. 2	+ . 2	+ . 2
+ . 1	+ . 1	—	—	+ . 2	(+)	+ . 2	1. 2
+ . 1	+ . 2	+ . 2	1. 2	+ . 2	—	+ . 2	—
—	—	—	1. 2	—	—	—	—
—	—	—	—	+ . 1	—	1. 1	1. 2
+ . 2	—	+ . 1	—	+ . 1	—	+ . 1	+ . 1
+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 1	—	—	—	—
—	—	+ . 2	—	—	+ . 2	—	—
+ . 1	+ . 1	—	—	—	—	—	—
—	+ . 1	2. 2	—	—	+ . 2	—	—
—	—	+ . 1	+ . 1	—	+ . 1	—	—
+ . 1	+ . 2	—	—	+ . 1	—	—	—
—	+ . 1	—	1. 2	—	+ . 2	—	—
—	+ . 2	—	—	(+)	—	—	—
+ . 3	—	—	—	—	—	—	+ . 2
—	2	9	4	5	3	2	3

Zu Ta-  
**Thlaspi rotundi-**  
(Thlaspeetum)

Lebensform	Normales			
	Aufnahme	12	13	14
	Höhe über Meer in m	2150	2150	2180
	Neigung und Exposition	34° S E	30° S	33° S
	Boden	Geröll B. G. F. (E.) s. beweg. —	Geröll B. G. (E.) beweg. tätig	Geröll B. G. (E.) s. beweg. tätig
	Größe der Probestfläche in m <sup>2</sup>	50	—	50
	<b>Charakterarten:</b>			
Ch.	<i>Thlaspi rotundifolium</i> . . . . .	1. 2	1. 2	1. 2
Ch.	<i>Moehringia ciliata</i> . . . . .	+. 2	1. 2	+. 2
H.	<i>Viola cenisia</i> . . . . .	2. 2	—	2. 2
Ch.	<i>Saxifraga aphylla</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Papaver</i> † <i>Sendneri</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Differentialart:</b>			
Ch.	<i>Cerastium latifolium</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Verbandscharakterarten:</b>			
H.	<i>Poa minor</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Linaria alpina</i> . . . . .	+. 2	1. 2	+. 2
H.	<i>Doronicum grandiflorum</i> . . . . .	—	2. 3	1. 2
Ch.	<i>Galium helveticum</i> . . . . .	2. 2	2. 3	1. 2
G.	<i>Trisetum distichophyllum</i> . . . . .	2. 2	—	—
Ch.	<i>Silene</i> † <i>alpina!</i> . . . . .	1. 2	—	+. 2
H.	<i>Chrysanthemum atratum</i> . . . . .	1. 2	—	—
H.	<i>Athamanta cretensis!</i> . . . . .	+. 2	—	—
H.	<i>Leontodon montanus!</i> . . . . .	+. 2	—	—
G.	<i>Cystopteris</i> † <i>regia</i> . . . . .	—	1. 2	—
G.	<i>Poa cenisia!</i> . . . . .	—	+. 2	—
H.	<i>Valeriana montana!</i> . . . . .	(+)	—	—
H.	<i>Rumex scutatus!</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Adenostyles glabra!</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Gypsophila repens!</i> . . . . .	(+)	—	—
Ch.	<i>Saxifraga macropetalu!</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Ordnungscharakterarten:</b>			
H.	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	+. 1	—	—
H.	<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	+. 2	—	+. 2
Ch.	<i>Arabis alpina</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Campanula cochlearifolia</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Rumex nivalis</i> . . . . .	—	—	+. 2
H.	<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga androsacea!</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Arabis coerulea!</i> . . . . .	—	—	—
	<b>Begleiter:</b>			
Ch.	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	1. 2	—	—
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	+. 1	—	—
H.	<i>Taraxacum</i> † <i>alpinum</i> . . . . .	—	+. 1	2. 3
H.	<i>Poa</i> † <i>vivipara</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Viola biflora</i> . . . . .	+. 1	+. 2	1. 2
H.	<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	—	+. 2	1. 2
G.	<i>Aconitum napellus</i> . . . . .	—	+. 1	+. 1
H.	<i>Alchemilla Hoppeana</i> . . . . .	+. 2	—	—
H.	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Festuca pumila</i> † . . . . .	+. 2	—	—
G.	<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Galium</i> † <i>anisophyllum</i> . . . . .	—	—	—
T.	<i>Sedum atratum</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Veronica aphylla</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . . .	—	—	—
H.	<i>Sesleria coerulea</i> † . . . . .	—	—	—
Ch.	<i>Salix retusa</i> † . . . . .	—	—	—
	<b>Zufällige</b> . . . . .	7	—	—

belle III.  
folium-Assoziation.  
rotundifolii.)

Thlaspeetum.						Varianten			Stetigkeit (f. normale)
15	16	17	18	19	20	21	22	23	
2220	2250	2300	2300	2350	2420	1900	2350	2560	
35° S	25° S	34° S	33° S W	37° S	36° S W	35° E	35° N E	27° E	
Geröll B. G. (E.) s. beweg. tätig	Geröll G. E. beweg. tätig	Schutt — beweg. tätig	Schutt B. G. F. E. beweg. —	Geröll <sup>1</sup> B. G. F. (E.) beweg. —	Geröll G. F. E. s. beweg. tätig	Geröll — s. beweg. tätig	Schutt G. F. E. w. beweg. —	Schutt G. F. E. n. beweg. —	
100	50	50	50	50	50	100	50	100	
2. 2	1. 2	1. 2	2. 2	+ . 1	1. 2	1. 2	1. 2	+ . 1	80/20
+ . 2	2. 2	+ . 2	—	+ . 2	—	—	1. 2	—	18/20
2. 2	2. 2	—	—	—	—	(+)	—	1. 2	7/20
—	—	—	—	—	—	2. 3	+ . 2	—	—
+ . 2	—	—	—	—	+ . 2	—	2. 2	2. 2	4/20
+ . 2	+ . 2	1. 2	2. 2	+ . 1	+ . 1	—	1. 2	+ . 1	18/20
+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 1	+ . 1	+ . 2	1. 2	—	+ . 2	17/20
—	—	1. 2	2. 2	2. 2	2. 3	—	—	—	15/20
2. 2	+ . 2	1. 2	—	2. 2	—	+ . 2	—	1. 2	18/20
2. 2	—	1. 2	—	—	—	1. 3	—	—	8/20
2. 2	—	—	—	—	—	1. 2	—	—	8/20
+ . 2	—	—	2. 2	—	+ . 2	—	—	—	5/20
—	—	—	+ . 2	—	—	—	—	—	5/20
—	—	+ . 2	—	—	1. 2	—	—	—	5/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	5/20
—	—	2. 2	—	—	—	—	—	—	3/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/20
—	—	—	—	—	—	1. 3	—	—	2/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/20
1. 2	2. 2	—	+ . 2	+ . 1	+ . 2	+ 2	+ . 2	—	13/20
+ . 2	2. 2	—	2. 2	+ . 2	+ . 2	—	—	—	13/20
+ . 2	1. 2	—	—	—	—	—	+ . 2	—	8/20
+ . 2	—	—	—	—	—	—	—	—	8/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	7/20
—	+ . 2	—	(+)	—	1. 2	—	—	—	4/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/20
—	+ . 2	—	—	—	—	—	—	—	3/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/20
+ . 2	—	+ . 2	1. 2	—	—	—	+ . 2	—	10/20
—	—	—	+ . 1	+ . 1	—	—	—	—	10/20
+ . 2	1. 2	—	+ . 1	+ . 1	1. 1	—	—	—	10/20
—	—	—	+ . 2	—	2. 2	—	—	+ . 1	8/20
—	+ . 2	—	—	—	—	—	—	—	7/20
+ . 2	—	—	+ . 1	—	2. 2	—	—	—	7/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	5/20
+ . 2	—	—	—	—	—	—	—	—	5/20
+ . 2	+ . 1	—	—	—	—	—	—	—	5/20
+ . 1	+ . 1	—	—	—	—	—	—	+ . 2	4/20
+ . 1	+ . 1	—	—	—	—	—	+ . 1	—	4/20
+ . 1	+ . 1	—	—	—	—	—	—	2. 2	4/20
—	+ . 1	—	—	—	—	—	—	—	4/20
—	—	—	—	—	—	—	—	—	4/20
+ . 3	+ . 2	—	—	(+)	—	—	—	—	4/20
+ . 3	+ . 2	—	—	—	—	—	+ . 3	+ . 2	3/20
—	—	—	—	—	—	—	+ . 2	—	3/20
—	3	—	2	1	—	—	+ . 3	—	3/20

**Organisation** (s. Tabelle III).

Das *Thlaspeetum* ist von größerer floristischer Selbständigkeit als das *Petasitetum*. Hier wie dort haben wir eine einschichtige Pflanzengesellschaft vor uns. Entsprechend der im Verhältnis zu den unterirdischen Organen sehr geringen Entwicklung der vegetativen Teile erscheint uns die Siedelung noch offener als das *Petasitetum*; auch hierin ist am ehesten die Augenzwurz-Variante des *Petasitetums* dem *Thlaspeetum* ähnlich.

Wenn wir uns an das Schema von Braun-Blanquet (1928) halten, so erhalten wir für die einzelnen Charakterarten folgende Treuewerte. *Thlaspi rotundifolium* 4, *Moehringia ciliata* 4, *Viola cenisia* 5, *Saxifraga aphylla* 5, *Papaver Sendtneri* 5.

*Thlaspi* erscheint in der Tabelle mit dem höchsten Stetigkeitsgrad. Doch sind auch Siedelungen ohne diese Art zu treffen, wobei aber weder die Begleitflora noch die ökologischen Verhältnisse verändert sind. Von den Charakterarten steht außerdem nur noch *Moehringia ciliata* in der höchsten Stetigkeitsklasse.

Verbands- und Ordnungscharakterarten sind viel zahlreicher als im *Petasitetum*, was damit zusammenhängt, daß außer dem *Thlaspeetum* noch zwei andere Kalkschuttgesellschaften in der alpinen Stufe vorkommen. Zahlreich sind in diesen Gruppen die übergreifenden Charakterarten vertreten; als solche erscheinen *Silene alpina*, *Athamanta cretensis*, *Valeriana montana*, *Poa cenisia*, *Rumex scutatus*, *Gypsophila repens* und *Adenostyles glabra* unter den Verbandscharakterarten, *Arabis coerulea* und *Saxifraga androsacea* unter den Ordnungscharakterarten.

Von Lüdi (1921) werden für das Lauterbrunnental außer unseren Charakterarten noch mehrere andere angegeben. Von diesen fehlen in unserem Gebiet *Androsace pubescens*, *Crepis tergloviensis* und *C. pygmaea*. Die anderen wachsen in den Glarneralpen ebenso häufig auch in verwandten Gesellschaften; sie stehen daher in unserer Tabelle bei den Verbands- und Ordnungscharakterarten. *Rumex nivalis*, den Lüdi als charakteristisch für das *Thlaspeetum* angibt, ist weder in den Glarner Alpen noch anderwärts eng an diese Gesellschaft gebunden. Er kommt viel häufiger im *Arabidetum coeruleae* vor und besiedelt auch etwa feinen Verrukanoschutt mit Initialphasen des Schneetälchens. Im eigentlichen *Thlaspeetum* ist er gar nicht häufig zu treffen. *Cerastium latifolium*, das von Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) ebenfalls zu den Charakterarten gezählt wird, kommt auch in unserer *Leontodon montanus*-Assoziation vor. Da die Art zudem in beiden Gesellschaften für eine analoge Variante bezeichnend ist, stellen wir sie zu den Differentialarten.

Zu der charakteristischen Artenverbindung gehören außer den Charakterarten der Assoziation noch vier Verbandscharakterarten (*Poa minor*, *Linaria alpina*, *Galium helveticum* und *Doronicum grandiflorum*), sowie die zwei Ordnungscharakterarten *Hutchinsia alpina* und *Achillea atrata*. Die Begleiter des *Thlaspeetums* dagegen treten nur in den drei untersten Stetigkeitsklassen auf.

Aus dem Stetigkeitsdiagramm (Fig. 10) ersehen wir deutlich, wie nur sehr wenige Arten in mehr als 80 % der Einzelsiedelungen vorkommen. Bei den nicht steten Begleitern lassen sich deutlich zwei Gruppen unterscheiden, deren erste schuttbewohnende Arten umfaßt, während in der anderen Arten stehen, die nur ausnahmsweise im Geröll vorkommen. In den aufgenommenen Beständen gedeihen diese Rasenpflanzen — denn um solche handelt es sich meist — häufig nicht unmittelbar im offenen Geröll, sondern sie haben sich an und in Horsten und Teppichen anderer Arten angesiedelt. Sie deuten öfters auf besondere Lebensbedingungen oder auf die dem *Thlaspectum* folgenden Gesellschaften hin. Das häufige Auftreten von *Cirsium spinosissimum*, meist im Verein mit *Aconitum* und *Urtica*, ist ein deutliches Zeichen der Beweidung durch Schafe oder Rindvieh. *Festuca pumila*, *Sesleria coerulea*, *Salix retusa* und *Dryas octopetala* sind Zeichen eines beginnenden, mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Abbaus.

Die Mengenverhältnisse der einzelnen Arten schwanken wie in allen offenen Gesellschaften von einem Bestand zum anderen sehr stark. Je nach dem stärkeren Vorherrschen

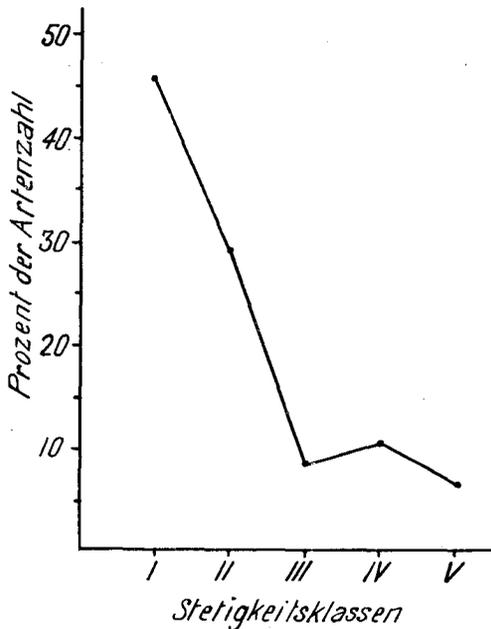


Fig. 10  
Stetigkeitsdiagramm des *Thlaspectum normale*.

einzelner Arten könnten im *Thlaspectum* verschiedene Varianten auseinandergehalten werden. Dabei lassen sich aber nie parallele Verschiebungen der äußeren Vegetationsbedingungen und der floristischen Zusammensetzung der Siedelungen feststellen. Meistens sind die Varianten durch gleitende Übergänge so enge miteinander verbunden, daß nicht von verschiedenen Fazies gesprochen werden darf.

Die Verteilung der Artindividuen innerhalb der Siedelungen wird durch Fig. 11 dargestellt, wobei in zwei Einzelbeständen je 64 aneinanderstoßende Probeflächen von je 1 qm zur Untersuchung gelangten.

Wie bei anderen Felsschuttgesellschaften, darf im *Thlaspectum* der offene Schluß — die Vegetationsbedeckung schwankt meist zwischen 5 % und 15 % — nur als Oberflächenerscheinung ge-

wertet werden. In sehr vielen Fällen konnte auch da nachgewiesen werden, daß alle Feinerde von Absorptionswurzeln vollständig durchsetzt und zusammengehalten wird, selbst wenn der mittlere Individuenabstand in der Siedelung 50—70 cm beträgt.

Trotz des geringen Schlusses und trotz der unregelmäßigen Verteilung der Arten in den Einzelsiedelungen ist deren *A s p e k t* meist sehr homogen. Dies wird durch die wenigen dominierenden Arten bedingt, die nicht nur regelmäßig verteilt sind, sondern auch gewöhnlich mit großer Soziabilität und folglich so hohem Deckungsgrad auftreten, daß die zahlreichen unregelmäßig ver-

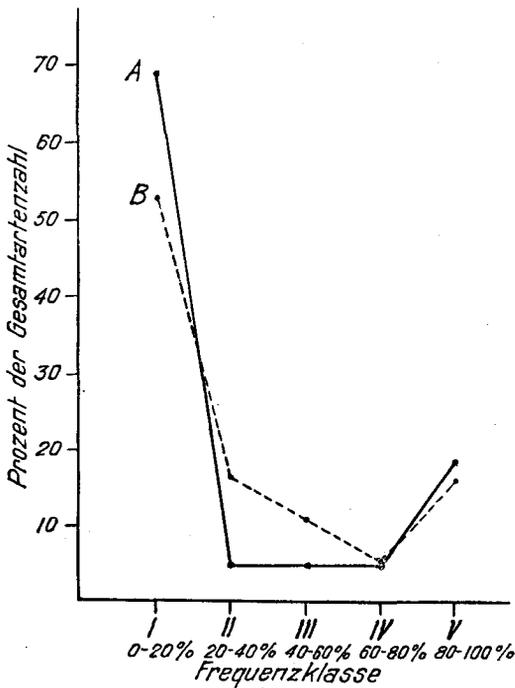


Fig. 11

*Thlaspeetum rotundifolii*. Verteilungsart der Pflanzen in zwei Einzelbeständen, A = *Th. normale*; B = *Th. cerastiosum*.

teilten Pflanzen im Bilde der Siedelung ganz zurücktreten. So kommt es, daß eine floristisch sehr inhomogene Gesellschaft physiognomisch homogen erscheint.

Um dies für die zwei zur Frequenzbestimmung benutzten Siedelungen zu veranschaulichen, wurden in jedem derselben die Dominanzwerte der einzelnen Arten in allen 64 Quadraten zusammengezählt und die erhaltenen Zahlen aller Arten einer Frequenzklasse addiert. Aus der Darstellung (Fig. 12) geht klar hervor, daß die wenig zahlreichen Arten der höchsten Frequenzklasse die Physiognomie der Siedelung bedingen, während die eingestreuten Arten ganz zurücktreten.

Betreten wir im Hochsommer, je nach Höhenlage zwischen Mitte Juni und Ende August, eine alpine Kalkgeröllhalde, so sind wir erstaunt über die sich unserem Auge darbietende Blütenpracht. Mit geheimem Grauen nur haben wir die blendend weiße Einöde betreten. Ihre Begehung gehört nicht zu den Annehmlichkeiten einer Alpenwanderung. Aus einiger Entfernung sahen wir dann aber die goldenen Sterne der skorpionsblättrigen Gemswurz zwischen den größeren Blöcken aufleuchten. Aus der Nähe sehen wir *Thlaspi* zu Dutzenden die fliederfarbenen Trauben an die

Sonne strecken. Auf weite Strecken hin erfüllt ihr zarter Duft die hitzeschwangere Luft. Perlenketten gleich durchkriechen die blühenden Triebe von *Moehringia ciliata* das nackte Geröll. *Viola cenisia* und *Leontodon montanus* bilden ein Mosaik in Violett und Gelb. Hier leuchtet ein weißes Kissen mit den großen Blüten des Hornkrautes, und einige Schritte weiter finden wir ein rotblühendes mit einer der Saxifragen. Dazwischen nicken die zierlichen Rispen der *Poa minor* und durchstechen die steifen Blütenstände und graugrünen Blattriebe des *Trisetum distichophyllum* den Schutt. Hautflügler, Fliegen und Schmetterlinge beleben das in der Nähe so farbenfrohe Bild.

Im Frühling und im Herbst allerdings ist von der Schönheit der Täschelkrauthalde nichts zu sehen. Zwischen den Geröllbrocken stehen nur einige grüne Triebe und Blätter; dem ungeübten Auge entgehen sie. Im Winter deckt tiefer Schnee den Schutt, und doch sind darunter schon viele Arten wieder assimilationsbereit. Ich fand im Januar unter einer bis meterdicken Schneeschicht bei fast 2300 m folgende Arten mit lebenden, grünen oder rotgefärbten Assimilationsorganen: *Hutchinsia alpina* mit Blütenknospen und jungen gelblichen Trieben, *Thlaspi rotundifolium*, *Poa minor*, *Saxifraga aizoides*, *Campanula cochlearifolia*. Durch Braun-Blanquet (1913) kennen wir noch folgende mit grünen Blättern überwinternde Kalkgeröllpflanzen: *Saxifraga oppositifolia*, *Achillea atrata*, *Arabis alpina* und *Moehringia ciliata*.

Die Blätter von *Leontodon montanus* dagegen sah ich bis auf die zentrale Knospe der Rosette vollständig abgedorrt; ebenso gehen die Blätter von *Doronicum grandiflorum* und *Viola cenisia* zugrunde.

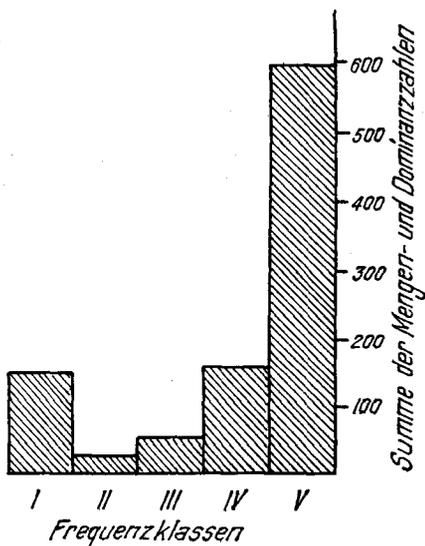


Fig. 12  
*Thlaspectum rotundifolii*. Summe der Dominanzwerte sämtlicher derselben Frequenzklasse angehörender Arten (*Th. normale*).

### Ökologie.

Die Täschelkrauthalde ist ausschließlich auf alpinen und nivalen Kalk- und Tonschiefer-Schuttböden zu Hause. Ihre optimalen Bedingungen findet sie in Geröllhalden mehr oder weniger großer Beweglichkeit. Neben solchen besiedelt das *Thlaspectum* gelegentlich Moränenwälle und alpine Bach- und Lawinenschuttkegel. In einem einzigen Fall sah ich einen einigermaßen ordentlich aus-

gebildeten Einzelbestand auf Verrukanogeröll, in dem sich aber vereinzelt Kalkpartikelchen fanden. Eine Bodenprobe ergab Spuren von Kalk und ein pH von 6,6.

Der Kalkgehalt von 12 Einzelbeständen auf Kalkschutt schwankt zwischen 0,1 % und 77,5 %. Die Reaktion der Böden ist immer annähernd neutral oder sehr schwach basisch. Die gemessenen pH-Werte bewegen sich zwischen 7,2 und 6,6. Gegen Reaktionsänderungen scheinen die *Thlaspeetumböden* gut gepuffert zu sein.

In sehr feinerdearmem und beweglichem Geröll kommen nur wenige Arten des *Thlaspeetums* zur Entwicklung. An der Schächentaler Windgelle sammelte ich bei 2000 m in einer 35° geneigten Feingeröllhalde ohne Feinerde nur *Thlaspi rotundifolium* und *Moehringia ciliata*.

Das *Thlaspeetum* verlangt ziemlich lang dauernde Schneedecke. Beträgt diese aber mehr als etwa 9 Monate, so kann sich die Gesellschaft nicht mehr ausbilden. Nur verarmte Fragmente oder einzelne Individuen von Saxifragen oder *Cerastium latifolium* treten an ihre Stelle.

An windgepeitschten Gräten entwickelt sich das *Thlaspeetum* nur da, wo der Winterschnee liegen bleibt, während die schneefrei geblasenen Stellen entweder einen *Carex firma*-Rasen tragen, von anderen Rasenflecken spärlich bewachsen oder ganz ohne Vegetation sind. Am Richetlipaß hat sich auf der Südseite der Paßhöhe ein winderodierter, streifenförmig ausgebildeter Rasen von *Festuca pumila*, *Sesleria coerulea* und *Silene acaulis* ausgebildet. Im Gebiet der Gwächte finden wir auf dem Kamm einen geschlossenen *Festuca violacea*-Bestand mit viel *Poa vivipara* und *Trifolium Thalii*. Auf der Nordseite des Kammes, wo die Gwächte im Winter überhängt, ist ein *Leontodon*-reiches *Thlaspeetum* ausgebildet (vgl. Fig. 13).

Das biologische Spektrum der Assoziation, wie es aus der Artenliste hervorgeht, ist folgendes:

Therophyten . . . . .	1 = 2 %
Geophyten . . . . .	5 = 10 %
Hemikryptophyten . . . . .	27 = 54 %
Chamaephyten . . . . .	17 = 34 %
Phanerophyten . . . . .	0 = 0 %

Von den Chamaephyten gehören 12 zu den niederliegenden Kriechstauden, drei sind polsterbildend und eine ist ein Spalierstrauch. Von den Zufälligen müssen zu dieser wichtigen Gruppe *Dryas octopetala* und *Thymus serpyllum* gerechnet werden.

Unter den Hemikryptophyten sind besonders die Rosettenpflanzen mit z. T. immergrünen Rosetten vertreten. Schaftpflanzen kommen zwei und Horstpflanzen fünf vor. Unter diesen sind *Poa alpina*, *Festuca pumila* und *Sesleria coerulea* an der Halmbasis durch eine feste Strohtunika geschützt.

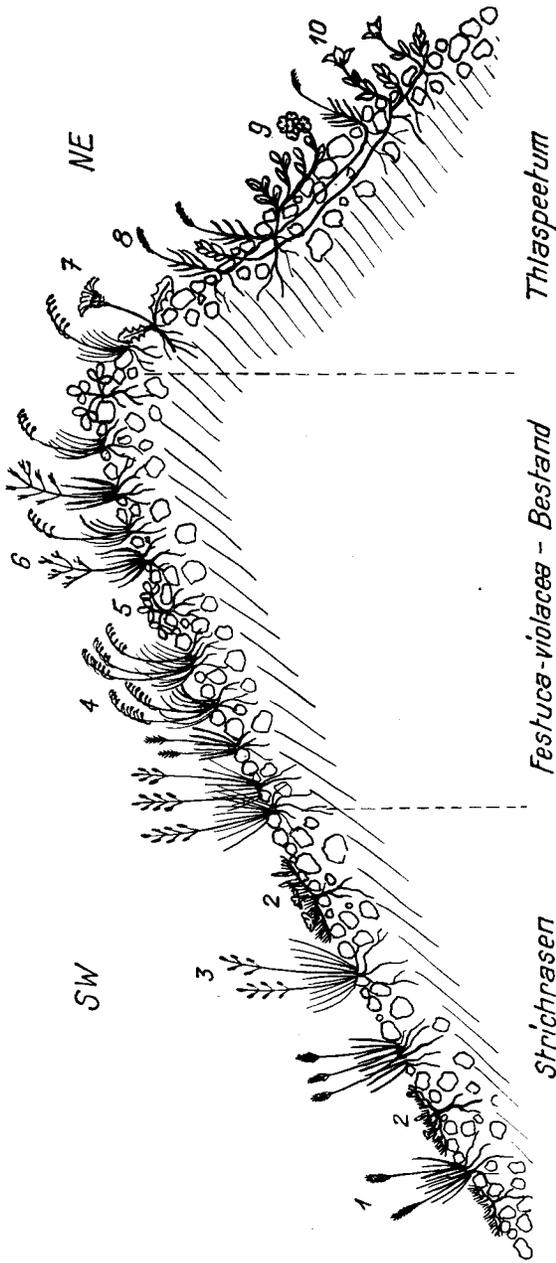


Fig. 13

*Thlaspeetum rotundifolii*. Entwicklung an Stellen mit winterlichem Schneeschutz; Richeitpass. 1 = *Sesleria coerulca*, 2 = *Sitene acutis*, 3 = *Festuca pumila*, 4 = *Festuca violacea*, 5 = *Trifolium Thaiti*, 6 = *Poa vivipara* 7 = *Leontodon montanus*, 8 = *Trisetum distichophyllum*, 9 = *Thlaspi rotundifolium*, 10 = *Campanula cerisida*.

### Varianten.

Im Untersuchungsgebiet ist neben dem *Thlaspeetum normale* nur eine Variante zu unterscheiden, eine Fazies mit *Cerastium latifolium* (*Thlaspeetum cerastiosum latifolii*).

Sie muß als eine Höhenvariante angesehen werden, die in den Glarner Alpen nur ausnahmsweise unterhalb 2300 m zur Ausbildung gelangt. Dieser Umstand hat auch eine deutliche Verarmung der Bestände zur Folge. Die Abnahme der Artenzahl erstreckt sich auf alle Artengruppen; einzig von der charakteristischen Artengruppe fehlen nur drei Arten (*Papaver Sendtneri*, *Doronicum grandiflorum* und *Achillea atrata*), von denen die erste im Gebiet überhaupt nicht vorkommt. Die aus dem *Petasitetum* in das *Thlaspeetum* übergreifenden Charakterarten steigen nicht so hoch hinauf. In den Mengenverhältnissen bestehen zwischen der Variante und dem Typus der Assoziation erhebliche Unterschiede. Das breitblättrige Hornkraut herrscht in den Siedelungen immer deutlich vor; zahlreiche Polster von hohem Soziabilitätswert schmücken gewöhnlich den Felsschutt. Neben ihnen kann sich etwa noch *Saxifraga biflora* kräftig entwickeln, während die Charakterarten des *Thlaspeetums* immer spärlicher als im *Thlaspeetum normale* bleiben. Unter den Begleitern verdienen einzig *Saxifraga aizoides* und *Galium anisophyllum* Erwähnung.

Aus den beiden Aufnahmen 22 und 23 der Tabelle III berechnet sich folgendes biologisches Spektrum, in dem im Gegensatz zum *Thlaspeetum normale* die Chamaephyten zahlreicher sind als die Hemikryptophyten.

Therophyten . . . . .	0 = 0 %
Geophyten . . . . .	1 = 5,3 %
Hemikryptophyten . . . . .	7 = 36,8 %
Chamaephyten . . . . .	11 = 57,9 %
Phanerophyten . . . . .	0 = 0 %

Unter den hochalpin-nivalen Schuttböden bevorzugt die Fazies solche von nicht allzu großer Beweglichkeit. Feinschutt, Sand und Feinerde finden sich gewöhnlich schon an der Oberfläche in großen Mengen. Tonschieferschutthalden und Moränen mit verbackenem Schutt sagen der Gesellschaft besonders zu. Gut entwickelt ist sie auch in einer Zementstein-Abwitterungshalde am Vorderglärnisch.

Der Vegetationsschluß ist auch in der Hornkrautschuttflur nur gering. Weit auseinanderstehende, horst- und kissenartig ausgebildete Individuen sind besonders auffällig. Wir finden diese oft an starken Senkwurzeln gleichsam aufgehängt und nur lose auf dem Schutt liegend. Durch Abschwemmung von feinem Material sind Wurzelköpfe und Stengelbasen freigelegt. Die Fazies ist immer als Dauergesellschaft zu bewerten. Wohl können in günstig gelegenen Siedelungen vereinzelte Rasenbildner auftreten, unter denen besonders *Festuca pumila* häufig ist. Doch kann sich die Vegetationsdecke nicht schließen.

Von weiteren Varianten des *Thlaspeetums*, die aber im Untersuchungsgebiet fehlen, verdienen die zwei folgenden Erwähnung.

Am Pilatus sind die ausgedehnten Kalkgeröllhalden der Südostseite von einer Vegetation besiedelt, in der *Papaver alpinum* s. p. *Sendtneri* dominiert. Die Gesellschaft (s. Aufn. 21

Tab. III), welche wohl als Fazies zu bewerten ist, bewohnt sehr bewegliche und oft tätige Grob- und Feingeröllhalden mit mächtiger Steinluftschicht, unter der sich ziemlich viel Feinerde findet. Der weiße Alpenmohn ist zur Besiedelung solcher Standorte besonders gut geeignet (s. S. 33). Neben dieser wichtigsten Pflanze finden sich in der Variante die gewöhnlichen Arten des *Thlaspectums*. Am Pilatus reicht die Gesellschaft herunter bis etwa 1900 m; es mischen sich ihr dann zahlreiche subalpine Arten bei. Sie dürfte auch anderwärts in den Nordalpen verbreitet sein. Nach gefl. mündlicher Mitteilung von Dr. Braun-Blanquet ist sie z. B. im Grenzkamm zwischen dem Prättigau und dem Vorarlberg ausgebildet.

Die zweite wichtige Variante des *Thlaspectums* lernte ich im Unterengadin kennen. Die Subassoziation ist von Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) als *Thlaspectum papaveretosum aurantiaci* beschrieben worden. Es sei hier eine meiner Aufnahmen aus der Valetta (Val Cluozza) angeführt (Rät-Grobgeröll mit viel Feinerde; offene Optimalphase, wohl 1000 qm deckend). In 100 qm kommen vor *Papaver aurantiacum* +.2, *Moehringia ciliata* +.2, *Cerastium latifolium* +.2, *Poa minor* +.1, *Achillea atrata* +.1, *Silene alpina* +.2, *Ranunculus alpestris* +.1, *Salix retusa* +.1, *Viola calcarata* +.2, *Festuca pumila* 1—2.2, *Sesleria coerulea* 1.2, *Saxifraga aizoides* +.2, *Oxytropis montana* +.1, *Anthyllis vulneraria* +.1, *Poa alpina* +.1, *Polygonum viviparum* +.1, *Saxifraga oppositifolia* +.2; außerhalb der Probefläche fanden sich noch *Sedum atratum* und *Arabis alpina*.

Die wichtigste Art der Subassoziation, der gelbe Mohn, hat genau dieselbe Wuchsform wie *Papaver Sendtneri*. Sie ist ein zur Festigung des Geröllbodens sehr stark beitragender Polsterchamaephyt.

In der Brentagruppe kommen auf Dolomitgeröll Siedelungen ähnlicher Zusammensetzung vor, in denen aber *Papaver aurantiacum* mehr zurücktritt und z. T. durch *Saxifraga aphylla* vertreten wird. Außer diesen beiden Arten notierte ich darin noch *Poa minor*, *Thlaspi rotundifolium*, *Moehringia ciliata*, *Leontodon montanus*, *Cerastium latifolium*, *Trisetum distichophyllum* und *Hutchinsia alpina*. Diese Siedelungen scheinen sich am ehesten als Fazies an das *Thlaspectum papaveretosum* Brauns anzuschließen. Sie entwickeln sich weiter zum Rasen von *Carex firma* oder *Sesleria coerulea*.

Die gesellschaftssystematische Stellung der folgenden Varianten des *Thlaspectums* ist mir noch unklar. Sie sollen aber der Vollständigkeit wegen doch hier angeführt werden.

Grobes Blockgeröll mit tiefliegender Feinerde wird häufig von Farnen besiedelt, unter denen in der unteren alpinen Stufe *Cystopteris regia*, *Asplenium viride* und *Dryopteris Villarsii* zu erwähnen sind, während höher oben nur noch der Blasenfarn auftritt. Sind solche Standorte etwas wasserzünftig, so mischt sich ihm vor allem *Doronicum grandiflorum* bei.

Beispiel. Gemsalpe, 2250 m; bewegliches Kalkgeröll, Blöcke mit viel Feinerde in 30 cm Tiefe, lange schneebedeckt. Vegetation ziemlich geschlossen.

*Cystopteris regia* 4.4, *Hutchinsia alpina* 2.2, *Doronicum grandiflorum* 2.2, *Thlaspi rotundifolium* +.1, *Viola biflora* 3.2, *Poa minor* +.1.

Wird ein dem *Thlaspectrum* sonst zusagender Boden in der Nähe eines Vieh- oder Wildlagers intensiv gedüngt, so ändert sich dessen Vegetation in auffallender Weise. Nitrophile Arten nehmen überhand, während typische *Thlaspectrum*pflanzen verschwinden. Auch an solchen Stellen gefällt sich *Doronicum*.

Beispiel. Balm am Tieralpli, Klausenpaß, 2200 m; Kalkfeingeröll mit viel Feinerde, gedüngtes Schafläger. 30 qm geschlossener Vegetation zeigen folgende Zusammensetzung:

*Doronicum grandiflorum* 4.4, *Poa vivipara* 3.2, *Aconitum napellus* 2.2, *Poa varia* 2.3, *Cirsium spinosissimum* 2.2, *Achillea atrata* 1.2, *Hutchinsia alpina* +.1, *Arabis alpina* +.1, *Ranunculus alpestris* +.1, *Thlaspi rotundifolium* +.1, *Ligusticum mutellina* +.2, *Myosotis alpestris* +.1, *Alchemilla Hoppeana* +.2, *Veronica alpina* +.1.

