

# Kapitel 6 | Pflanzliche Sukzession im Gletschervorfeld

## Vegetation und Besiedlungsstrategien

Fabian Nagl, Brigitta Erschbamer

### *Zusammenfassung*

Die Primärsukzession auf alpinem Neuland wurde im Gletschervorfeld des Rotmoosferners vegetationskundlich und populationsbiologisch untersucht. Einhergehend mit der zunehmenden Stabilisierung des Substrates und der voranschreitenden Bodenbildung kann im Gletschervorfeld eine Abfolge von verschiedenen Stadien der Vegetationsentwicklung beobachtet werden. Ausgehend von einem gletschernahen Pionierstadium nehmen mit zunehmender Entfernung vom Gletscherrand Diversität und Vegetationsbedeckung zu und es entwickeln sich rasenartige, geschlossene Bestände. Die Besiedlungsprozesse werden von abiotischen Faktoren – wie Meereshöhe, Mikrotopographie, Korngröße des Substrats, Feuchtigkeit – und biotischen Faktoren – wie Diasporenverfügbarkeit, Keimungsfähigkeit, Wachstumspotential, Interaktionen – beeinflusst.

### *Abstract*

Primary succession on alpine virgin soil was studied in the glacier foreland of the Rotmoos-

ferner under the aspect of plant sociology and population biology. With increasing stabilization of the substrate and progression of soil development, a sequence of different stages of vegetation development can be observed. With increasing distance from the glacier, diversity and vegetation cover accumulate and pioneer stages close to the glacier evolve into grassland with closed structure. Colonization processes are affected by abiotic factors – such as sea level, microtopography, grain size of substrate and humidity – and biotic factors – such as seed availability, germination ability, growth potential and interactions.

### **Die Erforschung der pflanzlichen Besiedelung**

---

Der Klimawandel bedingt seit 150 Jahren einen mehr oder weniger kontinuierlichen Rückzug vieler Gletscher (IPCC 2007). Laufend wird dabei am Gletscherrand eine vegetationslose Zone zur Besie-

delung freigesetzt (Walker und del Moral 2003). Durch eine räumliche Abfolge unterschiedlich lang eisfreier Moränen mit verschiedenen Entwicklungsphasen der Vegetation bieten Gletschervorfelder die Möglichkeit, die Primärsukzession von Beginn an zu untersuchen (Matthews 1992, vgl. auch Kap. 7).

Erste vegetationskundliche Beobachtungen in Gletscherrandzonen und Gletschervorfeldern des Ötztals gehen zurück auf Heufler & Stotter (1840). In der Folge beschrieben Kerner von Marilaun (1863), Klebelsberg (1913) und Gams (1939) die pflanzliche Besiedelung. Friedel (1938) veröffentlichte erste genaue Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Hintereisferners. Jochimsen (1962, 1963, 1970) untersuchte die Sukzession der Gletschervorfelder des Rotmoos- und des Gaisbergferners und stellte den Verlauf der Primärsukzession kartographisch dar. Rudolph bzw. Wiedemann wiederholten 1991 die Kartierung und beschrieben die Veränderungen der Vegetation dieser beiden Gletschervorfelder.

Das Rotmoostal bietet aufgrund der geringen Höhererstreckung und des breiten Talquerschnitts gute Voraussetzungen für das Studium der Primärsukzession auf alpinem Neuland. Die Gletscherzunge des Rotmoosferners hat sich seit 1858 nahezu kontinuierlich um über 2 km zurückgezogen. Zeitlich eindeutig datierte Stadien des Gletscherrückzugs sind in einer Reihe von Moränen dokumentiert (Kap. 7, Abb. 2).

Seit 1995 ist das Rotmoostal Objekt umfangreicher botanischer Studien. Sukzessionsmuster und Vegetationsgradienten sollten im Vergleich zu den Flächen außerhalb des Gletschervorfeldes ergründet werden (Erschbamer et al. 1999, Raffl 1999, Mallaun 2001, Raffl und Erschbamer 2004, Raffl et al. 2006a, Nagl, unpubl.). Populationsbiologische Untersuchungen beschäftigten sich vor allem mit den Prozessen und Faktoren der Sukzession (Erschbamer et al. 2008, Schwienbacher und Erschbamer 2008a,b, Erschbamer 2009), so z.B. mit dem Diasporenenregen und der Diasporenbank (Kneringer 1998, Erschbamer et al. 2001, Finch 2008, Marcante et al. 2009a), der Lebensdauer und Keimfähigkeit von Samen (Schwienbacher und Erschbamer 2002, Schwienbacher et al. 2010), dem Keimlingsaufkommen und Überleben der Keimlinge (Niederfriniger Schlag und Erschbamer 2000, Niederfriniger Schlag 2001). Weitere Forschungsaspekte bildeten die Populationsentwicklung sowie die Alters- und Populationsstruktur ausgewählter Arten (Kuen 2001, Kuen und Erschbamer 2002, Schwienbacher 2004, Marcante et al. 2009b). Mit Hilfe von molekulargenetischen Studien wurde die Diversität und Differenzierung der Populationen im Rotmoos-, Gaisberg- und Langtal analysiert (Raffl et al. 2006b, Raffl-Wallinger 2006, Raffl et al. 2008). Einen weiteren Schwerpunkt der Forschung im Rotmoostal stellte die Untersuchung des Wachstums von Gletschervorfeldarten

unter veränderten Mikroklimabedingungen dar (Erschbamer 2001, 2007).

## Von den jüngsten zu den ältesten Moränen

### 1. Rezent eisfreie Flächen

*0-3 Jahre eisfrei - orographisch rechte Talseite*

Die rezent eisfreien Moränen in der unmittelbaren Gletscherrandzone sind frei von pflanzlichem Bewuchs.

### 2. Pionierstadien

*3-40 Jahre eisfrei - orographisch rechte Talseite*

Die Primärsukzession beginnt mit einem artenarmen Pionierstadium (Tab. A1, Anhang). Erste Individuen treten bereits drei

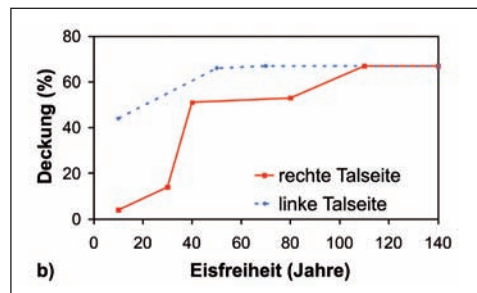
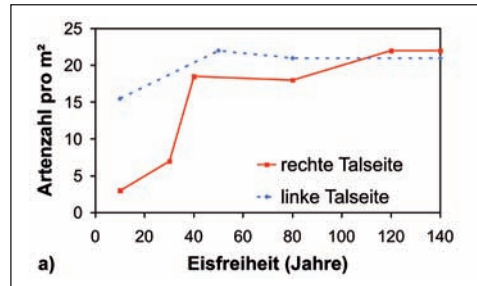


Abb. 1: Entwicklung von a) Artenzahl und b) Deckung der Vegetation auf der orographisch rechten und linken Talseite des Gletschervorfeldes im Rotmoostal in 1m<sup>2</sup>-Flächen

Jahre nach dem Gletscherrückzug auf. Mit 3-4 Arten pro m<sup>2</sup> bleiben sowohl Artenzahl als auch Deckung in diesem Stadium sehr niedrig (Abb. 1). Erstbesiedler sind



Abb. 2: Pioniere auf gletschernahen Flächen: a) *Saxifraga aizoides* und b) *Saxifraga oppositifolia* (Fotos: F. Nagl)

vor allem *Saxifraga aizoides* (Abb. 2a) an gut durchfeuchteten, feinschuttreichen Standorten und *Saxifraga oppositifolia* (Abb. 2b) auf trockenem, feinsandigen Substrat.

