

Zeitschrift:	Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern
Herausgeber:	Naturforschende Gesellschaft Bern
Band:	- (1919)
Artikel:	Die Sukzession der Pflanzenvereine : allgemeine Betrachtungen über die dynamisch-genetischen Verhältnisse der Vegetation in einem Gebiete des Berner Oberlandes
Autor:	Lüdi, Werner
Kapitel:	Anhang
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-319268

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

dar, sondern einen Kreislauf von Erscheinungen innerhalb des Schlussvereins oder einer Assoziation, in welch letzterem Fall sie als phänologische Erscheinungen zu werten sind.

Erwähnen möchte ich schliesslich noch, dass **Furrer** (18, p. 32) die Forderung aufgestellt hat, die Serie solle in ihrer begrifflichen Fassung nach genetisch-dynamischen Gesichtspunkten ein Gegenstück zum floristisch geprägten Begriff des Bestandes bilden. Sie müsste dann enthalten Höhenglieder, Fazies, Substrat- und übrige Variationen. Die Berechtigung dieser Forderung ergibt sich aus der Fassung des Begriffes der Assoziation. So wie eine Sukzessionsreihe sich aus einer Reihe von Bestandestypen zusammensetzt, wird sie auch die Nebentypen dieser Bestände in sich aufnehmen und dementsprechend eine weitere Gliederung erfahren. Furrer versucht dann allerdings nicht, seine theoretischen Folgerungen praktisch durchzuführen; seine Sukzessionsserien sind ganz nach physiognomischen Gesichtspunkten gegliedert.

Anhang.

Versuch zur Gliederung der Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales nach Sukzessionsreihen.

In Anwendung der im vorstehenden, mehr theoretisch gehaltenen Teil aufgestellten Grundsätze wurde nun versucht, die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales nach Sukzessionsreihen zu gliedern. Es sollen hier nur die Ergebnisse der speziellen Untersuchungen, die den Hauptteil der ganzen Arbeit ausmachen, wiedergegeben werden, nebst einem kurzen Ueberblick über die einleitenden Abschnitte.

Ein erstes Kapitel ist der **geologisch-morphologischen und klimatischen Uebersicht** des Untersuchungsgebietes gewidmet, das hydrographisch begrenzt ist als Einzugsgebiet der weissen Lütschine, bis zu ihrer Vereinigung mit der schwarzen Lütschine bei Zweilütschinen und $164,2 \text{ km}^2$ umfasst. **Geologisch** bildet es eine Zweiheit: der südliche Teil bis nach Stechelberg gehört

zu dem nach Norden rasch sinkenden Aarmassiv, dessen Gneissgranit die hohe Gipfelkette bildet, die das Tal vom Wallis scheidet, aber schon bei Stechelberg im Talgrund untertaucht. Der Sedimentmantel des Aarmassivs, zur Hauptsache aus mächtigen Komplexen von Hochgebirgskalk bestehend (unter ihm lagert ein dünnes Band von Trias, Lias und Dogger als sog. Zwischenbildungen, auf ihm eine Kappe von tertiären Gesteinen verschiedener Art), versinkt unter die dem Aarmassiv vorgelegerten Gebirge auf der freien Hochfläche in einer Linie, die wir von der Sefinenfurgge nach Mürren und von da zur kleinen Scheidegg ziehen, im Talgrund dagegen, wo er noch die Steilwände bildet, erst bei Lauterbrunnen. Die Gesteine, unter denen das Aarmassiv verschwindet, gehören zur helvetischen Decke (Wildhorndecke) und umfassen das Mesozoikum vom Dogger bis und mit der untern Kreide. Sie ordnen sich, wenn wir von den oft recht komplizierten Verfaltungen absehen, im allgemeinen nach ihrem Alter an, so dass an den Ueberschiebungsrand mächtige Massen von unterem und mittlerem Dogger anschliessen (Männlichenkette, Schilthornkette), dem im Saustal die Oxfordschiefer und Malmkalke, im Sulsgebiete (Schwalmeren-Sulegg) die unteren Kreidegesteine folgen. Wir finden deshalb im Lauterbrunnental eine sehr grosse Mannigfaltigkeit der Gesteine, die es zu Sukzessionsstudien besonders geeignet erscheinen lassen.