Auch auf intensive Beweidung reagiert das *Thlaspectrum*. Manche seiner Arten werden von Schafen gern gefressen und geschädigt. Häufig sah ich zerbissene Stöcke von *Thlaspi rotundifolium*, *Hutchinsia alpina*, *Poa minor*, *Doronicum grandiflorum* und *Leontodon montanus*. An ihrer Stelle machen sich dann von den Tieren verschmähte Arten breit, unter denen vor allem *Alchemilla Hoppeana* erwähnenswert erscheint. Auf der Nüschenalp besiedelt diese nach Schröter (1926) verachtete Pflanze die Tonschieferhänge in dichtem Wuchs.

Beispiel. Limmernboden, 1800 m; Lawinenschutt, Kalk. In 100 qm einer offenen Initialphase notiere ich

*Alchemilla Hoppeana* 3.3, *Viola biflora* 2.2, *Aconitum napellus* 1.2, *Cystopteris regia* +.2, *Thlaspi rotundifolium* +.1—2, *Moehringia ciliata* 1.1, *Galium helveticum* +.2, *Hutchinsia alpina* +.2, *Galium anisophyllum* +.2, *Myosotis alpestris* +.1, *Ligusticum mutellina* +.1, *Festuca rupicaprina* +.1.

Ein Übergangsstadium zum Rasen zeigt in 4 qm:

*Alchemilla Hoppeana* 4.3, *Viola biflora* 2.2, *Aconitum napellus* +.2, *Moehringia ciliata* +.1, *Galium anisophyllum* +.1, *Myosotis alpestris* +.1, *Ligusticum mutellina* +.1, *Veronica alpina* +.1, *Poa minor* +.2, *Festuca rupicaprina* 2.2, *Campanula Scheuchzeri* +.1, *Poa vivipara* 2.2, *Agrostis alba* 1.2, *Carex sempervirens* +.2, *Homogyne alpina* +.1.

Bei Aufhören der Beweidung entwickeln sich diese Siedelungen rasch zum geschlossenen Rasen, welchem Vorgang die angehäuften Nährstoffmengen günstig sind.

### Verbreitung.

Das *Thlaspectrum rotundifolii* ist eine in den Alpen weit verbreitete Gesellschaft. In der Literatur wird sie außer bei Braun-



Ta-  
**Leontodon mon-**  
(Leontidetum)

Lebensform	Leontidetum					
	Aufnahme	1	2	3	4	5
	Höhe über Meer in m	2000	2260	2260	1940	2050
	Neigung und Exposition	15° N	26° S	32° E	23° SE	flach
	Boden	Zementstein-schutt B. G. E.	Rauwacke-schutt B. G. F. (E.)	Ton-schiefer-schutt G. F. E.	Kalk- u. Schiefer-geröll B. G. F. E.	Kalk- u. Schiefer-schutt B. G. F. E.
	Größe der Probestfläche in m²	100	25	100	100	50
	<b>Charakterarten:</b>					
H.	<i>Leontodon montanus</i> . . . . .	2. 2	2. 2	2. 2	+ . 2	+ . 1
Ch.	<i>Saxifraga t eubiflora</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	+ . 2
H.	<i>Campanula cenisia</i> . . . . .	—	—	1. 2	+ . 2	+ . 2
Ch.	<i>Saxifraga t macropetala</i> . . . . .	—	—	—	—	—
	<b>Differentialarten:</b>					
Ch.	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	2. 3	1. 2	+ . 2	2. 3	2. 2
Ch.	<i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . . .	—	1. 2	—	+ . 1	+ . 1
Ch.	<i>Cerastium latifolium</i> . . . . .	—	—	—	—	+ . 1
	<b>Verbandscharakterarten:</b>					
H.	<i>Poa minor</i> . . . . .	—	+ . 2	+ . 2	1. 1	+ . 2
Ch.	<i>Thlaspi rotundifolium!</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	—	+ . 1	+ . 1
Ch.	<i>Linaria alpina</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 2	+ . 1	+ . 2
Ch.	<i>Galium helveticum</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 2	1. 2	1. 2—3
H.	<i>Chrysanthemum atratum</i> . . . . .	2. 2	(+)	1. 2	1. 2	—
Ch.	<i>Moehringia ciliata!</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Doronicon grandiflorum</i> . . . . .	—	—	1. 2	+ . 2	—
G.	<i>Trisetum distichophyllum</i> . . . . .	1. 2	—	1. 2	—	—
H.	<i>Viola cenisia!</i> . . . . .	—	—	+ . 2	2. 2	—
G.	<i>Poa cenisia!</i> . . . . .	—	—	—	—	—
Ch.	<i>Silene t alpina!</i> . . . . .	—	—	—	2. 2	—
H.	<i>Athamanta cretensis!</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Adenostyles glabra!</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
	<b>Ordnungscharakterarten:</b>					
H.	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ . 1	+ . 1	+ . 2	+ . 1	+ . 2
H.	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	1. 2	—	2. 2	+ . 2	+ . 2
H.	<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 2	+ . 2	—
H.	<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	1. 1	—	+ . 2	—	+ . 1
H.	<i>Campanula cochlearifolia</i> . . . . .	1. 2	+ . 2	+ . 2	—	—
H.	<i>Rumex nivalis</i> . . . . .	+ . 2	—	—	—	—
Ch.	<i>Arabis alpina</i> . . . . .	—	—	—	—	—
H.	<i>Arabis coerulea!</i> . . . . .	—	—	—	—	—
	<b>Begleiter:</b>					
H.	<i>Poa alpina</i> (+ t vivipara) . . . . .	+ . 2	—	2. 2	+ . 2	+ . 1
H.	<i>Taraxacum t alpinum</i> . . . . .	+ . 1	—	1. 2	+ . 1	+ . 1
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	(+)	—	+ . 2	+ . 2	+ . 1
H.	<i>Festuca pumila</i> v . . . . .	—	2. 2	+ . 2	—	+ . 2
G.	<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 1	—	—
Ch.	<i>Salix retusa</i> v . . . . .	+ . 3	—	—	—	+ . 2
Ch.	<i>Silene acaulis</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 2	—	+ . 2
H.	<i>Arabis pumila</i> . . . . .	—	(+)	—	+ . 1	—
H.	<i>Viola calcarata</i> . . . . .	—	—	—	—	—
H.	<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	—	—	—	+ . 1	+ . 1
Ch.	<i>Galium t antisophyllum</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	(+)	—	—	—	—
H.	<i>Bellidiastrum Michellii</i> . . . . .	+ . 1	—	—	—	—
H.	<i>Sesleria coerulea</i> v . . . . .	—	—	—	1. 1	+ . 1
H.	<i>Alchemilla Hoppeana</i> . . . . .	—	1. 2	—	—	—
Ch.	<i>Veronica aphylla</i> . . . . .	—	—	—	—	—
	<b>Zufällige</b> . . . . .	5	5	5	5	—

belle IV.  
**tanus-Assoziation.**  
 montani).

normale							L. cerastiosum		
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2050	2080	2150	2200	2280	2140	2200	2200	2320	2570
28° NE	16° SW	30° NE	30° S	32° S	20° N	35° NW	38° S	35° E	14° S
Kalk- u. Schiefer- schutt B. G. F. E.	Ton- schiefer- schutt G. F. E.	Kalk- u. Schiefer- schutt B. G. E.	Kalk- u. Schiefer- geröll B.G.F.(E.)	Zement- stein- geröll B. G. E.	Ton- schiefer- schutt G. F. E.	Kalk- schutt F. E.	Kalk- schutt F. E.	Kalk- schutt B. G. F. E.	Kalk- u. Schiefer- schutt G. F. E.
50	25	100	75	25	100	100	50	100	25
1. 1	2. 2	+ . 1	+ . 1	2. 2	—	—	—	—	—
—	—	+ . 2	—	—	—	1. 2	2. 2	1. 2	1. 2
2. 2	2. 2	(+)	+ . 2	1. 3	1. 2	—	—	—	—
+ . 2	2. 3	3. 3	2. 3	—	+ . 3	2. 2	1. 2	+ . 2	—
—	—	(+)	+ . 2	—	1. 2	+ . 2	1. 2	1. 2	1. 2
			—	—	—	—	3. 2	2. 2	2. 2
+ . 1	1. 2	+ . 2	+ . 2	1. 2	2. 2	+ . 1	1. 2	+ . 1	(+)
+ . 1	+ . 2	+ . 2	+ . 2	1. 2	+ . 2	+ . 1	+ . 2	+ . 2	(+)
—	(+)	—	+ . 2	(+)	—	+ . 2	1. 2	—	—
+ . 1	—	+ . 2	1. 2	2. 2	—	—	+ . 2	—	+ . 2
+ . 2	(+)	+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 2	—	+ . 2	+ . 2	(+)
2. 2	—	+ . 2	+ . 2	1. 2	+ . 2	—	—	—	(+)
—	—	1. 2	—	+ . 2	—	—	+ . 2	—	+ . 1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	(+)	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 1	+ . 2	1. 2	+ . 1	+ . 2	+ . 1	+ . 1
2. 2	2. 2	+ . 2	+ . 2	1. 2	+ . 2	1. 2	—	+ . 2	—
+ . 2	—	—	—	+ . 2	—	+ . 2	—	—	—
3. 2	1. 2	+ . 1	—	—	—	+ . 1	—	—	+ . 2
—	—	+ . 2	—	—	—	—	—	2. 2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ . 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ . 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ . 2	+ . 2	—	—	(+)	1. 2	+ . 1	+ . 2	+ . 2	1. 1
1. 1	+ . 1	—	—	+ . 2	+ . 2	+ . 1	—	—	—
+ . 1	—	—	—	(+)	+ . 2	—	—	—	—
—	+ . 2	(+)	—	—	—	—	+ . 2	+ . 2	+ . 2
+ . 1	—	+ . 1	—	—	—	—	—	+ . 1	—
+ . 2	+ . 3	+ . 2	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ . 2	+ . 1	+ . 1	+ . 1	—	1. 2	+ . 1	—	+ . 1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	+ . 2	+ . 1	—	—	—	—	—	—	—
—	+ . 2	+ . 2	—	—	—	—	—	—	2. 2
—	—	—	—	—	—	+ . 2	—	—	—
—	+ . 2	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+ . 2	—	—	—	—	—	+ . 2	—
—	—	+ . 1	—	+ . 1	—	—	—	+ . 2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	+ . 1	—
1	1	—	—	—	—	1	1	1	—

entsprechen dürfte. Dasselbe läßt sich den Angaben Hayes (1907) für die Saantaler Alpen entnehmen.

Eine dem *Thlaspeetum* homologe Assoziation und zum gleichen Verband zu rechnen ist die *Oxyria digyna*-*Papaver Burseri*-Assoziation der Tatra (Pawłowski und Stecki 1927). Sie wird charakterisiert durch *Papaver Burseri*, *Cerastium latifolium*, *Cystopteris regia*, *Rumex scutatus*, *Delphinium oxysepalum* und *Saxifraga cernua* und bewohnt die weiten beweglichen Kalkgeröllhalden oberhalb der Waldgrenze.

#### 4. Die *Leontodon montanus*-Assoziation.

(*Leontidetum montani*.)

Während meiner Feldarbeiten habe ich diese Assoziation immer als Variante des *Thlaspeetums* angesehen. Erst bei der abschließenden Überarbeitung der Tabellen kam ich zur Überzeugung, daß sie Assoziationswert besitzt. Sie ist durch eine häufig wiederkehrende Gruppe von Arten ausgezeichnet, die in ihr ihre beste Entwicklung erreichen. Das Vorkommen ihrer Charakterarten im *Thlaspeetum* (als übergreifende Charakterarten) weist auf die nahe Verwandtschaft der beiden Assoziationen hin.

Ergänzungen zu Tabelle IV (S. 222).

- Aufnahme 1.** Braunwaldalpe, Kirchberg; viel oberflächliche Feinerde, gwächtenbedeckt. Vegetation 2 % deckend. *Agrostis alba* +.2, *Plantago alpina*, *Trifolium Thalii* (*Oxytropis montana*, *Gentiana subacaulis*).
- Aufnahme 2.** Schiltgipfel; Geröll, verbacken, etwas beweglich, Feinerde in 3 cm Tiefe, lange schneebedeckt. Offene Dauerphase, 5 % deckend. *Minuartia sedoides*, *Gentiana verna*, *Androsace chamaejasme*, *Carex firma*, *Dryas octopetala* +.2.
- Aufnahme 3.** Richetlipaß; plattige Abwitterungshalde, etwas beweglich. Vegetation offen, 10 % deckend, Schafweide. *Oxytropis montana*, *Trifolium Thalii*, *Saxifraga aizoon*, *Ranunculus geraniifolius*, *Plantago montana*.
- Aufnahme 4.** Altenorenalpe; wenig beweglich, Feinerde stellenweise häufig, bis in 30 cm Tiefe; 29,8 % Karbonat. Vegetation 10 % deckend. *Solidago pumila*, *Ranunculus geraniifolius*, *Euphrasia salisburgensis*, *Hieracium villosiceps*, *Tortella tortuosa* +.2.
- Aufnahme 5.** Martinsmaad; stellenweise viel oberflächliche Feinerde, zeitweise überschwemmt, lange schneebedeckt. Vegetation offen auf kleinen Erhebungen.
- Aufnahme 6.** Wallenbachtal; etwas beweglich, schon oberflächlich Feinerde. Vegetation ziemlich geschlossen, 30 % deckend. *Gentiana bavarica*, Moose 2.3.
- Aufnahme 7.** Martinsmaad; viel Feinerde oberflächlich, lange schneebedeckt und durchrieselt. Vegetation 15 % deckend. Moose +.3.
- Aufnahme 8.** Martinsmaad; wenig beweglich, Feinerde an der Oberfläche, 27 % Karbonat, lange schneebedeckt. Vegetation offen, 2000 qm einheitlich deckend.
- Aufnahme 9.** Segnespaß; Steinluftschicht 10 cm, dann Feinerde reichlich, 23 % Karbonat, pH 7,1. Vegetation sehr offen, Individuenabstand 20—80 cm.
- Aufnahme 10.** Ortstock; etwas beweglich und tätig, stellenweise viel oberflächliche Feinerde. Offene Optimalphase, 2 % deckend.

- Aufnahme 11.** Wichlenmatt; Bachalluvion, lange schneebedeckt. Vegetation weniger als 1 % deckend, Individuenabstand über 1 m.
- Aufnahme 12.** Bifertenalpele; hart verbackener Schutt, lange schneebedeckt. Vegetation sehr offen. *Hieracium villosiceps*.
- Aufnahme 13.** Wallenbachtal; verbackener Schutt, bei Regen Oberflächentransport, lange schneebedeckt. Offene Dauergesellschaft. (*Festuca alpina*.)
- Aufnahme 14.** Bifertenalpele; reichliche sandige Feinerde schon an der Oberfläche, lange schneebedeckt. Offene Optimalphase, 5 % deckend. *Festuca alpina*.
- Aufnahme 15.** Martinsmaad; gesinterter, plattiger Schutt, nicht beweglich, viel Feinerde, 30 % Karbonat, lange schneebedeckt. Vegetation 10 % deckend, Wurzeln in 2—6 cm Tiefe.

### Organisation.

Die Tabelle IV zeigt, daß für die Assoziation 4 Charakterarten unterschieden werden können, die alle als gesellschaftsfest zu bewerten sind.

*Leontodon montanus* besitzt wie *Doronicum grandiflorum* einen horizontalen Erdstamm von mehreren Zentimetern Länge. Den alten Blattbasen entspringen auch bei ihm zahlreiche schnurartige Wurzeln, die die Pflanze in einer bestimmten Tiefe festhalten. Wie ihre geschrumpften äußeren Partien zeigen, sind sie kontraktile. Die Blattrosette ist sommergrün; doch formen die verdorrten Blattreste im Winter eine schützende Hülle um den Vegetationspunkt. In ihrem Innern sind die jungen Blättchen dicht aneinander gedrängt, und der Blütenstand ist schon Anfang Januar ziemlich weit vorgebildet. *Leontodon montanus* bevorzugt feines Geröll von nicht allzu großer Beweglichkeit. Sehr häufig gedeiht er im feuchten, feinerdereichen Tonschieferschutt. Auf Tonschiefer geht er auch häufig auf Abwitterungshalden und sogar etwa auf anstehenden Fels. Die verzweigten Erdstämme und dicht stehenden Blattrosetten tragen nur wenig zur Festigung des Schuttes bei. Gegen Entblößung ist die Art gut geschützt durch die kontraktilen Wurzeln.

*Saxifraga biflora* ist in ihren beiden Unterarten *eubiflora* und *macropetala* (nach Schinz IV. Aufl. 1151 und 1152 als zwei verschiedene Arten aufgeführt; doch wird ihre Zugehörigkeit zu einer Art als wahrscheinlich hingestellt) eng an das *Leontidetum* gebunden. Die Art zieht feinen, wenig beweglichen Schutt mit viel Feinerde grobem Geröll vor. Sie verlangt viel Feuchtigkeit und erträgt lange Schneebedeckung. Doch fehlt sie im *Arabidetum coeruleae* der flachen, sehr feuchten Schneeböden fast vollständig. Ihre lang kriechenden, bewurzelten Zweige oder lockeren Polster sind mit einer sehr langen, wenig verzweigten Pfahlwurzel im Boden verankert. Als schuttfestigende Art kann sie z. B. an Moränen von etwelcher Bedeutung sein, indem sie, ähnlich wie *Cerastium latifolium*, Erde und Schutt mit den zahlreichen Adventivwurzeln festhält. Auch sie wächst etwa auf Abwitterungshalden und in Felsspalten besonders auf Tonschiefern.

In bezug auf ihre Standortsansprüche verhält sich *Campanula cenisia* ganz ähnlich. Sie besiedelt z. B. in Menge die Kalkmoränen im Claridengebiet, den Rand von Wasserläufen und zusammengeschwemmtes Material im Martinsmaad. Am Richetlipaß ist sie häufig auf einer Abwitterungshalde auf Ton-schiefer und versenkt ihre langen Pfahlwurzeln in die Gesteins-fugen. Vom Wurzelkopf aus wachsen, auch wenn der Haupttrieb nicht zugrunde geht, zahlreiche stark bewurzelte und mit einer Blattrosette endigende Äste. An diesen bilden sich meist senk-wurzelähnliche Adventivwurzeln aus, so daß die Tochterrosetten unabhängig werden können.

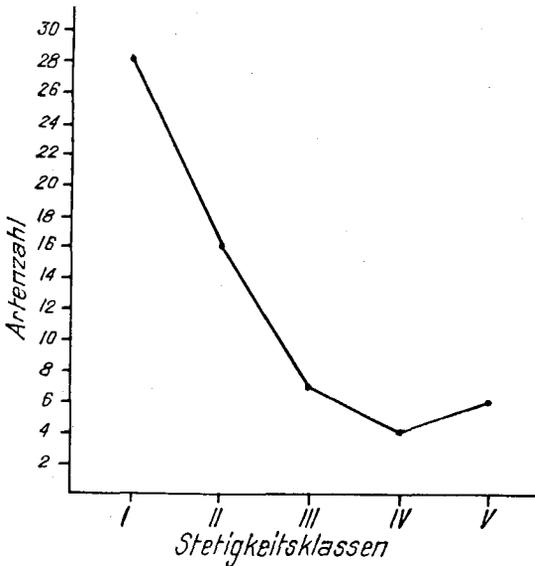


Fig. 14  
*Leontidetum montani*. Stetigkeitskurve.

Zu den Treuen der Assoziation wäre wohl *Ranunculus parnassifolius* zu rechnen. Ich fand ihn nur ein einziges Mal auf dem Mutten-wändli bei 2500 m auf sehr lange schneebedecktem Schiefer-schutt. Das Assoziationsfragment, in dem er stand, war aber äußerst verarmt.

Die Ordnungs- und Verbandscharakterarten sind früher schon besprochen worden, ebenso die meisten Begleiter. Wichtig sind da-

runter die beiden Saxifragen, welche als Differentialarten gegenüber dem *Thlaspectum* bewertet werden. Während *Saxifraga aizoides* in der subalpinen Stufe eng an quellige und überschwemmte Standorte gebunden ist<sup>1)</sup>, geht sie in der alpinen häufig auf Fels-schutt. Sie kann im *Leontidetum* in so großen Mengen auftreten, daß die Schutthalden einen schon von weitem sichtbaren gelben Ton annehmen, wie dies z. B. im Martinsmaad schön zu beobachten ist. *Saxifraga oppositifolia* ist als aktiv niederliegende Kriechstaude durch reiche Bewurzelung ihrer oberflächlich kriechenden Zweige ausgezeichnet. Sie ermöglicht als Feinerdefänger anderen Arten die Ansiedelung im *Leontidetum montani*. Trotz ihrer wintergrünen Blätter verlangt sie keinen Schneeschutz, erträgt aber doch sehr lange Schneebedeckung. Für zweijährige Samen fand B r a u n - B l a n q u e t die sehr geringe Keimfähigkeit von 1 %.

<sup>1)</sup> Koch (1928) zählt sie im Val Piora zu den Charakterarten des *Cratoneureto-Arabidetum bellidifoliae*.

*Cerastium latifolium* ist wie im *Thlaspectum* als Differentialart einer nach ihr zu benennenden Variante anzusehen.

Die Artenzahl des *Leontidetum montani* ist bedeutend geringer als die des *Thlaspectums* und beträgt im Mittel nur 21 Arten, bei einem Maximum von 32 und einem Minimum von 16. Zu den 45 Arten der Tabelle IV kommen noch 16 Zufällige.

Wie aus der Fig. 14 hervorgeht, gehören nur sechs Arten der höchsten Stetigkeitsklasse an, während 28 in der niedrigsten stehen.

Die charakteristische Artenverbindung umfaßt 13 Namen; von den Charakterarten erreicht aber nur *Leontodon montanus* die höchste Stetigkeitsklasse. Die übrigen Arten der charakteristischen Artenverbindung sind entweder stete Bewohner des alpinen Kalkgerölls oder des alpinen Feinschuttess überhaupt. Das stete Auftreten von *Poa vivipara* und *Taraxacum alpinum* erklärt sich aus der Vorliebe dieser Arten für das auch der Gesellschaft zugängliche Feingeröll von langer Schneebedeckung. Weder diese beiden Arten noch *Saxifraga aizoides* gehören der charakteristischen Artenverbindung des mehr das alpine und bewegliche Geröll vorziehenden *Thlaspectums* an. Diese Tatsache einerseits, sowie das spärliche Auftreten seiner Charakter- und Differentialarten im *Thlaspectum* andererseits lassen das *Leontidetum* als gut charakterisierte Assoziation erscheinen.

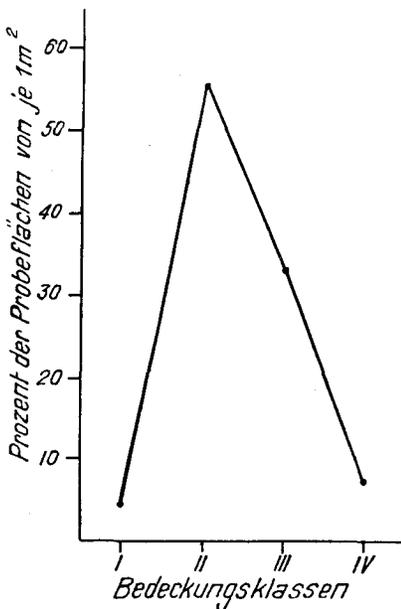


Fig. 15  
*Leontidetum montani*. Variation des Bedeckungsgrades in 64 Probeflächen von je 1 qm in einem Einzelbestand.

Der Vegetationsschluß ist im *Leontidetum* meist etwas dichter als im *Thlaspectum*. Die Fig. 15 zeigt ein sehr stark ausgeprägtes Maximum in der Bedeckungsklasse II (5—10 % vegetationsbedeckt), der 57 % der Probeflächen angehören. In der III. Klasse mit 10—15 % bedeckter Oberfläche stehen deren 36 %. Die untersuchte Siedelung ist für die Assoziation typisch.

Über die Verteilungsart der einzelnen Pflanzen gibt die Frequenzkurve (Fig. 16) Auskunft. Auch hier zeigt sich, wie in der homogen erscheinenden Untersuchungsfläche nur wenige Arten regelmäßig verteilt sind. Gerade diese sind aber von so großem Dominanzwert, daß sie das Bild der Gesellschaft weitgehend beherrschen.

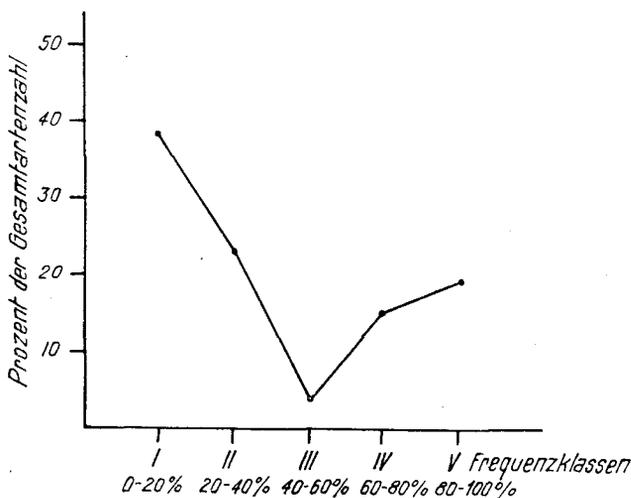


Fig. 16  
*Leontidetum montani*. Verteilung der Arten in 64 Probeflächen von je 1 qm eines Einzelbestandes.

### Ökologie.

Die *Leontodon montanus*-Assoziation bewohnt mit Vorliebe schiefrigen Felsschutt. In den Tonschiefer-Geröllhalden des Serfnftales, auf schiefrigen Kalken des Clariden- und Glärnischgebietes gelangt sie zur besten Entwicklung. Die Beweglichkeit dieser feinerdereichen Böden ist nur gering. Bei starken Regenfällen wird das sandige und tonige Material aber leicht verschwemmt. Tonschieferhalden unterliegen auch leicht der Erscheinung des Bodenfließens. Diese zerstörenden Einflüsse ertragen die wichtigsten Arten der Assoziation aber verhältnismäßig gut. Besonders die Saxifragen, *Galium helveticum* und *Campanula cenisia* sind sehr widerstandsfähig. Ihre Senkwurzeln sind oft auf weite Strecken bloßgelegt. Dennoch bleiben die Pflanzen fest verankert und halten mit ihren bewurzelten Kriechtrieben den Schutt in ihrem Bereiche fest. *Leontodon montanus*, *Poa minor* und *Poa vivipara* werden vom bewegten Boden häufig fortgetragen, fassen aber dank leichter Adventivwurzelbildung rasch wieder festen Fuß. Außer Gehängeschutt besiedelt die Assoziation auch Alluvionen (Martinsmaad) und Moränen (Sandalp).

Aus der Tabelle IV ergibt sich für das *Leontidetum* das folgende biologische Spektrum. Auch hier haben wir es also mit einer ausgesprochenen Hemikryptophytengesellschaft mit erheblicher Beteiligung der Chamaephyten zu tun.

Therophyten . . . . .	0 =	0 %
Geophyten . . . . .	3 =	6,7 %
Hemikryptophyten . . . . .	27 =	60,0 %
Chamaephyten . . . . .	15 =	33,3 %
Phanerophyten . . . . .	0 =	0 %

### Varianten.

Für die *Leontodon montanus*-Assoziation läßt sich bezeichnenderweise unter denselben Verhältnissen wie für das *Thlaspectum rotundifolii* eine *Cerastium latifolium*-reiche Variante unterscheiden. Die Fazies bewohnt hochalpin-nivalen Schutt, und zwar mit Vorliebe Moränen und Tonschiefer. Sie verlangt wie der Typus der Assoziation ausgiebigen Schneeschutz und ist wie die entsprechende Variante des *Thlaspectums* gegenüber demselben verarmt. In allen drei Aufnahmen (Tab. IV, Aufn. 13—15) zusammen finden sich mitsamt der Zufälligen nur 24 Arten. Unter den Charakterarten fehlen *Leontodon montanus* und *Saxifraga macropetala*. Ebenso sind die meisten Verbands- und Ordnungscharakterarten verschwunden oder spärlicher geworden. Begleiter und Zufällige sind selten. Neben dem dominierenden *Cerastium latifolium* treten physiognomisch nur die Steinbrecharten kräftig hervor.

Das biologische Spektrum zeigt folgende Zusammensetzung:

Therophyten . . . . .	0 =	0 %
Geophyten . . . . .	2 =	8,7 %
Hemikryptophyten . . . . .	11 =	47,8 %
Chamaephyten . . . . .	10 =	43,5 %
Phanerophyten . . . . .	0 =	0 %

Wie im *Thlaspectum cerastiosum* sind die Chamaephyten, und zwar vor allem die Kriechstauden und Polsterpflanzen verhältnismäßig sehr stark vertreten. Dies weist auf die ökologische Verwandtschaft der beiden Varianten hin.

### Verbreitung.

Über die Verbreitung des *Leontidetums* in den Alpen wissen wir nur sehr wenig. In der Literatur gibt uns einzig Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) Kenntnis von einer wohl identischen „am besten nach *Leontodon montanus* zu benennenden Gesellschaft“. Sie ist ausgezeichnet durch reichliches Vorkommen von *Leontodon montanus*, *Ranunculus parnassifolius* und *Trisetum distichophyllum*. Braun-Blanquet sah die Gesellschaft in ähnlicher Zusammensetzung am Mont Cenis (gefl. mündliche Mitteilung), so daß ihr weiteres Vorkommen in den Alpen wahrscheinlich ist.

Der *Leontodon montanus*-Assoziation steht die von Braun-Blanquet (1926) kurz beschriebene Gesellschaft auf Melaphyrfeinschutt der Südostalpen nahe. Sie unterscheidet sich von ihr durch das Auftreten von *Saussurea lapathifolia*, *Ranunculus Sequieri*, *Achillea Clavenae* und *Anemone baldensis*.

## 5. Die *Arabis coerulea*-Assoziation.

(*Arabidetum coeruleae*.)

Von den beiden in den südöstlichen Schweizer Alpen festgestellten Assoziationen des *Arabidion coeruleae* (Braun-

Ta-  
**Arabis coerulea-**  
(Arabidetum)

Lebensform	Arabidetum				
	Aufnahme	1	2	3	4
	Höhe über Meer in m	2230	2260	2300	2330
	Neigung und Exposition	10° E	10° N	flach	flach
	Boden	Moränen- schutt G. F. E.	Schutt B. G. E.	Schutt F. E.	Schutt F. E.
Größe der Probefläche in m²	25	30	50	10	
<b>Charakterarten:</b>					
H.	<i>Arabis coerulea</i> . . . . .	+ . 1	1 . 1	1 . 1	+ . 2
Ch.	<i>Saxifraga androsacea</i> ψ . . . . .	—	—	+ . 2	1 . 2
H.	<i>Gnaphalium Hoppeanum</i> . . . . .	1 . 2	+ . 1	—	1 . 1
H.	<i>Potentilla dubia</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
<b>Differentialarten:</b>					
Ch.	<i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	2 . 2	+ . 2
Ch.	<i>Linaria alpina</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	+ . 2	—
H.	<i>Rumex nivalis</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	+ . 2	—
Ch.	<i>Moehringia ciliata!</i> . . . . .	—	+ . 1	+ . 1	—
H.	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	1 . 2	—	+ . 1	—
H.	<i>Salix herbacea</i> ψ . . . . .	—	—	—	+ . 2
<b>Verbandscharakterarten:</b>					
H.	<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	+ . 1	—	+ . 1	—
H.	<i>Carex nigra</i> . . . . .	—	—	—	—
<b>Ordnungscharakterarten:</b>					
H.	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	1 . 2	+ . 2	1 . 1	1 . 1
Ch.	<i>Thlaspi rotundifolium!</i> . . . . .	+ . 1	1 . 2	+ . 2	—
H.	<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 2	—
H.	<i>Poa minor</i> . . . . .	—	—	+ . 1	—
H.	<i>Doronicum grandiflorum</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
H.	<i>Campanula cochlearifolia</i> . . . . .	+ . 2	—	—	—
H.	<i>Leontodon montanus!</i> . . . . .	—	—	—	—
Ch.	<i>Cerastium latifolium</i> . . . . .	—	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga biflora!</i> . . . . .	1 . 2	—	—	—
<b>Begleiter:</b>					
H.	<i>Taraxacum † alpinum</i> . . . . .	1 . 1	1 . 1	+ . 1	+ . 1
H.	<i>Poa † vivipara</i> . . . . .	—	+ . 1	1 . 2	1 . 2
H.	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ . 1	+ . 1	—	1 . 1
H.	<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Sagina saginoides</i> . . . . .	—	—	—	1 . 1
Ch.	<i>Silene acaulis</i> . . . . .	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Arabis pumila</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 2	—
H.	<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	—	—	—	—
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	+ . 1	+ . 1	—	—
Ch.	<i>Gentiana † subacaulis</i> . . . . .	+ . 2	—	—	—
H.	<i>Anthelia Juratzkana</i> . . . . .	—	—	—	1 . 2
G.	<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	+ . 1	—	—	—
H.	<i>Oxyria digyna</i> . . . . .	—	+ . 2	—	—
T.	<i>Sedum atratum</i> . . . . .	+ . 1	—	—	—
Ch.	<i>Saxifraga † linifolia</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2
H.	<i>Viola biflora</i> . . . . .	+ . 1	3 . 2	—	—
H.	<i>Plantago montana</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
H.	<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	—	—	—	+ . 3
H.	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—
H.	<i>Musci total</i> . . . . .	1 . 3	—	—	2 . 2
<b>Zufällige</b> . . . . .					
		5	3	1	2

belle V.  
**Assoziation.**  
 coeruleae).

normale		Arabidetum rumicosum					
5	6	7	8	9	10	11	12
2450	2640	1980	2000	2200	2200	2200	2260
flach	flach	flach	flach	20° N	10° E	10° E	flach W
Schutt G. F. E.	Schutt G. F. (E.)	Schutt G. F. E.	Schutt F. E.	Schutt G. F. E.	Schutt B. F. E.	Schutt F. E.	Schutt G. F. E.
16	25 (200)	16 (2000)	16	50	10	10	10
2.1 1.2 —	2.1 +.2 — +.2	(+) 1.2 (+) —	1.2 +.2 —	— +.2 —	1.1 1.1 — —	1.1 2.2 — —	— 1.2 — —
+.2 — — +.2	2.2 (+) — +.2 —	— — 2.2 — +.3 +.1	— — 2.2 +.2 1.2 +.2	— — 2.2 +.2 +.2 +.2	— — 2.2 +.2 +.2 —	— — 2.2 +.2 +.2 3.3	— — 2.2 +.2 2.2 1.2
+.1 2.2	+.2 (+)	1.2 1.2	— —	+.1 —	2.2 —	2.2 1.2	2.1 2.2
2.2 +.2 — — — —	1.2 (+) — — — (+)	1.2 — (+) +.2 — — —	1.2 — +.2 — — —	1.2 +.2 +.2 +.1 +.2 — —	1.1 +.1 — — +.2 +.1 —	+.1 — — — +.1 —	1.1 (+) — — +.1 —
1.2 1.2 +.1 +.2 1.1 +.2 +.1 — 3.2 — — — 3.2 —	+.1 1.2 +.2 (+) +.1 +.2 — +.1 — — (+) 2.2 — — —	+.2 1.2 1.1 1.2 1.1 +.2 — — +.2 — — — +.2	1.2 1.2 +.2 — +.1 — — +.2 — — +.2 — — — +.2	+.1 1.1 +.1 1.2 — +.2 +.2 (+) — — — +.1 —	1.1 1.1 +.2 +.1 — +.1 — — — — — — — —	+.1 1.1 1.2 +.1 +.1 +.2 +.1 — +.1 — — — — —	2.1 1.2 (+) +.1 +.1 +.3 1.1 +.1 — — — 1.1 — — —
—	1	1	1	1	—	—	2

Blanquet und Jenny 1926) konnte im Untersuchungsgebiet bis jetzt nur das *Arabidetum coeruleae* genügend scharf erfaßt werden. Damit soll aber nicht behauptet werden, daß keine anderen Assoziationen des Verbandes in den Glarneralpen gefunden werden können.