Mit zunehmender Entfernung vom Gletscherrand nehmen Artenvielfalt und De-

ckung zu (Abb. 1). Im artenreichen Pionierstadium (Tab. A1, Anhang; Abb. 3) an 25 bis 40 Jahre eisfreien Standorten zeigt sich eine Entwicklung von offener Pioniervegetation (ca. 10 % Deckung) hin zu einer zunehmend geschlossenen Siedlungsweise (ca. 50 % Deckung). Es treten



Abb. 3:  
Versuchsfläche im artenreichen Pionierstadium (Foto: B. Erschbamer)



Abb. 4:  
a) *Artemisia genipi* – b) *Linaria alpina* (Foto: E. Schwienbacher)



weitere Pioniere der Schuttgesellschaften mit hoher Konstanz hinzu, wie *Artemisia genipi* (Abb. 4a), *Linaria alpina* (Abb. 4b) und die ubiquitär verbreitete *Poa alpina*. Daneben bereichern Folgearten wie *Stereocaulon alpinum*, *Racomitrium canescens*, *Saxifraga bryoides* und *Arabis alpina* mit etwas geringerer Stetigkeit die Artenkombination.

### 3. Frühes Sukzessionsstadium

*40-70 Jahre eisfrei - orographisch rechte Talseite*

*15-40 Jahre eisfrei - orographisch linke Talseite*

Auf der orographisch linken Talseite tritt kein ausgeprägtes Pionierstadium auf. Felsiger Untergrund verhindert hier teilweise im gletschnahen Bereich das Aufkommen von Pflanzen. Auf 15 bis 40 Jahre eisfreien Flächen findet sich ein, in seiner Entwicklung bereits weiter fortgeschrittenes, frühes Sukzessionsstadium (Tab. A1, Anhang). Die rasche Vegetationsentwicklung kann zum einen auf die steilen angrenzenden, seit langem eisfreien Hänge zurückgeführt werden, von denen Lawinen, Erdbeben und Steinschläge Pflanzenmaterial sowie Bodenbruchstücke mit Samen eintragen und damit die Pflanzenansiedelung fördern. Die relative Schattlage bedingt au-

ßerdem eine bessere Wasserversorgung der Moränenflächen dieser Talseite. Zum anderen sind hier die kleinräumig-standörtlichen Bedingungen für die Entwicklung von Pflanzen vorteilhafter: größere Steine und Felsblöcke erzeugen Schutzstellen, welche unter den rauen Bedingungen der gletschnahen Standorte günstige Voraussetzungen für die Keimlingsetablierung bieten (Niederfriniger Schlag und Erschbamer 2000).

Auf der orographisch rechten Talseite steigen Artenzahl und Deckungsgrad langsamer an (Abb. 1). Einhergehend mit der zunehmenden Stabilisierung des Substrats und der voranschreitenden Bodenbildung entwickelt sich das frühe Sukzessionsstadium dort auf 40 bis 70 Jahre altem Substrat. Die Artenzahl erreicht hier ihr erstes Maximum.

Charakteristisch für dieses Entwicklungsstadium ist das gemeinsame Vorkommen früher und später Sukzessionsarten. Die Pioniere *Saxifraga oppositifolia* und *Saxifraga aizoides* sind noch maßgeblich am Bestandesaufbau beteiligt. Mit hoher Konstanz sind auch *Linaria alpina*, *Cerastium uniflorum* (Abb. 5a), *Arabis caerulea* (Abb. 5b) und *Minuartia gerardii* vertreten. Daneben gewinnen *Racomitrium canescens* und *Stereocaulon alpinum* an Bedeutung, ebenso wie *Trifolium pallescens* (Abb. 5c) und *Silene acaulis* s. lat. (Abb. 5d).



Abb. 5:

a) *Cerastium uniflorum* – b) *Arabis caerulea* – c) *Trifolium pallescens* – d) *Silene acaulis* s. lat.

(Fotos: B. Erschbamer, E. Schwienbacher, F. Nagl)

#### 4. Übergangsstadium

40-60 Jahre eisfrei - orographisch linke  
Talseite

Kennzeichnend ist ein stark strukturiertes Relief, das eine kleinräumige Variation der Standortbedingungen bewirkt, welche sich in einem mosaikförmigen Vegetationsmuster widerspiegelt. Schmelzwasser-einfluss und eine lange Schneebedeckung in Muldenlagen fördern das Auftreten von Schneebodenarten (Tab. A1, Anhang), wie *Salix herbacea* (Abb. 6a), *Luzula al-*

*pinopilosa* und *Gnaphalium supinum*. Typisch sind darüber hinaus *Oxyria digyna* (Abb. 6b) und *Leucanthemopsis alpina*. An Kuppen und Erhebungen finden sich hingegen trockenheitsertragende Arten wie *Saxifraga bryoides* (Abb. 6c), *Agrostis rupestris* und *Luzula spicata*, vergesellschaftet mit den Kryptogamen *Stereocaulon alpinum* und *Racomitrium canescens*, welche zuweilen in ihrer Artmächtigkeit die Phanerogamen übertreffen. Weiter verbreitete Arten wie v.a. *Poa alpina* (Abb. 6d) und *Trifolium pallescens* vermitteln zwischen



Abb. 6:

a) *Salix herbacea* – b) *Oxyria digyna* – c) *Saxifraga bryoides* – d) *Poa alpina* (vivipare Form)  
(Fotos: B. Erschbamer, E. Schwienbacher, F. Nagl)

den zwei Extremen. Die Pioniere *Saxifraga oppositifolia* und *Saxifraga aizoides* sind zwar noch relativ häufig anzutreffen, hinsichtlich ihrer Artmächtigkeit spielen sie jedoch nur mehr eine untergeordnete Rolle für den Bestandaufbau.