Anschliessend wird nun der **Einfluss des Kalkgehaltes auf die Flora** anhand empirischer Tatsachen eingehend besprochen. Es ist ja bekannt, dass kalkreiche und kalkarme Gesteine eine Flora aufweisen, die sich zum grossen Teil aus verschiedenen Arten zusammensetzt. Die Streitfrage dreht sich darum, ob chemische oder physikalische Einflüsse des Bodens bei diesem Artenwechsel ausschlaggebend sind. Das Lauterbrunnental gibt nach zwei Seiten hin Anhaltspunkte zur empirischen Lösung dieser Frage. Da sind einmal viele Gesteine des mittleren und untern Doggers und gewisser Kreideschichten, die im frischen Bruch einen beträchtlichen Kalkgehalt aufweisen, der bei fortschreitender Verwitterung nach und nach ausgelaugt wird, so dass ein kalkarmer Sandstein übrig bleibt. Es zeigt sich nun bei eingehender Vergleichung, dass dieser allmählichen

Auslaugung ein Artenwechsel absolut parallel geht: die Kalkpflanzen, die den frischen Fels besiedeln, verschwinden und machen der Flora des kalkarmen Felses Platz; sie halten sich am längsten (oder dauernd) in den Spalten, Rillen und Mulden, wo das abfliessende Wasser, das gelösten Kalk enthält, durchzieht. Der andere Beweispunkt wird geliefert durch die Ueberlagerung und Einlagerung kalkreicher Gesteine auf und in kalkarme, die entweder primär sein kann (Hochgebirgskalk auf Gneissgranit; Malmkalk über unterem Dogger) oder durch tektonische Störungen bedingt (Marmorschollen im Gneiss, Einfaltung des Hochgebirgskalkes in den Gneiss, Auflagerung des Malmkalkes auf untere Kreide etc.). Dadurch kommt Kalkdetritus oder auch nur kalkhaltiges Wasser in beträchtlicher Menge auf das kalkarme Gestein und ruft dort eine Vegetation ausgesprochen kalkholder Arten hervor, während die kalkfliehenden sich auf vorragende Felsköpfe oder grössere Felswände beschränken. Auch hier können die Uebergänge in allen Einzelheiten verfolgt werden, so auf dem Gneissfels des Rottales, der Stufensteinalp, der Felswände zwischen Obersteinberg und Tal. Arten, die nur durch die physikalischen Eigenschaften des Bodens zu einer Bevorzugung des kalkreichen oder kalkarmen Gesteins geführt werden, gegenüber den chemischen Verhältnissen desselben aber in Wirklichkeit indifferent sind und von denen deshalb manche, je nach dem Klimacharakter, bald das eine bald das andere Gestein besiedeln, sind in diesen Beispielen ausgeschlossen, ebenso fallen Konkurrenzverhältnisse im Sinne Nägelis weg.

Die Tatsache, dass sehr viele Pflanzenarten in weitgehendem Masse von der chemischen Beschaffenheit des Bodens, vor allem von dem Gehalt an Kalkkarbonat abhängig sind, ist für Sukzessionsstudien von grosser Bedeutung. Wir haben im allgemeinen Teil ausgeführt, wie im Laufe der Sukzession im humiden Klima die Böden ausgelaugt und ihres Gehaltes an kohlensaurem Kalke beraubt werden. Die meisten Pflanzengeographen haben bisher Pflanzenvereine, die sich in ihrer Gesamtökologie ungefähr entsprechen, sich aber dadurch unterscheiden, dass die einen auf kalkreichem, die andern auf kalkarmem Boden gedeihen, in enge Verbindung zu einander gebracht, sie oft als Substrat-

variationen unter dem gleichen Typus vereinigt. Vom genetisch-dynamischen Gesichtspunkt betrachtet, geht dies jedenfalls nicht an. Entweder sind die beiden Bestände einander nicht koordiniert: sie gehören auf Kalk verschiedenen Sukzessionstufen an, wobei der Bestand des kalkarmen Bodens dem des Kalkbodens folgt (z. B. *Seslerieto-Semperviretum* → *Semperviretum*), oder aber die Bestände sind vielleicht koordiniert, besitzen aber gar keine direkten Beziehungen zu einander: sie gehören zu verschiedenen Sukzessionsreihen (z. B. *Caricetum ferrugineæ* und *Luzuletum spadiceæ*). Daher müssen wir die «Substratvariationen» des kalkreichen und kalkarmen Bodens scharf auseinanderhalten und sie im allgemeinen als gesonderte Typen auffassen oder dem Typus beifügen, der ihrer dynamisch-genetischen Stellung gerecht wird, eine Forderung, die auch schon durch Vergleichung des floristischen Inventars ihre Begründung findet.