#### Ergänzungen zu Tabelle V.

- Aufnahme 1.** Bifertenalpe; Schneemulde auf Moränenschutt, Feinerde schon oberflächlich. Vegetation offen, fleckenweise. *Alchemilla coriacea* +.2, *A. Hoppeana*, *Sieversia montana*, *Soldanella alpina*, *Bartsia alpina*.
- Aufnahme 2.** Röti; Alluvionsschutt, Feinerde mit 8,7 % Karbonat, 9,1 % Humus, pH 7,0. *Cystopteris regia*, *Myosotis alpestris*, *Galium anisophyllum*.
- Aufnahme 3.** Röti; durchrieselter Moränenschutt, 45,9 % Karbonat, 8,7 % Humus, ca. 10 Monate Schnee. Sehr offene Dauergesellschaft. *Veronica aphylla* +.2.
- Aufnahme 4.** Feuerberg; Schneemulde. Vegetation 20 % deckend. *Polytrichum juniperinum* 2.2, *Gnaphalium supinum* +.2.
- Aufnahme 5.** Claridenhütte; Kalkschutt mit viel oberflächlicher Feinerde, 9 bis 10 Monate schneebedeckt. Vegetation etwa 30 % deckend.
- Aufnahme 6.** Zutreibistock; zusammengesinterter Kalkschutt, viel Feinerde in 2—3 cm Tiefe. Vegetation offen. *Arabis bellidifolia*.
- Aufnahme 7.** Lauchboden; Kalkalluvion, ca. 9 Monate schneebedeckt. Vegetation 20 % deckend. *Cerastium cerastioides*.
- Aufnahme 8.** Wie vorhin, aber früher schneefrei. *Trifolium Thalii*.
- Aufnahme 9.** Schönegg, Spitzmeilen; plattig-mergeliger Schutt, Feinerde noch in 50 cm Tiefe, Karbonat fehlt, pH 6,6. Dauergesellschaft. *Plantago alpina* +.2.
- Aufnahme 10.** Weißmeilen; Feinerde mit 86,5 % Karbonat, 6,4 % Humus, 9 Monate schneebedeckt. Sehr offene Optimalphase.
- Aufnahme 11.** Wie vorhin, etwas feuchter, mehr und dunklere Feinerde, 57 % Karbonat (Bodenskelett 79 %), 17,3 % Humus.
- Aufnahme 12.** Schilt; Rauhwackeschutt, 8—9 Monate schneebedeckt. Vegetation 50 % deckend, Terminalphase. *Festuca pumila*, *Salix serpyllifolia* 1.2.

#### Organisation.

Das nach der blaublühenden Gänsekresse benannte *Arabidetum coeruleae* ist höher organisiert als alle bisher besprochenen Felsschuttgesellschaften. Wir finden darin oft zwei deutliche Schichten ausgebildet, eine Krautschicht, gebildet von allerdings meist sehr kleinen Blütenpflanzen, und eine Moosschicht, in der Laub- und Lebermoose neben einigen Flechten vertreten sind. Bei unseren Aufnahmen wurden die Moose zusammengefaßt.

Der Vegetationsschluß ist auch im *Arabidetum* sehr locker, wenn auch weniger als im *Thlaspeion*-Verband. Aber auch bei schütterer Vegetationsdecke ist gewöhnlich alle oberflächlich sichtbare Feinerde besiedelt, so daß nur Stellen mit Grobschutt mehr oder weniger vegetationsfrei sind.

Die Tabelle V zeigt, daß das *Arabidetum* an Artenzahl sehr stark hinter den anderen Felsschuttgesellschaften zurücksteht. Die Einzelbestände sind im Mittel aus 19 (15—26) Arten zusammengesetzt. Die vollständige charakteristische Artenver-

bindung umfaßt 13 Arten, 4 treue und feste und 9 stete. Die normale charakteristische Artenverbindung setzt sich aus 10 Arten zusammen; nur eine unserer Aufnahmen entfernt sich nach unten hin erheblich von diesem Wert.

Die Anzahl horst-, teppich- und polsterbildender Arten ist im *Arabidetum* viel geringer als auf beweglichen Geröllböden. Wir können dies geradezu als einen Ausdruck für die Stabilität des Wuchsortes ansehen. Blütenpflanzen von größerer Soziabilität treten spärlicher auf; die meisten Individuen stehen einzeln oder bilden nur kleine Hörstchen und Pölsterchen. Einzig Kryptogamen und abbauende Blütenpflanzen bilden größere Bestände.

Die Arten ein und desselben Einzelbestandes sind ebenso unregelmäßig verteilt wie in den anderen Schuttgesellschaften. Dies geht deutlich aus dem

Frequenzdiagramm (Fig. 17 und 18) hervor. Fig. 17 zeigt die Verteilung in 10 Probestflächen von je 1 qm in einem ausnahmsweise homogenen Einzelbestand. Fig. 18 wurde durch Auslegen von 40 Probestflächen von je 0,25 qm (A) und von 10 Probestflächen von je 1 qm (B) in ein und demselben Einzelbestand erhalten. Der Einfluß der Probengröße auf das Ergebnis geht daraus klar hervor. Charakteristisch ist in beiden Einzelbeständen das Auftreten weniger homogen verteilter Arten neben einer großen Zahl mit sehr unregelmäßiger Verteilung. Bei einem Vergleich der regelmäßig verteilten Arten mit

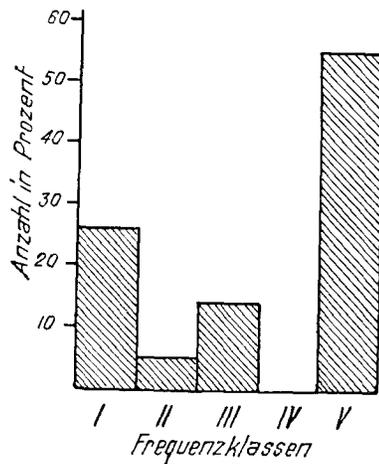


Fig. 17  
*Arabidetum coerulea*. Frequenzdiagramm eines homogenen Einzelbestandes am Schilt (10 Probestflächen von je 1 qm).

der Tabelle V zeigte es sich, daß sie alle der charakteristischen Artenverbindung angehören. Die Pflanzen von höchstem diagnostischem Wert für die Assoziation haben also gleichzeitig die homogenste Verteilung in deren Siedelungen.

Die Fig. 19 stellt das Verhältnis zwischen Artenzahl und Arealgröße dar. Dabei wurden für die Kurve A alle Arten der Siedelungen, für B nur die Arten der charakteristischen Artenverbindung herangezogen. Es zeigt sich, daß normalerweise Flächen von 4—10 qm für die volle Entwicklung der Gesellschaft genügen. Oberhalb dieses Wertes nehmen sowohl die charakteristische Artenverbindung als auch die Begleiter nur wenig zu.

Die Charakterarten der *Arabis coerulea*-Assoziation sind wenig zahlreich. Nur *Arabis coerulea* scheint der Gesellschaft treu zu sein. Für die im Untersuchungsgebiet seltene *Potentilla dubia* kann ich kein sicheres Urteil abgeben. Die anderen Charakter-

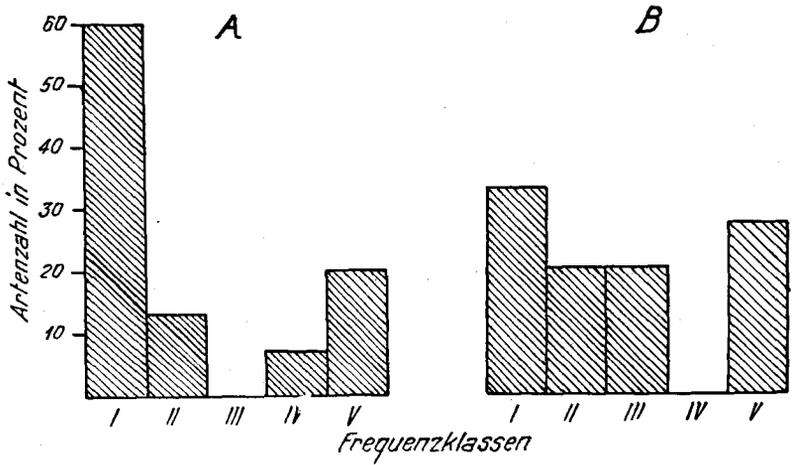


Fig. 18  
*Arabidetum coeruleae*. Frequenzdiagramme eines Einzelbestandes bei der Claridenhütte;  
 A=40 Probeflächen von je 0,25 qm und B=10 Probeflächen von je 1 qm.

arten dürfen als gesellschaftsfest angesehen werden. *Arabis coerulea* geht ausnahmsweise auch ins *Thlaspectum*. Sie wächst sonst noch etwa auf kleinen Felsvorsprüngen und sogar mitten im Verrukanogebiet auf einem kalkfreien Moränenboden

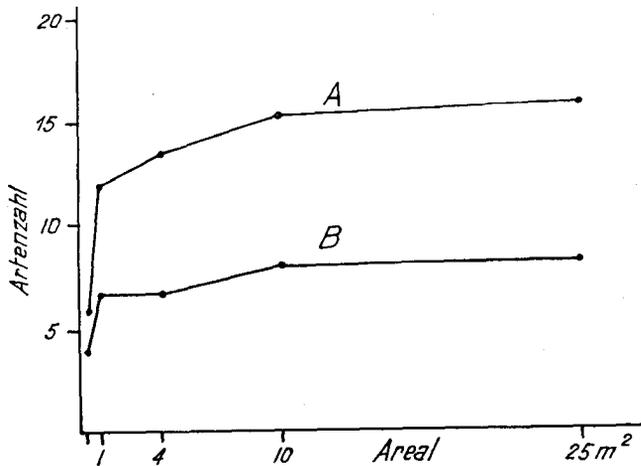


Fig. 19  
*Arabidetum coeruleae*. Artenzahl-Areal-Kurve; A = Gesamtarten,  
 B = Arten der charakteristischen Artenverbindung.

auf der Nordseite des Kärpfstocks. Nirgends treffen wir sie aber mit so großer Sicherheit als in Verbindung mit den anderen Arten der nach ihr benannten Assoziation. Im Glärnischgebiet fand ich einen einzigen Standort der Pflanze, den sie zusammen mit den anderen Arten des *Arabidetums* besiedelte (*Saxifraga androsacea*, *Gnaphalium Hoppeanum*, *Carex nigra*, *Rumex nivalis*).

*Saxifraga androsacea* ist weniger ausgesprochen basiphil als *Arabis*. Sie geht häufiger auf Verrukano und in die schwach sauren Initialphasen der Gesellschaften des *Salicion herbaceae*. Ebenso kann sie auch etwa feuchten Fels besiedeln. Aber nur im *Arabidetum coeruleae* bildet sie Teppiche größerer Ausdehnung. Sie bleibt in den darauf folgenden Gesellschaften oft ziemlich lange als Relikt erhalten, wobei sie aber im *Festuca violacea*- oder im *Salix herbacea*-Rasen die weniger dicht bewachsenen Stellen aussucht.

*Gnaphalium Hoppeanum* ist im Untersuchungsgebiet nicht häufig, gedeiht aber fast ausschließlich auf den lange schneebedeckten Kalkschuttböden, die auch das *Arabidetum coeruleae* — oft nur in Fragmenten — bewohnt. Gewöhnlich stehen die Pflänzchen in kleinen Rasengruppen. Am Ortstock wuchsen einige spärliche Exemplare auch auf Felsvorsprüngen und auf Obersand in stark beweidetem Rasen auf Rötidolomit.

Von den anderen Arten der charakteristischen Artenverbindung sind *Ranunculus alpestris* in der oberen alpinen Stufe und *Rumex nivalis* nördlich des Durnachtales und östlich der Linth von Bedeutung. Der Hahnenfuß besiedelt in tieferen Lagen sehr zahlreiche feuchte Standorte, scheint sich aber im Gebiet mit zunehmender Höhe immer mehr ins *Arabidetum* zurückzuziehen. Der Schneeampfer fehlt der Assoziation nur selten und entwickelt sich darin zu kräftigen Stöcken von bis 30 cm Durchmesser. Er ist besonders häufig im Tonschiefergebiet, kommt jedoch auch auf allen anderen kalkreichen Gesteinen vor. Wie schon erwähnt, gedeiht diese kalkholde Art, allerdings in sehr reduzierten Exemplaren, ebenfalls auf den kalkarmen Verrukanoböden des Kärpf- und Gufelstockgebietes. In unseren Arabideten ist *Rumex* oft so stark entwickelt, daß sich geradezu eine Variante mit ihr als Differentialart unterscheiden läßt, im Gegensatz zum *Arabidetum* des Nationalparks, wo *Rumex nivalis* fehlt (B r a u n - B l a n q u e t und J e n n y 1926).

*Moehringia ciliata* kommt im *Arabidetum* oft vor, hat aber immer eine bedeutend geringere Vitalität und Soziabilität als im *Thlaspectum*; ebenso verhält sich *Achillea atrata*.

Unter den Begleitern sind *Taraxacum alpinum*, *Poa vivipara*, *Saxifraga stellaris* und *Veronica alpina* von großer Stetigkeit. Es sind alles Arten, die feuchte Standorte lieben und lange Schneebedeckung ertragen. *Poa alpina* kann als Humusbildner für den Abbau des *Arabidetums* von einiger Bedeutung werden.

Die zahlreich vertretenen Ordnungscharakterarten weisen auf die nahe Verwandtschaft der beiden Verbände des *Arabidions*

und des *Thlaspeions* hin. Von den nicht steten Arten sind die dynamisch wichtigen *Salix herbacea*, *Polytrichum* und *Trifolium Thalii* als Abbauer wichtig. Die ersten treten bei zunehmender Anreicherung von Feinerde und langer Schneebedeckung als Pioniere des *Salicion herbaceae* auf. Der Klee deutet auf die Assoziation von *Festuca violacea* und *Trifolium Thalii* hin, die an trockeneren und früher ausapernden Stellen auf das *Arabidetum* folgen kann.

Die

### Ökologie

des *Arabidetum coeruleae* gleicht derjenigen des *Salicion herbaceae* auf kalkfreiem Untergrund. Es entspricht oft den Initialphasen dieses Verbandes. Flache Schuttböden der alpinen und nivalen Stufe werden erst sehr spät oder überhaupt nicht schneefrei. Die Aperzeit dauert oft nur einige Wochen bis etwa vier Monate im besten Falle. An solchen Stellen bleibt nicht nur die vom Schnee beim Wegschmelzen abgelagerte Feinerde liegen, sondern von steileren Hängen wird durch Rieselwasser auch feines Material zugeschwemmt. So häufen sich nach und nach große Mengen wurzelbarer, meist humusreicher Erde an. Diese erhöht die Wasserkapazität des ohnehin schon lange durchrieselten Bodens ganz bedeutend. Während der Schneeschmelze und noch einige Zeit nachher sind solche Schneeböden geradezu in kleine Sümpfe verwandelt.

Hier ist der Standort unseres *Arabidetum coeruleae*. Hinsichtlich der Beweglichkeit des Wuchsortes und der Menge des Wurzelgrundes sind seine Existenzbedingungen viel günstiger als die der übrigen Gesellschaften der *Thlaspeetalia*. Immerhin konnte ich am Spitzmeilen beobachten, wie im typisch entwickelten Einzelbestand in einer etwa 10<sup>0</sup> geneigten Mulde der Boden abwärts geflossen war. Einer teigähnlichen Masse gleich mußte er sich zur Tiefe bewegt haben. Am flacheren unteren Ende des Hanges war die Bewegung zum Stehen gekommen. Die Erdmassen hatten sich dort wulstartig aufgeworfen und zum Teil sogar übereinander geschoben. Die *Arabidetum*-Pflanzen schienen aber auch auf dem bewegten Boden nicht gelitten zu haben.

In den Initialphasen und auch den optimal entwickelten Einzelbeständen enthält der Boden immer Kalk. Die genauer untersuchten Böden führten davon 8,7—17 %; nur die durch Aufnahme 9 dargestellte Siedelung hat einen kalkfreien Boden. Bezeichnenderweise fehlt darin auch *Arabis coerulea*. Für den Humusgehalt wurden Werte bestimmt, die zwischen 8,7 und 17 % schwanken; Braun-Blanquet und Jenny (1926) fanden bis 22,6 %. Die Bodenreaktion ist immer annähernd neutral, ebenfalls mit Ausnahme der Aufnahme 9 (pH 6,6).

Der extremste Faktor der *Arabidetum*-Standorte ist wohl die äußerst lange Schneebedeckung, verbunden mit großer Bodenfeuchtigkeit. Es gibt sicher Jahre, in welchen die Schneedecke

überhaupt nie schwindet, so daß die Pflanzenwelt einen mehr als zwanzigmonatigen Stillstand in ihrer Entwicklung auszuhalten hat. Solche Einzelbestände finden sich z. B. bei der Claridenhütte, auf der Röti und dem Muttseeplateau. In weitgehender Anpassung an die kurze Vegetationsdauer sind viele Arten wintergrün und besitzen schon im Winter weit vorgebildete Blütenknospen. Die Samen reifen sehr rasch nach der Blüte oder dann während des Winters (Wintersteher).

Zwei Beispiele mögen den Einfluß des Lokalklimas auf die Verteilung zweier Schuttgesellschaften an ein und derselben Stelle zeigen.

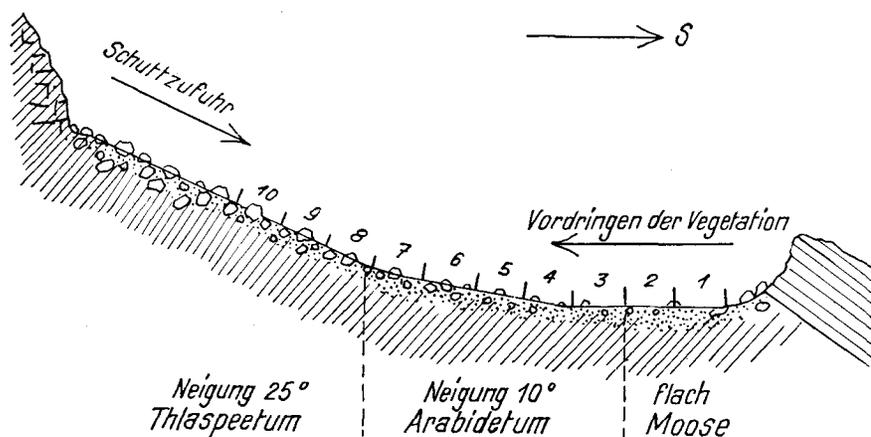


Fig. 20

Abhängigkeit der Vegetation von der Schneebedeckung und von den Feinerdemengen; 1—10 ausgelegte Probeflächen von je 1 qm.

Altenorenstock, 2450 m; Rand einer Schneemulde, Neigung 20°, Südexposition, plattiger Schutt mit viel Feinerde (Fig. 20).

In der flachen, feuchten Schneemulde bedeckt ein ziemlich dichter Moosteppich den Boden. Am feinerdeärmeren Hang steht im unteren, noch feuchten und spät ausapernden Teil ein *Arabidetum coeruleae*, während in den obersten, mit gröberem Material bedeckten und sehr früh schneefrei werdenden Partien ein *Thlaspectum*-Fragment entwickelt ist. Dieses geht allmählich in das *Arabidetum* über.

In der Siedelung wurden 10 aneinanderstoßende, am Hang ansteigende Probeflächen von je 1 qm untersucht. Das Ergebnis ist in folgender Tabelle zusammengestellt. (Die Zahlen geben die Mengewerte in bezug auf den vegetationsbedeckten Anteil der Probeflächen.)

	Probefläche									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Vegetationsbedeckung (Prozent)									
	10	15	8	5	8	5	5	5	15	15
Moose . . . . .	5	4	3	1	2	1	+	+	+	+
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+	2	3	3	3	3	3	1	—	1
<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	+	1	2	3	2	3	+	2	+	+
<i>Saxifraga androsacea</i> . . . . .	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+	+	1	3	1	2	1	1	+	+
<i>Arabis coerulea</i> . . . . .	+	+	1	2	1	+	—	—	—	—
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	—	1	1	—	—	—	1	1	—	1
<i>Sagina saginoides</i> . . . . .	—	+	—	+	1	—	—	—	—	+
<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—
<i>Linaria alpina</i> . . . . .	—	—	1	+	—	—	—	—	—	1
<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	—	—	—	—	3	3	3	2	1	—
<i>Epilobium alpinum</i> . . . . .	—	—	—	—	+	+	1	+	—	+
<i>Thlaspi rotundifolium</i> . . . . .	—	—	—	—	—	+	3	4	3	3
<i>Doronicum grandiflorum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	3	—	1
<i>Achillea atrata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	2	4	3
<i>Moehringia ciliata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Arabis alpina</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Poa minor</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2

Unsere Aufnahme läßt erkennen, daß im vorliegenden Fall von einer scharfen Trennung der beiden Assoziationen nicht gesprochen werden kann. Über die Verteilung der wichtigsten Arten in den Probeflächen 6—9 unterrichtet Fig. 21.

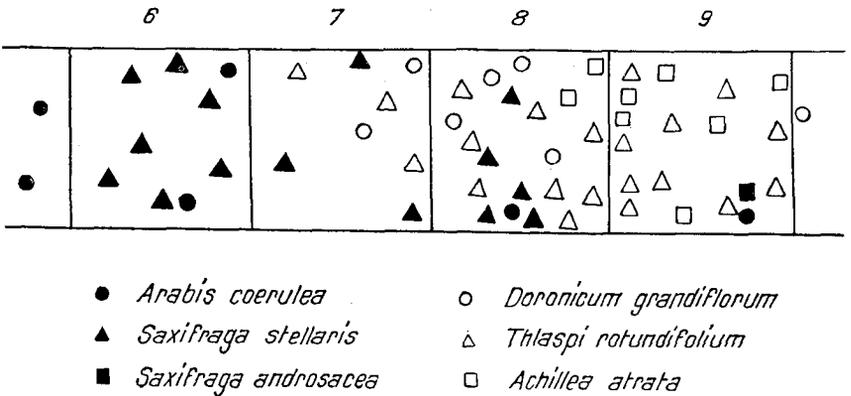


Fig. 21  
Verteilung einiger Arten in der Übergangszone zwischen *Arabidetum* und *Thlaspectum* (Probeflächen 6—9 der Fig. 20).

Beckenen, Obersand; Schuttmulde, 20° Neigung; ein sonniger Südhang trägt ein typisches *Thlaspeetum* mit guter normaler Artenverbindung, während der lange schneebedeckte, nordexponierte Teil von einem *Salix herbacea*-reichen *Arabidetum*-Fragment besiedelt ist. Darin dominieren, neben *Salix herbacea*, *Arabis coerulea*, *Saxifraga androsacea*, *Carex nigra*, *Rumex nivalis*, *Taraxacum alpinum*. Ursprünglich war der Boden auf beiden Hängen derselbe; nur die Dauer der Schneedecke und die Feuchtigkeitsverhältnisse waren verschieden; in der Nordlage haben sich größere Feinerdemengen angehäuft.

Das biologische Spektrum, wie es aus der Tabelle V hervorgeht, zeigt folgende Zusammensetzung:

Therophyten . . . . .	1 = 2,5 %
Geophyten . . . . .	1 = 2,5 %
Hemikryptophyten . . . . .	28 = 68 %
Chamaephyten . . . . .	11 = 27 %
Phanerophyten . . . . .	0 = 0 %

Im Vergleich mit den meisten anderen *Thlaspeion*-Gesellschaften treten die Hemikryptophyten in vermehrter Zahl auf; die meisten davon sind Rosettenhemikryptophyten. Therophyten und Geophyten sind nur mit je einer für das *Arabidetum* ganz bedeutungslosen Art vertreten (*Sedum atratum* und *Polygonum viviparum*).

### Varianten.

Im *Arabidetum* der Glarner Alpen lassen sich nur zwei ganz schwach ausgeprägte Fazies unterscheiden. Die Normalfazies, durch die Aufnahmen 1—6 der Tabelle V dargestellt, ist durch die Anwesenheit einer größeren Anzahl von Charakterarten ausgezeichnet. *Rumex nivalis* fehlt oder tritt nur spärlich auf. Diese Variante entspricht dem *Arabidetum* der Bündneralpen (Braun-Blanquet und Jenny 1926).

Das *Arabidetum normale* entwickelt sich auf trockenerem Boden und in größeren Höhenlagen als die folgende Variante. Es ist vor allem im südlichen Teil unseres Gebietes verbreitet.

Das *Arabidetum rumicosum nivalis*, wie wir die zweite Variante nennen wollen, bewohnt die unteren und mittleren Lagen der alpinen Stufe und ist eher im Gebietsteil nördlich der Linie Klausenpaß-Panixerpaß verbreitet. Es besiedelt im allgemeinen etwas feinerdereichere und mehr zur Versumpfung neigende Kalkschuttböden. Die Bestände haben zur Blütezeit einen deutlichen roten Ton, hervorgerufen durch den massenhaft dominierenden Schneeampfer. In dieser Fazies finden auch *Ranunculus alpestris* und die Differentialarten *Moehringia ciliata*, *Achillea atrata* und *Salix herbacea* bessere Lebensbedingungen. In manchen Fällen kann die Variante auch als auf das *Arabidetum normale* folgende Terminalphase aufgefaßt werden, die zum *Salicetum herbaceae* überleitet.

Über die

**Verbreitung**

des *Arabidetums* sind wir nur mangelhaft unterrichtet. Die Gesellschaft wurde übrigens lange verkannt und erst von Braun-Blanquet 1926 ausführlich beschrieben.

Aus der Liste der Schneefleckflora bei Oetli (1904) geht deutlich hervor, daß die Assoziation im Säntis- und Curfirstengebiet vorkommt. Eine Siedelung an der Rossegg (2200 m) am Säntis hat folgende Zusammensetzung: *Hutchinsia alpina*, *Arabis coerulea*, *Achillea atrata*, *Poa minor*, *Saxifraga stellaris*, *S. androsacea*, *Rumex nivalis*, *Ranunculus alpestris*, *Polygonum viviparum*.

Brockmann-Jerosch (1907) gibt aus dem Puschlav für hochgelegene und nordexponierte „Schneetälchen auf Kalk“ als charakteristisch an *Arabis coerulea*, *Hutchinsia alpina*, *Saxifraga androsacea*, *Achillea atrata*.

Braun-Blanquet (1913) erwähnt solche Schneetälchen auf Kalk aus verschiedenen Teilen der Bündneralpen. Sie gehören, ebenso wie zwei aus den Pyrenäen angeführte Siedelungen zum Verband des *Arabidion coeruleae*. Derselbe Forscher beschreibt dann die Assoziation 1918 und besonders eingehend 1926 aus dem südöstlichen Graubünden, wo sie vor allem zwischen 2400 und 2700 m verbreitet ist.

In seiner Arbeit über das Lauterbrunnental hat Lüdi (1921) einen *Rumex nivalis*-Nebentypus des *Thlaspectums* aufgestellt. Dieser besitzt folgende charakteristische oder häufige Arten: *Rumex nivalis*, *Potentilla dubia*, *Poa minor*, *Salix retusa*, *Hutchinsia alpina*, *Achillea atrata*, *Taraxacum alpinum* usw. Die Gesellschaft gehört also sicher zum *Arabidetum*, wofür auch ihre ökologischen Ansprüche zeugen.

Gams (1927) fand ein *Arabidetum coeruleae* auf den alpinen, mehr oder weniger neutralen Schneeböden des Unterwallis. Charakteristisch sind *Potentilla dubia*, *Saxifraga androsacea*, *S. biflora*, *Arabis coerulea*.

Außerhalb der Schweizer Alpen ist die Gesellschaft nur wenig bekannt geworden. Ich sah ausgedehnte Siedelungen in den Brentadolomiten, vor allem südlich des Rifugio Tosa. Sie scheinen ähnlich zusammengesetzt zu sein wie diejenigen der Zentralalpen. Leider konnten infolge Zeitmangels keine genaueren floristischen Analysen durchgeführt werden. Ebenfalls aus dem Südtirol (Tierseralpl 2400 m) haben wir eine Aufnahme von Braun-Blanquet (1926).

Mit dem *Arabidetum* nahe verwandt und zu demselben Verband zu zählen ist das *Saxifragetum perdurantis* der Tatra (Pawłowski und Stecki 1927). Unter seinen 19 steten Arten finden wir *Poa alpina*, *Taraxacum alpinum*, *Veronica alpina*; charakteristische Blütenpflanzen der Assoziation sind *Saxifraga perdurans*, *Hutchinsia alpina*, *Alchemilla incisa*, *Epilobium alpinum*, *Leontodon taticus*, *Saxifraga androsacea* und *Ranunculus alpestris*. Die Gesellschaft stellt dieselben ökologischen Anforderungen wie das *Arabidetum coeruleae* der Alpen. Es folgt

auf verfestigtem Kalkgeröll öfter dem *Oxyrieto-Papaveretum Burseri* und stellt meist eine Dauergesellschaft dar.

Das *Salicetum retusae-reticulatae*, von Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) zum erstenmal beschrieben und zum *Arabidion coeruleae* gestellt, wurde im Gebiet nirgends in typischer Ausbildung angetroffen. Wohl begegnen uns auf feuchten Schuttböden der alpinen Stufe da und dort Siedelungen, in denen *Salix retusa*, *S. retusa* ssp. *serpyllifolia* und auch etwa *S. reticulata* mit Verbandscharakterarten des *Arabidion* und Charakterarten der *Thlaspeetalia* vermischt vorkommen. Aber die Zusammensetzung dieser Vegetationsflecke ist so heterogen, daß ich sie nicht als repräsentativ für eine bestimmte Assoziation auffassen kann. Die Abwesenheit treuer und fester Arten und die wenig typische Ausbildung einer charakteristischen Artenverbindung mögen zur Schwierigkeit der Abgrenzung beitragen. Von den durch Braun als gesellschaftshold bezeichneten Arten scheint im Gebiet nur *Salix reticulata* diesen Namen zu verdienen. *Salix retusa* und ihre Unterart finden sich ebenso häufig und in ebenso guter, wenn nicht besserer Entwicklung auch auf anderen Schuttböden der alpinen Stufe (Block- und Grobgeröll) und auf Fels. Dazu ist *Salix retusa* auch auf Verrukanoschutt ziemlich verbreitet.

Es sei hier immerhin eine Siedelung angeführt, die vielleicht zu dieser Assoziation gestellt werden könnte.

Ruchenglärnisch; 2050 m, alte Moräne, lange schneebedeckte Kalkschuttmulde; an ihrem Rande im Grobschutt folgende Siedelung (10 qm).

<i>Salix retusa</i> . . . . .	2.3	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	2.3
<i>S. serpyllifolia</i> . . . . .	4.5	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	1.3
<i>S. reticulata</i> . . . . .	+3	<i>S. oppositifolia</i> . . . . .	+3
<i>S. Waldsteiniana</i> . . . . .	1.3	<i>Doronicum grandiflorum</i>	1.1
<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	2.2	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+1
<i>Adenostyles glabra</i> . . . . .	+1	<i>Chrysanthemum atratum</i>	+2
<i>Linaria alpina</i> . . . . .	+2	<i>Arabis bellidifolia</i> . . . . .	+1
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	1.1	<i>A. pumila</i> . . . . .	+1
<i>Bellidiastrum Michellii</i> . . . . .	2.2	<i>Sedum atratum</i> . . . . .	+1
<i>Veronica aphylla</i> . . . . .	+1	<i>Cystopteris regia</i> . . . . .	+1
<i>Poa alpina</i> . . . . .	+2	<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	+1
<i>Alchemilla Hoppeana</i> . . . . .	+2	<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	1.2
<i>Homogyne alpina</i> . . . . .	+1	<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	+1
<i>Leontodon hispidus</i> . . . . .	+1	<i>Hedysarum hedysaroides</i>	+1
<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	+1	<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	+2
<i>Pinguicula alpina</i> . . . . .	+1	Moose . . . . .	1.3

Es handelt sich offenbar um eine Mischgesellschaft, in der die Arten des *Salicetum retusae* und des *Arabidion* überhaupt eine allerdings sehr bedeutende Rolle spielen. Ähnliche Siedelungen sah ich noch anderwärts, so im Martinsmaad, auf Obersand und am Pilatus.

Aus unserem Gebiet wird ein *Salicetum retusae* von Winteler (1927) und von Wirz (1928) erwähnt, ohne daß leider eine floristische oder ökologische Beschreibung davon gegeben wird. Es handelt sich aber wahrscheinlich einfach um größere, mehr oder weniger reine Herden der Art, die wir überall als Pionier für den *Rhododendron hirsutum*-Busch antreffen können. Aus anderen Alpengebieten als Graubünden ist die Assoziation ebenfalls noch nicht bekannt geworden.

Für die Tatra beschreiben Szafer, Pawlowski und Kulczynski (1927) ein *Salicetum reticulatae*. Sie stellen dieses „vorläufig“ zum *Salicetum herbaceae*, mit dem es nahe verwandt zu sein scheint; doch kommt es auf Kalk vor. Bei 2090 m finden sich darin eine ganze Anzahl Arten, die auf eine nahe Verwandtschaft mit unserem *Arabidion coeruleae* hinweisen, so z. B. *Salix reticulata*, *Taraxacum alpinum*, *Saxifraga androsacea*, *Ranunculus alpestris*, *Carex atrata*, *Saxifraga perdurans*. Die Verwandtschaft mit dem *Salicetum herbaceae* ist mehr ökologischer als floristischer Natur, so daß die Gesellschaft nach ihrer floristischen Zugehörigkeit ins *Arabidion* zu stellen ist.

## 6. Die *Oxyria digyna*-Assoziation.

(*Oxyrietum digynae*.)

Die Ordnung der *Androsacetalia alpinae* ist im Untersuchungsgebiet nur durch das *Oxyrietum digynae* vertreten. Diese einförmige Ausbildung hängt wohl zusammen mit der einer Gliederung in scharf getrennte Assoziationen ungünstigen einförmigen Entwicklung der kalkarmen Gesteine und ihrer relativ kleinen Ausdehnung im Untersuchungsgebiet. Außer dem Verrukano kämen für die Ausbildung der Gesellschaft nur noch die Urgesteine des Aarmassivs in Frage. Diese treten aber im Hintergrund des Linthtales hauptsächlich in der subalpinen Stufe auf. Sie steigen nur in dem zwischen Bifertengletscher und Obersand gelegenen Höhenzug auf größere Strecken in die von den *Androsacetalia* und vor allem dem *Oxyrietum* bewohnten Höhenlagen hinauf. Auch dort werden aber ihre Schuttanhäufungen stark von den in geringer Entfernung anstehenden mächtigen Kalkmassen beeinflusst, so daß ich im ganzen Tödimassiv eine einzige einigermaßen typische Siedelung der Säuerlingsflur untersuchen konnte. Aber auch der Verrukano ist infolge seiner mineralogischen Zusammensetzung sowie seiner geologischen Lagerung nicht der ideale Standort für das *Oxyrietum*. Dieses ist häufig mit Fragmenten der den Kalkschutt bewohnenden Gesellschaften gemischt. Nur im verhältnismäßig wenig vom Kalk beeinflussten Kärpfstockgebiet ist die Assoziation ziemlich optimal entwickelt. Von dorthier stammen auch die meisten unserer Aufnahmen.

Ergänzungen zu Tabelle VI.

**Aufnahme 1.** Wildmaad; Feinerde schon an der Oberfläche, 8—9 Monate schneebedeckt. Vegetation sehr offen. *Festuca pumila* +.2, *Sibbaldia procumbens*, *Ligusticum mutellina*.