Durch die kleinräumige floristische Differenzierung bedingt erreicht die Artenzahl hier mit 22 Arten pro m<sup>2</sup> ein Maximum auf dieser Talseite (Abb. 1). Die Deckung nimmt innerhalb des Übergangsstadiums deutlich von 44 auf 66 % zu.

## 5. Initialrasen

*70-100 Jahre eisfrei - orographisch rechte Talseite*

*60-140 Jahre eisfrei - orographisch linke Talseite*

Mit dem zunehmenden Alter der Standorte schreitet die Bodenbildung voran. Damit verbunden sind eine verbesserte Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit, die es anspruchsvolleren Arten ermöglicht sich auszubreiten, während die konkurrenzschwachen Pionierarten verdrängt





Abb. 7:

a) *Campanula scheuchzeri* – b) *Leontodon hispidus* (Fotos: F. Nagl, E. Schwienbacher)

werden (Tab. A1, Anhang). An beiden Talseiten ist eine Entwicklung hin zu zunehmend rasenartigen Beständen zu beobachten. Häufig sind in diesem Entwicklungsstadium neben *Trifolium palle-scens* und *Poa alpina*, die auch in jüngeren Stadien konstant auftreten, *Campanula scheuchzeri* (Abb. 7a) und *Leontodon hispidus* (Abb. 7b).

Auf der orographisch linken Talseite treten *Agrostis rupestris*, *Trifolium badium*, *Leucanthemopsis alpina* und *Salix herbacea* konstant auf. Die Initialrasen nehmen hier 60 bis 140 Jahre alte Moränenflächen ein. Die Abgrenzung gegenüber dem Übergangsstadium ist physiognomisch deutlich durch das rasenartige Erscheinungsbild. Hinsichtlich der herrschenden Arten fällt das verstärkte Auftreten von *Achillea moschata*, *Campanula scheuchzeri* und *Leontodon hispidus* auf. Kaum Unterschiede sind hinsichtlich des Deckungsgrades gegeben, die Artenzahl nimmt hingegen ab (Abb. 1).

Orographisch rechts sind Initialrasen vor allem auf 70 bis 100 Jahre eisfreien Flächen ausgebildet. Der Übergang zwischen dem frühen Sukzessionsstadium und den Initialrasen ist fließend. An den älteren Standorten verzahnt sich der Vegetationstyp mit dem *Kobresia myosuroides*-Rasen und beschränkt sich immer mehr auf trockene Erhebungen, wie z.B. auf den Moränenscheitel der Endmoräne von 1858. Charakteristische Arten sind *Achillea moschata*, *Erigeron uniflorus*, *Minuartia gerardii* und *Saxifraga paniculata*.

## 6. Initialrasen mit *Kobresia myosuroides*

85-140 Jahre eisfrei – orographisch rechte Talseite

Auf der orographisch rechten Talseite werden die ältesten, 85 bis 140 Jahre eisfreien Standorte des Gletschervorfeldes von Initialrasen mit *Kobresia myosu-*



*roides* (Abb. 8) eingenommen (Tab. A1, Anhang). Neben der namensgebenden Art sind *Poa alpina*, *Leontodon hispidus*, *Campanula scheuchzeri*, *Pericaria vivipara*, *Trifolium pallescens* und *Silene acaulis* s. lat. stete Elemente in diesen Beständen. Bedeutend für den Bestandaufbau sind außerdem *Agrostis alpina*, *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* (Abb. 9), *Myosotis alpestris* und *Achillea moschata*. In Muldenlagen bilden sich nahezu geschlossene, grasreiche Bestände aus, während exponierte Kuppen nur schütter bewachsen sind und durch das Auftreten von trockenheitsertragenden Arten wie *Saxifraga paniculata*, *Saxifraga bryoides*, *Stereocaulon alpinum*, *Achillea moschata*, *Racomitrium canescens* und *Sempervivum montanum* charakterisiert werden. Der Deckungsgrad erreicht nach 110 Jahren Eisfreiheit ein Maximum von durchschnittlich 67%. Die Artenzahl steigt im Endstadium der Sukzessionsreihe der orographisch rechten Talseite auf 22 Arten pro m<sup>2</sup> an (Abb. 1).

## 7. Sonderstandorte

### *Gletscherbachalluvionen*

Die Vegetation auf den Alluvionen des Gletscherbaches ähnelt jener der rezent eisfreien Pionierstandorte. Die Rotmoosache weist eine typische Gletscherbachdynamik auf, mit stark wechselnder Wasserführung, Umlagerungen und Änderungen im Bachlauf. Die natürliche Dynamik im



Abb. 8:  
*Kobresia myosuroides* (Foto: B. Erschbamer)



Abb. 9:  
*Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola*  
(Foto: E. Schwienbacher)

Einflussbereich des Baches verhindert hier die Entwicklung hin zu einer Schlussgesellschaft.

### Feuchtflächen

Zahlreiche Hangwasseraustritte bestimmen die Seitenmoräne 1923 auf der orographisch rechten Talseite. Die dort kleinflächig auftretenden Rieselfluren werden durch das dominante Auftreten von *Carex frigida* gekennzeichnet (Tab. A1, Anhang). Daneben ist die Gesellschaft durch eine hohe Deckung von Moosen charakterisiert. Eine enge floristische Verbindung zu den Quellfluren des Cratoneurion zeigen *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga stellaris*, *Pinguicula leptoceras* und *Epilobium alsinifolium* an. Die begleitende Artengarnitur enthält neben typischen Arten der Feuchtlebensräume auch Elemente angrenzender Rasengesellschaften wie z.B. *Agrostis alpina*, *Campanula scheuchzeri*, *Festuca pumila*, *Leontodon hispidus*, *Trifolium badium* und *Silene acaulis* s. lat.

Gegen den Talschluss hin durchziehen etliche Bäche den orographisch rechten Seitenhang. Entlang dieser Gerinne finden sich v.a. in gletschernahen Berei-

chen vernässte Standorte zwischen Blockschutt, welche durch eine hohe Deckung von *Saxifraga aizoides* auffallen (Tab. A2, Anhang). Darüber hinaus sind nur wenige Phanerogamen, z.B. *Epilobium alsinifolium*, *Epilobium anagallidifolium* und *Deschampsia cespitosa* anzutreffen und diverse Lebermoose kennzeichnen mit hoher Dominanz die Bestände.

Im Bereich der Moräne 1923 wird am Talboden der Uferbereich dieser Bäche von feinsandigen, kiesigen Schwemmbereichen geprägt. An diesen lückenhaft bewachsenen Flächen ist die seltene *Carex bicolor* (Abb. 10) anzutreffen, eine der namengebenden Arten der alpinen Schwemmufergesellschaften des Caricion bicoloris-atrofuscae. Zum typischen Arteninventar gehören *Juncus triglumis*, *Carex bipartita* und *Epilobium anagallidifolium* sowie weiter verbreitete Arten wie *Saxifraga aizoides*, *Deschampsia cespitosa*, *Cirsium spinosissimum*, *Phleum commutatum* und *Poa alpina* (Tab. A2, Anhang).