Morphologisch ist das Lauterbrunnental mit Ausnahme des obersten Talabschnittes ein Quertal, entstanden durch fluviatile und glaziale Erosion in eine sich von SE nach NW senkende Gesteinsplatte verschiedenartiger Zusammensetzung. Es bietet grosses Interesse, die morphologischen Verhältnisse näher zu verfolgen und anhand der wirksamen Faktoren ihre Erklärung zu versuchen. Wir müssen uns hier auf wenige, die Sukzessionsfragen direkt beeinflussende Punkte beschränken. Das Haupttal ist gewaltig übertieft, ein prachtvolles Trogthal in 650—900 m Höhe. Die Folge davon ist eine starke räumliche Verkürzung der untern Höhenstufen; Steilhänge herrschen vor, und mit Ausnahme des intensiv bewirtschafteten, geologisch sehr jungen, und aus Alluvionen und Gehängeschutt bestehenden Trogbodens ist das Gelände auf dem sich ein Schlussverein hätte entwickeln können, spärlich. Ausgedehnt ist dagegen das flache Plateau auf der Trogshulter, das sich von 2000 m im Talhintergrund bis auf 1200—1100 m gegen den Talausgang hin senkt. Darüber erheben sich wieder Steilhänge bis zu den höchsten Gipfeln der Berner-Alpen, mehrfach und gesetzmässig unterbrochen von kleineren Plateaus und von Fluhbändern, die aber längs der Hauptkette wenig entwickelt sind. Kalkschutthalden sind zahlreich und reichhaltig zusammengesetzt in allen Höhenstufen und Expositionen; ungünstiger steht es mit dem Schutt des kalkarmen

Gesteins, da ihm beinahe überall auch Kalkgestein beigemischt ist; schiefriger und toniger Schutt ist sehr verbreitet. Bergsturzmaterial ist in den mittleren und oberen Stufen viel vorhanden. Die rezenten Moränen sind gut entwickelt, die diluvialen nur noch auf den Plateaus in Bruchstücken erhalten geblieben und längst überwachsen. Die fliessenden Gewässer besitzen einen raschen Lauf, oft von Wasserfällen unterbrochen. Sie zeigen aber trotzdem da und dort hübsche Verlandungsbilder in kleinem Maßstab. An der Lütschine selber, die sich in den letzten Jahrzehnten infolge der Korrektionsarbeiten merklich eingeschnitten hat, können wir heutzutage Anfangsbilder der Verlandung nicht mehr finden; erst unterhalb Zweilütschinen ist ihr Uferleben an kleinen Altwässern etwas reicher entwickelt. Gehängesümpfe sind besonders in den mittleren Höhenstufen reichlich vorhanden. Stehende Gewässer fehlen den tiefern Lagen vollständig; erst in alpinen Höhen lachen uns im Hochsommer einige kleine Seelein an, deren Vegetation aber keine verlandende Kraft mehr innewohnt. In der Gegend der Waldgrenze dagegen bieten alte Rundhöckerlandschaften mancherorts kleine, verlandende Tümpel (vor allem die Alpen Winteregg, Oberhorn, Wengernalp); ganz besonderes Interesse beansprucht der hochgelegene Schmadribrunnen (2300 m).

Die Morphologie des Tales bietet also gute und vielgestaltige Objekte zum Studium der Sukzession, und zwar in den mittleren und höheren Lagen im allgemeinen bessere, als in den tieferen Lagen. Gut entwickelt sind namentlich die Sukzessionen des Kalkfelses und Kalkschuttes durch alle Höhenstufen. Spärlicher sind Anfangsstadien der ausgesprochen kalkarmen Böden zu finden; sie werden in den tieferen Lagen ungenügend. Wenig entwickelt und gegenüber dem Vorlande stark vereinfacht sind die Anfangsstadien der Verlandungsvorgänge der montanen Stufe, wo wir namentlich stehende Gewässer vermissen. Schliesslich muss noch betont werden, dass die natürlichen Verhältnisse durch den Menschen in ausserordentlich intensiver Weise umgestaltet wurden, so dass wir gezwungen sind, uns vor jedem neuen Studienobjekt über Art und Umfang dieser Beeinflussung Rechenschaft zu geben, wenn wir Trugschlüsse möglichst ausschalten wollen.