- Aufnahme 2.** Kärpfstock; Feinerdeschicht bis in über 40 cm Tiefe, kein Karbonat, pH 6,4, lange schneebedeckt. Vegetation sehr offen. *Peltigera venosa*.
- Aufnahme 3.** Milchspülersee; Moränenschutt auf Rundhöckern, Feinerde kalkfrei, pH 6,3, Bodenskelett mit 0,2 % Karbonat (Wurzelzone von *Arabis coerulea*, *Androsace alpina* und *Oxyria* mit dicht verflochtenen Wurzeln), etwa 9 Monate schneebedeckt. Vegetation 8—10 % deckend. *Polytrichum sexangulare*.
- Aufnahme 4.** Am Kärpffirn; Feinerde zwischen blockigem Schutt. Vegetation 20 % deckend. *Luzula spicata* +.2, *Primula integrifolia*, *Phyteuma pedemontanum*, *Erigeron uniflorus*.
- Aufnahme 5.** Ebenda; kalkfreie Feinerde oberflächlich, pH 6,3, 8 Monate schneebedeckt. *Trisetum spicatum* +.2, *Bellidiastrum Michellii*, *Artemisia laxa*.
- Aufnahme 6.** Kärpfstock, SW-Grat; Feinerde oberflächlich, 9 Monate schneebedeckt. Vegetation 5 % deckend, an der Südseite kleiner Erhebungen. *Carex curvula* +.3, *Luzula spicata* +.2, *Salix herbacea* 2.2, *Polygonum viviparum*, *Alsine verna*, *Ligusticum simplex*, *Primula integrifolia*.
- Aufnahme 7.** Ebenda; 2 % deckende Dauergesellschaft. *Arenaria biflora*, *Ligusticum simplex*.
- Aufnahme 8.** Rifugio Garibaldi, Adamello; Tonalit. 5 % deckende Dauergesellschaft, Mitte Juli ausapernd.
- Aufnahme 9.** Hübschboden, Kärpf; Feinerde oberflächlich, 9 Monate schneebedeckt. Vegetation 2 % deckend.
- Aufnahme 10.** Schwarztzschingel; Bodenprofil: 4—5 cm dunkle Feinerde (kalkfrei, 4,2 % Humus, pH 6,7), darunter mehr als 30 cm graugrüne Feinerde (kalkfrei, 0,1 % Humus, pH 6,8). Ziemlich geschlossene Terminalphase. *Phleum alpinum*, *Thlaspi rotundifolium*, *Alchemilla alpina*, *Sibbaldia procumbens*, *Primula hirsuta*, *Dicranum spec.*, *Polytrichum juniperinum*.
- Aufnahme 11.** Kärpfrisi; 7—8 Monate schneebedeckt. Vegetation ca. 30 % deckend. *Athyrium alpestre*, *Potentilla Crantzii*, *Alchemilla alpina* 1.2, *Epilobium alpinum*, *Ligusticum mutellina*, *Polytrichum juniperinum*.
- Aufnahme 12.** Südlich des Schwarztzschingel; Feinerde bis in über 40 cm Tiefe, stark überrieselt, kein Kalk, pH 6,5. Vegetation sehr offen. Terrassenbildung durch *Luzula spadiacea*. *Festuca pumila*, *Epilobium alpinum*, *Ligusticum mutellina*, *Plantago alpina*.
- Aufnahme 13.** Milchspülersee; Feinerde von 5 cm Tiefe an, überrieselt, kein Karbonat, pH 6,1—6,3; 1,1 % Humus. Vegetation sehr offen. *Dryopteris filixmas*, *Moehringia ciliata*, *Epilobium alpinum*.
- Aufnahme 14.** Kärpfrisi; kein Karbonat, 0,8 % Humus, pH 6,2, lange schneebedeckt. Vegetation sehr offen.
- Aufnahme 15.** Bifertengrat; etwas Dolomitgeröll, 0,2 % Karbonat, pH 6,8, sehr lange schneebedeckt. Vegetation offen, auf keinen Buckeln und um Blöcke. *Peltigera venosa*, *Lloydia serotina*, *Salix herbacea*, *Polygonum viviparum*, *Achillea nana* +.2.

Wie aus der Tabelle VI hervorgeht, sind 47 Arten an der Zusammensetzung unseres *Oxyrietums* wesentlich beteiligt. Die Zufälligen sind nur wenig zahlreich. Die Artenzahl der Siedelungen schwankt zwischen 17 und 37, der Mittelwert ist 25. Die vollständige charakteristische Artenverbindung umfaßt davon nicht weniger als 18 Arten, von denen wieder die Hälfte Charakterarten des *Oxyrietums* sind. Diese hohe Zahl hängt wahrscheinlich mit der geringen Gliederung der Gesellschaft

Ta-  
**Oxyria digyna**  
(Oxyrietum)

Lebensform	Oxyrietum					
	Aufnahme	1	2	3	4	5
	Höhe über Meer in m	2330	2400	2440	2440	2440
	Neigung und Exposition	20° E	20° W	flach NW	20° W	10° S
	Boden	Schutt G. F. E. w. bew.	Moräne F. E. etw. bew.	Moräne G. F. E. n. bew.	Moräne G. F. E. etw. bew.	Moräne B. G. E. n. bew.
	Größe der Probestfläche in m²	25	100	20	100	40
	<b>Charakterarten:</b>					
H.	<i>Oxyria digyna</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 1	+ . 2
H.	<i>Poa laxa</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	+ . 2	1 . 2	1 . 2
Ch.	<i>Saxifraga Seguieri</i> . . . . .	1 . 2	+ . 2	1 . 2	2 . 2	+ . 2
Ch.	<i>Saxifraga t bryoides</i> . . . . .	1 . 2	1 . 2	1 . 2	2 . 3	2 . 2
H.	<i>Sieversia reptans</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	—	+ . 2	1 . 2
H.	<i>Doronicum Clusii</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—	—
Ch.	<i>Cerastium pedunculatum</i> . . . . .	1 . 2	1—2 . 2	2 . 2	1 . 2	+ . 2
H.	<i>Ranunculus glacialis</i> . . . . .	—	+ . 1	(+)	+ . 2	—
Ch.	<i>Cerastium uniflorum</i> . . . . .	1 . 3	+ . 3	—	2 . 3	2 . 3
Ch.	<i>Androsace alpina</i> . . . . .	—	+ . 1	2 . 2	—	—
	<b>Differentialarten:</b>					
Ch.	<i>Gentiana t subacaulis</i> . . . . .	+ . 1	+ . 2	+ . 2	+ . 2	—
Ch.	<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 2	—	—
H.	<i>Arabis coerulea</i> . . . . .	—	—	+ . 2	+ . 1	+ . 1
Ch.	<i>Stereocaulon alpinum</i> . . . . .	—	—	+ . 2	1 . 2	+ . 2
Ch.	<i>Cetraria islandica</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Solorina crocea</i> . . . . .	+ . 2	—	—	+ . 2	—
Ch.	<i>Saxifraga t euexarata</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Luzula spadicca</i> v . . . . .	—	—	—	+ . 2	1 . 2
H.	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ . 1	—	—	1 . 2	—
H.	<i>Alchemilla glaberrima</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	—	—	—	+ . 1	—
H.	<i>Cardamine alpina</i> . . . . .	—	+ . 1	—	—	—
H.	<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	—	—	—	—	—
H.	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
H.	<i>Leontodon pyrenaeus</i> . . . . .	—	—	—	+ . 1	—
	<b>Begleiter:</b>					
H.	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	+ . 2	1 . 2	+ . 2
H.	<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	+ . 2	+ . 2	1 . 2
Ch.	<i>Sedum alpestre</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	+ . 1	+ . 1	+ . 1
H.	<i>Poa alpina</i> . . . . .	+ . 2	+ . 2	1 . 2	1 . 2	1 . 2
H.	<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	+ . 2	—	+ . 2	+ . 2	+ . 2
H.	<i>Taraxacum t alpinum</i> . . . . .	—	—	+ . 1	+ . 2	+ . 1
H.	<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	+ . 1	+ . 2	(+)	—	—
H.	<i>Cardamine resedifolia</i> . . . . .	+ . 1	—	—	+ . 1	—
Ch.	<i>Arabis alpina</i> . . . . .	+ . 1	+ . 1	—	+ . 2	+ . 2
H.	<i>Sagina saginoides</i> . . . . .	—	+ . 1	+ . 2	+ . 1	—
H.	<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	+ . 1	—	—	—	+ . 2
H.	<i>Agrostis rupestris</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	+ . 2
Ch.	<i>Silene acaulis</i> . . . . .	+ . 2	—	—	—	+ . 2
Ch.	<i>Minuartia sedoides</i> . . . . .	+ . 2	—	—	+ . 2	—
Ch.	<i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . . .	+ . 2	+ . 1	—	—	+ . 2
Ch.	<i>Linaria alpina</i> . . . . .	—	—	—	—	+ . 1
Ch.	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	—	—	—	—	+ . 2
T.	<i>Euphrasia minima</i> . . . . .	—	—	—	+ . 1	—
H.	<i>Homogyne alpina</i> . . . . .	—	—	—	—	—
H.	<i>Doronicum grandiflorum</i> . . . . .	—	—	—	—	—
H.	<i>Luzula spicata</i> . . . . .	—	—	—	+ . 2	—
Ch.	<i>Cladonia pyxidata</i> . . . . .	1 . 2	1 . 2	1 . 2	1 . 2	—
—	<i>Moose total</i> . . . . .	2 . 2	2 . 2	2 . 3	1 . 2	+ . 2
	<b>Zufällige</b> . . . . .	3	1	(1)	4	3



im Gebiet zusammen und läßt vermuten, daß bei größerem Vergleichsmaterial sich mehrere andere Gesellschaften verschiedener Wertigkeit unterscheiden ließen. Käme das zum gleichen Verband gehörende *Luzuletum spadiceae* (Braun-Blanquet 1926) in guter Ausbildung vor, so müßten z. B. wohl *Doronicum Clusii* und *Saxifraga Seguieri* entweder zu Verbandscharakterarten oder zu Charakterarten des *Luzuletums* werden. In bezug auf die normale charakteristische Artenverbindung erscheinen unsere Siedlungen sehr gut ausgeglichen, mit Ausnahme von Aufnahme 9, die eine Initialphase an der unteren Grenze der Assoziation darstellt.

Bevor wir auf die Assoziation und ihre Organisation näher eintreten, sei einiges über die wichtigsten Arten der charakteristischen Artenverbindung vorausgeschickt.

*Oxyria digyna* ist eine azidiphile bis neutrophile Rosettenpflanze, die hin und wieder auch auf kalkreichen Sedimenten und Tonschiefern auftritt (Karrenalp, Altenorenstock, Martinsmaad). Doch sucht sie sich dort lange schneebedeckte Standorte aus, wohin ihr nur wenige kalkliebende Konkurrenten folgen können. Im kalkarmen Schutt findet sie ihre besten Lebensbedingungen und bildet dort mächtige horstähnliche Büsche. Eng aneinandergedrückt stechen die einen *Caudex multiceps* bildenden Triebe aus der Schuttoberfläche hervor. Im Grobschutt und bei Verschüttung können auch wandertriebähnliche wurzelnde Sprosse entstehen. Dank der parallelen Zweigbündel übt *Oxyria* eine kräftige Stauwirkung aus. Neben den langlebigen Hauptwurzeln festigen und ernähren zahlreiche Adventivwurzeln die Pflanze. Die flugfähigen Früchte keimen sowohl an der Schuttoberfläche als auch in der Tiefe; von Braun-Blanquet (1913) ausgeführte Versuche ergaben bis 68 % Keimfähigkeit. Zu gutem Gedeihen verlangt die Art langdauernden Schneeschutz.

*Cerastium pedunculatum* bevorzugt, im Gegensatz zum Säuerling, feinerde- und sandreiche, ruhende Silikat-schuttböden. Die Art ist mit ihren dünnen, zerbrechlichen Stengeln nicht imstande, der Geröllbewegung zu widerstehen. Sie bildet nur sehr lockere Kissen, deren feine Kriechsprosse sich bewurzeln. Doch bleibt die Pfahlwurzel immer lange erhalten. *Cerastium pedunculatum* verlangt langdauernde Schneebedeckung und scheint unbedingt an die *Cerastium*-reiche Variante des *Oxyrietums* gebunden zu sein.

*Poa laxa*, eine ausgezeichnete Bewohnerin des kalkarmen Schuttes, besitzt viele ziemlich stark entwickelte Adventivwurzeln, die dem Stock auch im beweglichen Boden Halt verleihen. Die zu einem dichten Horst vereinigten Triebe können Feinschutt stauen. Doch entwickelt sich die Pflanze am besten da, wo sich zwischen ruhenden Blöcken und groben Trümmern größere Mengen wurzelbaren Bodens anhäufen. In feinerdearmem Grobschutt bleiben die Horste klein. *Poa laxa* ist ein häufiger Erstbesiedler unserer Verrukano-Schuttböden. Sie verlangt keine langdauernde winterliche Schneebedeckung, erträgt sie aber gegebenenfalls leicht. Sie ist Winterstehler (Braun-Blan-

quet 1913) und gehört zur Gruppe der horstbildenden Hemikryptophyten.

*Cerastium uniflorum*, eine passiv niederliegende Kriechstaude, besiedelt kalkarme Schuttböden jeder Art, erreicht aber auf feuchten, lange schneebedeckten und feinschuttreichen Standorten ihre mächtigste Entwicklung. Auf den Grobgeröllhalden unseres Gebietes fehlt sie meistens; dagegen kommt sie häufig auf fluvioglazialen Ablagerungen und Moränen vor. An ihm zusagenden Standorten bildet das einblütige Hornkraut dichte, oft halbquadratmetergroße Polster. Eine lange, tief absteigende, aber nicht sehr kräftige Senkwurzeldient der Fixierung. Die Sprosse können sich adventiv bewurzeln. Braun-Blanquet (1913) stellte für zweijährige Samen eine Keimfähigkeit von 32% fest. *Cerastium uniflorum* trägt zur Verminderung der Beweglichkeit des oft wasserdurchtränkten Schuttes erheblich bei. Nur ausnahmsweise geht die Pflanze auch auf Fels.

*Ranunculus glacialis* kommt im Untersuchungsgebiet nur spärlich vor. Er bewohnt in vereinzelt Individuen die lange schneebedeckten und wenig beweglichen Verrukano-Schuttböden. Er verankert sich mit ziemlich langen, etwas fleischigen und gleichmäßig mit unverzweigten Seitenwurzeln besetzten Adventivwurzeln. Diese scheinen mindestens zwei Jahre lang am Leben zu bleiben. Wir zählen die Art zu den rosettenbildenden Hemikryptophyten. Sie trägt kaum zur Festigung des Schuttes bei.

*Androsace alpina*, ebenfalls nicht sehr häufig, ist auf die Weiterentwicklung des *Oxyrietums* von geringem Einfluß, muß aber als gute Charakterart der Assoziation gelten. Seiner ganzen Organisation nach ist der Alpenmannsschild vor allem zur Besiedelung ruhender Schuttböden geeignet. In beweglichen Geröllhalden fehlt er; dagegen geht er wohl etwa auf Fels. Die vom Kopf der langlebigen Senkwurzel ausgehenden schwach verholzten Zweige können dichte Polster oder lockere Rasen bilden. Sie bewurzeln sich oft; der Alpenmannsschild ist also eine aktiv niederliegende Kriechstaude.

Auch *Doronicum Clusii* erlangt auf Verrukano-schutt nur geringe Verbreitung. Auf den schwach sauren Böden wird die Art oft durch das neutrophile *Doronicum grandiflorum* vertreten. Sie ist ein zu den Schuttstreckern zu zählender Rosettenhemikryptophyt. Außer auf Block- und wenig beweglichen Grob-schutthalden gedeiht die Pflanze auch etwa auf Fels. Sie besitzt einen fast aufrechten Erdstamm, der nicht so weit kriecht wie jener von *Doronicum grandiflorum*. Die zahlreichen Adventivwurzeln dauern mehrere Jahre aus. Nie sah ich *Doronicum Clusii* so große Büsche bilden wie seine Verwandte auf Kalkschutt.

*Saxifraga Seguieri* ist ein im *Oxyrietum* mit großer Stetigkeit auftretender Polster-Chamaephyt, den wir, außer auf Schutt, auch noch häufig auf Fels beobachten. Die Art kann für das *Oxyrietum* nur als gesellschaftshold bewertet werden. Wie *Saxifraga androsacea* auf Kalk trägt sie wesentlich zur Be-

rasung der kalkarmen Schuttböden bei. Auf wenig bewegtem, lange durchfeuchtetem Schutt bildet sie größere Flachpolster, unter denen sich viel Humus anhäuft. Auch dieser Steinbrech verlangt ausgiebige winterliche Schneebedeckung.

*Sieversia reptans* kann ebenfalls nur als bestandeshold bezeichnet werden; denn außer den kalkarmen Grob- und Feinschuttböden besiedelt sie auch den Fels und ausnahmsweise feinerdereichen, etwas tonigen Kalkschutt. Immer aber sind ihre Standorte lange feucht und im Winter schneebedeckt. Dank der sehr kräftigen Vermehrung durch weitkriechende oberirdische Ausläufer und flugfähige Samen kann die Art auch relativ ungünstige Standorte besiedeln. Sie ist ein ausläufertreibender Rosettenhemikryptophyt.

*Saxifraga aspera* ssp. *bryoides* gehört zu den besiedelungstüchtigsten Arten des *Oxyrietums*. Sie fürchtet auch schneefrei geblasene Standorte nicht und stellt nur geringe Anforderungen an die Wasserversorgung. Die oft quadratmetergroßen Rasen dieses Polsterchamaephyten sind kräftige Humusbildner und ausgezeichnete Keimbeete für andere Arten.

Unter den steten Differentialarten und Begleitern verdienen besonders *Chrysanthemum alpinum*, *Poa alpina* und *Gnaphalium supinum* als wichtige Humusbildner Erwähnung. Sie gelangen alle auf lange durchfeuchtetem, im Winter schneebedecktem Feinschutt zur kräftigsten Entwicklung. *Poa alpina* stellt dabei sowohl an Schneeschutz wie an Bodenfeuchtigkeit geringe Ansprüche. Sie gedeiht auch an windoffenen Stellen. *Gnaphalium supinum*, *Cardamine alpina*, weniger auch *Chrysanthemum alpinum* weisen auf die nahe ökologische und floristische Verwandtschaft des *Oxyrietums* mit den *Salicetalia herbaceae* hin.

### Varianten.

Das *Oxyrietum digynae* kommt in den Glarneralpen in zwei Varianten vor, die durch den Besitz einer Reihe deutlicher Differentialarten scharf getrennt sind und als gut charakterisierte Subassoziationen bewertet werden müssen. Sie unterscheiden sich auch in ihren ökologischen Ansprüchen.

Das *Oxyrietum digynae cerastietosum* stellt die dem Typus des *Oxyrietums* entsprechende Variante dar, wie sie aus den Alpen schon beschrieben ist. Sie ist ausgezeichnet durch das stete Auftreten der meisten Charakterarten. Vier derselben kommen in die höchste Stetigkeitsklasse. *Oxyria digyna* ist meist nur spärlich und mit geringer Soziabilität vorhanden. *Cerastium pedunculatum*<sup>1)</sup> und *Cerastium uniflorum* dagegen finden in dieser Subassoziation ihre besten Lebensbedingungen. Selbst das sonst nicht häufige langstielige Hornkraut kann sich in größeren

<sup>1)</sup> Die Art gilt als ziemlich selten. Bei genauen soziologischen Untersuchungen dürfte sie aber häufiger zu finden sein; gewöhnlich wird sie wohl mit *C. uniflorum* verwechselt, von der sie jedoch schon durch ihre Wuchsform deutlich unterschieden ist (Rübel und Braun-Blanquet 1917).

Mengen einstellen. *Cerastium uniflorum* dominiert häufig. *Ranunculus glacialis* und *Androsace alpina* fand ich stets nur in dieser Variante der Gesellschaft.

Von den Differentialarten sind für die Subassoziation die polsterbildenden *Saxifraga bryoides*, *S. euezarata* und *Gentiana subacaulis* sowie *Cerastium cerastioides* und die neutrophil-basiphile *Arabis coerulea* charakteristisch. Auch die Flechten *Stereocaulon alpinum*, *Solorina crocea* und *Cetraria islandica* fand ich nie in der anderen Variante des *Oxyrietums*.

Die durchschnittliche Artenzahl unserer Siedelungen ist etwas höher als bei denen der folgenden Subassoziation; sie beträgt 27 und schwankt zwischen 21 und 37.

Für den Aspekt sind besonders die zahlreichen Polsterpflanzen maßgebend. Wie in kaum einer anderen Felsschuttgesellschaft tritt hier die flecken- und mosaikartige Verteilung hervor. Zwischen den großen Kissen der Hornkräuter und Steinbreche fehlen andere Arten fast vollständig oder sind in unauffälligen, kleinen Stöcken vorhanden. Gewöhnlich ist die Verteilung so, daß die Vegetation sich vor allem an die etwas trockeneren kleinen Erhebungen des Standortes hält, während in den oft kaum sichtbaren Mulden dazwischen nur spärliche Individuen eingesprenzt vorkommen. Hier finden sich meistens auch die einzelnen an das *Salicetum herbaceae* erinnernden Arten wie *Cerastium cerastioides*, *Salix herbacea*, *Sibbaldia procumbens*, *Poa vivipara*, *Sagina saginoides*, *Veronica alpina* sowie manche Moose und Flechten. Einigermaßen überraschend ist das mehrmalige Vorkommen der als kalkstet bekannten *Arabis coerulea* in unseren Aufnahmen. Sie findet hier dieselben physikalischen und lokal-klimatischen Bedingungen wie auf den sonst von ihr besiedelten Wuchsorten auf Kalkschutt. Dies mag im Verein mit der immer schwach sauren Reaktion der Verrukanoböden ihre Ansiedelung trotz des fehlenden Kalkes erlauben.

Die **Ökologie** des *Oxyrietum cerastietosum* zeigt zu der des *Arabidetum coeruleae* auf Kalk manche Analogie. In der Artenliste kommt dies aber nur sehr schwach zum Ausdruck. Von den insgesamt 66 Arten, welche die beiden Assoziationen besitzen, sind ihnen 15 gemeinsam, wobei allerdings die wenigen Zufälligen nicht berücksichtigt sind. Der Gemeinschaftskoeffizient (Jaccard 1901) der beiden Gesellschaften ist also 23 %. Diese Gemeinschaft erstreckt sich zudem fast ausschließlich auf die Begleiter, fast alles in der alpinen Stufe weit verbreitete Felsschuttbewohner, die für die Abgrenzung der Gesellschaften fast ohne Bedeutung sind. Von den Charakterarten des *Arabidions* ist im *Oxyrietum* einzig *Arabis coerulea* in 4 von 14 Aufnahmen vorhanden; *Oxyria* ist die einzige Charakterart des *Oxyrietums*, die ausnahmsweise auch ins *Arabidetum* übergeht.

Das *Oxyrietum cerastietosum* bewohnt ausschließlich die obere alpine Stufe. In der Grenzzone gegen die Nivalstufe hin sowie in dieser selbst fehlen im Gebiet geeignete Lokalitäten fast vollständig. Die Gesellschaft bevorzugt flache oder wenig ge-

neigte, ruhende oder nur schwach bewegliche Schuttböden. Die Vegetationszeit ist an solchen Standorten oft auf zwei bis drei Monate verkürzt. Dazu sind die flachen Böden manchmal während des ganzen Sommers dem Einfluß des Schmelzwassers ausgesetzt. In kleinen Mulden kann der Boden sogar etwas sumpfig werden. Hier gelangt dann allerdings das *Oxyrietum cerastietosum* nicht zur optimalen Entwicklung.

Der Nährstoffgehalt der Verrukano-Verwitterungsböden ist zweifellos recht groß (vgl. S. 160), so daß das *Oxyrietum* nicht durch Nährstoffarmut hervorragend bedingt sein kann, wie das Walter (1927) für die Felsschuttgesellschaften allgemein annimmt. Kalk fehlt in den wenigen untersuchten Böden immer fast vollständig; trotzdem reagieren sie nur sehr schwach sauer (pH 6,8—pH 6,1).

Die Subassoziatio n zeigt das folgende biologische Spektrum :

Therophyten . . . . .	1 = 2,3 %
Geophyten . . . . .	0 = 0 %
Hemikryptophyten . . . . .	22 = 51,2 %
Chamaephyten . . . . .	20 = 46,5 %
Phanerophyten . . . . .	0 = 0 %

Unter den sehr zahlreichen Chamaephyten erlangen besonders die Polsterpflanzen überragende Bedeutung. Das Verschwinden der Geophyten scheint für die *Androsacetalia* typisch zu sein und ergibt einen durchgreifenden Unterschied zwischen den beiden felsschuttbewohnenden Ordnungen der Alpen.

Da im Gebiet junge kalkarme Schuttböden fast vollständig fehlen, konnte ich keine Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen des *Oxyrietums* machen. Ich verweise hier auf die interessanten Ausführungen von J. Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) über die Pionierpflanzen am zurückweichenden Sesvennagletscher.

Einer Weiterentwicklung sind die meisten der von uns untersuchten Einzelbestände in absehbarer Zeit nicht fähig. Die Schneebedeckung ist von viel zu langer Dauer, als daß die Vegetation sich zu einem höher organisierten Rasen zusammenschließen könnte. Andererseits ist die Versauerung und Feinerdeanhäufung zur Entwicklung einer die lange Schneebedeckung ertragenden Assoziatio n der *Salicetalia herbaceae* nicht genügend weit fortgeschritten; vielleicht ist auch die sommerliche Bewässerung dafür nicht regelmäßig genug. In weitaus den meisten Fällen müssen also die beobachteten Gesellschaften als Dauergesellschaften beurteilt werden. Ist eine Weiterentwicklung möglich, so geht sie gegen das *Curvuletum* oder, an lange schneebedeckten Stellen, gegen das Schneetälchen hin.

Das *Oxyrietum luzuletosum spadiceae*, die zweite Subassoziatio n des *Oxyrietums*, wird in der Tabelle VI durch die Aufnahmen 9—15 dargestellt.

In ihrer floristischen Zusammensetzung ist die braunsimsenreiche Säuerlingsflur von der oben behandelten Subassoziatio n

deutlich verschieden. Von den Charakterarten fehlen ihr *Cerastium uniflorum* und *Androsace alpina* vollständig; *Cerastium pedunculatum* findet sich nur zufällig und spärlich in einer einzigen der sieben Aufnahmen, ebenso *Ranunculus glacialis*, dessen Vitalität zudem noch stark herabgesetzt ist. *Oxyria digyna* dagegen zeigt eine viel kräftigere Entwicklung und tritt nicht nur in größeren Mengen auf, sondern erlangt eine bedeutend stärkere Soziabilität, was auf günstigere Wuchsbedingungen schließen läßt. Auch *Doronicum Clusii* kommt etwas häufiger vor.

*Luzula spadicea* muß als wichtigste Differentialart der Subassoziation gerechnet werden, die in der Hornkrautvariante nur selten und zufällig erscheint. In der nach ihr benannten Gesellschaft dominiert sie dagegen meistens, und die braungrüne Tönung, die sie den von ihr bewohnten Halden verleiht, ist sehr auffällig. *Luzula spadicea* baut kräftige Horste und ist infolge ihrer starken vegetativen Vermehrung zur Besiedelung auch tätiger und lange schneebedeckter Halden vorzüglich geeignet. Durch Stauung des beweglichen Schuttes gibt sie häufig Anlaß zur Terrassenbildung. Schließen ihre Stöcke immer dichter zusammen, und häuft sich immer mehr Feinerde an, so wird die ursprünglich eher aufbauende Art abbauend wirken, indem sie die eigentlichen Schuttpflanzen zum Verschwinden bringt. In ihren Horsten stehen auch die relativ zahlreichen Rasenpflanzen, die unter den Differentialarten angeführt sind, so *Cardamine alpina*, *Soldanella pusilla*, *Cirsium spinosissimum* und *Leontodon pyrenaicus*. *Luzula spadicea* selbst kann sich im geschlossenen Rasen sehr lange halten.

Bei den Begleitern der Subassoziation verdient vor allem das Fehlen oder spärliche Auftreten der feinerdeliebenden oder sehr lange Schneebedeckung verlangenden Arten Erwähnung, wie *Poa alpina*, *Sagina saginoides*, *Cerastium cerastioides*, *Silene acaulis*, *Arabis coerulea* und *Saxifraga oppositifolia*.

Verwandtschaftlich ist die Gesellschaft zwischen das typische *Oxyrietum* und das *Luzuletum spadiceae* von Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) zu stellen. Sie zeigt mit beiden nahe floristische Beziehungen, ist aber, trotz des gelegentlichen Dominierens der braunen Simse, nicht identisch mit dem *Luzuletum spadiceae* Südost-Graubündens.

**Ökologie.** Das *Oxyrietum luzuletosum* bewohnt vor allem geneigte, mehr oder weniger bewegliche Geröllböden von etwa 2100 m an bis gegen 2500 m. Das höchstgelegene Fragment sah ich am Bifertengrat bei etwa 2600 m. Nord-, Nordost- und Nordwestlagen scheinen bevorzugt zu werden. Die Beweglichkeit der Verrukano-geröllhalden ist aber nie so groß wie die des Kalkgerölls gleicher Neigung. Die Feinerde ist darin reichlich und findet sich oft zwischen den Schuttbrocken schon an der Oberfläche. So sind sowohl Keimwie günstige Wuchsorte ziemlich häufig, was den meist relativ dichten Vegetationsschluß erklärt. Die Feinerde reagiert ebenfalls schwach sauer bis fast neutral; die gefundenen Werte liegen um pH 6,4—6,3. Etwas Karbonat kann gelegentlich vorhanden sein. Geringe Azidität und allfällige Spuren von Kalk

erklären das etwaige spärliche Auftreten von Kalkschuttpflanzen in den Siedelungen (*Doronicum grandiflorum*, *Thlaspi rotundifolium*, *Moehringia ciliata* und *Poa cenisia*).

Die Vegetationszeit des *Oxyrietum luzuletosum* ist trotz der geringen Höhenlage nur kurz. An den steilen Schattenhängen schmilzt die durch Rutschungen häufig noch vermehrte Schneeschicht erst spät weg. Auch in 2100 m Höhe kann kaum mit mehr als vier- bis fünfmonatiger Aperatur gerechnet werden. Die Wasserdurchtränkung der grobblockigen, gut drainierten Schuttmassen ist aber geringer als bei den von der Hornkraut-reichen Variante besiedelten Böden.

Wie das biologische Spektrum zeigt, treten in der Braunsimsenvariante die Chamaephyten stärker zurück als im *Oxyrietum cerastietosum*.

Therophyten . . . . .	1 = 2,6 %
Geophyten . . . . .	0 = 0 %
Hemikryptophyten . . . . .	24 = 63,2 %
Chamaephyten . . . . .	13 = 34,2 %
Phanerophyten . . . . .	0 = 0 %

Diese Verminderung erstreckt sich sowohl auf die Artenzahl als auch ganz besonders auf die Individuenmengen. Die Beweglichkeit des Bodens scheint für die hauptsächlich verschwundenen Polsterchamaephyten ungünstig zu sein. An ihre Stelle treten die festen Horste der Braunsimse.

Die Subassoziation ist oft als Dauergesellschaft zu bewerten. Findet eine Weiterentwicklung bei zunehmender Feinerdeanhäufung und Versauerung statt, so kann sich, unter Umgehung des *Salicion herbaceae*, eine Rasengesellschaft mit dominierender *Calamagrostis tenella* entwickeln, die weiterhin dem *Curvuletum* Platz macht.

### Verbreitung des *Oxyrietums*.

Außer im engeren Untersuchungsgebiet sah ich das *Oxyrietum* noch in guter Entwicklung im Val des Dix (Wallis), im Etlital (Uri), an der Bernina, im Nationalpark und endlich in der Adamellogruppe. Eine Aufnahme aus dieser letzten Gegend ist in der Tab. VI (Aufn. 8) mitgeteilt. Sie zeigt durch ihre übereinstimmende Zusammenstellung die gleichförmige Ausbildung der Gesellschaft in weit entfernten Teilen der Alpen.

Wenn wir in der Alpenkette von Westen nach Osten fortschreiten, so sind aus der Literatur folgende Vorkommnisse der Assoziation sichergestellt oder wahrscheinlich gemacht. Im Unterwallis scheint das *Oxyrietum*, wenn auch vielleicht verarmt, vorzukommen, wie aus der Tabelle bei Gams (1927, S. 423) hervorgeht. Aus den südlichen Walliser Alpen wird von Braun-Blanquet (B. und Thellung 1921) eine *Solorina crocea*-Fazies aus der Gegend von Zermatt beschrieben. Sie wechselt auf kiesigen Flächen mit „Polsterböden“ ab. In der Fazies treten hervor *Solorina crocea*, *Stereocaulon* cf. *alpinum*, *Androsace alpina*,

*Saxifraga Seguieri*, *Gentiana bavarica subacaulis*, *Ranunculus glacialis*.

Aus den Berneralpen beschreiben Lüdi (1921) und Frey (1922) das *Oxyrietum*. Auch für diese Gesellschaft hat Lüdi seine Charakterarten zu weit gefaßt. Wie sich die Assoziation im Lauterbrunnental genauer zusammensetzt, wissen wir nicht, da keine Übersichtstabellen angeführt sind. Viel eingehender bringt Frey die Gesellschaft aus der Grimselgegend zur Darstellung. Auch er ist dazu geführt worden, unter ähnlichen ökologischen Bedingungen, wie sie oben geschildert wurden, eine *Luzula spadicea*-reiche Variante und eine *Androsace alpina*-Subassoziation zu unterscheiden, deren floristische Zusammensetzung weitgehend mit derjenigen unserer Varianten übereinstimmt. Auf trockenen, wenig geneigten, früh ausapernden und verfestigten Schuttböden tritt eine *Senecio incanus*-Assoziation auf, die mit dem *Oxyrietum* verwandt ist.

Aus den Urneralpen sind wir durch E. Schmid (1923) ebenfalls über das Vorkommen des *Oxyrietums* unterrichtet; es breitet sich zwischen 2110 m und 3000 m aus. Auch im Urnerland läßt sich ein Unterschied zwischen der Vegetation von Grobschutt und derjenigen von Feinschutt machen, der etwa unsern beiden Varianten der Gesellschaft entsprechen dürfte.

Der Arbeit Jaeggli (1908) entnehmen wir folgende für das *Oxyrietum* wichtige Arten, die in den Schutthalden des Pizzo di Marmontana (2317 m) im Südtessin vorkommen: *Poa laxa*, *Luzula spadicea*, *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga bryoides* und *Chrysanthemum alpinum*. Im Val Onsernone muß nach der Liste bei Baer (1918) das *Oxyrietum* ebenfalls entwickelt sein.

Für Graubünden endlich ist das *Oxyrietum* von J. Braun-Blanquet (1918; 1926) aus dem Nationalpark in hervorragender Weise beschrieben worden. 1918 hatte er die Gesellschaft als *Androsacetum alpinae* beschrieben, 1926 aber den von Lüdi vorgeschlagenen Namen übernommen. Die Assoziation kommt auf geeigneten Unterlagen sicher in ganz Graubünden vor. Dies geht z. B. aus den Arbeiten von Brockmann-Jerosch (1907) über das Puschlav und Rübél (1912) über das Berninagebiet hervor.

Östlich der Schweiz werden die Angaben über das Vorkommen der Assoziation wieder spärlicher. Furrer (1914) gibt aus dem Bormiesischen eine typische Initialphase vom Monte Foscagno bei 2660 m mit *Agrostis rupestris*, *Cerastium pedunculatum*, *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga bryoides*, *S. oppositifolia*, *Sieversia reptans*, *Linaria alpina* und *Chrysanthemum alpinum*. Viel weiter im Osten erscheint eine der unseren verwandte, wenn nicht mit ihr identische Gesellschaft in den Lavanttaleralpen (Kärnten). Für deren alpine Gesteinsflur gibt Benz (1922) eine Anzahl Arten, die wir zur charakteristischen Artenverbindung des *Oxyrietums* rechnen, so *Poa laxa*, *Luzula spadicea*, *Cerastium uniflorum*, *Sedum alpestre*, *Saxifraga bryoides*, *Gentiana bavarica*, *Veronica alpina*, *Chrysanthemum alpinum*, *Doronicum Stiriacum*.