Abb. 10:  
*Carex bicolor*  
(Foto: E. Schwienbacher)

## Vegetation außerhalb des Gletschervorfeldes

---

### 1. Seitenhänge oberhalb des rezent eisfreien Bereichs: Liebener Rippe

Orographisch rechts gelegen im Talschluss des Rotmoostales bildet die Liebener Rippe (Abb. 11) einen markanten Felsrücken,



Abb. 11:  
Liebener Rippe (Foto: E. Schwienbacher)

der in mehreren Stufen ansteigt. In einem Höhenbereich von ca. 2780 bis 2940 m verzahnen sich in Abhängigkeit von edaphischen Voraussetzungen und Relief vegetationsarme Schuttflächen, Rohböden mit Pioniervegetation und kleinflächige, geschlossene Rasengesellschaften z.T. sehr kleinräumig und ergeben insgesamt ein mosaikartiges Bild der Vegetation. Zunehmend lückigere Schuttfluren kennzeichnen die höher gelegenen, durch Blockwerk und Schutt bestimmten Bereiche. Bedeutend für die Zusammensetzung der Vegetation ist die wechselnde Gesteinszusammensetzung. Das Nebeneinander von Kalk- und Silikatarten gibt einen Hinweis

auf die heterogene geologische Situation (siehe Kap. 2).

#### *Alpenmannschild-Flur*

(*Androsacetum alpinae* Br.-Bl. 1918)

Die Alpenmannschild-Flur (Tab. A3, Anhang) stockt auf schwach sauren bis sauren Böden. Den Grundstock der untersuchten Bestände bilden überwiegend Arten der alpin-nivalen Silikatschuttgesellschaften aus der Ordnung der *Androsacetalia alpinae*. Bedeutend für den Bestandaufbau sind meist *Saxifraga bryoides*, *Minuartia sedoides* (Abb. 12a) und *Silene acaulis* s. lat. Mit hoher Stetigkeit treten *Poa laxa*, *Ranunculus glacialis* (Abb. 12b), *Gentiana bavarica*, *Cerastium uniflorum*, *Saxifraga exarata* (Abb. 12c) und auch *Androsace alpina* (Abb. 12d) auf. Die edaphische Variabilität an den untersuchten Standorten manifestiert sich zum einen im Hinzutreten von Kalkschieferschuttarten wie *Trisetum spicatum* und *Draba hoppeana*. Zum anderen zeigen feuchteliebende Arten an geschützten, feinerdereicheren Standorten einen Übergang zum *Hygrocaricetum curvulae* an.

#### *Sesleria ovata*-Gesellschaft

Diese Gesellschaft ist kleinräumig über deutlich frischem und feinerdereichem Boden ausgebildet. Durch die neutrale Bodenreaktion bedingt, fallen hier zahlreiche Arten der Silikatschuttgesellschaften aus und es entwickelt sich eine artenarme Gesellschaft, in der *Sesleria ovata* zur Do-





Abb. 12:

a) *Minuartia sedoides* – b) *Ranunculus glacialis* – c) *Saxifraga exarata* – d) *Androsace alpina*  
(Foto: E. Schwienbacher, F. Nagl, E. Erschbamer)

minanz kommt (Tab. A3, Anhang). *Saxifraga oppositifolia* und *Minuartia sedoides* sind bedeutend für den Bestandaufbau. Daneben finden sich überwiegend Vertreter der Kalkschiefer-Schuttfluren (*Drabeta hoppeanae*).

#### Nacktriedrasen

(*Elynetum myosuroides* Rübel 1911)

Nacktriedrasen (Tab. A3, Anhang) kommen an durchwegs stark geneigten Flanken und exponierten, dem Gletscherwind ausgesetzten Standorten vor, die bereits

einen gewissen Feinerdegehalt aufweisen. Auf neutralen Böden dominieren *Kobresia myosuroides* oder *Festuca pumila* die dicht geschlossenen, überwiegend von Gräsern aufgebauten Bestände. Ebenso ist *Carex rupestris* in der Regel deckend vertreten. *Persicaria vivipara*, *Minuartia gerardii*, *Silene acaulis* s. lat., *Agrostis alpina*, *Astragalus australis*, *Lloydia serotina* und *Oxytropis lapponica* sind weitere typische Arten der Assoziation. An Standorten geringerer Bodenreife tritt *Kobresia myosuroides* zurück und *Salix serpyllifolia* oder *Festuca pumila*



unterstreichen den Pioniercharakter dieser Bestände. Auf Böden fortgeschrittener Entwicklung, welche durch Humusakkumulation und beginnende oberflächliche Versauerung gekennzeichnet sind, prägen neben der dominierenden *Kobresia myosuroides* vor allem Säurezeiger den Bestand: *Avenula versicolor*, *Agrostis rupestris*, *Veronica bellidioides*, *Carex curvula*, *Festuca intercedens*, *Juncus trifidus*, *Phyteuma hemisphaericum* und *Leucanthemopsis alpina*.

#### Sauerbodenrasen

Sauerbodenrasen (Tab. A3, Anhang) treten kleinflächig auf, verzahnt mit Schuttfleuren, deren Arten als Begleiter hinzutreten. Die Bestände werden von *Carex curvula* oder von *Oreochloa disticha* und



Abb. 13:  
*Primula glutinosa* (Foto: F. Nagl)

*Festuca intercedens* dominiert. Auch *Kobresia myosuroides* kann bestandesprägend auftreten. Unter den Kräutern tragen vor allem *Silene acaulis* s. lat. und *Trifolium pallescens* zum Bestandaufbau bei.

#### *Chionophile Krummseggenrasen*

(*Hygrocaricetum curvulae* Braun 1913)

Diese Gesellschaft tritt in windgeschützten Muldenlagen auf, die sich durch eine lange Schneebedeckung, feuchte Bodenverhältnisse sowie Feinerdereichtum in Relation zu den umliegenden Schutthabitaten auszeichnen. Die Charakterart der Assoziation, *Primula glutinosa* (Abb. 13), prägt durch ihr dominantes Auftreten den Bestand. Kennzeichnend ist daneben *Salix herbacea*, die mit hoher Artmächtigkeit wesentlich die Struktur der Bestände mitbestimmt. *Carex curvula* und *Leucanthemopsis alpina* sind weitere typische konstante Begleiter. Charakteristisch für die schneefeuchten Standorte ist das Zurücktreten der Flechten (Tab. A3, Anhang).

## 2. Seitenhänge außerhalb der Gletscherstände 1923 und 1858

Die Flächen außerhalb der Seitenmoräne von 1858 sind seit über 10.000 Jahren eisfrei (Bortenschlager 1984). Aufgrund der fortgeschrittenen Bodenentwicklung zeigt sich ein deutlicher Unterschied zur Vegetation des Gletschervorfeldes.