Klimatisch ist das Lauterbrunnental charakterisiert durch seine Lage als tiefes, unten sehr enges und oben sich erweiterndes Nord-Süd-Tal an der Nordabdachung der Alpen, direkt an die höchsten Teile des Hauptkammes der Berneralpen anschliessend. Die Massenerhebung des Finsteraarhornmassifs ist von geringem Einfluss, und obschon die Bise sich nur wenig bemerkbar macht, so ist das Gebiet doch den Sommernebeln stark ausgesetzt. Umgekehrt wird es aus erster Hand der aufhellenden, wärmenden und austrocknenden Wirkung des Föhns teilhaftig, die allerdings oft nicht in den Talgrund hinabreicht. Wichtig für die Sukzessionsverhältnisse sind die Veränderungen des Klimas mit steigender Höhenlage, die sich geltend machen als Abnahme der Temperatur, des Luftdruckes, der Wasserdampfkapazität der Luft, als Zunahme der Niederschläge, die mehr und mehr in fester Form erfolgen, Zunahme der Insolation, der Windstärke, der raschen Wechsel der Temperatur und des Wasserdampfgehaltes der Luft (häufige Nebelbildungen). Hand in Hand damit geht die Zunahme der Schneedeckung und die Verkürzung der Vegetationsdauer sowie ein Zurücktreten des Allgemeinklimas gegenüber dem Lokalklima, das verkörpert wird durch den mächtigen Einfluss der Exposition. Das mesophytische Klima des Talgrundes wird beim Höhersteigen vorerst noch stärker ausgeprägt infolge der Zunahme der Niederschlagsmengen und der sommerlichen Nebelkondensationen, die in etwa 1200 m Höhe beginnen. In alpiner Höhe dagegen nimmt der mesophytische Klimacharakter mehr und mehr ab; die noch zunehmende Niederschlagsmenge¹⁾ wird in ihrer Wirkung durch die heftigen Winde, die gewaltige Insolation und die niedrige Temperatur, verbunden mit raschen und starken Wechseln sowie die allzukurze Vegetationsperiode mehr als aufgehoben; das hochalpine Klima schliesslich ist ausgesprochen extrem und xerophytisch mit mesophytischen Anklängen geschützter Lokalklimate.

¹⁾ So nach den Annalen der schweiz. met. Zentralanstalt für das Jahr 1915;

Lauterbrunnen (810 m):	1221 mm
Mürren (1650 m):	1287 >
Eigerletscher (2320 m):	1921 >
Jungfraujoch (3450 m) 10. IX. 13/9. IX. 14.:	2680 >

Diese Klimaveränderungen mit steigender Höhe gehen im allgemeinen so unmerklich vor sich, dass es kaum möglich sein wird, sie direkt zur Abgrenzung von Höhenstufen zu verwenden. Die Versuche zur **Abgrenzung der natürlichen Höhenzonen** sind zahlreich. Wurden zuerst vorwiegend die wirtschaftlichen Höhengrenzen bestimmt, so hielten spätere Forscher sich mehr und mehr an die natürliche Vegetation: einzelne besonders charakteristische Arten wurden als Indikatoren der Höhengürtel ausgewählt; dann wurden die Grenzen dorthin verlegt, wo der stärkste Artenwechsel stattfand; schliesslich wurde der Assoziationswechsel zugrunde gelegt, wobei aber stets noch rein klimatische Werte, wie die klimatische Schneegrenze beigezogen wurden. Wenn wir uns auf den Standpunkt stellen, dass die Höhengrenzen durch den Assoziationswechsel gegeben werden sollen, so müssen wir doch festhalten, dass dazu nicht alle Assoziationen gleich gut geeignet sind, sondern am besten diejenigen unter ihnen, die in möglichst weitgehendem Masse durch das Allgemeinklima bestimmt werden, bei denen also die nur lokal wirkenden Faktoren, seien sie nun edaphischer oder klimatischer Natur, ihre Wirksamkeit verlieren. Es sind dies die **Schlussvereine**. Treten mit steigender Höhenlage beträchtliche Änderungen des Allgemeinklimas auf, so müssen diese sich durch Ausbildung besonderer Schlussvereine äussern. Deshalb werden in einem folgenden Kapitel diejenigen Pflanzenvereine des Lauterbrunnentales, die den Anforderungen eines Schlussvereines entsprechen, herausgesucht, beschrieben und versucht, sie zur Einteilung der natürlichen Höhenstufen zu verwenden. Diese Untersuchung lieferte folgendes Ergebnis:

1. Stufe des *Fagetum silvaticae*: reicht vom Talgrund (655 m) bis 1200 m, montane Stufe.
2. Stufe des *Piceetum excelsae*: reicht von 1200—1900 m (im Talhintergrund nur bis 1850 m), subalpine Stufe s. str.
3. Stufe des *Rhodoretum ferruginei*: reicht von 1900—2100 m, Uebergangsstufe oder Zergstrauchstufe.
2) und 3) bilden zusammen die subalpine Stufe im weitern Sinn.

4. Stufe des *Nardetum strictae*: reicht von 2100—2300 m, untere alpine Stufe.
5. Stufe des *Caricetum curvulae*: reicht von 2300—2930 m, obere alpine Stufe.
 - a) Curvuletabestände noch zusammenhängend: 2300—2700 m.
 - b) Curvuletabestände nur noch vereinzelt, in günstiger Exposition, Subnivalstufe: über 2700 m.
6. Stufe, die keinen Schlussverein mehr tragen kann: Nivalstufe: von den obersten Curvuleta bis zur orographischen Schneegrenze.

Diese fünf Schlussvereine erreichen in der ihnen zukommenden Höhenstufe eine bedeutende Verbreitung; es sind die Hauptschlussvereine, und sie stellen sich mit Sicherheit ein, sobald der Boden ausgereift ist und die Einflüsse des Lokalklimas zurücktreten. An Lokalitäten, die sehr lange gewissen lokalklimatischen Eigentümlichkeiten ausgesetzt sind, treten bestimmte Assoziationen auf, die wir nach ihrer Gesamterscheinung ebenfalls zu den Schlussvereinen rechnen dürfen. So das

Sphagnetum mixtum: subalpin auf Flachmoor.

Loiseleurietum procumbentis: untere alpine Stufe an Windecken und Nordhängen.

Elynetum myosuroidis: obere alpine Stufe an Windecken.

Die räumliche Ausdehnung der Bestände dieser Typen ist aber stets gering; sie reicht so weit wie die besondern, sie bedingenden klimatischen Verhältnisse; fallen diese weg, so gehen *Loiseleurietum* und *Elynetum* in die Hauptschlussvereine ihrer Höhenstufe über; beim *Sphagnetum* ist dies nicht möglich; es wird, wie schon früher ausgeführt wurde, beim Austrocknen zur Heide. Im Lauterbrunnentale ist das *Sphagnetum* wenig entwickelt und nur mit spärlichen Ueberresten seiner charakterischen Begleitflora versehen; in der montanen Stufe fehlt es gänzlich, mangels geeigneter Lokalitäten. *Sphagnetum*, *Loiseleurietum* und *Elynetum* werden als Nebenschlussvereine den Hauptschlussvereinen ihrer Höhenstufe angegliedert. Zu den Schlussvereinen im extremen Sinne des Wortes wären auch manche Bestände

der Strauchflechten zu rechnen (*Cladonia*, *Cetraria*, *Stereocaulon* u. a.), die anspruchsloser sind als jeder Verein von Gefässpflanzen und dementsprechend auf ganz vermagertem oder mit Giftstoffen verseuchtem Boden gedeihen können. In der Montanstufe sind solche Bestände aber kaum vorhanden, und auch in höhern Lagen treten sie nicht in grösserer Ausdehnung auf. Wir finden sie vor allem in ausgeblasenen Teilen der Elynabestände, ferner im *Curvuletum*, *Loiseleurietum* und *Rhodoretum*, besonders da wo Teppiche von *Loiseleuria procumbens* oder *Empetrum nigrum* abgestorben sind. Seltener bilden die Strauchflechten im *Nardetum* und *Sphagnetum* zusammenhängende Rasen. Im grossen und ganzen sind aber die Strauchflechtenbestände vorübergehende Erscheinungen und ordnen sich den erwähnten Schlussvereinen ein, da der Boden in den Gebirgen des Lauterbrunnentales kaum so stark vermagert, dass er keine Gefässpflanzenvereine mehr zu tragen vermöchte. Deshalb wurden die Flechtenbestände in den speziellen Untersuchungen nicht besonders hervorgehoben; es ist aber doch anziehend, sich zu vergegenwärtigen, dass manche biotische Sukzessionsreihe mit Flechten beginnt, sich mit Moosen fortsetzt, durch viele Stadien zu immer anspruchsvolleren Vereinen von Gefässpflanzen weiterführt, um nach dem Gipelpunkt der Lebenstätigkeit langsam abwärts zu sinken und schliesslich im äussersten Greisenalter wieder mit Flechten zu endigen.