Dem *Oxyrietum* nahe verwandt ist die *Oxyria digyna-Saxifraga carpatica*-Assoziation der Tatra (Pawłowski, Sokolowski und Wallisch 1928). Sie ist in der Tatra auf Granitgeröllhalden und in Granitfelspspalten verbreitet. Einige ihrer Charakterarten gehören der charakteristischen Artenverbindung unseres *Oxyrietums* an. Außerdem besitzt sie aber eine Anzahl den Alpen fehlende Formen, die „in vollem Sinne als Charakterarten“ gelten können: *Arabis neglecta*, *Cochlearia pyrenaica* var. *Tatrae*, *Saxifraga carpatica*, *S. hieracifolia*. Braun-Blanquet (Zentralalpen und Tatra; Manuskript, 1929) schlägt vor, die Gesellschaft als *Arabis neglecta-Saxifraga carpatica*-Assoziation zu bezeichnen. Sie muß als dem alpinen *Oxyrietum* homologe Assoziation der Tatra betrachtet werden.

**Luzuletum spadiceae.** Nur anhangsweise sei hier einer Assoziation gedacht, die zu den *Androsacetalia* zu stellen ist, aber in den Glarneralpen nirgends in typischer Ausbildung als Anfangsgesellschaft aufzutreten scheint. Braun-Blanquet (B. und Jenny 1926) beschreibt das *Luzuletum spadiceae* aus dem Nationalpark. Organisatorisch ist es vor allem durch eine deutlich ausgeprägte Zweischichtigkeit gekennzeichnet. Es kann als Pionierassoziation auf lange schneebedeckten, feuchten Urgesteinsgeröllhalden auftreten oder auch nach dem *Oxyrietum* als Übergangsgesellschaft zum *Calamagrostidetum tenellae*.

Auch aus der alpinen Stufe der Tatra ist eine nahe verwandte Gesellschaft bekannt geworden (Szafer, Pawłowski und Kulczyński 1927; Pawłowski, Sokolowski und Wallisch 1928). Das *Luzuletum spadiceae tatricum* besiedelt dieselben Standorte wie die homologe Gesellschaft der Alpen. Es zeigt ebenfalls nahe Beziehungen zum Schneetälchen, zu dem es sich übrigens entwickeln kann. Meist ist es Dauergesellschaft. Von der alpinen Assoziation ist es durch das Auftreten endemischer Arten unterschieden.

Das *Allosoretum crispum*, eine dem Namen nach schon mehrfach erwähnte, aber nur mit fragmentarischen Listen belegte subalpine Gesellschaft, dürfte zu den *Androsacetalia* zu stellen sein. Es scheint dies aus den Angaben bei Baer (1918), Lüdi (1921), Schmid (1923) und Gams (1927) hervorzugehen. Frey (1922) ist der einzige, der die Gesellschaft näher beschreibt. Aber aus den Artenlisten kann nicht auf die Verwandtschaft seines *Allosoretums* mit den *Androsacetalia alpinae* geschlossen werden. Die Unklarheit der Abgrenzung dieser Assoziation ist ein deutlicher Beweis dafür, daß die Assoziationen nicht nach einer einzigen dominierenden Art unterschieden werden dürfen.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß die Ordnung der *Androsacetalia alpinae* in den Alpen mindestens östlich vom Mont Blanc bis hinunter nach Kärnten vorkommt. Die beiden von uns im engeren Untersuchungsgebiet unterschiedenen Varianten scheinen auch weiterhin in den Alpen auseinanderzuhalten sein. In der Tatra kommen homologe Assoziationen vor, die zu denselben Verbänden wie die alpinen Gesellschaften gehören.

## 7. Zusammenstellung der untersuchten Gesellschaften.

Die bis jetzt bekannt gewordenen felsschuttbewohnenden Assoziationen der mitteleuropäischen Gebirge gehören den zwei großen Ordnungen der *Thlaspectalia* und der *Androsacetalia* an, wie folgende Übersicht zeigen soll.

Ordnung	Verband	Assoziation
<i>Thlaspectalia</i> <i>rotundifolii</i> . . . . .	{ <i>Stipion</i> <sup>1)</sup> <i>calamagrostidis</i> . . . . .	{ <i>Stipetum calamagrostidis</i> <i>Erysimeto-Kentranthetum angustifolii</i>
		{ <i>Petasitetum paradoxi</i> <i>Avenetum montanae</i> <i>Dryopteridetum Villarsii</i> <i>Thlaspectum rotundifolii</i> <i>Oxyrieto-Papaveretum Burseri</i> <i>Leontidetum montani</i>
	{ <i>Thlaspeion</i> <i>rotundifolii</i> . . . . .	{ <i>Arabidetum coeruleae</i> <i>Saxifragetum perdurantis</i> <i>Salicetum retusae-reticulatae</i>
<i>Androsacetalia alpinae</i>	{ <i>Allosorion crispum</i> (?) . . . . .	{ <i>Allosoretum crispum</i> <sup>2)</sup>
	{ <i>Androsacion alpinae</i> . . . . .	{ <i>Oxyrietum digynae</i> <i>Arabideto-Saxifragetum carpaticeae</i> <i>Luzuletum spadiceae alp.</i> <i>Luzuletum spadiceae tatr.</i>

Die Ordnungen sind in homologen Assoziationen von der Tatra bis in die Westalpen und wahrscheinlich bis in die Pyrenäen verbreitet. Im Jura findet sich eine Gesellschaft des *Stipion calamagrostidis*; vielleicht ist dort auch das *Thlaspeion* mit einer subalpinen Assoziation vertreten.

Der floristischen Verwandtschaft der einzelnen Assoziationen entspricht auch hier wie in den Alpen der Südostschweiz (B r a u n - B l a n q u e t und J e n n y 1926) eine weitgehende Übereinstimmung der ökologischen Ansprüche. Dies geht aus den oben gegebenen Beschreibungen der Gesellschaften hervor und spiegelt sich auch einigermaßen in den biologischen Spektren, deren Zusammensetzung unten gegeben wird.

1) Da die Gesellschaften dieses Verbandes nur wenig bekannt sind, fassen wir Benennung und Einordnung des Stipions nur als provisorisch auf.

2) Die Assoziationsnatur dieser Gesellschaft ist unsicher.

Gesellschaft	Lebensformen				
	T.	G.	H.	Ch.	Ph.
<i>Stipetum calamagrostidis</i> . . . . .	3,5	11,9	42,5	28,5	13,6
<i>Petasitetum paradoxi</i> :					
normale . . . . .	1,6	12,5	53,1	31,2	1,6
<i>epilobietosum</i> . . . . .	2,0	11,8	58,8	25,4	2,0
<i>athamantetosum</i> . . . . .	2,5	15,4	51,3	30,8	—
<i>dryopteridetosum</i> . . . . .	—	16,1	58,1	22,6	3,2
<i>Thlaspectum rotundifolii</i> :					
normale . . . . .	2,1	10,4	56,2	31,3	—
<i>cerastiosum</i> . . . . .	—	5,3	36,8	57,9	—
<i>Leontidetum montani</i> :					
normale . . . . .	—	6,7	62,2	31,1	—
<i>cerastiosum</i> . . . . .	—	4,5	50,0	45,5	—
<i>Oxyrieto-Papaveretum Burseri</i> . . . . .	—	9,1	63,6	27,3	—
(P a w l o w s k i usw. 1927)					
<i>Arabidetum coeruleae</i> :					
normale . . . . .	2,6	2,6	69,2	25,5	—
<i>rumicosum</i> . . . . .	—	3,6	75,0	21,4	—
<i>Saxifragetum perdurantis</i> . . . . .	2,0	4,0	72,0	22,0	—
(P a w l o w s k i usw. 1927)					
<i>Arabideto-Saxifragetum carpaticeae</i> . . . . .	—	7,2	72,5	20,3	—
(s. S. 254)					
<i>Oxyrietum digynae</i> :					
<i>cerastietosum</i> . . . . .	2,2	—	57,8	40,6	—
<i>luzuletosum</i> . . . . .	2,6	—	64,1	33,1	—
<i>Luzuletum spadiceae alpinum</i> . . . . .	—	4,4	73,9	21,7	—
<i>Luzuletum spadiceae tatricum</i> . . . . .	—	3,3	90,0	6,7	—

Die Übersicht über die biologischen Spektren der Schuttgesellschaften zeigt deutlich die geringe Verbreitung der Einjährigen und der Bäume auf den labilen Böden. Ebenso ist die alle Pflanzengesellschaften umfassende Abnahme dieser Lebensformen mit zunehmender Meereshöhe klar ersichtlich. Die für die Geophyten gefundenen Werte geben Anlaß zu einer interessanten Feststellung. Während auf den labilen, feinerdearmen und relativ trockenen Böden des *Thlaspeion* diese Gruppe immer ziemlich stark vertreten ist, nimmt ihre Bedeutung in den Gesellschaften des *Arabidion coeruleae* und des *Androsacion alpinae* stark ab. Die physikalischen Eigenschaften der Standorte dieser Gesellschaften sagen ihnen offenbar nicht zu. Die Geophytenzahl im *Arabideto-Saxifragetum* P a w l o w s k i s scheint damit in einem gewissen Widerspruch zu stehen. Zwei seiner Geophyten treten darin als kalkliebende Sippen wohl nur zufällig auf (*Cystopteris eufragilis* und *regia*), während ein dritter sich in einem Lokalbestand in einer Felsspalte angesiedelt hat (*Lloydia serotina*).

Auffallend ist auch, daß in den hornkrautreichen Varianten des *Thlaspectums*, des *Leontidetums* und des *Oxyrietums* die höchsten

Chamaephytenzahlen erreicht werden. Die Standorte dieser Gesellschaften stimmen in mehreren Beziehungen überein; sie sind feinerdreich, lange schneebedeckt, aber gut drainiert und von geringer Beweglichkeit.

Über Herkunft und Alter (Chronologie) der felsschuttbewohnenden Gesellschaften können wir uns aus der heutigen Verbreitung ihrer wichtigsten Arten ein Urteil bilden.

Für das *Stipetum calamagrostidis* deutet das Auftreten von mediterran-montanen Arten und die vorwiegend südeuropäische Verbreitung der wichtigsten Sippen darauf hin, daß die Gesellschaft erst in postglazialer Zeit von Süden her bis zu ihrer heutigen Grenze hat vordringen können. Während der Eiszeit hätte sich die Assoziation weder in den Nord- noch in den Zentralalpen behaupten können. Wohl aber vermochte sie sich in südeuropäischen Gebirgen und am Alpensüdfuß zu halten. Darauf scheint auch der vor allem im Süden verbreitete *Stipion*-Verband hinzuweisen.

Im Verband des *Thlaspeion* gehören weitaus die meisten Charakterarten der in den Alpen verbreiteten Gesellschaften der Alpenkette allein oder den zentraleuropäischen Gebirgen überhaupt an, wo sie schon präglazial verbreitet waren. Dies geht aus ihren Arealverhältnissen und ihrer phylogenetisch isolierten Stellung deutlich hervor. Nur *Poa cenisia*, *Petasites paradoxus*, *Arabis alpina* und *Cerastium latifolium* sind weiter verbreitet. Doch beruhen die meisten Angaben über außeralpines Vorkommen von *Poa cenisia* und *Petasites* auf Verwechslung mit anderen Arten (Braun-Blanquet, mündlich).

Auch für das *Arabidetum coeruleae* sind alle Charakterarten entweder rein alpin (3) oder auf die zentraleuropäischen Gebirge beschränkt (3).

*Petasitetum*, *Thlaspeetum* und *Arabidetum* müssen also wohl als alte, schon vor dem Diluvium im mitteleuropäischen Gebirgssystem verbreitete Gesellschaften angesehen werden. Ein Beweis dafür scheinen auch die ausgesprochenen und sehr weitgehenden Anpassungen der Geröllbewohner an die extremen Standortbedingungen zu sein.

Für das *Oxyrietum digynae* stehen die Verhältnisse insofern etwas anders, als neben rein alpinen (*Androsace alpina* und *Saxifraga Seguieri*), sowie in zentraleuropäischen Gebirgen allgemein und weit verbreiteten Arten (*Cerastien*, *Sedum alpestre*, *Saxifraga aspera*, *Sieversia reptans*, *Doronicum Clusii*, *Chrysanthemum alpinum*) auch Pflanzen nördlicher Verbreitung ziemlich häufig auftreten (*Poa laxa*, *Luzula spadicca*, *Oxyria digyna*, *Ranunculus glacialis*, *Veronica alpina*). Das *Oxyrietum* dürfte wohl erst postglazial zu seiner heutigen Ausbildung und Verbreitung gekommen sein. Die meisten seiner Charakterarten sind auch viel weniger weitgehend differenziert und an den ungünstigen Standort angepaßt als diejenigen der *Thlaspeitalia*.

## Fünftes Kapitel.

# Die Sukzessionsverhältnisse der Felsschuttgesellschaften.

### 1. Allgemeines.

Die zu Beginn der Vegetationsentwicklung auftretenden Anfangsgesellschaften lassen im allgemeinen ein viel klareres Studium der Sukzessionserscheinungen zu als höher organisierte Übergangsgesellschaften. Dies gilt sowohl für die offene Vegetation des Felsschuttes, der Felsen und Dünen als auch für die Verlandungs-serien.

Die allmähliche Berasung und Bewaldung der Schuttböden hat auch schon frühe Anlaß zu Untersuchungen über ihren Verlauf gegeben. Hier sei nur an die Ausführungen Gremblichs (1879) erinnert, der z. B. S. 17 schreibt: „Weiteren Beobachtungen gelang es auch, festzustellen, daß die Pflanzen, welche in der Bedeckung des Bodens einander ablösen, keine zufällige, regellose Gruppierung zeigen, sondern daß vielmehr gewisse Pflanzen ganz regelmäßig auf bestimmte, früher dagewesene folgen, und daher von den ersteren den letzteren der Boden bewohnbar gemacht wurde.“ In neuerer Zeit mehrten sich dann die Beobachtungen über die Vegetationsentwicklung auf Schuttböden. Ich weise nur hin auf die Arbeiten von Lüdi, Frey und Braun-Blanquet. Sogar du Rietz (1924), der sonst der ganzen Sukzessionsforschung sehr skeptisch gegenübersteht, kann sich der Einsicht nicht verschließen, daß auf den labilen Schuttböden eine Vegetationsentwicklung festzustellen ist.

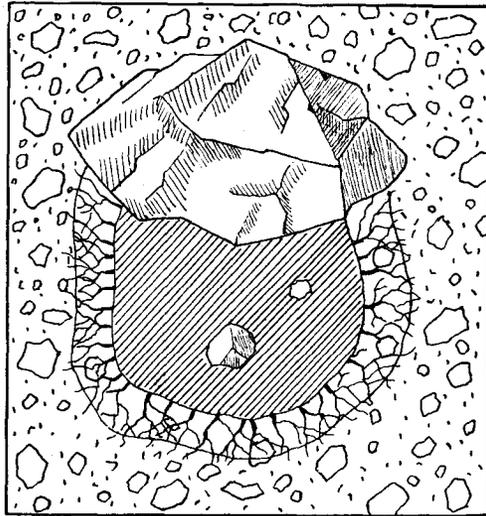
#### Dynamischer Wert der Arten.

Je nach ihrem Einfluß auf die Gesellschaftsentwicklung können aufbauende, erhaltende, neutrale und abbauende Arten einer Gesellschaft unterschieden werden.

In einem früheren Kapitel haben wir klargestellt, daß sich für die Felsschuttgesellschaften im allgemeinen weder wichtige soziologisch aufbauende (Pionier-) noch erhaltende Arten bezeichnen lassen. Für viele Arten muß dagegen von einem geomorphologisch aufbauenden Wert gesprochen werden, wenn sie stark festigend oder humusbildend wirken. Über die morphologischen Anpassungen dieser Arten sowie die allmähliche Entwicklung der Assoziationen wurde früher das Nötigste mitgeteilt. Wir können somit ohne weiteres zu den abbauenden Arten übergehen, die für die Weiterentwicklung der Schuttgesellschaften von einschneidender Bedeutung sind.

Ganz allgemein kann gesagt werden, daß alle die Arten für den Abbau der Schuttassoziationen wichtig sind, die die Geröllbewegung stark hemmen, Feinerde in reichem Maße sammeln oder durch ihren Zerfall hervorbringen, sowie diejenigen, welche

den Boden stark beschatten. Auf die Bedeutung der Schuttstauer, -decker und -überkriecher macht schon Schröter (1908, 1926) aufmerksam. Von den Lebensformen Raunkiaers stellen die folgenden Gruppen die wichtigsten abbauenden Arten: Horst- und rosettenbildende Hemikryptophyten (*Hemikryptophyta caespitosa* und *rosulata*), Polsterchamaephyten und Spaliersträucher (*Chamaephyta pulvinata* und *Ch. velantia*), Mikro-, Meso- und Megaphanerophyten. Es können dabei auch Arten abbauenden Wert erlangen, die für die Assoziation als Treue, Feste oder Stete von großer diagnostischer Bedeutung sind, wie *Stipa calamagrostis* und *Teucrium montanum* im *Stipetum*, *Petasites paradoxus* im *Petasitetum*, *Salix retusa* im *Salicetum retusae*, *Saxifraga androsacea* im *Arabidetum coeruleae*, *Saxifraga bryoides* und *Luzula spadicea* im *Oxyrietum*. Gewöhnlich handelt es sich aber um Begleiter geringer Stetigkeit. Die meisten der dynamisch wichtigen Arten ändern übrigens ihren bedingenden Wert im Laufe der Entwicklung der aufeinanderfolgenden Phasen der Gesellschaft, indem sie gegen die Terminalphasen zu immer stärker abbauend werden. Aber auch die äußeren edaphischen und lokalklimatischen Standortsfaktoren üben einen merkbaren Einfluß auf denselben aus. So kann ein und dieselbe Art in kühlen und feuchten Lagen viel mehr Humus bilden als in trockenen. Dies ist für die teppichbildenden Saxifragen im Gebiet der *Androsacetalia alpinae* deutlich zu beobachten. Wegen der stärkeren Durchnässung ist wohl auch in den stark geneigten *Oxyrietum luzuletosum*-Böden die Humusbildung viel bedeutender als in vielen schwächer geneigten Terminalphasen des *Thlaspeetums* mit zahlreichen Horstpflanzen. Ebenso geht in feuchten, lange schneebedeckten Pestwurzbeständen die Berasung viel rascher vor sich als in trockeneren und früher ausapernden. Typische Beispiele dafür sind die etwa gleich hoch gelegenen Einzelbestände dieser Gesellschaft im schattigen



 *Petasitetum*    
  *Salix retusa*  
 *Seslerieto-Semperviretum*

Fig. 22  
Zentrifugale Ausbreitung des *Seslerieto-Semperviretums* im *Petasitetum* der Plattenalp; *Salix retusa* als Rasenpionier.

Talkessel von Guppen und im sonnigen Bösbächital. Hier sind die Siedelungen noch sehr offen, während dort der Vegetationsteppich schon stark geschlossen ist.

Durch die Tätigkeit bodenfestigender und -bildender Gewächse wird die Ansiedlungsmöglichkeit neuer Arten bedeutend erhöht. Zahlreiche Pflanzen mit starker vegetativer Entwicklung stellen sich ein. Infolgedessen geht die Anhäufung von wurzelbarer, humoser Erde immer rascher vor sich. Der einsetzenden Konkurrenz sind die eigentlichen Schuttbewohner nicht mehr gewachsen, sie nehmen an Lebenskraft und Individuenzahl ab. Endlich verschwinden sie oder bleiben nur in ganz kleinen Stöcken von schwächlichem Aussehen als Zeugen der vergangenen Entwicklungsstadien der Vegetation erhalten. Nach und nach zerstören so die abbauenden Arten die offene Schuttassoziation. Zugleich aber besitzen sie für die Folgegesellschaft aufbauenden Wert; sie können für diese charakteristisch sein oder darin später nur eine untergeordnete Rolle spielen, ja in den Optimalphasen der Folgeassoziation fast gänzlich verschwinden.

Da ein und dasselbe Stadium der Vegetationsentwicklung für eine Gesellschaft als Terminal- und für die andere als Initialphase gewertet werden muß, so scheint es unangebracht, aus diesen Übergangsstadien neue Assoziationen zu machen, bloß weil darin eine vegetativ gut entwickelte Art dominiert, die aber für keine Gesellschaft großen Treuewert besitzt, und die nie von einer Gruppe charakteristischer Arten begleitet wird. Als solche Übergangsphase ohne Assoziationswert muß z. B. das *Dryadetum* von Lüdi (1928) gewertet werden.

### Gang der Entwicklung.

Die Ausbildung der auf die Schuttassoziationen folgenden Gesellschaften kann in einer bestimmten Siedelung zentrifugal oder zentripetal erfolgen. Bei zentrifugaler Entwicklung sehen wir die abbauenden Arten von einem oder mehreren im Innern der Siedelung gelegenen Punkten aus, an denen sie sich dank günstiger Bedingungen hatten festsetzen können, gegen deren Rand vordringen. Gleichsinnig entwickelt sich dann die Folgegesellschaft (siehe Fig. 22). Bei zentripetaler Ausbreitung dringen dagegen die Abbauer von den bereits überwachsenen Rändern der Siedelung gegen das Zentrum vor. Bei Geröllhalden kann das von der Seite, von der gefestigten Basis oder seltener auch vom feuchten, vor fallenden Steinen geschützten oberen Rande her erfolgen (siehe Fig. 23). Meist vereinigen sich übrigens die beiden Arten der Überwachsung bei ein und demselben Einzelbestand.

### Dauergesellschaften.

In sehr vielen Fällen sind nun aber die Felsschuttgesellschaften einer Weiterentwicklung in absehbarer Zeit überhaupt nicht fähig. Diese Dauergesellschaften können topographisch (edaphisch oder

lokalklimatisch) oder anthropogen bedingt sein. In tätigen Geröllhalden kommt z. B. die Gesellschaft kaum über ihre Initialphase hinaus. Jahrhunderte lang, so lange eben die Materialzufuhr anhält, bleibt sie auf der erlangten Entwicklungsstufe stehen. Die Ausbreitungstendenz der Vegetation steht im Gleichgewicht mit der zerstörenden Wirkung des Steinschlags. Trotzdem ist die Entwicklung aber nicht endgültig ausgeschlossen. Ändert sich der Weg der stürzenden Trümmer, so verfestigen sich die Schuttmassen nach und nach, und die geschlossene Vegetation wird davon Besitz ergreifen. Beispiele dieser Art sind im Gebiet recht zahlreich, besonders deutlich aber auf Vordersand. Neben heute noch tätigen, mächtigen Geröllkegeln liegen zur Ruhe gekommene. Die ersten tragen nur an ihrem unteren Ende einen spärlichen Waldanflug, während die letzten fast vollständig überwachsen sind (siehe Bild 1, Tafel II).

Lokalklimatisch bedingte Dauergesellschaften sind zahlreiche Einzelbestände aus den hochalpinen Verbänden des *Arabidion coeruleae* und des *Androsacion alpinae*. Infolge allzukurzer Vegetationszeit kann sich nur eine arten- und individuenarme, entwicklungsunfähige Vegetation ausbilden. Für eine Gesellschaft des *Salicion herbaceae* sind Feinerdemengen und Wasserstoffionen-Konzentration zu gering, und zur Ausbildung eines Gramineen oder Cyperacenrasens ist die Vegetationszeit zu kurz.

Durch Viehtritt sind viele Dauergesellschaften im Gebiet der Alpweiden bedingt. Es ist gewiß, daß sich bei Aufhören der Beweidung im Laufe der Zeit die Beweglichkeit der Böden verringern und eine geschlossene Vegetation einstellen würde, wenn auch erst nach Jahrzehnten.

#### Verkürzte Serien.

Endlich sei noch bemerkt, daß auch bei der Besiedelung des Felsschuttes die Vegetation sehr oft einen abgekürzten Weg einschlägt (Telescoped succession, Cowles 1911). In vielen Fällen werden die normalen Pionierassoziationen einfach übersprungen,

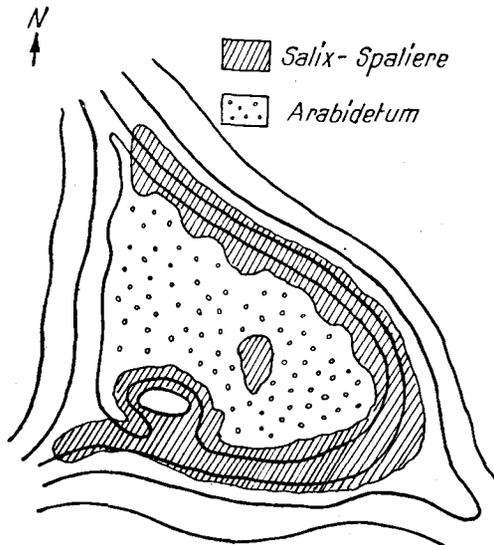


Fig. 23  
Zentripetales Eindringen von *Salix retusa* in das *Arabidum coeruleae* (Glärnisch 2200 m); Äquidistanz der Kurven 10 cm.

und die sonst als Folgestadien auftretenden Gesellschaften entwickeln sich als erste. Doch tritt dies immer nur auf ruhendem oder wenig beweglichem Schutt in Erscheinung, sowie bei großem Feindereichtum des Bodens.

In der montanen Stufe besiedeln besonders *Picea excelsa* und *Fraxinus excelsior* den fast vegetationsfreien Schutt; auf diesen Pionieren baut sich nach und nach ein fragmentarischer Fichtenwald oder ein Eschenbestand auf. In den subalpinen Geröllhalden tritt neben *Picea* auch etwa die Legföhre als Pionier des von ihr gebildeten Buschwaldes auf; *Rhododendron hirsutum* bildet da und dort auf Kalkgeröll einen Bestand, bevor sich eine Gesellschaft des *Petasitetums* ausgebildet hat. Ebenso begegnen wir *Juniperus nana* als Erstbesiedler des kalkarmen Blockschuttes. Auf alpinem Grobgeröll stellen sich oft Rasenpioniere ein und überkleiden dieses nach und nach mit einem dicht geschlossenen Teppich (*Sesleria coerulea*, *Carex firma*, *C. sempervirens* und *C. curvula*).

Folgendes Beispiel zeigt, wie auf feinem Kalkschutt einer Moräne auf ein Dryasstadium ein *Firmetum* folgt, ohne daß eine Schuttgesellschaft zu deutlicher Ausbildung gekommen wäre (Obersand, 2060 m; 20° Neigung, Boden fest verbacken).

Erstbesiedler *Dryas octopetala* und *Gypsophila repens*. In den Spalieren und Teppichen dieser Arten setzen sich *Saxifraga caesia*, *Sesleria coerulea*, *Agrostis alpina* und *Carex firma* fest. Die mineralische Feinerde zwischen den Spalieren enthält 95 % Karbonat; unter den Dryasspalieren ergibt eine 3 cm mächtige dunkelbraune Schicht 38,2 % Karbonat und 7,2 % Humus. Der Hang wird durch Terrassen gebrochen, und die Vegetation entwickelt sich gegen das *Firmetum*. 9 qm desselben enthalten folgende Arten:

<i>Carex firma</i> . . . . .	3.3	<i>Pedicularis verticillata</i> . . . . .	+ .2
<i>Dryas octopetala</i> . . . . .	3.3	<i>Oxytropis campestris</i> . . . . .	+ .2
<i>Agrostis alpina</i> . . . . .	1.2	<i>Selaginella selaginoides</i> . . . . .	+ .1
<i>Chamaeorchis alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Anthyllis vulneraria</i> . . . . .	+ .2
<i>Saxifraga caesia</i> . . . . .	1.2	<i>Thymus serpyllum</i> . . . . .	+ .2
<i>Leontopodium alpinum</i> . . . . .	1.1	<i>Tofieldia calyculata</i> . . . . .	1.2
<i>Aster alpinus</i> . . . . .	2.2	<i>Galium pumilum</i> . . . . .	+ .2
<i>Primula auricula</i> . . . . .	1.1	<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	+ .1
<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	+ .1	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	+ .1
<i>Carex capillaris</i> . . . . .	+ .2	<i>Gentiana Clusii</i> . . . . .	+ .2
<i>Hedysarum hedysaroides</i> . . . . .	1.1	<i>Festuca pumila</i> . . . . .	+ .2
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	2.2	<i>Parnassia palustris</i> . . . . .	+ .1
<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	1.1	<i>Silene acaulis</i> . . . . .	+ .2
<i>Arctostaphylos alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Phaca frigida</i> . . . . .	+ .1
<i>Androsace chamaejasme</i> . . . . .	+ .2	<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	+ .2
<i>Euphrasia calisburgensis</i> . . . . .	+ .1	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	+ .1

Eine Erdprobe unter *Carex firma* enthielt 28,7 % Karbonat und 31,4 % Humus.

Auf kalkarmem Schutt sind die Gesellschaften des *Salicion herbaceae* die häufigsten Pioniere dieser verkürzten Entwicklungsserien. Erstansiedler sind auf lange schneebedeckten Böden

neben *Polytrichum*- und *Pohlia*-Arten *Rumex nivalis*, *Salix herbacea*, *Cerastium cerastioides*, *Arenaria biflora*, *Saxifraga stellaris*, *Alchemilla pentaphyllea*. Für die Reihenfolge ihres Auftretens scheinen die Dauer der Schneebedeckung und die Intensität der Bewässerung von ausschlaggebender Bedeutung zu sein. An den am längsten vom Schmelzwasser durchtränkten Stellen siedeln sich Arten des *Salicion* an, während am Rande dieser Pionierbestände ein *Oxyrietum* oder bei geringem Kalkgehalt des Bodens ein *Arabidetum coeruleae* zu mehr oder weniger guter Entwicklung gelangen. Einige Beispiele sollen dies zeigen:

H a h n e n s t o c k; 2360 m. Verrukano mit sehr wenig Rötidolomit und Lochseitenkalk; flach südlich geneigte Mulde mit Feinschutt und sehr viel Feinerde; Dauer der Schneebedeckung gegen den inneren Teil der Mulde zunehmend. Vegetationsdichte steigt mit der Dauer der Aperaturzeit. In 8 aneinanderstoßenden Probeflächen von je 1 qm finden sich folgende Arten, wobei die Probefläche 1 die geringste Aperaturzeit, die Fläche 8 dagegen die längste hat<sup>1)</sup>.

	Probeflächen							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Vegetationsbedeckung in Prozent							
	1,5	1,2	3	5	8	15	50	95
<i>Arenaria ciliata</i> . . . . .	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	1	—	—	1	1	—	—	—
<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	16	13	40	100	100	80	1.2	+1.1
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	2	—	4	44	60	65	1.2	+1.1
<i>Cardamine alpina</i> . . . . .	2	1	2	25	34	22	+2	—
<i>Pohlia commutata</i> . . . . .	9	2	18	25	14	∞	2.2	1.2
<i>Sedum alpestre</i> . . . . .	—	—	—	1	3	4	—	—
<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	—	—	—	2	2	3	+2	+2
<i>Cladonia pyxidata</i> . . . . .	—	—	—	1	1	—	2.2	—
<i>Arenaria biflora</i> . . . . .	—	—	—	—	6	2	—	—
<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	2	+1	1.2
<i>Stereocaulon alpinum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	1.2	—
<i>Salix herbacea</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	3.4	5.5
<i>Polytrichum secangulare</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	1.2	2.3
<i>Luzula spadicca</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	2.2
<i>Carex curvula</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+2
<i>Alchemilla pentaphyllea</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+2
<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+1
<i>Peltigera venosa</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+2
<i>Cetraria islandica</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+1
<i>Anthelia Juratzkana</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	1.2

<sup>1)</sup> In den ersten sechs Probeflächen wurden die Individuen ausgezählt, in den beiden folgenden ihre Menge geschätzt.

Der innere Teil der Mulde ist etwas sumpfig und trägt auf einer Fläche von etwa 60 qm eine Vegetation, wie sie durch die ersten fünf Probeflächen dargestellt ist. Gegen den Ausfluß der Depression zu findet sich dann mit scharfem Übergang eine 0,8—1,5 m breite Zone mit dominierenden Moosen (Fläche 6), dann, wieder scharf abgeschnitten, der geschlossene *Salix herbacea*-Rasen (Flächen 7 und 8). Unter der Mulde, wo die größere Neigung den Abfluß des Wassers beschleunigt, hat sich ein geschlossener *Luzula spadicica*-Rasen entwickelt.

G u f e l s t o c k; 2340 m. Initialphase des *Salicion herbaceae*. Neigung 15°, nordexponierter Verrukanoschutt mit viel Feinerde (0 % Karbonat, 4,4 % Humus, pH 6,2), sehr lange schneebedeckt. Vegetation offen, 40—60 cm mittlerer Individuenabstand. In 50 qm:

<i>Arenaria biflora</i> . . . . .	1—2.2	<i>Cardamine alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	+ .2	<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	+ .1
<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	1.2	<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	+ .2
<i>Sedum alpestre</i> . . . . .	+ .1	<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	+ .1	<i>Luzula spadicica</i> . . . . .	+ .2
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .2	Moose . . . . .	1.2
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .1		

Bei Anhäufung von mehr Feinerde stellt sich eine Schneetälchenflora mit dominierenden *Luzula spadicica* und *Polytrichum sexangulare* ein. 30 qm einer zu 50 % bedeckten Siedelung haben folgende Zusammensetzung:

<i>Luzula spadicica</i> . . . . .	2.3	<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .2
<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	2.2	<i>Arenaria biflora</i> . . . . .	+ .2
<i>Polytrichum sexangulare</i> . . . . .	2.3	<i>Gentiana subacaulis</i> . . . . .	+ .2
<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	2.2	<i>Salix herbacea</i> . . . . .	+ .2
<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	2.1	<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	+ .1
<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	1.2	<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	+ .2
<i>Sibbaldia procumbens</i> . . . . .	+ .2	<i>Leontodon pyrenaicus</i> . . . . .	+ .2
<i>Cardamine alpina</i> . . . . .	+ .1		

Eine Bodenprobe aus der Wurzelzone von *Luzula spadicica* und *Chrysanthemum alpinum* ergab 8,9 % Humus und pH 6,0.

**Regression.** Nicht selten tritt in schon weit fortgeschrittenen Siedelungen der Schuttgesellschaften eine rückschreitende Entwicklung ein. Anlaß dazu gibt plötzliche Überführung mit größeren Mengen Schutt oder dann wieder in Bewegung geratender Ruhschutt. An Stelle der abbauenden, die Entwicklung gegen die geschlossene Vegetation fördernden Arten sehen wir wieder Pioniere des beweglichen Schuttes auftreten, wie folgendes Beispiel zeigen soll.

P i l a t u s, ob Heitertannli, 1800 m; ein 20° steiler, verfestigter Schuttkegel trägt auf 100 qm folgende Rasenpflanzen neben Schuttbewohnern: *Festuca pumila*, *F. commutata*, *Carex sempervirens*, *Ranunculus geraniifolius*, *Alchemilla Hoppeana*, *Anthyllis vulneraria*, *Pinguicula alpina*, *Myosotis alpestris*, *Veronica*

*aphylla*, *Pedicularis verticillata*, *Campanula Scheuchzeri*, *Bellidiastrum Micheli*.

Auf 8 m Länge hat sich ein Geröllstrom über den Schuttkegel ergossen. Darin ist eine Initialphase einer *Petasitetum-Thlaspectum*-Mischgesellschaft zur Ausbildung gelangt, in der Rasenpflanzen vollständig fehlen. *Thlaspi rotundifolium*, *Moehringia ciliata*, *Linaria alpina*, *Valeriana montana*, *Rumex scutatus*, *Poa cenisia* und *Hutchinsia alpina* sind die einzigen darin vorkommenden Arten.

Ähnliche Erscheinungen sind in größerem oder kleinerem Ausmaß fast in jeder tätigen oder beweglichen Geröllhalde festzustellen.

## 2. Die Weiterentwicklung der beschriebenen Felsschuttassoziationen.

Bei der Beschreibung der Weiterentwicklung der einzelnen Assoziationen halte ich es für vorteilhaft, vor allem die Endphasen der offenen Schuttgesellschaften und die Initialphasen der Folgeassoziationen näher zu verfolgen, sowie die Tätigkeit der abbauenden Arten klarzulegen. Bis jetzt wurden von den meisten Forschern größere Übersichten über den Sukzessionsverlauf schematisch dargestellt, während Einzelheiten zu Beginn dieser Entwicklung nicht eingehend untersucht wurden. Für die wichtigsten Formen der Weiterentwicklung sollen besonders typische Fälle dargestellt werden. Dabei dürfen wir aber nicht vergessen, daß nie zwei Entwicklungsserien genau gleich sind, sondern sich immer in gewissen, oft zufälligen Einzelheiten voneinander unterscheiden.