*Silikat-Horstseggenhalden*

(*Caricetum sempervirentis* Rübél 1911)

Im Bereich steiler Hangpartien des sonnenexponierten, orographisch rechten Seitenhanges ist ein *Caricetum sempervirentis* (Tab. A1, Anhang) ausgebildet. Für die Gesellschaft typische Arten sind *Carex sempervirens*, *Avenula versicolor*, *Anthoxanthum alpinum* und *Nardus stricta* unter den Gräsern, sowie die Kräuter *Campanula barbata*, *Potentilla aurea* und *Geum montanum*. An windexponierten Stellen ist ein hoher Anteil von Strauchflechten, vor allem von *Cladonia arbuscula* und *Cetraria islandica* auffallend. Charakteristisch ist das Auftreten zahlreicher Zwergsträucher wie *Juniperus communis* ssp. *nana*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* und *Rhododendron ferrugineum*. Sie erreichen v.a. im Bereich oberhalb der Moräne von 1858 zuweilen bedeutende Deckungswerte, gehen aber mit zunehmender Nähe zum Gletscher zurück.

*Typischer Krummseggenrasen*

(*Caricetum curvulae* Rübél 1911)

Krummseggenrasen (Tab. A1, Anhang) finden sich großflächig am Rücken der Hohen Mut. Im Rotmoostal ist die Gesellschaft in wenig bewegten Seitenhangbereichen außerhalb des Gletschervorfeldes ausgebildet: Im Bereich der Moräne 1858 tritt sie am orographisch linken Hang recht ausgedehnt, sowie kleinflächig im Unter- und Oberhangbereich orographisch rechts auf. Im Bereich der Moräne 1923 kann man die Gesellschaft kleinflächig im oberen Hangbereich am orographisch rechten Seitenhang antreffen.

Bei geringer Hangneigung tritt *Carex curvula* (Abb. 14a) rasenbildend in Erscheinung, die assoziierte Begleitartengarnitur ist kaum relevant, so z.B.: *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca halleri*, *Avenula versicolor*, *Potentilla aurea*, *Geum montanum* und *Phyteuma hemisphaericum*. Stellenweise werden Standorte längerer Schneebedeckung von Schneebodenelementen wie



Abb. 14:

a) *Carex curvula* – b) *Soldanella pusilla* (Foto: B. Erschbamer, F. Nagl)

*Salix herbacea*, *Arenaria biflora*, *Sibbaldia procumbens* und *Soldanella pusilla* (Abb. 14b) gekennzeichnet. An exponierten Windecken beteiligen sich Strauchflechten verstärkt am Bestandaufbau.

Bei zunehmender Neigung im Bereich der Seitenhänge kennzeichnet ein stufiger Aufbau die Bestände. Neben den inselartig wachsenden Horsten von *Carex curvula* gewinnen andere Arten wie *Agrostis rupestris*, *Avenula versicolor*, *Juncus trifidus*, *Luzula lutea*, *Minuartia sedoides*, *Silene acaulis* s. lat., *Potentilla aurea*, *Euphrasia minima*, *Veronica bellidioides*, *Pedicularis kernerii* und *Campanula barbata* an Bedeutung.

### 3. Vegetation der Talebene

#### *Nardus stricta*-Gesellschaft

Bürstlingsrasen bilden die vorherrschende Gesellschaft der Weideflächen in der subalpinen und unteren alpinen Stufe (Grabherr 1993). Am Taleingang im Bereich des Schönwieskopfes stellen sie eine großflächig verbreitete Vegetationseinheit dar. Infolge der Weidenutzung hat sich hier *Nardus stricta* stark ausgebreitet und dominiert mit hoher Deckung die in der Regel kurzrasigen Bestände (Tab. A4, Anhang). *Potentilla aurea* und *Scorzoneroidea helvetica* treten stärker in Erscheinung. Daneben spielen auch *Mutellina adonidifolia* und *Geum montanum* eine Rolle für den Bestandaufbau. Zu den häufigen Begleitern zählen darüber hinaus *Antho-*

*xanthum alpinum*, *Euphrasia minima*, *Homogyne alpina*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Soldanella pusilla*, *Carex curvula*, *Festuca rubra* agg. und *Luzula sudetica*.

### Besiedelungsprozesse

Die Besiedelungsprozesse im Gletschervorfeld werden von abiotischen und biotischen Faktoren bestimmt (Matthews 1992). Höhenlage, Mikrotopographie, Korngröße des Substrats und Feuchtigkeit sind entscheidende abiotische Parameter. Unter den biotischen Faktoren sind Diasporenverfügbarkeit (Diasporeneintrag, Diasporenbank, Diasporenproduktion), Keimungsfähigkeit, Wachstumspotential und die Interaktionen zwischen den Pflanzen bedeutsam.

#### Diasporengröße, Diasporenregen, Diasporenbank

Pionierarten wie beispielsweise *Saxifraga aizoides* oder *Saxifraga oppositifolia* haben viele, kleine Samen (109 bzw. 65 Samen pro Kapsel, Kneringer 1998) mit einem Gewicht von 0,05 bzw. 0,09 mg (Marcante 2008). Durchschnittlich werden mehrere Tausend Samen pro Pflanze produziert, die durch den Wind verbreitet werden (Stöcklin und Bäumler 1996, Kneringer 1998, Finch 2008). Ein Vergrabungssex-

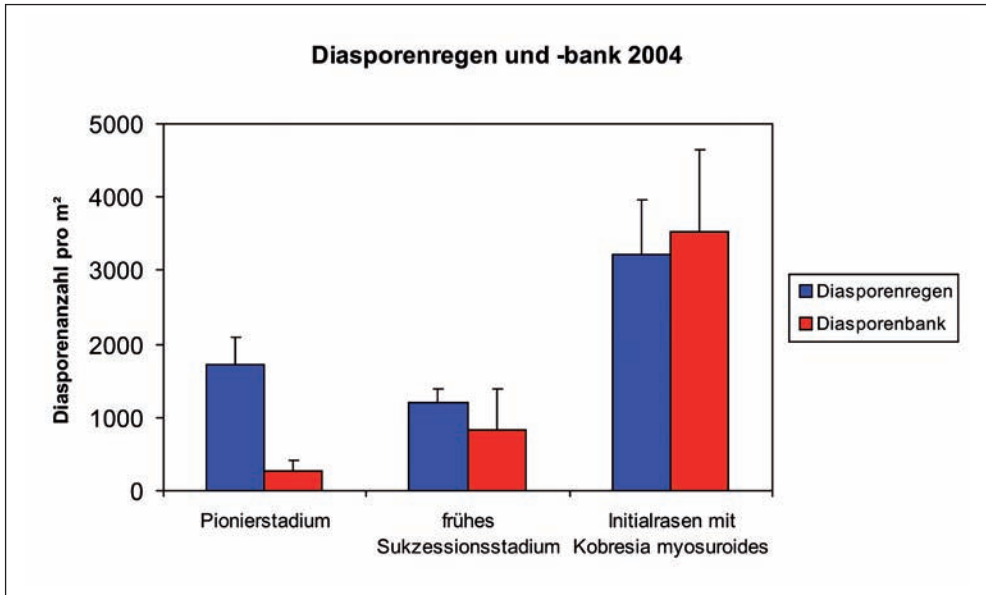


Abb. 15: Diasporenregen (Finch 2008) und Diasporenbank (Marcante et al. 2009a) 2004 im Gletschervorfeld des Rotmoosferners. Angegeben sind die mittlere Diasporenanzahl pro m<sup>2</sup> und die Standardabweichung.