In verschiedenen Fällen habe ich mit der Vegetationsentwicklung auch zugleich die des Bodens zu verfolgen versucht und dabei manch interessantes Ergebnis erhalten.

### a) Die Weiterentwicklung des *Stipetum calamagrostidis*.

In der charakteristischen Artenverbindung der *Stipa calamagrostis*-Assoziation stehen vier Arten von bedeutendem abbauendem Wert, *Stipa calamagrostis*, *Sesleria coerulea*, *Brachypodium pinnatum* und *Teucrium montanum*. Andere dynamisch wichtige Arten, Begleiter und Zufällige, sind von großem Zeigerwert für die mögliche Weiterentwicklung der Einzelbestände. Hierzu gehören die Bäume und Sträucher *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Salix incana*, *S. appendiculata*, *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, dann Horstpflanzen wie *Sesleria coerulea*, *Molinia litoralis*, *Carex humilis* und die in unseren Aufnahmen fehlende *Calamagrostis varia*.

Je nach dem zufälligen und zeitlichen Auftreten der abbauenden Arten, je nach Lokalklima und Boden kann die Entwicklung zu ganz verschiedenen Folgegesellschaften vor sich gehen. Das in der vollständigen Entwicklungsserie auf das *Stipetum* folgende Stadium ist eine Rasengesellschaft. Diese entwickelt sich, manch-

mal unter Dazwischenschieben eines Gebüschstadiums, gegen den Wald hin. Nun ist aber in der montanen Stufe und vor allem in den ozeanischen Nordalpen die Kampfkraft des Waldes so groß, daß nur ausnahmsweise, vor allem unter menschlichem Einfluß, eine deutliche Rasengesellschaft zur Ausbildung kommt. Schon in die offenen Anfangsassoziationen dringen gewöhnlich Bäume und Sträucher ein, die dem Wald den Boden vorbereiten, so daß Rasen- und Gebüschstadium meist übersprungen werden.

### Entwicklung zum Rasen.

Die wenigen günstigen Lokalitäten, die den Übergang des *Stipetums* zu einer Rasengesellschaft verfolgen lassen, finden sich am Fuße des Wiggis, bei Netstal und in den Büttenen. Ein beginnendes Rasenstadium in den Büttenen zeigte in 50 qm folgende Zusammensetzung:

<i>Molinia litoralis</i> . . . . .	3.2	<i>Vincetoxicum officinale</i> . . . . .	+ .1
<i>Carex diversicolor</i> . . . . .	2.2	<i>Teucrium montanum</i> . . . . .	+ .2
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	3.2	<i>Buphtalmum salicifolium</i> . . . . .	+ .1
<i>Erica carnea</i> . . . . .	2.3	<i>Stipa calamagrostis</i> . . . . .	1.2
<i>Brachypodium pinnatum</i> . . . . .	+ .2	<i>Globularia cordifolia</i> . . . . .	+ .2
<i>Calamagrostis varia</i> . . . . .	+ .2	<i>Carduus defloratus</i> . . . . .	+ .1
<i>Polygala chamaebuxus</i> . . . . .	1.2	<i>Gymnadenia conopea</i> . . . . .	+ .1
<i>Teucrium chamaedrys</i> . . . . .	1.2	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> . . . . .	+ .1
<i>Anthericum ramosum</i> . . . . .	+ .1	<i>Lotus corniculatus</i> . . . . .	+ .1
<i>Brunella grandiflora</i> . . . . .	+ .2	<i>Galium asperum</i> . . . . .	+ .1
<i>Scabiosa columbaria</i> . . . . .	+ .1	<i>Campanula rotundifolia</i> . . . . .	+ .1
<i>Helianthemum vulgare</i> . . . . .	+ .2		

Im Rasen finden sich vereinzelt junge Pflanzen von *Picea excelsa*, *Acer pseudoplatanus*, *Ligustrum vulgare* und *Berberis vulgaris*, die auf ein baldiges Auftreten des Waldes hindeuten. Am Ostfuß des Wiggis werden solche Bestände, wenn sie etwas geschlossen sind, regelmäßig gemäht, wodurch die Keimlinge der Holzpflanzen vernichtet werden. Dafür kommen dann *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* neben *Sesleria* und *Molinia* zum Vorherrschen.

### Entwicklung zum Gebüsch.

Auch diese Gesellschaftsfolge ist im Linthtal nur selten festzustellen, dürfte dagegen, wie flüchtige Beobachtungen gezeigt haben, anderwärts doch weiter verbreitet sein. Auf etwas feuchten, feinerdereichen Schuttböden wird vor allem *Salix incana* von Bedeutung. Ob sich eine besondere Assoziation auf diese Pionierart aufbaut, ist nicht festgestellt. Man könnte an eine (verarmte) Variante des *Hippophaë-Salix incana*-Gebüsches (Koch 1926) denken. Die einzige hierher zu zählende Siedelung, die ich im Gebiet feststellen konnte, findet sich im Anschluß an das Beispiel 6 der Tabelle I, am Eingang ins Klöntal. Mit der dominierenden *Salix incana* treten folgende Sträucher und junge Bäume auf:

*Salix appendiculata*, *Viburnum lantana*, *Lonicera xylosteum*, *Corylus avellana*, *Acer pseudoplatanus*, *Cornus sanguinea*, *Fraxinus excelsior*, *Clematis vitalba*, *Betula verrucosa*, *Fagus sylvatica*, *Salix caprea* und *Picea excelsa*. In der Krautschicht stehen neben Geröllpflanzen und *Rubus*-Arten *Solanum dulcamara*, *Knautia sylvatica*, *Salvia glutinosa*, *Prenanthes purpurea*. Die Entwicklung schreitet dann direkt weiter zum Buchenwald.

Entwicklung zum Wald.

Treten im offenen *Stipetum* Waldbäume auf, so wirken sie infolge ihres starken Wurzelwerks als kräftige Schuttfestiger. Ihr Wachstum ist aber im beweglichen Schutt stark gehemmt; nur an begünstigten Stellen können sie sich voll entfalten, so z. B. am Fuße höherer Steilwände im Steinschlagschutz. Durch Beschattung und Anhäufung von Zersetzungsmaterial tragen sie dann zu rascher Veränderung des Standortes bei, so daß die Vegetation und besonders der Baumwuchs rasch dichter werden. Unter diesen Bedingungen kann sich unmittelbar eine hoch entwickelte Waldgesellschaft nach der offenen Anfangsassoziation einstellen, wie folgende Beispiele zeigen sollen.

1. Weißrisi, 600 m; in einem offenen *Stipa calamagrostis*-Bestand von ca. 100 qm sind folgende Arten vertreten:

<i>Stipa calamagrostis</i> . . . 2.3		<i>Picea excelsa</i> . . . . . 1.2
<i>Teucrium montanum</i> . . . 2.3		<i>Pinus silvestris</i> . . . . . 1.1
<i>Vincetoxicum officinale</i> . +.2		<i>Frangula alnus</i> . . . . . +.1
<i>Origanum vulgare</i> . . . +.2		<i>Ligustrum vulgare</i> . . . +.1
<i>Globularia cordifolia</i> . . +.3		<i>Clematis vitalba</i> . . . . +.2

Im Gefolge von Föhre und Fichte tritt die stark abbauende *Erica carnea* auf; nur ausnahmsweise ist sie schon vor den Bäumen vorhanden. Nun sind drei kräftig schuttfestigende und humusbildende Arten an der Arbeit: *Erica*, *Teucrium montanum*, *Globularia cordifolia*. Ihnen muß schließlich *Stipa calamagrostis* weichen, wie zahlreiche abgestorbene oder wenigstens stark mitgenommene Horste in den Holzspalieren zeigen. Welches die unmittelbaren Ursachen des Zurückgehens dieser Art sind, möge dahin gestellt bleiben, ob Alterung und damit verbundene Unfruchtbarkeit, Verhinderung des Aufkommens des Nachwuchses oder Erstickung infolge zu dichter Lagerung des Bodens. Jedenfalls kann das Vorhandensein der Leichen nicht anders gedeutet werden als durch die Annahme, daß ein *Stipa*-Stadium dem heutigen Zustand vorausgegangen ist. In der Strauch- und Krautschicht eines etwas geschlossenen Bestandes finden sich folgende Arten:

<i>Picea excelsa</i> . . . . . 1.2		<i>Rubus saxatilis</i> . . . . . +.1
<i>Molinia litoralis</i> . . . . +.2		<i>Fragaria vesca</i> . . . . . +.1
<i>Carex diversicolor</i> . . . +.2		<i>Lathyrus pratensis</i> . . . +.1
<i>C. humilis</i> . . . . . 1.2		<i>Geranium sanguineum</i> . +.1
<i>Thesium alpinum</i> . . . +.1		<i>Polygala chamaebuxus</i> . +.1
<i>Berberis vulgaris</i> . . . +.2		<i>Hypericum montanum</i> . +.1

<i>Helianthemum vulgare</i> . . . . .	+ .1	<i>Salvia glutinosa</i> . . . . .	+ .1
<i>Viola collina</i> . . . . .	+ .1	<i>Digitalis ambigua</i> . . . . .	+ .1
<i>Pimpinella major</i> . . . . .	+ .1	<i>Viburnum lantana</i> . . . . .	+ .2
<i>Erica carnea</i> . . . . .	1.3	<i>Campanula rotundifolia</i> . . . . .	+ .1

Daneben sind auch noch alle Arten des *Stipetums* vorhanden, ihre Vitalität ist aber stark herabgesetzt. Sie stehen vor allem im offenen Schutt zwischen den einzelnen *Erica*-Beständen.

2. Haltung gut, Mollis. Daß auf das *Stipetum* auch so gleich ein Laubwald folgen kann, ist in den Kalkgeröllhalden zwischen Netstal und Mollis zu beobachten.

In einem allerdings nur fragmentarischen Einzelbestand des *Stipetums* sind zahlreiche bis 60 cm hohe Eschen vorhanden. Steinschlag und Ziegenweide nehmen sie zwar stark mit, wie zerstörte Stämmchen zeigen. Der Abgang wird aber durch Anflug immer wieder gedeckt.

Näher am Fels hat sich in einer weniger exponierten Zone ein wohl 100 qm großer Bestand folgender Zusammensetzung entwickelt, in dem die Eschen bis 1 m hoch sind.

<i>Fraxinus excelsior</i> . . . . .	1.2	<i>Origanum vulgare</i> . . . . .	1.2
<i>Daucus carota</i> . . . . .	+ .1	<i>Vincetoxicum officinale</i> . . . . .	1.2
<i>Galium mollugo</i> . . . . .	+ .1	<i>Rumex scutatus</i> . . . . .	+ .2
<i>Silene vulgaris</i> . . . . .	+ .1	<i>Geranium Robertianum</i> . . . . .	+ .1
<i>Pimpinella major</i> . . . . .	+ .1	<i>Satureia vulgaris</i> . . . . .	+ .2
<i>Knautia silvatica</i> . . . . .	+ .1	<i>Medicago lupulina</i> . . . . .	+ .1
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> . . . . .	+ .1	<i>Dryopteris Robertiana</i> . . . . .	1.2
<i>Scabiosa columbaria</i> . . . . .	+ .1	<i>Galeopsis angustifolia</i> . . . . .	+ .1
<i>Fragaria vesca</i> . . . . .	+ .1	<i>Stipa calamagrostis</i> . . . . .	+ .2
<i>Mercurialis perennis</i> . . . . .	+ .2	<i>Calamagrostis varia</i> . . . . .	+ .2
<i>Sesleria coerules</i> . . . . .	+ .2	<i>Thalictrum aquilegiifol.</i> . . . . .	+ .1
<i>Polygala chamaebuxus</i> . . . . .	+ .2	<i>Valeriana tripteris</i> . . . . .	+ .2
<i>Galeopsis tetrahit</i> . . . . .	+ .1	<i>Polygonatum multiflorum</i> . . . . .	+ .1
<i>Ranunculus geraniifolius</i> . . . . .	+ .1	<i>Asplenium trichomanes</i> . . . . .	+ .2
Moose . . . . .	+ .2	<i>Arrhenaterum elatius</i> . . . . .	1.1

Noch näher am Fels, wo sowohl die geringe Beweglichkeit wie die bedeutende Feuchtigkeit den Pflanzen günstige Bedingungen schaffen, hat sich ein etwa 200 qm großer Reinbestand bis 6 m hoher Eschen ausgebildet. In der Strauchschicht desselben notierte ich *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Evonymus europaeus*, *Acer platanoides*, *Cornus sanguinea*, *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare* und *Taxus baccata*. In der Krautschicht herrschen vor *Origanum vulgare*, *Knautia silvatica*, *Pimpinella major*, *Asperula taurina*, *Geranium Robertianum*, *Urtica dioeca*, *Lamium maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Aegopodium podagraria*, *Brachypodium silvaticum*, *Salvia glutinosa*, *Cirsium oleraceum* und *Rubi div.* Über dem Geröll hat sich eine mehr als 5 cm mächtige humusreiche Feinerdeschicht gebildet.

3. Ähnlich, nur rascher als der natürliche Anflug, verändern im *Stipetum* ausgeführte Baumpflanzungen die Anfangsgesell-

schaft. So hat in der Weißrasi eine jüngere Pflanzung mit bis 3 m hohen Föhren folgende Zusammensetzung. Über dem terrassierten Kalkschutt hat sich viel humose Feinerde angesammelt.

Baumschicht.		<i>Teucrium montanum</i> . . .	2.3
<i>Pinus nigra</i> . . . . .	3.3	<i>Globularia cordifolia</i> . . .	1.3
<i>P. silvestris</i> . . . . .	2.3	<i>Vincetoxicum officinale</i> . . .	+ .2
Strauchschicht.		<i>Carduus defloratus</i> . . .	+ .2
<i>Picea excelsa</i> . . . . .	1.2	<i>Polygala chamaebuxus</i> . . .	+ .2
<i>Pinus silvestris</i> . . . . .	+ .2	<i>Molinia litoralis</i> . . . . .	+ .2
<i>Berberis vulgaris</i> . . . . .	+ .2	<i>Carex ornithopoda</i> . . . . .	+ .2
<i>Salix appendiculata</i> . . . . .	+ .2	<i>Hieracium murorum</i> . . . . .	+ .1
<i>Ligustrum vulgare</i> . . . . .	+ .2	<i>Teucrium chamaedrys</i> . . . . .	+ .2
<i>Fragula alnus</i> . . . . .	+ .1	<i>Thymus serpyllum</i> . . . . .	+ .2
<i>Sorbus aria</i> . . . . .	+ .1	<i>Brunella grandiflora</i> . . . . .	+ .2
<i>Salix incana</i> . . . . .	+ .1	<i>Anthericum ramosum</i> . . . . .	+ .1
<i>Viburnum lantana</i> . . . . .	+ .2	<i>Buphtalmum salicifolium</i> . . . . .	+ .2
Krautschicht.		<i>Scabiosa columbaria</i> . . . . .	+ .1
<i>Erica carnea</i> . . . . .	1.3	<i>Lotus corniculatus</i> . . . . .	+ .1
<i>Carex humilis</i> . . . . .	1.2	<i>Campanula rotundifolia</i> . . . . .	+ .1
<i>Stipa calamagrostis</i> . . . . .	2.2	<i>Carex diversicolor</i> . . . . .	+ .2
		<i>Carlina vulgaris</i> . . . . .	+ .1
		<i>Helleborine latifolia</i> . . . . .	+ .1

In einer älteren Pflanzung aus dem Jahre 1878<sup>1)</sup> mit dichter Rohhumusdecke treten unter dem Schwarzföhrenbestand die Stipetumarten ganz zurück. In der Krautschicht dominieren neben Moosen *Molinia litoralis*, *Carex humilis*, *Erica carnea* und die für Nadelwald charakteristische *Goodyera repens*. In der Strauchschicht herrscht *Picea excelsa* stark vor, was zeigt, daß auf das künstlich geschaffene Föhren- ein Fichtenstadium folgt, das sich dann zum Buchenwald als Klimaxgesellschaft weiter entwickeln wird.

4. Felsberg am Calanda. Das *Stipetum*, wie es durch Aufnahme 11 der Tabelle I dargestellt ist, geht unmittelbar über in den *Pinus silvestris*-Wald. Die Waldföhre keimt im etwas gefestigten Geröll und ist auch hier begleitet von *Erica carnea*, *Arctostaphylos uva ursi* und *Carex humilis*. Wiederum konnten in deren Spalieren tote Horste von *Stipa* festgestellt werden. Eine Initialphase des *Pinetums* mit vom Steinschlag arg hergenommenen Krüppeln von 1—2 m Höhe zeigt folgende Zusammensetzung:

<i>Pinus silvestris</i> . . . . .	1.1	<i>Berberis vulgaris</i> . . . . .	+ .1
<i>Amelanchier ovalis</i> . . . . .	+ .1	<i>Corylus avellana</i> . . . . .	+ .1
<i>Juniperus communis</i> . . . . .	1—2.2	<i>Arctostaphylos uva ursi</i> . . . . .	2.3—4
<i>Cotoneaster tomentosa</i> . . . . .	+ .1	<i>Erica carnea</i> . . . . .	3.3
<i>Salix appendiculata</i> . . . . .	+ .1	<i>Carex humilis</i> . . . . .	1.2
<i>Rhamnus saxatilis</i> . . . . .	+ .1	<i>Epipactis rubiginosa</i> . . . . .	+ .1

<sup>1)</sup> Nach freundlicher Mitteilung von Oberförster Oertli in Glarus.

<i>Vincetoxicum officinale</i> . . .	+ .1	<i>Buphtalmum salicifolium</i> + .2
<i>Stipa calamagrostis</i> . . .	+ .2	<i>Galium erectum</i> . . . . .
<i>Globularia cordifolia</i> . . .	+ .3	<i>Leontodon hispidus</i> . . .
<i>Teucrium montanum</i> . . .	+ .3	<i>Campanula rotundifolia</i> + .1

Siedelungen solcher Art entwickeln sich im Laufe der Zeit zum Föhrenwald, wie er seitlich der Geröllhalden in einer *Erica carnea*-reichen Variante ausgebildet ist. Sogar im geschlossenen Wald waren spärliche Reste der ehemaligen Pionierassoziation zu finden (Beobachtungen mit Dr. Braun-Blanquet).

### b) Die Weiterentwicklung des Petasitetum paradoxii.

Im *Petasitetum* sind eine ganze Anzahl wenigstens in den Terminalphasen stark abbauend wirkender Arten vorhanden. Die Rasenbildner *Sesleria coerulea*, *Calamagrostis varia*, *Carex ferruginea* und *C. sempervirens* verdienen mit den Spaliersträuchern *Salix retusa* und *Dryas octopetala* in erster Linie genannt zu werden, ferner einige Phanerophyten wie *Salix appendiculata*, *Pinus montana* und *Picea excelsa*.

Die Weiterentwicklung des *Petasitetums* führt zu drei bemerkenswerten Folgestadien, in denen entweder Rasen, Zwerggesträuch oder Gebüsch vorherrscht. Dabei folgen Rasen und Zwerggesträuch entsprechend der geringeren Kampfkraft des Waldes relativ viel häufiger auf die Pionierassoziation als in der montanen Stufe. Die drei Entwicklungsmöglichkeiten sollen an einigen Beispielen erläutert werden.

#### Entwicklung zum Rasen.

Die auf das *Petasitetum* folgenden Rasengesellschaften wechseln je nach der Höhenlage und je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standortes. An Stellen mit ausgiebiger Bodendurchfeuchtung kommt es zur Ausbildung eines Rostseggen-Rasens.

Guppenalp. Das *Petasitetum* (Aufn. 8, Tab. II) entwickelt sich am Rande des Lawinenschuttkegels zu einem *Caricetum ferrugineae*. Auf dem Schutt haben sich hellbraune, nach oben zu fast schwarze Feinerdemengen abgelagert. Die oberste Schicht enthält 8 % Karbonat und 38 % Humus bei einem pH von 6,9; die braune Schicht ergab 57,5 % Karbonat, 7,7 % Humus und pH 7,3, während für die Feinerde des offenen Schuttes 52,2 % Karbonat, 5,7 % Humus und pH 7,2 gefunden wurde. Im fast vollständig geschlossenen Rasen mit dominierender Rostsegge sind u. a. folgende Arten vertreten:

<i>Carex ferruginea</i>	<i>Trifolium pratense</i>
<i>Festuca pulchella</i>	<i>Trifolium badium</i>
<i>Phleum alpinum</i>	<i>Centaurea montana</i>
<i>Campanula rhomboidalis</i>	<i>Geranium silvaticum</i>
<i>Crepis blattarioides</i>	<i>Pedicularis foliosa</i>
<i>Geum urbanum</i>	<i>Anemone alpina</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	<i>Senecio doronicum</i>

An Stellen mit grobblockigem und feinerdereichem Ruh-schutt kann sich an Stelle des *Caricetum ferrugineae* eine Hoch-staudengesellschaft als Folgestadium des *Petasitetums* oder des verwandten *Dryopteridetum Villarsii* einstellen. Dahin gehört eine Terminalphase des *Petasitetums* der Brächalp, nahe der Traufzone der Felsen gelegen. In 20 qm eines offenen Rasenflecks, der dunkelbraune Feinerde in großen Mengen enthält und zu 50 % vegetationsbedeckt ist, finden sich folgende Arten:

<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	2.2	<i>Adenostyles alliariae</i> . . . . .	1.2
<i>Carex ferruginea</i> . . . . .	1.2	<i>Crepis blattarioides</i> . . . . .	2.2
<i>Phleum Michelii</i> . . . . .	+ .2	<i>Hypericum montanum</i> . . . . .	+ .2
<i>Festuca rubra</i> . . . . .	+ .2	<i>Heracleum montanum</i> . . . . .	+ .2
<i>Chaerophyllum Villarsii</i> . . . . .	2.2	<i>Aconitum napellus</i> . . . . .	+ .1
<i>Trollius europaeus</i> . . . . .	+ .1	<i>A. lycoctonum</i> . . . . .	1.2
<i>Pimpinella major</i> . . . . .	2.2	<i>Delphinium elatum</i> . . . . .	1.2
<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	1.2	<i>Knautia silvatica</i> . . . . .	+ .2
<i>Vicia sepium</i> . . . . .	1.2	<i>Anemone alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	+ .2	<i>Centaurea montana</i> . . . . .	+ .1
<i>Silene alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Geranium silvaticum</i> . . . . .	+ .1
<i>Trifolium badium</i> . . . . .	+ .1	<i>Lamium maculatum</i> . . . . .	+ .1
<i>Pedicularis foliosa</i> . . . . .	+ .1	<i>Rumex arifolius</i> . . . . .	+ .1
<i>Carduus defloratus</i> . . . . .	+ .2	<i>Adenostyles glabra</i> . . . . .	+ .2
<i>Ranunculus geraniifolius</i> . . . . .	+ .1	<i>Rumex scutatus</i> . . . . .	+ .2
<i>Valeriana montana</i> . . . . .	+ .2		

Die Siedelung zeigt in ihrer Zusammensetzung ein Gemisch von *Caricetum ferrugineae* und einer Gesellschaft des *Adenostylions*.

In trockeneren Geröllhalden kann sich in hochgelegenen Einzelbeständen unmittelbar ein *Seslerieto-Semperviretum* ausbilden, ohne daß ein Spalierstrauch-Stadium vorausgeht. Als erste Pioniere treten Blaugras und Horstsegge auf. Mit ihren kräftigen Horsten terrassieren sie den beweglichen Schutt. Die einzelnen Stöcke schließen sich seitlich immer enger zusammen, bis ein typischer Treppenrasen entstanden ist. In den schuttbedeckten Zwischenräumen können sich Arten des *Petasitetums* noch lange halten, während sich in den Rasenkomplexen die Begleiter des *Seslerieto-Semperviretums* einer nach dem anderen einstellen. Besonders in der *Athamanta cretensis*-Subassoziation spielt sich dieser Vorgang häufig ab.

Schildplanke. Im *Petasitetum* (Aufn. 23, Tab. II) siedelt sich unter Blöcken *Carex sempervirens* an. Auf kleinen Buckeln inmitten der Geröllhalde hat sich in Südlage folgende Initialphase des *Semperviretums* ausgebildet:

<i>Biscutella levigata</i> . . . . .	+ .1	<i>Galium pumilum</i> . . . . .	+ .1
<i>Thymus serpyllum</i> . . . . .	+ .1	<i>Phleum Michelii</i> . . . . .	+ .1
<i>Satureia alpina</i> . . . . .	+ .1-2	<i>Arabis hirsuta</i> . . . . .	+ .1
<i>Carduus defloratus</i> . . . . .	1.1-2	<i>Globularia nudicaulis</i> . . . . .	+ .2
<i>Valeriana montana</i> . . . . .	1.2	<i>Chrysanthemum leucan-</i>	
<i>Adenostyles glabra</i> . . . . .	+ .1	<i>themum</i> . . . . .	+ .1
<i>Senecio doronicum</i> . . . . .	1.1	<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	3.2

<i>Sesleria coerulea</i> . . . .	1.2	<i>Knautia silvatica</i> . . . .	1.1
<i>Scabiosa lucida</i> . . . .	+1	<i>Saxifraga aizoon</i> . . . .	+1
<i>Helianthemum grandifl.</i> . .	3.2	<i>Hippocrepis comosa</i> . . .	1.1
<i>Hieracium villosiceps</i> . .	1.1	<i>Thesium alpinum</i> . . . .	+1
<i>Ranunculus geraniifol.</i> . .	+1	<i>Gentiana Clusii</i> . . . .	+1
<i>Bupleurum ranunculoides</i> +.1			

Auch im tiefer gelegenen *Petasitetum* kann sich ein *Seslerieto-Semperviretum* unmittelbar an die Pioniergesellschaft anschließen. Doch finden sich dann schon in seinen Anfangsstadien vereinzelt Fichten oder Legföhren, die auf die Entwicklungstendenz des Rasens hinweisen. In je höherer Lage sich die Sukzession vollzieht, um so langsamer folgt der Wald auf die ihm den Boden vorbereitenden Übergangsgesellschaften.

### Entwicklung zum Zwerggesträuch.

Die in der subalpinen Stufe weit verbreiteten Spaliersträucher *Dryas octopetala* und *Salix retusa* sind sehr wichtige Rasen- und Waldpioniere. In etwas tieferen Lagen kann auch *Erica carnea* dem Wald den Boden vorbereiten.

Bösbächalp. Im *Petasitetum* (Aufn. 3, Tab. II) stellt sich *Erica carnea* in großen Mengen ein. Unter ihren Teppichen bildet sich eine dicke humusreiche Feinerdeschicht. Diese ist wohl 20 cm mächtig und von braunschwarzer Farbe. Sie ergab folgende Analysenwerte: 40,5 % Karbonat, 20,8 % Humus, pH 7,0; die untere, hellgefärbte und ebenfalls etwa 30 cm mächtige Feinerdeschicht enthielt 67,5 % Karbonat und 12,9 % Humus bei pH 7,2, während das offene *Petasitetum* 78,5 % Karbonat, 9,7 % Humus und pH 7,3 zeigte. Die fast geschlossene Vegetation hatte in 4 qm folgende Zusammensetzung:

<i>Petasites paradoxus</i> . . . .	2.2	<i>Bellidiastrum Michellii</i> . .	+1
<i>Valeriana montana</i> . . . .	+1	<i>Lotus corniculatus</i> . . . .	+1
<i>Coronilla vaginalis</i> . . . .	+2	<i>Buphtalmum salicifolium</i> +.1	
<i>Globularia nudicaulis</i> . . .	1.2	<i>Gentiana Clusii</i> . . . .	+1
<i>Euphrasia salisburgensis</i> +.2		<i>Cetraria islandica</i> . . . .	1.1
<i>Galium pumilum</i> . . . .	+1	<i>Leontodon hispidus</i> . . . .	+1
<i>Erica carnea</i> . . . .	4.3	<i>Chrysanthemum leucan-</i>	
<i>Globularia cordifolia</i> . . .	1.3	<i>themum</i> . . . . .	+1
<i>Helianthemum grandifl.</i> . .	+2	<i>Hippocrepis comosa</i> . . . .	+1
<i>Carex sempervirens</i> . . . .	+2	<i>Thymus serpyllum</i> . . . .	+2
<i>Sesleria coerulea</i> . . . .	+1	<i>Carlina acaulis</i> . . . .	+1
<i>Scabiosa lucida</i> . . . .	+1	<i>Ranunculus geraniifolius</i> +.1	
<i>Hieracium florentinum</i> . .	+1	<i>Polygala chamaebuxus</i> . .	+1
<i>Carduus defloratus</i> . . . .	+1	<i>Tortella tortuosa</i> . . . .	2.2
<i>Euphorbia cyparissias</i> . .	+1		

Außerhalb dieser Fläche findet sich häufig *Salix grandifolia*, die stellenweise im *Erica*-Bestand zusammen mit vereinzelt Fichten gut aufkommt.

Spanneggsee. Die Tabelle VII zeigt die Zusammensetzung von 15 aneinanderstoßenden Probeflächen von je 2 qm aus der Übergangszone zwischen einem *Petasitetum* und einem geschlossenen Dryasrasen. Während im offenen Petasitesbestand die humusarme Feinerde sich erst in der Tiefe findet, liegt unter den Dryasspalieren eine humusreiche dunkelbraune Schicht von etwa 3 cm Mächtigkeit. In den letzten Probeflächen läßt sich eine deutliche, wenn auch verarmte Initialphase des *Seslerieto-Semperviretum*s erkennen, für das die abbauenden Arten des *Petasitetum*s als aufbauende angesehen werden müssen.

In einem *Pinus prostrata*-Busch von etwa 30 qm, wie er sich auf das fragmentarische *Seslerieto-Semperviretum* aufbaut, bilden die folgenden Arten die Krautschicht: *Salix retusa*, *Rhododendron hirsutum*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium myrtillus*, *Sorbus aucuparia*, *Picea excelsa*, *Polygala chamaebuxus*, *Carex sempervirens*, *C. ferruginea*, *Sesleria coerulea*, *Petasites paradoxus*, *Globularia nudicaulis*, *Tofieldia calyculata*, *Pyrola secunda*, *Luzula silvatica*, *Homogyne alpina*, *Valeriana montana*, *Carlina acaulis*.

Anderwärts folgen in etwa derselben Höhenlage Büsche von *Salix appendiculata* und *S. Waldsteiniana* auf ähnliche Pionierbestände von *Dryas*, so z. B. auf Werben im Klöntal. In höheren Lagen ist dann die Entwicklung zum Rasen viel schärfer ausgeprägt. Mit *Dryas* gewinnt auch die in den tieferen Lagen eher zurücktretende *Salix retusa* an Bedeutung. Sie kann auch mit der Silberwurz zusammen den Kampf gegen das offene Geröll aufnehmen.

Obersand, 2020 m. Im offenen *Petasitetum* (Aufn. 16, Tab. II) siedelt sich schon frühe *Dryas* an und gewinnt rasch an Bedeutung. Unter ihren Spalieren bildet sich eine 3 cm mächtige Schicht dunkelbrauner Erde mit 18,2 % Karbonat, 17,3 % Humus. Die Feinerde unter *Petasites* im offenen Bestand enthielt 57,5 % Karbonat und 5,4 % Humus. 25 qm einer zu 90 % vegetationsbedeckten Fläche sind folgendermaßen zusammengesetzt:

<i>Petasites paradoxus</i> . . . +.2	<i>C. ornithopoda</i> . . . . +.2
<i>Gypsophila repens</i> . . . +.1	<i>Oxytropis montana</i> . . . 1.1
<i>Epilobium Fleischeri</i> . . +.2	<i>O. campestris</i> . . . . +.2
<i>Campanula cochleariifolia</i> +.1	<i>Euphrasia salisburgensis</i> +.1
<i>Dryas octopetala</i> . . . . 3.3	<i>Polygonum viviparum</i> . +.1
<i>Salix retusa</i> . . . . . 2.3	<i>Erigeron alpinus</i> . . . +.1
<i>S. reticulata</i> . . . . . +.3	<i>Bartsia alpina</i> . . . . +.1
<i>Carex firma</i> . . . . . 1.2	<i>Hieracium villosiceps</i> . . +.1
<i>Festuca pumila</i> . . . . +.2	<i>H. bifidum</i> . . . . . +.1
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . 1.2	<i>Tofieldia calyculata</i> . . 1.2
<i>Daphne striata</i> . . . . +.2	<i>Androsace chamaejasme</i> . +.1
<i>Anthyllis vulneraria</i> . . 1.2	<i>Gentiana campestris</i> . . +.1
<i>Bellidiastrum Micheli</i> . +.1	<i>Orchis globosus</i> . . . . +.1
<i>Carex sempervirens</i> . . . 2.2	Moose und Flechten . . . 2.2

Die zahlreichen Horste von *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* sowie die Begleitflora weisen deutlich auf ein kom-

Ta-  
Eindringen von Dryasspalieren in ein

In der Durchdringungszone wurden 15 aneinanderstoßende Probeflächen von je 2 m<sup>2</sup> aus-  
Im Petasitetum finden sich außerhalb der abgegrenzten Fläche nach folgende charakteristische

Probefläche	1	2	3	4	5
<i>Petasites paradoxus</i>	+ . 2	2 . 2	2 . 2	3 . 2	3 . 2
<i>Athamania cretensis</i>	2 . 2	2 . 2	2 . 2	2 . 2	2 . 2
<i>Silene f alpina</i>	+ . 2	+ . 2	1 . 2	+ . 2	—
<i>Valeriana montana</i>	1 . 2	2 . 2	2 . 2	1 . 2	+ . 2
<i>Chrysanthemum atratum</i>	1 . 2	1 . 2	+ . 2	1 . 2	1 . 2
<i>Thlaspi rotundifolium</i>	+ . 1	+ . 1	+ . 1	+ . 1	+ . 1
<i>Salix retusa</i>	1 . 2	—	—	—	—
<i>Hieracium bifidum</i>	+ . 1	—	—	+ . 1	+ . 1
<i>Ranunculus geraniifolius</i>	1 . 1	1 . 1	1 . 2	1 . 1	1 . 1
<i>Viola biflora</i>	+ . 1	—	—	—	—
<i>Coronilla vaginalis</i>	+ . 2	—	—	—	+ . 2
<i>Campanula cochleariifolia</i>	+ . 2	+ . 2	+ . 2	+ . 2	1 . 2
<i>Adenostyles glabra</i>	—	+ . 2	—	—	—
<i>Carduus defloratus</i>	—	—	+ . 2	2 . 2	1 . 2
<i>Sesleria coerulea</i>	—	—	+ . 2	2 . 2	1 . 2
<i>Scabiosa f lucida</i>	—	—	+ . 2	+ . 2	2 . 2
<i>Anthyllis f alpestris</i>	—	—	+ . 2	+ . 1	—
<i>Thymus serpyllum</i>	—	—	—	+ . 2	1 . 2
<i>Hippocrepis comosa</i>	—	—	—	+ . 2	+ . 2
<i>Linum catharticum</i>	—	—	—	+ . 1	+ . 1
<i>Biscutella levigata</i>	—	—	—	—	+ . 1
<i>Buphtalmum salicifolium</i>	—	—	—	—	+ . 2
<i>Carex sempervirens</i>	—	—	—	—	+ . 2
<i>Globularia cordifolia</i>	—	—	—	—	—
<i>Dryas octopetala</i>	—	—	—	—	—
<i>Gentiana germanica</i>	—	—	—	—	—
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	—	—	—	—	—
<i>Hieracium villosiceps</i>	—	—	—	—	—
<i>Tortella tortuosa</i>	—	—	—	—	—
<i>Bellidiastrum Michellii</i>	—	—	—	—	—
<i>Achemilla Hoppeana</i>	—	—	—	—	—
<i>Helleborine atropurpurea</i>	—	—	—	—	—
<i>Juniperus f nana</i>	—	—	—	—	—
<i>Hieracium florentinum</i>	—	—	—	—	—
<i>Crepis alpestris</i>	—	—	—	—	—
<i>Galium pumilum</i>	—	—	—	—	—
<i>Picea excelsa</i>	—	—	—	—	—
<i>Gentiana Clusii</i>	—	—	—	—	—
<i>Valeriana tripteris</i>	—	—	—	—	—
<i>Saxifraga aizoides</i>	—	—	—	—	—
<i>Saxifraga caesia</i>	—	—	—	—	—
<i>Soldanella alpina</i>	—	—	—	—	—
<i>Digitalis ambigua</i>	—	—	—	—	—
<i>Gentiana verna</i>	—	—	—	—	—
<i>Pinguicula alpina</i>	—	—	—	—	—
<i>Primula auricula</i>	—	—	—	—	—
<i>Polygala chamaebuxus</i>	—	—	—	—	—
<i>Selaginella selaginoides</i>	—	—	—	—	—
<i>Hylacomium splendens</i>	—	—	—	—	—
<i>Cladonia pyxidata</i>	—	—	—	—	—
<i>Cetraria islandica</i>	—	—	—	—	—
<i>Gypsophila repens</i>	—	—	—	—	—
<i>Androsace chamaejasme</i>	—	—	—	—	—
<i>Tofieldia calyculata</i>	—	—	—	—	—
<i>Thesium alpinum</i>	—	—	—	—	—
<i>Dicranum spec.</i>	—	—	—	—	—
<i>Saxifraga aizoon</i>	—	—	—	—	—
<i>Carex ornithopoda</i>	—	—	—	—	—
<i>Clendidium molluscum</i>	—	—	—	—	—
<i>Phyteuma orbiculare</i>	—	—	—	—	—
<i>Festuca rupicaprina</i>	—	—	—	—	—
<i>Oxytropis montana</i>	—	—	—	—	—
<i>Helianthemum alpestre</i>	—	—	—	—	—
<i>Poa alpina</i>	—	—	—	—	—
<i>Carex firma</i>	—	—	—	—	—
<i>Carlina acaulis</i>	—	—	—	—	—
<i>Polygala alpestris</i>	—	—	—	—	—



mendes *Semperviretum* hin, wie es an den nahen Hängen entwickelt ist.

Glärnischhütte. Auf das durch Aufnahme 9 der Tabelle II dargestellte *Petasitetum* folgt ein Abbaustadium mit den beiden Spaliersträuchern. In einem 4 qm großen Teppich von *Salix retusa* notiere ich:

<i>Salix retusa</i> . . . . .	5.5	<i>Galium helveticum</i> . . . . .	+ .1
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	2.2	<i>Petasites paradoxus</i> . . . . .	1.2
<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	1.2	<i>Gypsophila repens</i> . . . . .	+ .2
<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	1.2	<i>Athamanta cretensis</i> . . . . .	+ .1
<i>Arenaria ciliata</i> . . . . .	1.2	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Poa alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Silene alpina</i> . . . . .	+ .2
<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Sedum atratum</i> . . . . .	+ .1
<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	2.1	<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	+ .1

Durch die Tätigkeit des Spalierstrauches und der Glumiflorenhorste wird der Schutt terrassiert. In einem 30 qm großen Bestand mit 60 % Vegetationsbedeckung ist folgende Initialphase des *Seslerieto-Semperviretums* ausgebildet:

<i>Dryas octopetala</i> . . . . .	1.2	<i>Petasites paradoxus</i> . . . . .	+ .2
<i>Salix retusa</i> . . . . .	3.3	<i>Silene alpina</i> . . . . .	+ .2
<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	2.2	<i>Thymus serpyllum</i> . . . . .	+ .2
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	+ .2	<i>Satureia alpina</i> . . . . .	+ .2
<i>Festuca pumila</i> . . . . .	+ .2	<i>Galium pumilum</i> . . . . .	+ .2
<i>F. rupicaprina</i> . . . . .	1.2	<i>Campanula cochleariifolia</i>	+ .1
<i>Poa alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Athamanta cretensis</i> . . . . .	+ .1
<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	1.1	<i>Chrysanthemum atratum</i>	+ .1
<i>Hieracium glanduliferum</i>	+ .1	<i>Bellidiastrum Michellii</i> . . . . .	1.2
<i>Anthyllis alpestris</i> . . . . .	+ .2	<i>Cerastium alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Scabiosa lucida</i> . . . . .	+ .1	<i>Gentiana verna</i> . . . . .	+ .2
<i>Rhinantus subalpinus</i> . . . . .	+ .1	<i>Thesium alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Arenaria ciliata</i> . . . . .	+ .2	<i>Globularia nudicaulis</i> . . . . .	+ .2
<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	+ .2	<i>Ranunculus geraniifolius</i>	+ .1
<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	+ .2		

### Entwicklung zum Gebüsch.

Von den Gebüschern der subalpinen Stufe spielt als früher Besiedler des Felsschuttes einzig *Salix appendiculata* eine bedeutende Rolle. Die Weide ist im *Petasitetum* häufig und oft in großer Zahl zu finden, so auf der Bösbächialp, auf Vorder- sand und im Elmer Bergsturzgebiet (mit *S. incana*).

Vordersand. In 100 qm einer auf das *Petasitetum* (Aufn. 1, Tab. II) folgenden, fast geschlossenen Siedlung dominiert *Salix appendiculata*; sie setzt sich zusammen aus:

<i>Petasites paradoxus</i> . . . . .	1.2	<i>Athamanta cretensis</i> . . . . .	+ .1
<i>Buphtalmum salicifolium</i>	+ .2	<i>Carduus defloratus</i> . . . . .	+ .2
<i>Silene alpina</i> . . . . .	1.1	<i>Rumex scutatus</i> . . . . .	+ .1
<i>Campanula cochleariifolia</i>	+ .2	<i>Adenostyles glabra</i> . . . . .	+ .2
<i>Valeriana montana</i> . . . . .	1.2	<i>Salix appendiculata</i> . . . . .	3.2

<i>Acer pseudoplatanus</i> (Klg.) +.1	<i>Euphorbia cyparissias</i> . +.1
<i>Laserpitium latifolium</i> . +.2	<i>Cirsium acaule</i> . . . . +.1
<i>Calamagrostis varia</i> . . +.2	<i>Helleborine atropurpurea</i> +.1
<i>Rubus saxatilis</i> . . . +.1	<i>Alchemilla Hoppeana</i> . +.1
<i>Scabiosa columbaria</i> . . +.1	<i>Hieracium murorum</i> . . +.1
<i>Potentilla tormentilla</i> . . +.2	<i>Angelica silvestris</i> . . . +.2

In einem etwas älteren Bestand, an den vorigen anschließend, ergaben 100 qm die folgende Artenliste (Gebüsche 2—3 m hoch, Krautschicht offen):

Strauchschicht.

<i>Salix appendiculata</i> . . 3.3	<i>Rosa pendulina</i> . . . . +.2
<i>Betula verrucosa</i> . . . . 1.2	<i>Picea excelsa</i> . . . . . 1.2
<i>Acer pseudoplatanus</i> . . . 1.2	<i>Fagus sylvatica</i> . . . . . 1.2
<i>Lonicera xylosteum</i> . . . +.1	<i>Lonicera alpigena</i> . . . +.1

Krautschicht.

<i>Petasites paradoxus</i> . . 2.2	<i>Campanula trachelium</i> . +.1
<i>Dryopteris Robertiana</i> . +.2	<i>Scabiosa lucida</i> . . . . 1.1
<i>Valeriana montana</i> . . . +.2	<i>Geranium silvaticum</i> . . +.1
<i>Gypsophila repens</i> . . . +.2	<i>Phyteuma orbiculare</i> . . +.1
<i>Campanula cochleariifolia</i> +.2	<i>Listera ovata</i> . . . . . +.1
<i>Melampyrum silvaticum</i> . 2.1	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> . . . . . 2.2
<i>Geranium Robertianum</i> . +.1	<i>Cypripedium calceolus</i> . +.1
<i>Helleborine atropurpurea</i> 1.1	<i>Convallaria majalis</i> . . . 1.2
<i>Satureia alpina</i> . . . . +.2	<i>Alchemilla Hoppeana</i> . . 1.2
<i>Arenaria ciliata</i> . . . . +.2	<i>Carduus defloratus</i> . . . +.2
<i>Rubus saxatilis</i> . . . . +.1	<i>Parnassia palustris</i> . . . +.1
<i>Anthyllis vulneraria</i> . . +.2	<i>Gymnadenia conopsea</i> . . +.1
<i>Lotus corniculatus</i> . . . 1.2	<i>Erica carnea</i> . . . . . +.2
<i>Hieracium murorum</i> . . . +.1	<i>Tofieldia calyculata</i> . . +.1
<i>Fragaria vesca</i> . . . . . +.1	<i>Orchis maculatus</i> . . . . +.1
<i>Brachypodium silvaticum</i> 1.2	<i>Agrostis alba</i> . . . . . 2.2
<i>Helianthemum grandiflorum</i> 1.2	<i>Laserpitium latifolium</i> . +.1
<i>Adenostyles glabra</i> . . . +.2	<i>Dryas octopetala</i> . . . . 1.3
<i>Aconitum lycoctonum</i> . . +.1	<i>Knautia arvensis</i> . . . . 1.2
<i>Hippocrepis comosa</i> . . . +.2	<i>Molinia coerulea</i> . . . . 2.2
<i>Vincetoxicum officinale</i> . +.2	<i>Carex ferruginea</i> . . . . 2.2
<i>Thymus serpyllum</i> . . . +.2	<i>Buphtalmum salicifolium</i> 1.1
<i>Galium pumilum</i> . . . . +.1	<i>Euphorbia cyparissias</i> . +.1
<i>Polygala chamaebuxus</i> . . +.2	<i>Anthericum ramosum</i> . . +.2
<i>Veronica officinalis</i> . . +.1	
<i>Crepis blattarioides</i> . . . 1.2	

Fast alle Geröllpflanzen des Bestandes sind steril; sie halten sich nur dank ihrer vegetativen Vermehrung. Die Weiterentwicklung des Busches erfolgt gegen das hier bis 1500 m ansteigende *Fagetum*.

Weniger häufig entwickelt sich unmittelbar im feinschutt- und feinerdereichen *Petasitetum* ein Busch von *Rhododendron hirsutum*, so vor allem in schattigen Nordlagen. Am Saasberg setzt sich eine Siedelung mit 60 % Vegetationsbedeckung zusammen aus *Valeriana montana*, *Galium pumilum*, *Chrysanthemum atratum*, *Poa minor*, *Ranunculus geraniifolius*, *Asplenium viride*, *Bartsia alpina*, *Polygonum viviparum*, *Campanula Scheuchzeri*, *Hieracium bifidum*, *Saxifraga aizoides*, *Adenostyles glabra*, *Selaginella selaginoides*, *Salix Waldsteiniana*, *S. retusa*, *Rhododendron hirsutum*, *Viola biflora*, *Bellidiastrum Michellii*, *Carex ferruginea*, *Parnassia palustris*, *Homogyne alpina*, *Sesleria coerulea*, *Festuca rubra*, *F. pulchella*, *Soldanella alpina*, *Hylocomium triquetrum*, *H. splendens*, *Ctenidium molluscum*, *Dicranum spec.* und *Cladonia pyxidata*.

Noch seltener tritt in unserem feuchten Gebiet die Legföhre als erster Pionier einer Folgegesellschaft im *Petasitetum* auf. Gewöhnlich folgt sie erst auf ein Zwergstrauchstadium, in dem sich viel Feinerde angehäuft hat, und dessen Boden vollständig gefestigt ist. Im trockeneren Unterengadin sah ich die Art häufig beweglichen Kalkschutt besiedeln.

### c) Weiterentwicklung des *Thlaspeetum rotundifolii*.

Da sich in der Weiterentwicklung des *Thlaspeetums* und des *Leontidetum montani* keine Unterschiede erkennen lassen, werden die Sukzessionsvorgänge beider Gesellschaften zusammengezogen.

In der vom *Thlaspeetum* bewohnten alpinen Stufe kommen als Pioniere des Rasens nur die Spaliersträucher *Salix retusa* und *Dryas octopetala* und die Horstpflanzen *Sesleria coerulea*, *Festuca pumila*, *Carex sempervirens* und *C. firma* in Betracht.

#### Weiterentwicklung durch Spaliersträucher.

*Salix retusa* erlangt in der alpinen Stufe der niederschlagsreichen Glarneralpen eine viel größere Bedeutung als Rasenpionier als *Dryas octopetala*. Dadurch stehen die Sukzessionsvorgänge des Untersuchungsgebietes und wohl auch der übrigen nördlichen Kalkalpen in scharfem Gegensatz zu denen der Kalkschuttböden der trockenen Zentralalpen, wo *Dryas* viel häufiger und in viel größeren Mengen als Rasenpionier im *Thlaspeion* auftritt.

Das verschlungene Zweigwerk der beiden Spaliersträucher sammelt große Mengen humusreicher Feinerde, so daß sich darin leicht Rasenpflanzen ansiedeln können.

Becken, 2240 m. Im *Thlaspeetum* (Aufn. 17, Tab. III) siedelt sich *Salix retusa* vor allem im Bereich festigender Blöcke an. In der entstehenden ruhenden Schuttzone vergrößern sich ihre Spaliersträucher rasch. Deren floristische Zusammensetzung wechselt mit ihrem Alter und ihrer Größe.

Spalier von 0,25 qm: *Salix retusa*, *Festuca pumila*, *Polygonum viviparum*, *Achillea atrata*, *Poa minor*, *Hutchinsia alpina*; *Trisetum distichophyllum* (steril), *Festuca rupicaprina*.

Spalier von 0,75 qm: *Salix retusa*, *Sesleria coerulea*, *Festuca pumila*, *F. rupicaprina*, *Bartsia alpina*, *Polygonum viviparum*, *Poa minor*, *Hutchinsia alpina* und in reduzierten Exemplaren *Linaria alpina*, *Silene alpina*, *Thlaspi rotundifolium*, *Galium helveticum*.

Spalier von 4 qm: *Salix retusa*, *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Festuca rupicaprina*, *Polygonum viviparum*, *Ligusticum mutellina*, *Ranunculus geraniifolius*, *R. alpestris*, *Soldanella alpina*, *Veronica aphylla*, *Myosotis alpestris*, *Gentiana verna*, *Thymus serpyllum*, *Globularia nudicaulis*, *Androsace chamaejasme*, *Carex firma*, *Saxifraga moschata*, *Dryas octopetala*, *Alchemilla Hoppeana*, *Hutchinsia alpina*, *Galium helveticum*.

Nach und nach nehmen die Pionierflecke langgestreckte Form an; ihr ältester Teil liegt nahe dem obersten Rande. Dieser bleibt unter dem Einfluß der Schuttbewegung in einem offenen Stadium. Durch Zusammenschluß der Vegetationsflecke bildet sich eine ausgedehnte Initialphase des *Seslerieto-Semperviretum*s. 4 qm des treppig gestuften Rasens mit 75 % Vegetationsbedeckung setzen sich zusammen aus:

<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	3.2	<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2	<i>Gentiana campestris</i> . . .	+ .1
<i>Festuca rupicaprina</i> . . .	2.2	<i>Salix retusa</i> . . . . .	3.3
<i>F. pumila</i> . . . . .	1.2	<i>Silene acaulis</i> . . . . .	+ .3
<i>Carex sempervirens</i> . . .	3.3	<i>Veronica aphylla</i> . . . .	+ .1
<i>C. firma</i> . . . . .	2.2	<i>Myosotis alpestris</i> . . . .	+ .1
<i>Saxifraga aizoon</i> . . . .	+ .3	<i>Gentiana Clusii</i> . . . . .	+ .1
<i>Galium pumilum</i> . . . . .	1.1	<i>Euphrasia salisburgensis</i>	+ .1
<i>Ranunculus geraniifolius</i>	2.1	<i>Plantago alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Androsace chamaejasme</i> .	2.2	<i>Ligusticum mutellina</i> . . .	+ .1
<i>Polygonum viviparum</i> . . .	1.1	<i>Arenaria ciliata</i> . . . . .	+ .1
<i>Hieracium villosiceps</i> . .	+ .1	<i>Scabiosa lucida</i> . . . . .	+ .1
<i>Soldanella alpina</i> . . . .	1.1	<i>Sedum atratum</i> . . . . .	+ .1
<i>Ranunculus alpestris</i> . . .	2.1	<i>Draba aizoides</i> . . . . .	+ .2
<i>Thymus serpyllum</i> . . . .	+ .2	<i>Campanula Scheuchzeri</i> .	+ .1
<i>Hutchinsia alpina</i> . . . .	+ .1	<i>Gnaphalium Hoppeanum</i>	+ .2

Das Bodenprofil zeigt folgende Schichtung: 8 cm humusreiche, fast schwarze Feinerde mit einzelnen Gesteinssplittern (11 % Karbonat, 39,5 % Humus), darunter 10—15 cm mächtige, nach unten heller werdende Schicht mit zahlreichen Kalkbrocken, zu unterst mehr als 20 cm mächtige hellgraue Feinerde, die Lücken zwischen Schuttrümmern füllend. Die Feinerde des offenen *Thlaspectum*s enthielt 88 % Karbonat und 2,5 % Humus.

Wallenbachtal. Auf das *Thlaspectum* (Aufn. 14, Tab. III) folgt eine Terminalphase mit *Salix retusa*.

## Rasenfleck von 10 qm:

<i>Salix retusa</i> . . . . .	3.4	<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	+ .2
<i>Saxifraga moschata</i> . . . . .	2.2	<i>Veronica aphylla</i> . . . . .	+ .1
<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	2.1	<i>Festuca pumila</i> . . . . .	+ .2
<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	1.2	<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	+ .2
<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	1.2	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	+ .2
<i>Ranunculus geraniifolius</i> . . . . .	1.1	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	1.1
<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	1.1	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	+ .2	<i>Galium pumilum</i> . . . . .	+ .1
<i>Soldanella alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .2
<i>Gentiana verna</i> . . . . .	+ .2	Moose . . . . .	2.2

## Rasenfleck von 100 qm:

<i>Carex sempervirens</i> . . . . .	2.2	<i>Plantago montana</i> . . . . .	+ .2
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	1.2	<i>Soldanella alpina</i> . . . . .	1.1
<i>Festuca rupicaprina</i> . . . . .	2.2	<i>Thymus serpyllum</i> . . . . .	+ .2
<i>F. pumila</i> . . . . .	1.2	<i>Saxifraga moschata</i> . . . . .	+ .2
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2	<i>Euphrasia salisburgensis</i> . . . . .	+ .1
<i>Salix retusa</i> . . . . .	2.3	<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	+ .1
<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	2.1	<i>Galium pumilum</i> . . . . .	+ .1
<i>Silene acaulis</i> . . . . .	+ .1	<i>Achillea atrata</i> . . . . .	+ .1
<i>Androsace chamaejasme</i> . . . . .	2.1	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .2
<i>Ranunculus geraniifolius</i> . . . . .	+ .1	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Carex ornithopoda</i> . . . . .	+ .2	<i>Veronica aphylla</i> . . . . .	+ .2
<i>Gentiana verna</i> . . . . .	+ .1	<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	+ .1	<i>Bellidiastrum Micheli</i> . . . . .	+ .1
<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	+ .1	<i>Saxifraga aizoon</i> . . . . .	+ .2
<i>Gentiana Clusii</i> . . . . .	+ .1	Moose . . . . .	1.2

Unter diesem schon gut ausgeprägten *Seslerieto-Semperviretum* enthielt die Feinerde 12,1 % Karbonat und 43 % Humus, gegenüber 18,1 % Kalk und 3,6 % Humus in der Anfangsgesellschaft.

Neben der normalen Entwicklung, wo ein *Seslerieto-Semperviretum* auf das Spalierstrauchstadium folgt, kann auch da und dort, unter besonderen Bedingungen, eine *Festuca violacea-Trifolium Thalii-Gesellschaft* nach dem *Thlaspeetum* auftreten.

Weißmeilen. In das *Thlaspeetum* (Aufn. 20, Tab. III) dringt in breiter Front *Salix retusa* ein. In einem Bestand von 1 m Breite und 10 m Länge finden sich *Salix retusa*, *Achillea atrata*, *Chrysanthemum atratum*, *Hutchinsia alpina*, *Leontodon montanus*, *Rumex nivalis*, *Poa minor*, *Myosotis alpestris*, *Bartsia alpina*, *Veronica alpina*, *Polygonum viviparum*, *Poa vivipara*, *Festuca rupicaprina*, *F. pumila*, *Ranunculus alpestris*, *R. geraniifolius*, *Galium pumilum*, *Trifolium badium*, *T. Thalii*, *Gentiana verna*, *Cirsium spinosissimum*, *Pedicularis verticillata*, *Primula elatior*, *Scabiosa lucida*, *Campanula Scheuchzeri*.

Darauf baut sich dann folgender geschlossener Rasen auf, in dem *Festuca violacea* dominiert (4 qm).

<i>Festuca violacea</i> . . . .	3.3	<i>Ranunculus geraniiifolius</i>	2.2
<i>F. rupicaprina</i> . . . .	+ .2	<i>Polygonum viviparum</i> .	+ .1
<i>Phleum alpinum</i> . . . .	+ .2	<i>Homogyne alpina</i> . . .	1.1
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2	<i>Euphrasia minima</i> . . .	+ .1
<i>Festuca pumila</i> . . . .	+ .1	<i>Ligusticum mutellina</i> . .	1.1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+ .1	<i>Leontodon pyrenaicus</i> .	+ .1
<i>Carex sempervirens</i> . . .	1.2	<i>Gentiana campestris</i> . .	+ .1
<i>Trifolium Thalii</i> . . . .	2.2	<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Crepis aurea</i> . . . . .	1.1	<i>Plantago alpina</i> . . . .	+ .2
<i>Alchemilla vulgaris</i> . . .	+ .2	<i>Bellidiastrum Michellii</i> .	+ .1
<i>Plantago montana</i> . . . .	+ .1	<i>Salix retusa</i> . . . . .	2.2
<i>Soldanella alpina</i> . . . .	+ .1	<i>Chrysanthemum atratum</i>	+ .1

Der etwa 10 cm mächtige Boden gab folgende Analysenwerte: Kein Karbonat, 15,1 % Humus, pH 6,6, während in der Feinerde des *Thlaspectums* 11,5 % Karbonat und nur 1,2 % Humus von neutraler Reaktion (pH 7,1) gefunden worden waren.

*Dryas octopetala* fand ich nie als ersten Abbauer im *Thlaspectum*, wohl aber stellt sie sich im Gefolge von *Salix retusa* ein. Im Martinsmaad kann dann die Silberwurz die Oberhand gewinnen und sich rascher ausdehnen als *Salix*, so daß diese verdrängt wird. Im geschlossenen Dryasspalier häufen sich große Humusmengen an, während parallel dazu der Kalkgehalt abnimmt (20 % Humus und 14 % Karbonat gegenüber 3,9 % und 26,2 % in einem 10 qm großen Weidenspalier und 2,9 % und 27 % im *Thlaspectum*).

### Unmittelbare Entwicklung zum Rasen.

Besonders schön läßt sich das allmähliche Eindringen des Rasens ins *Thlaspectum* in den Geröllhalden am Gipfel des Vorderglärnisch verfolgen. Von unten her stoßen Rasenpioniere in das offene Geröll vor, in einzelnen Horsten zuerst, dann inselartig zusammengeschlossen und in großen Rasenzungen vor dem endgültigen Rasenschluß (vgl. Fig. 24). Als erster Vorläufer des Rasens ist hier besonders *Festuca pumila* erwähnenswert. Ihre dichten Horste bieten nicht nur dem beweglichen Geröll einen bedeutenden Widerstand, sondern sie ertragen sowohl lange winterliche Schneebedeckung als auch fast gänzliche Schneefreiheit. Gewöhnlich erst nach ihr treten hier *Sesleria coerulea*, *Carex firma*, *C. sempervirens* und *Dryas octopetala* auf. Einige besonders typische Vegetationsinseln sind in Fig. 25 skizziert.

Es ist deutlich sichtbar, wie *Festuca pumila* den anderen Arten als Stützpunkt für ihre Ausbreitung dient. Sie wird dann aber meist bald von ihren Satelliten durchwachsen und erstickt. Dem seitlichen Auswachsen und der Vergrößerung nach oben hin setzt das bewegliche Geröll Grenzen, so daß sich die Inseln nur nach unten hin ausbreiten können. Dabei zeichnet sich vor allem *Dryas* durch raschen und dichten Wuchs aus. Aber auch sie muß den Horsten von *Sesleria* und *Carex sempervirens* weichen. So

bildet sich mit einer Graminee als erstem Pionier ein *Seslerieto-Semperviretum* aus.

In einer 10 m langen und zwei Meter breiten Insel dominieren *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Carex firma* und *Dryas octopetala*. Daneben kommen vor *Leontodon hispidus*, *Nigritella nigra*, *Aster alpinus*, *Minuartia verna*, *Scabiosa lucida*, *Pedicularis verticillata*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus geraniifolius*, *Gen-*

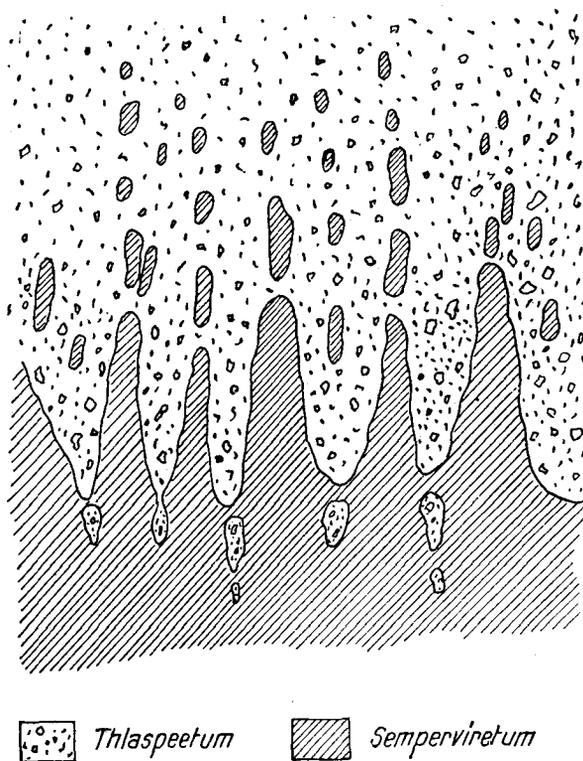


Fig. 24  
Eindringen des *Seslerieto-Semperviretums* in das *Thlaspeetum* am  
Vorderglärnisch.

*tiana Clusii*, *Hedysarum hedysaroides*, *Trifolium badium*, *Festuca pumila*, *Anthyllis alpestris*, *Lotus corniculatus*, *Ligusticum mutellina*, *Hieracium villosiceps*, *Bartsia alpina*, *Gymnadenia albida* und *Oxytropis montana*.

Ähnliche zum *Seslerieto-Semperviretum* führende *Festuca pumila*-Rasenstadien mit oder ohne *Dryas* sind im Untersuchungsgebiet häufig festzustellen. Dabei findet immer eine starke Anhäufung humusreicher Feinerde statt, die auch anspruchsvolleren Rasenpflanzen günstige Lebensbedingungen schafft. In einigen

anderen untersuchten Sukzessionsstadien, die hier nicht angeführt werden, da die floristischen Änderungen immer ungefähr dieselben

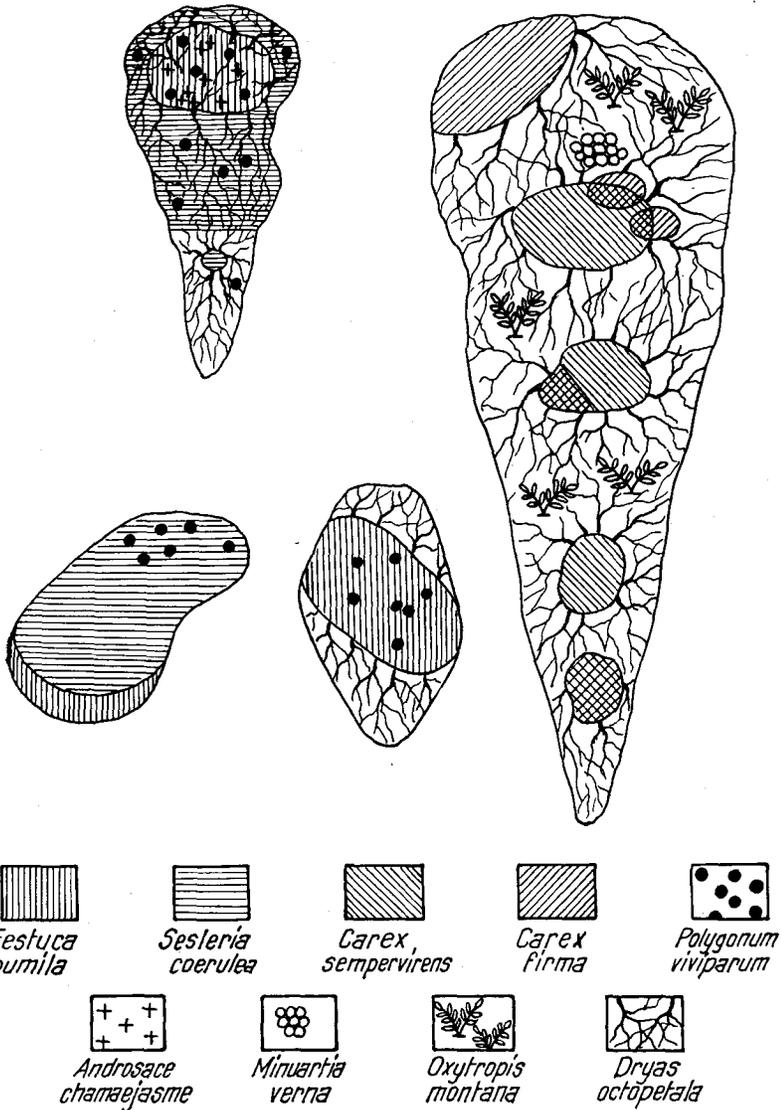


Fig. 25  
 Zusammensetzung einiger Pionierrasen-Inseln im *Thlaspectum* am Vorderglännsch; ca. 1:15.

bleiben, ergaben sich ähnliche Verschiebungen des Kalk- und Humusgehalts des Bodens, wie die in folgender Übersicht zusammengestellten Werte zeigen.

		Thlaspeetum		Folgestadium		
		Kalk %	Humus %	Kalk %	Humus %	Rasen von
Wallenbachtal . . . . .	1940 m	29,8	4,3	6,3	24,4	Sal. ret.
Tentiwang . . . . .	1980 m	29,0	10,6	23,0	16,4	Sal. ret.
Martinsmaad . . . . .	2050 m	26,0	—	17,2	—	Sal. ret.
Martinsmaad . . . . .	2120 m	27,0	2,9	14,0	20,0	Dryas
Gemsialpeli . . . . .	2120 m	67,8	8,9	4,9	11,1	S.-Semp.
Wallenbachtal . . . . .	2150 m	18,1	3,6	12,1	43,0	S.-Semp.
Beckenen . . . . .	2240 m	88,0	2,5	11,0	39,5	S.-Semp.
Weißmeilen . . . . .	2300 m	11,5	1,2	0	15,1	F. viol.
Röti . . . . .	2350 m	21,0	7,7	4,3	28,5	Sal. ret.

#### d) Weiterentwicklung des *Arabidetum coeruleae*.

Das *Arabidetum coeruleae* entwickelt sich in weitaus den meisten Fällen, wenn eine Weiterentwicklung überhaupt möglich ist, gegen das *Salicetum herbaceae* oder verwandte Gesellschaften. Nur unter günstigen Vegetationsbedingungen tritt ein *Festuca violacea-Trifolium Thalii*-Rasen als Folgestadium auf. Ausnahmsweise konnte sogar ein unmittelbarer Übergang ins *Elynetum* festgestellt werden.

#### Entwicklung zum Salicion-Schneetälchen.

Weiße meilen. Ein offenes *Arabidetum* (Aufn. 10, Tab. V) besiedelt einen Schneeboden mit reichlicher Feinerde (86,5 % Karbonat, 6,4 % Humus, pH 7,1). Darauf entwickelt sich durch die in Aufnahme 11 dargestellte Terminalphase ein geschlossener *Salix herbacea*-Rasen. Unter diesem liegt eine 10—15 cm mächtige, fast steinfreie Feinerdeschicht (0 % Karbonat, 9 % Humus, pH 6,8; Skelett 0,9 % Karbonat).

<i>Salix herbacea</i> . . . . .	4.4	<i>Saxifraga androsacea</i> . .	+ .1
<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	1.2	<i>Rumex nivalis</i> . . . . .	+ .1
<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	+ .1	<i>Minuartia verna</i> . . . . .	+ .1
<i>Carex nigra</i> . . . . .	+ .2	<i>Polygonum viviparum</i> . .	+ .1
<i>Ranunculus alpestris</i> . . . . .	1.1	<i>Polytrichum sexangulare</i> .	2.2
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2		

Altenorenstock. Bei 2500 m stellen sich auf kalkarmem Verwitterungsschutt der Bürgenschichten mit zehnmontiger Schneebedeckung als Erstbesiedler spärliche *Arabidetum*-Pflanzen ein. Auf einem Schneeboden mit reichlicher rotbrauner Verwitterungserde, die nur in den zwei obersten Zentimetern etwas dunkler gefärbt ist, liefern 16 qm eines Einzelbestandes folgende Artenliste:

<i>Arabis coerulea</i> . . . . .	+ .2	<i>Sagina saginoides</i> . . . . .	+ .1
<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Moehringia ciliata</i> . . . . .	+ .3
<i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . . .	+ .2	<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .2	<i>Thlaspi rotundifolium</i> . . . . .	+ .1
<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	+ .2	<i>Salix herbacea</i> . . . . .	+ .3
<i>Polytrichum juniperinum</i> . . . . .	1.2		

In einer etwa 150 cm breiten und 3 m langen Zone mit reichlicherer Feinerde ist die Vegetation am Rande des Schneebodens bedeutend dichter. Folgende Arten sind vor allem auf die inselartig aus dem Schutt aufragenden Humuspolster beschränkt:

<i>Arabis coerulea</i> . . . . .	+ .2	<i>Oxyria digyna</i> . . . . .	+ .2
<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	1.2	<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	+ .2
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2	<i>Saxifraga androsacea</i> . . . . .	+ .2
<i>Hutchinsia alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Alchemilla pentaphyllea</i> . . . . .	+ .2
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Sagina saginoides</i> . . . . .	+ .1	<i>Carex nigra</i> . . . . .	1.2
<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	1.2	<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	+ .2
<i>Moehringia ciliata</i> . . . . .	+ .2	<i>Salix herbacea</i> . . . . .	1.3
<i>Achillea atrata</i> . . . . .	+ .3	<i>Polytrichum juniperinum</i> . . . . .	2.2
<i>Salix serpyllifolia</i> . . . . .	+ .2		

Die rotbraune Verwitterungserde ist von einer 6 cm dicken, braunschwarzen Erdschicht bedeckt, die kalkfrei ist, aber 8,5 % leicht sauren Humus enthält (pH 6,3). Unter dem darauffolgenden geschlossenen *Salix herbacea*-Rasen zeigt sich folgendes Bodenprofil: 2 cm schwarze, steinlose Feinerde (kein Kalk, 9,4 % Humus, pH 6,2); 6 cm dicke, dunkelbraune Schicht, scharf abgegrenzt gegen 5 cm mächtige fast schwarze Erde, unter der sich der rotbraune Verwitterungsboden findet. Die Vegetation ergibt in 1 qm folgendes Bild:

<i>Salix herbacea</i> . . . . .	4.4	<i>Oxyria digyna</i> . . . . .	+ .2
<i>Polytrichum juniperinum</i> . . . . .	3.4	<i>Anthelia Juratzkana</i> . . . . .	2.2
<i>Alchemilla pentaphyllea</i> . . . . .	+ .2	<i>Luzula spadicea</i> . . . . .	+ .2
<i>Cardamine alpina</i> . . . . .	+ .2	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .2
<i>Arenaria biflora</i> . . . . .	1.2	<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .1
<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	1.2	<i>Sagina saginoides</i> . . . . .	1.1
<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	1.2	<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	+ .2

#### Entwicklung zum *Festuca violacea*-Rasen.

An Stellen mit langer Schneebedeckung, wo aber reichliche Kalkzufuhr eine rasche Versauerung verhindert, tritt besonders *Trifolium Thalii* als wichtiger Beraser im *Arabidetum* auf. Gewöhnlich stellt sich dann nach ihm *Festuca violacea* ein. Ein großer, fast reiner *Trifolium Thalii*-Bestand, der sich aus einem *Arabidetum* entwickelt hat, erfüllt die große Schuttfläche des Lauchbodens (2000 m) am Ortstock. Bei zunehmender Erhöhung des Bodens und Humusanreicherung folgt auf dieses Stadium

ein Mischrasen mit dominierenden *Festuca violacea*, *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens*.