periment zeigte, dass *Saxifraga*-Samen über eine lange Lebensfähigkeit verfügen (mindestens 5 Jahre, Schwienbacher et al. 2010). Sie sind es auch, die den Großteil des Diasporenregens und der Diasporenbank im Bereich des Pionierstadiums bestimmen (Abb. 15, Finch 2008, Marcante et al. 2009a). Der Eintrag von *Saxifraga aizoides* auf rezent eisfreie Moränen des Rotmoosferners erfolgt hauptsächlich über Samen und Pflanzenbruchstücke vom orographisch rechten Seitenhang des Gletschertales (48 %, Raffl et al. 2006b). Der rezente Genfluss im Bereich des Gletschervorfeldes selbst beträgt 24 % (Raffl et al. 2006b). Aber auch Ferneintrag aus dem angrenzenden Gaisbergtal (4 %,

Raffl et al. 2006b) wurde mit Hilfe von molekulargenetischen Analysen nachgewiesen.

Folgearten haben in der Regel bereits größere Diasporen (*Trifolium pallescens*: 0,57 mg, *Silene acaulis* s. lat. 0,24 mg, Marcante 2008) und produzieren entsprechend weniger (463 bzw. 683 Samen pro Pflanze, Kneringer 1998). Aber auch sie werden hauptsächlich durch den Wind ausgebreitet und finden sich vor allem im Diasporenregen (Abb. 15, Finch 2008) und in der Diasporenbank (Abb. 15, Marcante et al. 2009a) des frühen Sukzessionsstadiums und des Initialrasenstadiums auf 40-70 bzw. 70-100 Jahre eisfreien Moränen. Im Initialrasen mit *Kobresia myosuroides* ist



die Varianz des Diasporengewichts am höchsten (*Saxifraga paniculata*: 0,05 mg; *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola*: 3,75 mg, Marcante 2008). Pflanzen mit schweren Diasporen bilden vergleichsweise viel weniger pro Pflanze aus (*Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* 33, Kneringer 1998).

Viele Gletschervorfeldarten sind sog. „Wintersteher“, d.h. sie streuen ihre Diasporen nicht zur Gänze im Herbst aus, sondern entlassen sie teilweise erst nach der Schneeschmelze im Frühsommer. Untersuchungen von Finch (2008) haben gezeigt, dass beispielsweise *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga oppositifolia*, *Linaria alpina*, *Silene acaulis* s. lat. im Diasporenenregen der Monate Juni und Juli zu finden waren. Es handelte sich dabei um Samen aus dem Vorjahr, da die Arten zu diesem Zeitpunkt erst blühten oder Blütenknospen aufwiesen.

Die Diasporenbank wird entlang des Gletschervorfeldes kontinuierlich aufgebaut (Abb. 15). Die Pionierarten bleiben zwar bis in das Stadium der Initialrasen mit *Kobresia myosuroides* im Boden vorhanden (Marcante et al. 2009a), dominant sind jedoch die im jeweiligen Stadium oberirdisch vorherrschenden Arten (Tab. A1, Anhang).

## Keimlingsaufkommen

Abhängig von den mikroklimatischen Bedingungen nach der Schneeschmelze und während der jeweiligen Vegetationsperiode variiert die Anzahl der Keimlinge. Im Pionierstadium wurden beispielsweise 6-934 Keimlinge pro m<sup>2</sup> festgestellt, im frühen Sukzessionsstadium 13-1373 Keimlinge pro m<sup>2</sup> (Niederfriniger Schlag & Erschbamer 2000). Allerdings ist das Pionierstadium ganz klar samenlimitiert: eine Ansaat erhöhte die Keimlingsanzahl, sofern genügend Feuchtigkeit vorhanden war (Erschbamer et al. 2008, Schwienbacher, unpubl.). Späte Sukzessionsarten können durchaus in jungen Flächen keimen, wenn sie angesät werden (Niederfriniger Schlag & Erschbamer 2000) und sie etablieren sich dort auch (Erschbamer et al. 2008). Obwohl für Gletschervorfeldarten ein gutes Fernausbreitungspotential festgestellt wurde (Tackenberg und Stöcklin 2008), scheinen vor allem die späten Sukzessionsarten kaum die jungen Moränen zu erreichen.

Die bereits vorhandene Vegetation fördert eine dauerhafte Ansiedelung (Erschbamer et al. 2008). Entscheidend für den Keimungs- und Etablierungserfolg ist die Korngröße des Substrates: grobkörniges Material mit wenig Schluff und Ton ist nicht ideal für das Keimlingsaufkommen (Schwienbacher, unpubl.), da es kaum Feuchtigkeit halten kann.

## Wachstumspotential

Das Wachstumspotential ist bei *Saxifraga aizoides* sehr gering. Nach 100 Tagen Wachstum in der Klimakammer erreichte die Art eine Gesamtbiomasse von 8,11 mg. Für *Poa alpina* resultierte bei diesem Experiment eine Gesamtbiomasse von 445,22 mg, *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* wies 160,52 mg auf (Niederfriniger Schlag 2001). Diese Ergebnisse stimmen sehr gut mit den Elementen der Populationsentwicklung überein (Marcante et al. 2009b): bei *Saxifraga aizoides* spielt das Wachstum eine geringe Rolle für den Erhalt der Population, während das Überleben von großen Individuen als entscheidender Parameter identifiziert wurde. Auch die Fekundität hatte nicht einen

überragenden Einfluss, sondern reichte gerade aus, um einen Anstieg der Populationsgröße zu garantieren. Im Gegensatz dazu übte das Wachstum bei *Poa alpina* und *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* einen wesentlich stärkeren Einfluss auf die Populationsentwicklung aus (Marcante et al. 2009b).