Die verschiedenen Erdproben, die aus der offenen Pioniergesellschaft und den darauf folgenden Rasenstadien untersucht wurden, zeigten, daß immer mit dem Abbau des *Arabidetums* eine Abnahme des Kalkgehaltes und eine Zunahme der Humussubstanzen in den reicher werdenden Feinerdemengen parallel gehen. Gleichzeitig schreitet die Versauerung des Bodens vorwärts, wie folgende Übersicht zeigt:

		Arabidetum			Folgegesellschaft			
		Kalk	Hu-	pH	Kalk	Hu-	pH	Rasen von
		%	%		%	%		
Weißmeilen . . . . .	2200 m	86,5	6,4	7,1	0	9,6	6,8	Sal. herb.
Bifertenalpeli . . . . .	2260 m	8,7	9,1	7,2	Sp.	10,7	6,8	Sal. herb.
Röti . . . . .	2300 m	45,9	8,7	7,0	0,5	14,6	6,7	Sal. herb.
Altenorenstock . . . . .	2420 m	0	4,9	6,7	0	6,0	6,3	Sal. herb.
Altenorenstock . . . . .	2450 m	Sp.	5,9	6,5	0	9,4	6,2	Sal. herb.
Claridenhütte . . . . .	2500 m	0	2,4	6,3	0	11,9	5,8	Elyna

#### e) Weiterentwicklung des *Oxyrietum digynae*.

Unter den im *Oxyrietum* häufig und in Menge auftretenden Arten sind nur wenige kräftige Abbauer. Spaliersträucher fehlen auf Verrukanoschutt fast vollständig. *Salix retusa* erlangt hier nie die Bedeutung, die ihr im *Thlaspectum* zukommt. Andere kräftige Humusbildner sind *Luzula spadicea*, die polsterbildenden *Saxifragen*, *Cerastium uniflorum*, *Silene acaulis* und die Moose. Die Humusanhäufung ist gegenüber den Kalkschuttböden bedeutend verlangsamt. Damit hängt das häufige Auftreten des *Oxyrietum cerastietosum* als Dauergesellschaft zusammen. Selbst für das *Salicetum herbaceae* ist die Humusanreicherung häufig ungenügend. Dank der kräftigen Stauung des Gerölls und der reichlichen Humusbildung kommt dagegen das *Oxyrietum luzuletosum* öfter zur Weiterentwicklung; lokalklimatische und Feuchtigkeitsverhältnisse sind in dieser Variante ebenfalls günstiger. Die Entwicklung verläuft meist gegen den geschlossenen *Luzula spadicea*-Bestand.

H ü b s c h b o d e n. Das *Oxyrietum* (Aufn. 9, Tab. VI) geht am Rande des Lawinenschuttkegels in etwa 10 m breiter Zone in einen geschlossenen *Luzula spadicea*-Rasen über. Dieser, grau-grün und braun gescheckt, zeigt folgende Zusammensetzung (20 qm, 70 % vegetationsbedeckt):

<i>Luzula spadicea</i> . . . . .	4.5	<i>Doronicum grandiflorum</i>	+ .1
<i>Oxyria digyna</i> . . . . .	+ .2	<i>Epilobium alpinum</i> . . .	1.1
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Taraxacum alpinum</i> . . .	+ .1
<i>Saxifraga Seguieri</i> . . . . .	+ .2	<i>Arabis alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>S. aizoides</i> . . . . .	+ .2	<i>Hutchinsia alpina</i> . . . .	+ .2

<i>Rumex nivalis</i> . . . . .	+ .2	<i>Festuca commutata</i> . . . . .	+ .2
<i>Alchemilla coriacea</i> . . . . .	1.2	<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .2
<i>A. glaberrima</i> . . . . .	+ .1	<i>Phleum alpinum</i> . . . . .	+ .2
<i>Adenostyles Alliariae</i> . . . . .	+ .1	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	1.2
Moose . . . . .	2.2	<i>Leontodon pyrenaicus</i> . . . . .	+ .1
<i>Cladonia pyxidata</i> . . . . .	+ .2	<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	1.2
<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	1.1	<i>Ranunculus geraniifolius</i> . . . . .	+ .1
<i>Alchemilla pentaphyllea</i> . . . . .	+ .2	<i>Saxifraga stellaris</i> . . . . .	+ .2
<i>Cerastium cerastioides</i> . . . . .	+ .2	<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	+ .1
<i>Cardamine alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Sieversia montana</i> . . . . .	+ .1
<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	+ .2	<i>Gentiana verna</i> . . . . .	+ .1

Milchspülersee. Auf das *Oxyrietum* (Aufn. 13, Tab. VI) folgt ein Rasenstadium mit dominierender *Luzula spadicea*. Der Rasen breitet sich in der Geröllhalde zentrifugal aus. Er hat sich unter einem großen Felsblock zuerst festsetzen können, dringt aber schon weit in das seitlich und unterhalb des Blocks gelegene Geröll ein. Der Boden ist ziemlich tiefgründig. Er enthält 4,1 % Humus bei einem pH von 6,1, während der Boden des offenen *Oxyrietums* 1,1 % Humus und pH 6,3 ergab. 4 qm des fast geschlossenen Rasens sind zusammengesetzt aus:

<i>Luzula spadicea</i> . . . . .	4.3	<i>Sedum alpestre</i> . . . . .	+ .1
<i>Phleum alpinum</i> . . . . .	2.2	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Festuca violacea</i> . . . . .	1.2	<i>Taraxacum alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2	<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Leontodon pyrenaicus</i> . . . . .	+ .1	<i>Cirsium spinosissimum</i> . . . . .	+ .2
<i>Homogyne alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Gnaphalium supinum</i> . . . . .	+ .2
<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	1.1	<i>Ligusticum mutellina</i> . . . . .	1.2
<i>Potentilla aurea</i> . . . . .	+ .1	<i>Epilobium alpinum</i> . . . . .	+ .1
<i>Alchemilla coriacea</i> . . . . .	+ .1	<i>Sibbaldia procumbens</i> . . . . .	+ .1
<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	+ .1		

Daß auch die *Cerastium*-reiche Subassoziation bei nicht allzu großer Bodenfeuchtigkeit in einen *Luzula spadicea*-Rasen übergehen kann, ist am Beispiel eines Bestandes an der Nordseite des Kärfpfstocks zu sehen. Darin tritt in der Umgebung größerer Blöcke *Luzula* in dichten Horsten auf. Mit ihr zusammen finden sich *Festuca violacea*, *Agrostis tenella*, *Luzula spicata*, *Campanula Scheuchzeri*, *Soldanella pusilla*.

Ebenso folgt auf das *Oxyrietum* am Bifertengrat ein *Luzula*-Rasenstadium. Im stark terrassierten Geröll hat sich ein etwa 50 % des Bodens deckender Rasen folgender Zusammensetzung ausgebildet:

<i>Luzula spadicea</i> . . . . .	3.3	<i>Homogyne alpina</i> . . . . .	1.1
<i>Doronicum Clusii</i> . . . . .	+ .2	<i>Myosotis alpestris</i> . . . . .	1.1
<i>Chrysanthemum alpinum</i> . . . . .	+ .1	<i>Arabis alpina</i> . . . . .	+ .2
<i>Saxifraga Seguieri</i> . . . . .	+ .2	<i>Ligusticum simplex</i> . . . . .	1.2
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .1	<i>Leontodon pyrenaicus</i> . . . . .	1.1
<i>Poa laxa</i> . . . . .	+ .1	<i>Campanula Scheuchzeri</i> . . . . .	+ .1
<i>Oxyria digyna</i> . . . . .	+ .1	<i>Lloydia serotina</i> . . . . .	1.1
<i>Soldanella pusilla</i> . . . . .	1.1	<i>Salix herbacea</i> . . . . .	+ .2

<i>Alchemilla coriacea</i> . . .	+ .2	<i>Festuca violacea</i> . . . . .	+ .2
<i>Adenostyles alliariae</i> . .	+ .2	<i>Saxifraga bryoides</i> . . . .	+ .2
<i>Ranunculus geraniifolius</i>	+ .1	<i>Gentiana punctata</i> . . . .	+ .1
<i>Cardamine resedifolia</i> . .	+ .1	<i>Primula integrifolia</i> . . .	+ .2
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+ .1	<i>Bartsia alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Achillea nana</i> . . . . .	+ .1	<i>Peltigera aptosa</i> . . . . .	+ .2
<i>Salix retusa</i> . . . . .	+ .2	Moose . . . . .	1.2

Nur selten ist im Gebiet die unmittelbare Entwicklung des *Caricetum curvulae* als Folgegesellschaft des *Oxyrietums* zu beobachten.

K ä r p f s t o c k. Bei Anhäufung von großen Feinerdemengen schließen sich im früh schneefrei werdenden *Oxyrietum* (Aufn. 6, Tab. VI) die Arten immer näher zusammen. Zugleich erheben sie sich auf kleinen Feinerdeanhäufungen immer höher über das Schuttniveau. 4 qm eines zu 20 % vegetationsbedeckten Bestandes sind zusammengesetzt aus:

<i>Saxifraga Seguieri</i> . . . .	3.3	<i>Salix herbacea</i> . . . . .	+ .2
<i>Veronica alpina</i> . . . . .	1.2	<i>Primula integrifolia</i> . . .	1.2
<i>Ranunculus glacialis</i> . . .	+ .2	<i>Sibbaldia procumbens</i> . . .	+ .2
<i>Poa laxa</i> . . . . .	+ .2	<i>Gnaphalium supinum</i> . . .	+ .1
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	+ .1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	1.2
<i>Cerastium uniflorum</i> . . .	+ .2	<i>Anthelia Juratzkana</i> . . .	+ .2
<i>Silene acaulis</i> . . . . .	1.3	<i>Minuartia sedoides</i> . . . .	+ .2
<i>Ligusticum simplex</i> . . . .	+ .1	<i>Poa vivipara</i> . . . . .	1.2
<i>Luzula spicata</i> . . . . .	+ .2	<i>Phyteuma pedemontana</i> . .	+ .2
<i>Peltigera spec.</i> . . . . .	+ .2	<i>Cardamine resedifolia</i> . .	+ .1
<i>Euphrasia minima</i> . . . . .	+ .1	<i>Cladonia pyxidata</i> . . . .	+ .2

Eine bis zu 10 cm mächtige humusreiche (11,5 % Humus) Feinerdeschicht ist zu 40 % bedeckt von einem etwa 5 qm großen Folgestadium folgender Zusammensetzung:

<i>Carex curvula</i> . . . . .	3.3	<i>Agrostis rupestris</i> . . . . .	+ .2
<i>Androsace obtusifolia</i> . . .	1.2	<i>Salix herbacea</i> . . . . .	2.2
<i>Gentiana subacaulis</i> . . . .	+ .2	<i>Minuartia sedoides</i> . . . .	+ .2
<i>Ligusticum simplex</i> . . . .	+ .2	<i>Silene acaulis</i> . . . . .	1.2
<i>Euphrasia minima</i> . . . . .	+ .1	<i>Polygonum viviparum</i> . . .	+ .1
<i>Luzula spicata</i> . . . . .	1.2	<i>Saxifraga Seguieri</i> . . . .	2.2
<i>Phyteuma pedemontana</i> . . .	+ .2	<i>S. bryoides</i> . . . . .	2.2
<i>Poa vivipara</i> . . . . .	+ .1	<i>Veronica alpina</i> . . . . .	+ .1
<i>Lloydia serotina</i> . . . . .	+ .1	<i>Ranunculus glacialis</i> . . .	1.2
<i>Avena versicolor</i> . . . . .	+ .2	<i>Achillea nana</i> . . . . .	+ .2
<i>Vaccinium uliginosum</i> . . . .	+ .1	<i>Minuartia verna</i> . . . . .	+ .2
<i>Thamnolia vermicularis</i>	+ .2	<i>Myosotis alpestris</i> . . . .	+ .1
<i>Cetraria nivalis</i> . . . . .	+ .2	<i>Saxifraga aizoon</i> . . . . .	+ .2
<i>Cladonia pyxidata</i> . . . . .	+ .2	<i>Chrysanthemum alpinum</i>	+ .1
<i>Cetraria islandica</i> . . . . .	+ .2	<i>Antennaria carpatica</i> . . .	+ .2
<i>Stereocaulon alpinum</i> . . . .	+ .2	<i>Primula integrifolia</i> . . .	+ .2
<i>Cladonia silvatica</i> . . . . .	+ .2	<i>Festuca pumila</i> . . . . .	+ .2
<i>Cetraria juniperina</i> . . . . .	+ .2	<i>Potentilla aurea</i> . . . . .	+ .1
Moose . . . . .	1.2	<i>Trisetum spicatum</i> . . . . .	+ .2

Es liegt also hier eine deutlich entwickelte Initialphase des *Curvuletums* vor. Dieses ist in der Nähe auf nur wenig schneebedeckten Erhöhungen gut entwickelt.

Eine zum *Salix herbacea*-Schneetälchen hinzielende Entwicklung des *Oxyrietums* wurde nur einmal oberhalb des Milchspülersees beobachtet. Die mineralische Feinerde des auf einem 10° steilen Hang ausgebildeten *Oxyrietums* mit einem pH von 6,3 enthält nur 1,6 % Humus. Stellen mit mehr und etwas humusreicherer Feinerde werden von *Salix herbacea* und anderen Schneetälchenpflanzen besiedelt. Im unteren Teil des Hanges trägt eine etwa 10 cm mächtige Erdschicht einen fast geschlossenen Rasen von *Salix herbacea*. Mit ihr zusammen kommen vor *Poa vivipara*, *Carex curvula*, *Luzula spadicica*, *Cardamine alpina*, *Arenaria biflora* und *Alchemilla pentaphyllea*. Im Salixteppich stehen spärliche *Oxyrietumpflanzen* auf den wenigen offenen Stellen. Unter der Krautweide zeigt der Boden ein pH von 6,1 bei einem Humusgehalt von 9,3 %.

Das *Salicion herbaceae* kann nur so selten als Folgegesellschaft des *Oxyrietums* beobachtet werden, weil sich auf Schuttböden mit genügender Schneebedeckung die kampfkraftigen Arten des *Salicions* als erste Ansiedler einstellen. Sie lassen gar kein *Oxyrietum* zur Ausbildung kommen. Umgekehrt sind im typischen *Oxyrietum* die Lebensbedingungen für die *Salicionpflanzen* so ungünstig, daß sie nicht mit maximaler Kraft in den Konkurrenzkampf eingreifen können.

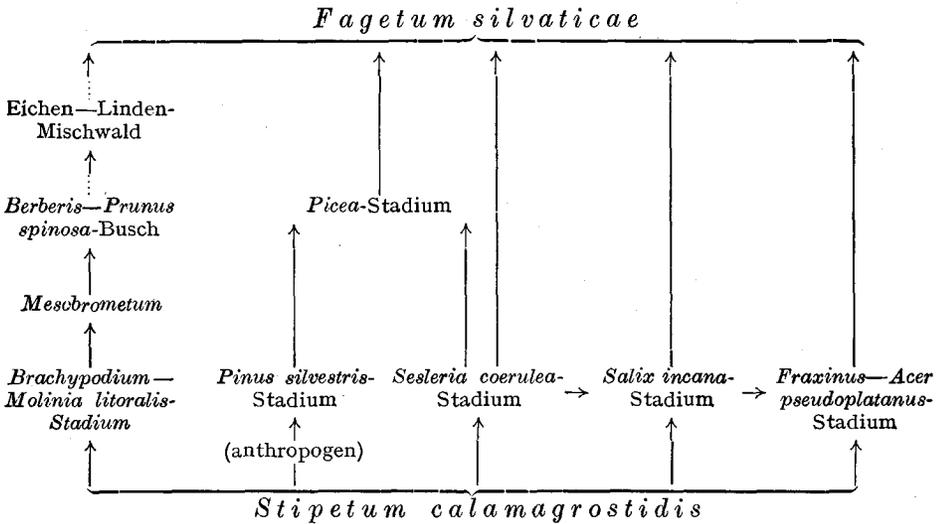
Hierin besteht also ein durchgreifender Unterschied zwischen der Entwicklung des *Salicion herbaceae* auf Verrukanoböden und derjenigen auf Kalkschutt gleicher Feuchtigkeitsverhältnisse. Auf Kalk müssen die Arten des *Arabidetum coeruleae* zuerst genügend Humus bilden und Feinerde sammeln, und muß der Kalk weitgehend ausgelaugt werden, bevor sich eine Schneetälchen-Gesellschaft einstellen kann. Auf Verrukano ist der Schutt schon kalkarm, und relativ geringe Feinerdemengen ermöglichen das Auftreten der Arten des *Salicions* zugleich mit denen des *Oxyrietums*.

Zusammenfassend sei festgestellt, daß das entwicklungsfähige *Oxyrietum* meist gegen das *Luzuletum spadicaceae* resp. den *Luzula spadicica*-reichen Rasen hin fortschreitet. Nur an flachen Stellen mit starker Feinerdeanhäufung und nicht allzulanger Schneebedeckung tritt eine Entwicklung gegen das *Curvuletum* hin auf. Auf schwach geneigten Schuttböden mit sehr kurzer Vegetationszeit und ausgiebiger Bewässerung kann sich ausnahmsweise eine Gesellschaft des *Salicion herbaceae* als Übergangsstadium zum *Curvuletum* einstellen. Immer ist in der dem *Oxyrietum* folgenden Gesellschaft der Boden etwas humusreicher und saurer als in der Anfangsgesellschaft. Doch konnte nie eine so starke Humusanhäufung wie auf eben überrasteten Kalkschuttböden nachgewiesen werden.

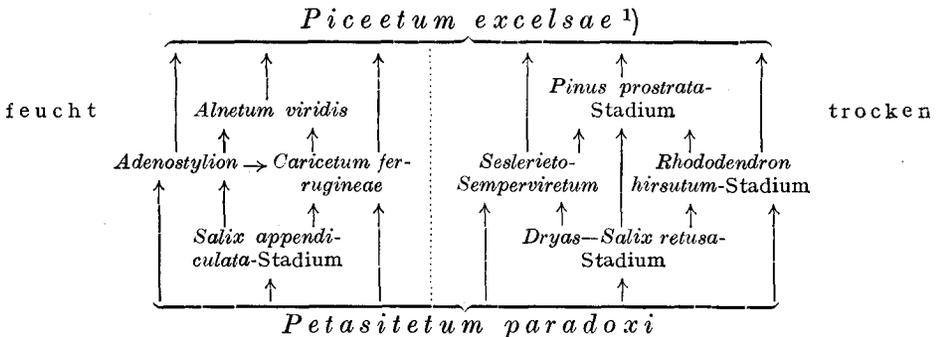
### 3. Schematische Übersicht über die vom Felsschutt ausgehenden Sukzessionsserien.

Die im folgenden gegebenen Sukzessionsschemata beruhen auf den im Laufe der Untersuchung der Schuttgesellschaften in den Glarneralpen gemachten Beobachtungen über die Vegetationsentwicklung. Da die Übergangs- und Klimaxgesellschaften noch nicht eingehend bearbeitet wurden, ist manches in der Übersicht nur als vorläufige Annahme und Beobachtungstatsache aufzufassen. Spätere, eingehende Untersuchungen werden daran wohl einzelne Änderungen verlangen. In den großen Zügen aber können sie uns ein Bild von der Vegetationsentwicklung in einem kleinen Teil der Schweizeralpen vermitteln.

#### a) Vom Stipetum ausgehende Serie.



#### b) Vom Petasitetum ausgehende Serie.



<sup>1)</sup> In den obersten Lagen tritt das *Rhodoreto-Vaccinion* an Stelle des *Piceetums*.



der Bewegung des Schuttes widerstehen und allfällige Schädigungen gut ertragen können; auch müssen sie imstande sein, die weit zerstreuten Feinerdemengen auszunutzen.

3. Die Felsschuttgesellschaften zeigen einige gemeinsame organisatorische Züge, wie oberirdisch offenen Schluß bei gleichzeitiger Möglichkeit von Wurzelkonkurrenz, Vorhandensein relativ zahlreicher gesellschafts- und schuttsteter Arten neben vielen zufälligen und schuttfremden Begleitern.

4. Die Felsschutt-Assoziationen der Glarneralpen gehören den zwei großen, wohl in allen zentraleuropäischen Gebirgen verbreiteten Ordnungen der *Thlaspeetalia rotundifolii* und der *Androsacetalia alpinae* an. Sie sind wohl in den ganzen Zentralalpen anzutreffen und finden sich in homologen Assoziationen durch die ganze Alpenkette überhaupt, sowie teilweise auch in der Tatra.

5. Der Verband des *Thlaspeion* scheint schon präglazial in den Zentralalpen zu Hause gewesen zu sein, während *Stipetum calamagrostidis* und *Oxyrietum digynae* erst nach der Eiszeit bei uns eingewandert sind.

6. Eine Weiterentwicklung der Schuttgesellschaften kann erst nach Festigung des Bodens und Anhäufung bedeutender Feinerdemengen stattfinden. In zahlreichen Fällen sind sie aber natürlich oder künstlich bedingte Dauergesellschaften. Mit zunehmender Meereshöhe nehmen Rasenspioniere als abbauende Arten an Bedeutung zu, bis in die Nivalstufe, wo die offenen Schuttgesellschaften die Klimaxassoziationen darstellen.

7. Parallel der Vegetationsentwicklung kann eine Veränderung des Bodens festgestellt werden, indem der Humusgehalt auf Kosten der mineralischen Bestandteile, vor allem des Kalkes, zunimmt. Zugleich wird der Boden saurer.

### Literaturverzeichnis.

- A m b e r g, K., Der Pilatus in seinen pflanzengeographischen und wirtschaftlichen Verhältnissen. (Mitt. Naturf. Ges. Luzern 7. 1917.)
- A n n a l e n der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt. (Jahrgänge 1917—1926.)
- B a e r, J o h a n n e s, Die Flora des Val Onsernone. Floristische und pflanzengeographische Studie. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 59. 1914.)
- Die Vegetation des Val Onsernone. (Beitr. z. geobot. Landesaufnahme 5. Zürich 1918.)
- B e d e r, R o b e r t, Über basische Eruptivgesteine im ostschweizerischen Verrukano. (Diss. Univ. Zürich 1909.)
- B e g e r, H e r b e r t K. E., Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. (Mitt. Bot. Inst. Univ. Zürich 1922; Beil. Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden 1921/1922. Chur 1922.)
- B e n z, R o b e r t, Die Vegetationsverhältnisse der Lavanttaler Alpen. (Vorarbeiten z. e. Pflanzengeogr. Karte Österreichs XI. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 13. 1922.)

- Bolleter, Reinhold, Vegetationsstudien aus dem Weißtannental. (Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. Bd. 57. 1920.)
- Braun (-Blanquet), Josias, Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe der Rätisch-Lepontischen Alpen. (N. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. XLVIII. 1913.)
- Les Cévennes méridionales. (Etude phytogéographique. Thèse Montpellier. 1915.)
- Braun-Blanquet, J., Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den Schweizerischen Nationalpark. (Beitr. Geobot. Landesaufn. 4. Zürich 1918.)
- Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. (Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. Bd. 57. 1921.)
- Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 70. 1925.)
- Une reconnaissance phytosociologique dans le Briançonnais. (Bull. Soc. Bot. France, 63. 1926.)
- Schedae ad Floram raeticam exsiccatam. (Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens. 1918 ff.)
- Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. (Biol. Studienbücher 7. Berlin 1928.)
- und H. Jenny, Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. (Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. Bd. 63, Abh. 2, Zürich 1926.)
- et J. Pavillard, Vocabulaire de sociologie végétale. (3 e. éd., Montpellier 1928.)
- und A. Thellung, Observations sur la végétation et sur la flore des environs de Zermatt. (Bull. de la Murithienne, fasc. 41. Sion 1921.)
- Brockmann-Jerosch, H., Die Flora des Puschlav. (Leipzig 1907.)
- Cowles, Henry C., The causes of Vegetative cycles. (Botanical Gazette 51, March 1911.)
- Däniker, A. U., Ein ökologisches Prinzip zur Einteilung der Pflanzengesellschaften. (Beibl. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich [Festschrift Hans Schinz], Zürich 1928.)
- Domin, Karel, The Relations of the Tatra Mountain Vegetation to the Edaphic Factors of the Habitat. (Acta Bot. Bohemica. 6—7. 1928.)
- Du Rietz, G. E., Zur Methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. (Akad. Abh. Upsala 1921.)
- Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. (Ergebn. d. Internat. Pflanzengeogr. Exk. 1923. Zürich 1924.)
- Th. C. E. Fries, H. Osvald und T. A. Tengwall, Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Vetenskapliga och praktiska Undersökningar i Lappland. Flora och Fauna 7. (Uppsala und Stockholm 1920.)
- Du Rietz und Gams, H., Zur Bewertung der Bestandestreue bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 69. 1924.)
- Dutoit, Daniel, Les Associations végétales des Sous-Alpes de Vevey (Suisse). (Thèse, Lausanne 1924.)
- Ebner, Hedwig, Die Schotterflora bei Wien. (Österr. Bot. Zeitschr. 72. 1923.)

- Firbas, Franz, Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. (Beih. Bot. Zentralbl. 40. 1924.)
- Frey, Albert, Le graphique dans la phytosociologie. (Rev. Gén. Bot. 39. 1927.)
- Frey, Ed., Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. (Mitt. Naturf. Ges. Bern 1921. Bern 1922.)
- Frödin, John, Über das Verhältnis zwischen Vegetation und Erdfließen in den alpinen Regionen des Schwedischen Lappland. (Lunds Universitets Årsskrift N. F. 14. Lund 1918.)
- Furrer, Ernst, Vegetationsstudien im Bormiesischen. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 59. 1914.)
- Gams, Helmut, Von den Follatères zur Dent de Morcles. (Beitr. Geobot. Landesaufn. 15. Bern 1927.)
- Geilinger, Gottlieb, Die Grignagruppe am Comersee. Eine pflanzengeographische Studie. (Diss. Zürich 1908.)
- Gremblich, P. Julius, Pflanzenverhältnisse der Gerölle in den nördlichen Kalkalpen. (Ber. bot. Vereins Landshut 5. 1876.)
- Grubenmann, U., Tabellarische Übersicht über die Resultate der geologischen, petrographischen und technologischen Untersuchungen. (Beitr. Geol. Schweiz, geotechn. Serie, 5. Lieferung. Bern 1915.)
- und Hezner, L., Zusammenstellung der Resultate über die von 1900 bis 1915 im mineralogisch-petrographischen Institut der Eidg. Techn. Hochschule ausgeführten chemischen Gesteins- und Mineralanalysen. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 1916.)
- Guyot, Henri, Le Valsorey. Esquisse de botanique géographique et écologique. (Mat. p. la levée géobotanique de la Suisse 8. Zürich 1920.)
- Hayek, A. v., Die Sanntaler Alpen (Steiner Alpen). (Vorarbeiten z. e. pflanzengeogr. Karte Österreichs 4. Jena 1907.)
- Heer, Oswald und J. J. Blumer, Der Kanton Glarus. (Hist.-geogr.-stat. Gemälde der Schweiz 7. St. Gallen und Bern 1846.)
- Heim, Albert, Einiges über die Verwitterungsform der Berge. (Neujahrsbl. Naturf. Ges. Zürich a. d. J. 1874. Zürich 1874.)
- Über Bergstürze. (Ebenda 1882.)
- Geologie der Schweiz. Bd. 2. Die Schweizer Alpen. (Leipzig 1921 und 1922.)
- Heß, Eugen, Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. (Diss. Univ. Zürich. Dresden 1909.)
- Jaccard, Paul, Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. (Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 37. 1901.)
- Nouvelles recherches sur la distribution florale. (Ebenda 1908.)
- Jäggli, Mario, Monografia floristica del Monte Camoghè. (Boll. Soc. Tic. Sc. Nat. 4. 1908.)
- La vegetazione del Monte di Caslano. (Festschrift Hans Schinz. Zürich 1928.)
- Jegerlehner, J., Die Schneegrenze in den Gletschergebieten der Schweiz. (Gerlands Beitr. Geophysik 5. Leipzig 1902.)
- Jenny, Hans, Reaktionsstudien an schweizerischen Böden. (Landw. Jahrb. d. Schweiz 39. 1925.)
- Koch, Waldo, Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. (Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 61, Teil 2, 1925. St. Gallen 1926.)
- Die höhere Vegetation der subalpinen Seen und Mooregebiete des Val Piora. (Zeitschr. Hydrologie 4. Aarau 1928.)

- Kühnholtz-Lordat, G., Les dunes du golfe du Lion. (Paris 1923.)  
 — La baie d'Audierne et la baie de Dournenez. (Ann. Ecole nat. Agric. Montpellier 19. 1928.)
- Litardière, R. de et G. Malcuit, Contributions à l'étude phytosociologique de la Corse. Le massif du Renosco. (Paris 1926.)
- Lüdi, Werner, Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukzession. (Beitr. z. geobot. Landesaufn. 9. Zürich 1921.)  
 — Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie. (Bibl. botanica 96. Stuttgart 1928.)
- Lundegårdh, Henrik, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. (Jena 1925.)
- Maire, René, Etudes sur la végétation et la flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas Marocains. (Mém. Soc. sc. nat. Maroc 7. 1924.)
- Maurer, Billwiller und Heß, Das Klima der Schweiz. (Frauenfeld 1910.)
- Milch, L., Beiträge zur Kenntnis des Verrukano. (Teil I 1892, Teil II 1896.)
- Niggli, Paul, Die chemische Gesteinsverwitterung in der Schweiz. (Schweiz. min. und petr. Mitt. 5. 1925.)
- Oberholzer, J., Geologische Geschichte der Landschaft von Glarus. (Glarus 1922.)
- Oettli, Max, Beiträge zur Ökologie der Felsflora. (Diss. Zürich 1904.)
- Pavillard, J., Cinq ans de phytosociologie. (Montpellier 1922.)  
 — De la statistique en phytosociologie. (Montpellier 1923.)  
 — Controverses phytosociologiques. (Montpellier 1925.)
- Pawłowski, B. und K. Stecki, Die Pflanzenassoziationen des Tatra-gebirges. IV. Teil. Die Pflanzenassoziationen des Mietusiatales und des Hauptmassivs der Czerawone Wierchy. (Bull. Int. Ac. Pol. Sc. et Lett. 1927.)
- Sokolowski und Wallisch, Die Pflanzenassoziationen des Tatra-gebirges. VII. Teil. Die Pflanzenassoziationen und die Flora des Morskie Oko-Tales. (Bull. Ac. Pol. Sc. et Lett. 1927. Cracovie 1928.)
- Piwo war, Adam, Über die Maximalböschungen trockener Schuttkegel und Schutthalden. (Diss. Zürich 1903.)
- Quarles v. Ufford, L. H., Etude écologique de la flore des pierriers. (Thèse, Lausanne 1909.)
- Rau nkiaer, C., Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. (Beih. Bot. Zentralbl. 27. 1910.)
- Romell, Lars-Gunnar, Luftväxlingen i Marken, Som Ekologisk Faktor. (Die Bodenventilation als ökologischer Faktor.) (Medd. Statens Skogs-försöksanstalt 19. Stockholm 1922.)
- Rübel, E. d., Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. (Englers Bot. Jahrb. 47. Leipzig 1912.)  
 — und Braun-Blanquet, J., Kritisch-systematische Notizen über einige Arten aus den Gattungen *Onosma*, *Gnaphalium* und *Cerastium*. (Viertel-jahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 62. 1917.)
- Scher rer, Max, Soziologische Studien am Molinietum des Limmattales. (Ber. Zürcher Bot. Ges. 15, 1921—1923. Zürich 1923.)  
 — Vegetationsstudien im Limmattal. (Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich 1925.)

- Schinz, H. und R. Keller, Flora der Schweiz. I. Teil, Exkursionsflora. IV. Aufl. bearbeitet von H. Schinz und A. Thellung. Zürich 1923. II. Teil Kritische Flora. III. Aufl. bearbeitet von H. Schinz und A. Thellung Zürich 1914.
- Schmid, Emil, Vegetationsstudien in den Urner Reußtälern. 1923.
- Schröter, C., Das St. Antöniental im Prättigau in seinen wirtschaftlichen und pflanzengeographischen Verhältnissen. (Landw. Jahrb. Schweiz 9. 1895.)
- Das Pflanzenleben der Alpen. (Erste Aufl. Zürich 1908; zweite Aufl. Zürich 1926.)
- Streiff-Becker, R., Über den Glarnerföhn. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 70. 1925.)
- Szafer, W., Pawlowski, B. und Kulczynski, S., Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. III. Teil. Die Pflanzenassoziationen des Koscieliskatales. (Bull. Int. Ac. Pol. Sc. et Lett. Cracovie 1927.)
- Vierhapper, F., Beitrag zur Kenntnis der Flora der Schweiz nebst vergleichend-pflanzengeographischen Betrachtungen über die Schweizer- und Ostalpen. (Ergebn. d. I. P. E. 1923. Zürich 1924.)
- Walter, H., Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. (Jena 1927.)
- Warming, Eug., On Jordudløbere. (Mém. Ac. roy. Sc. Lett. de Danemark. København 1918.)
- Weaver, John., The Ecological Relations of Roots. (Carnegie Inst. [No. 286], Washington 1919.)
- Root development in the grassland formation. A Correlation of the root systems of native vegetation and crop plants. (Washington 1920.)
- Wiegner, G., Anleitung zum quantitativen agrikulturnchemischen Praktikum. (Berlin 1926.)
- Winteler, Rudolf, Studien über die Soziologie und Verbreitung der Wälder, Sträucher und Zwergsträucher des Sernftales. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 72. 1927.)
- Wirz-Luchsinger, H., Beobachtungen über die Verbreitung wildwachsender Holzarten im Kanton Glarus. (Erheb. über die Verbreitung der wildwachsenden Holzarten in der Schweiz. 5. 1928.)
-

## Curriculum vitae.

Ich wurde am 12. September 1899 in Ennenda im Kanton Glarus geboren. Nach der Übersiedelung meiner Eltern nach Glarus besuchte ich die dortigen Primarschulen und darauf die Progymnasialabteilung der Höheren Stadtschule. Im Frühjahr 1916 trat ich an die Literarschule des Städtischen Gymnasiums in Bern über, wo ich mir im Herbst 1918 das Maturitätszeugnis erwarb. Ich ergriff nun das Studium der Naturwissenschaften an der Abteilung für Fachlehrer in Naturwissenschaften der Eidgenössischen Technischen Hochschule. Das Sommersemester 1921 verbrachte ich an der Universität Montpellier. Im Juli 1922 diplomierte ich mit Botanik und Zoologie als Hauptfächern. Im Herbst desselben Jahres wurde ich als Lehrer für Naturwissenschaften an die Kantonsschule Pruntrut gewählt, wo ich seither ununterbrochen tätig bin.

---



Bild 1

Geröllhalden mit verschiedenen Überwachungsstadien. Vordersand. In der Mitte tätiger Geröllkegel am Ausgang einer Steinschlagrinne.



Bild 2

*Stipa calamagrostis*-Assoziation. Neunjährige Neulandsiedlung mit einer Initialphase der Gesellschaft.



Bild 3

*Petasites paradoxus*-Assoziation. Frühsommeraspekt mit fruchtender Pestwurz und *Salix appendiculata* als abbauender Art. Vordersand.



Bild 4

*Thlaspi rotundifolium*-Assoziation. Hochsommeraspekt mit blühendem Täschelkraut, *Poa minor* und *Poa vivipara*. Zeinenfurkel.