## Konkurrenz

Ein besonders spannender Aspekt im Sukzessionsgeschehen ist die Abfolge und Ersetzung von Arten. Studien in Dauerflächen sind geeignet, die Geschwindigkeit dieser Prozesse zu untersuchen (Erschbamer et al. 2008). Im Pionierstadium nahmen *Saxifraga oppositifolia* und *Saxifraga*

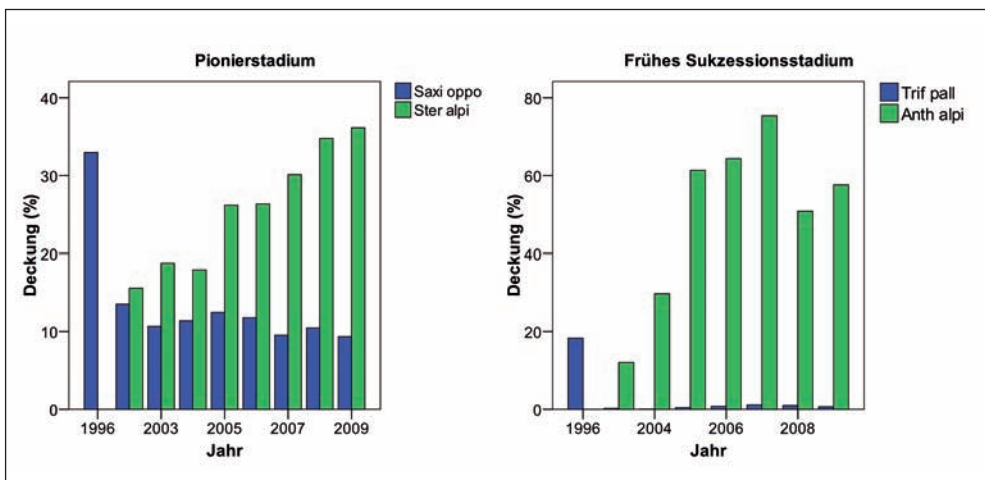


Abb. 16:

links - Deckung von *Saxifraga oppositifolia* und *Stereocaulon alpinum* von 1996 bis 2009 in 25x25 cm Dauerflächen im Pionierstadium (Flächen ohne Behandlung); rechts - Deckung von *Trifolium pallescens* und *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* im frühen Sukzessionsstadium (Flächen mit Ansaat in den Jahren 1996/1997).

*aizoides* im Verlauf von 13 Jahren signifikant ab (Abb. 16). Diese Pionierpflanzen scheinen aber nicht durch Folgearten in Bedrängnis geraten zu sein, sondern sie starben wohl aus Altersgründen ab. Für *Saxifraga oppositifolia* wurde beispielsweise mit Hilfe der Herbchronologie (Dietz und Schweingruber 2001) ein maximales Alter von 17 Jahren festgestellt (Erschbamer und Retter 2004). Die abgestorbenen *Saxifraga*-Bereiche wurden bislang kaum wiederbesiedelt, obwohl in den Dauerflächen gerade die Flechte *Stereocaulon alpinum* signifikant an Deckung zunahm (Abb. 16).

Auch im frühen Sukzessionsstadium wurde ein altersbedingtes Absterben beobachtet, und zwar von *Trifolium pallescens* (Erschbamer et al. 2008). Aus der Herbchronologie-Studie wissen wir, dass *Trifolium pallescens* im frühen Sukzessionsstadium ein durchschnittliches Alter von 6 Jahren erreichen kann (Kuen 2001). Das Maximalalter dieser Art beläuft sich auf 11 (Kuen 2001) bzw. 10 Jahre (Schweingruber et al. 2007). In angesäten Flächen des frühen Sukzessionsstadiums zeigen sich allerdings sehr wohl Ersetzungsvorgänge: hier dehnte sich *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpicola* sehr stark aus, sodass *Trifolium pallescens* zwar als Keimling noch vorhanden war, aber sich nicht mehr zu adulten Pflanzen weiterentwickeln konnte (Abb. 16).

Detaillierte Studien zu den Interaktionsvorgängen zwischen Gletschervorfeldpflanzen auf unterschiedlich alten Morä-

nenflächen wären unbedingt notwendig. In der Literatur gibt es zwar verschiedenste Modelle, die eine allgemeine Erklärung der Primärsukzession anbieten, so z.B. das „facilitation-tolerance-inhibition-model“ von Connell & Slatyer (1977), das „resource ratio-model“ von Tilman (1985, 1988), das „invasion model“ (van Hulst 1992), das „Competition-Stresstolerator-Ruderal-model“ (Grime 2001, Caccianiga et al. 2006), um nur einige zu nennen. Eine einschlägige empirische Studie über Interaktionen im Gelände fehlt jedoch.

## Literatur

- Bortenschlager, S. (1984) Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols I. Inneres Ötztal und unteres Inntal. Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck 71: 19–56.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112: 10-20.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Dietz, H. & Schweingruber, F. (2001) Development of growth rings in roots of dicotyledonous perennial herbs: experimental

- analysis of ecological factors. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH Zürich* 67: 97-105.
- Erschbamer, B. & Retter, V. (2004) How long can glacier foreland species live? *Flora* 199: 500-504.
- Erschbamer, B. (2001) Responses of some Austrian glacier foreland plants to experimentally changed microclimatic conditions. In: *Fingerprints of Climate Change*, Walther, G-R, Burga, CA, Edwards, PJ (eds) Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 263-279.
- Erschbamer, B. (2007) Winners and losers of climate change in a central alpine glacier foreland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39: 237-244.
- Erschbamer, B. (2009) Faktoren und Prozesse der Besiedelung im alpinen Neuland. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 21: 253-265.
- Erschbamer, B., Bitterlich, W. & Raffl, C. (1999) Die Vegetation als Indikator für die Bodenbildung im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Obergurgl, Ötztal, Nordtirol). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 86: 107-122.
- Erschbamer, B., Kneringer, E. & Niederfriniger Schlag, R. (2001) Seed rain, soil seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. *Flora* 196: 304-312.
- Erschbamer, B., Niederfriniger Schlag, R. & Winkler, E. (2008) Colonization processes on a central Alpine glacier foreland. *Journal of Vegetation Science* 19/6: 855-862.
- Finch, K. (2008) Diasporenregen im Gletschervorfeld des Rotmoosferners, Obergurgl, Ötztal. Diplomarbeit Universität Innsbruck.
- Fischer, M.A., Oswald, K. & Adler, W. (2008) *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. 3. Aufl. Land Oberösterreich, Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, Linz.
- Friedel, H. (1938) Die Pflanzenbesiedelung im Vorfeld des Hintereisferners. *Zeitschrift für Gletscherkunde* 26: 215-239.
- Gams, H. (1939) Die Pflanzendecke der Vendter Täler. *Festschrift zum 40jährigen Bestehen des DAV, Zweig Mark Brandenburg*. Bruckmann Verlag, München, 56-63.
- Grabherr, G. (1993) *Caricetea curvulae*. In: *Die Pflanzengesellschaften Österreichs Teil II*, Grabherr G, Mucina L (eds) Gustav Fischer Verlag, Jena, 343-372.
- Grime, J.P. (2001) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Toronto.
- Heuffler, L.v. & Stotter, M. (1840) *Geognostisch-botanische Bemerkungen auf einer Reise durch Oetzthal und Schnals*. *Neue Zeitschrift des Ferdinandeums für Tirol und Vorarlberg* 6.
- IPCC (2007) *Climate Change 2007 – The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental*



- Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jochimsen, M. (1962) Die Vegetationsentwicklung in den Vorfeldern des Rotmoos- und Gaisbergferners im Ötztal. Dissertation Universität Innsbruck.
- Jochimsen, M. (1963) Vegetationsentwicklung in hochalpinem Neuland. Beobachtungen der Dauerflächen im hochalpinen Neuland. Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck 53: 109-123.
- Jochimsen, M. (1970) Die Vegetationsentwicklung auf Moränenböden in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren. Veröffentlichungen der Universität Innsbruck 46: 5-22.
- Kerner von Marilaun, A. (1863) Das Pflanzenleben der Donauländer. Verlag der Wagner'schen Universitäts-Buchhandlung, Innsbruck.
- Klebelberg, R. (1913) Das Vordringen der Hochgebirgsvegetation in den Tiroler Alpen. Österreichische Botanische Zeitschrift 63: 177-186, 241-254.
- Kneringer, E. (1998) Diasporenregen und Diasporenbank im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Ötztaler Alpen, Tirol). Diplomarbeit Universität Innsbruck.
- Kuen, V. & Erschbamer, B. (2002) Comparative study between morphology and age of *Trifolium pallescens* in a glacier foreland of the Central Alps. Flora 197: 379-384.
- Kuen, V. (2001) Alters- und Populationsstruktur von *Trifolium pallescens* im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Ötztal, Tirol). Diplomarbeit Universität Innsbruck.
- Mallaun, M. (2001) Verlauf der Primärsukzession in einem zentralalpinen Gletschervorfeld (Ötztaler Alpen, Tirol). Diplomarbeit Universität Innsbruck.
- Marcante, S. (2008) Life history traits and population dynamics of glacier foreland species. Dissertation Universität Innsbruck.
- Marcante, S., Schwienbacher, E. & Erschbamer, B. (2009a) Genesis of a soil seed bank on a primary succession in the Central Alps (Ötztal, Austria). Flora 204: 434-444.
- Marcante, S., Winkler, E. & Erschbamer, B. (2009b) Population dynamics along a primary succession gradient: do alpine species fit into demographic succession theory? Annals of Botany 103: 1129-1143.
- Matthews, J.A. (1992) The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain. A geocological approach to glacier forelands and primary succession. Cambridge University Press, Cambridge.
- Niederfriniger Schlag, R. & Erschbamer, B. (2000) Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps, Austria. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 32: 270-277.
- Niederfriniger Schlag, R. (2001) Primärsukzession im Gletschervorfeld. Keimung, Etablierung, Wachstum und Interaktionen im Gletschervorfeld des Rotmoos-

- ferners (Ötztal, Tirol). Dissertation Universität Innsbruck.
- Raffl, C. & Erschbamer, B. (2004) Comparative vegetation analyses of two transects crossing a characteristic glacier valley in the Central Alps. *Phytocoenologia* 34/2: 225-240.
- Raffl, C. (1999) Vegetationsgradienten und Sukzessionsmuster in einem zentralalpinen Gletschervorfeld (Ötztaler Alpen, Tirol). Diplomarbeit Universität Innsbruck.
- Raffl, C., Holderegger, R., Parson, W. & Erschbamer, B. (2008) Patterns in genetic diversity of *Trifolium pallescens* populations do not reflect chronosequence on alpine glacier forelands. *Heredity* 100: 526–532.
- Raffl, C., Mallaun, M., Mayer, R. & Erschbamer, B. (2006a) Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, Central Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38/3: 421-428.
- Raffl, C., Schönswetter, P. & Erschbamer, B. (2006b) 'Sax-sess' – genetics of primary succession in a pioneer species on two parallel glacier forelands. *Molecular Ecology* 15: 2433–2440.
- Raffl-Wallinger, C. (2006) Comparative analyses of the primary succession on Central Alpine glacier forelands on inter- and intraspecific levels. Dissertation Universität Innsbruck.
- Rudolph, D. (1991) Vergleichende Studien zur Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Rotmoosferners/Ötztaler Alpen. Diplomarbeit Universität Gießen.
- Schweingruber, F., Münch, A., & Schwarz, R. (2007) Dendrochronologie von Kräutern und Sträuchern im Vorfeld des Morteratschgletschers. *Bauhinia* 20: 5-17.
- Schwienbacher, E. & Erschbamer, B. (2002) Longevity of seeds in a glacier foreland of the Central Alps – A burial experiment. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH Zürich* 68: 63–71.
- Schwienbacher, E. & Erschbamer, B. (2008a) Sensitivity of glacier foreland species to drought conditions during germination. *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplementum* 18: 29.
- Schwienbacher, E. & Erschbamer, B. (2008b) Effects of temperature and drought stress on germination and establishment of glacier foreland species. *Sauteria* 16: 388-389.
- Schwienbacher, E. (2004) Populationsbiologische Studien an frühen Sukzessionsarten im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Ötztal, Tirol). Verbreitung und Standortsansprüche von *Artemisia genipi* und *A. mutellina*, Populationsstruktur von *A. genipi*. Diplomarbeit Universität Innsbruck.
- Schwienbacher, E., Marcante, S. & Erschbamer, B. (2010) Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape – a 5-year burial experiment in the Central Alps. *Flora* 205: in press.

- Stöcklin, J. & Bäumler, E. (1996) Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *Journal of Vegetation Science* 7: 45-56.
- Tackenberg, O. & Stöcklin, J. (2008) Wind dispersal of alpine plant species: a comparison with lowland species. *Journal of Vegetation Science* 19: 109-118.
- Tilman, D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* 125: 827-852.
- Tilman, D. (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- van Hulst, R. (1992) From population dynamics to community dynamics: modeling succession as a species replacement process. In: *Succession*, Glenn-Lewin DC (ed) Chapman & Hall, London, 188-214.
- Walker, L.R. & Del Moral, R. (2003) *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiedemann, T. (1991) Die Entwicklung von Boden und Vegetation im Vorfeld des Gaißbergferners/Ötztaler Alpen. Diplomarbeit Universität Gießen.

### Verzeichnis der AutorInnen

---

Fabian Nagl  
Universität Innsbruck  
Institut für Botanik  
Sternwartestr. 15, 6020 Innsbruck, Österreich  
Fabian.Nagl@uibk.ac.at

Brigitta Erschbamer  
Universität Innsbruck  
Institut für Botanik  
Sternwartestr. 15, 6020 Innsbruck, Österreich  
Brigitta.Erschbamer@uibk.ac.at