Die oben angegebenen Werte für die Höhenverbreitung der Hauptschlussvereine des Lauterbrunnentals sind Mittelwerte; alle Stufen reichen in günstiger Lage über den Mittelwert hinaus, bleiben in ungünstiger Lage unter ihm zurück. Natürlich sind die Einflüsse der Exposition und der Bodenunterlage auf die Schwankungen in der Höhenverbreitung bei den Schlussvereinen weniger gross als bei vielen andern Pflanzenvereinen; aber sie sind doch deutlich ausgeprägt und nehmen mit steigender Höhenlage gewaltig zu. So kann eine Gneissüdwand auf flachen Absätzen noch in einer Höhe, wo auf der Nordseite bereits ewiger Schnee den Fels bedeckt, kleine *Curvuleta* tragen; das Kalkhochgebirge, schon an und für sich der Entwicklung der Vegetation ungünstig, wird es in besonders hohem Masse für die Schlussvereine, da der Boden nicht mehr die nötige Stabilität erlangt, um der Sukzessionsreihe den völligen Ablauf zu ermöglichen.

Endlich muss noch der Erscheinung gedacht werden, dass **Schlussvereine eines höhern Gürtels in einen tiefen Gürtel hinabsteigen** und dort beträchtliche Verbreitung erlangen können. Die in Vorbereitung befindliche genetisch-dynamische Karte des Lauterbrunnentales wird solche Invasionen in ausgedehntem Masse nachweisen: das Nardetum bedeckt grosse Flächen im Rhodoretum- und Piceetumgürtel; das Rhodoretum verhält sich ebenso im Piceetumgürtel und steigt mit mehreren Nebentypen bis in die Montanstufe hinab, wobei allerdings die Mehrzahl der charakteristischen Begleiter zurückbleibt; in der Montanstufe ist das Piceetum (meist nicht in typischer Ausbildung, sondern durch Nebentypen vertreten) ungefähr ebenso verbreitet wie das Fagetum. Die Gründe für dieses Verhalten sind mannigfaltig. In einzelnen Fällen (Piceetum im Fagetumgürtel z. T., Rhodoretum im Piceetumgürtel z. T.) handelt es sich um Stadien der vorwärtsschreitenden Sukzession, die in der Weiterentwicklung zum Schlussverein hinführen. Oder dann ist die Lokalität besonders ungünstig gelegen, so dass sie den Schlussverein, der ihrer Höhenlage zukommt, nicht zu erhalten vermag, und auf natürliche Weise der Schlussverein der höhern Stufe, als der anspruchslosere, tiefer hinabsteigt. Sehr häufig ist der Mensch durch aktive Tätigkeit die direkte Ursache gewesen, indem er die Fichte gegenüber der Buche begünstigte oder direkt anpflanzte oder indem er Wald und Zwerggesträuch reutete, um Weide zu gewinnen und dadurch in Verbindung mit Uebernutzung dem Nardetum die weite Verbreitung im subalpinen Gürtel verschaffte. Schliesslich ist ganz allgemein eine Bodenverschlechterung, die auf grosse Strecken hin eingesetzt hat, Ursache des Eindringens der Schlussvereine höherer Stufen in tiefere Stufen; denn auch die verschiedenen Schlussvereine einer Gegend befinden sich zu einander in dem labilen Gleichgewicht der gegenseitigen Konkurrenz, und dabei sind die Schlussvereine der höhern Stufen im allgemeinen die anspruchsloseren und ziehen in tiefere Lagen, wenn dort das Gleichgewicht im Sinne einer Verschlechterung der Existenzbedingungen gestört wird. Dass es zur Hauptsache der Mensch war, der diese Störungen verursachte, braucht nach dem früher Gesagten nicht weiter ausgeführt zu werden.

In den darauf folgenden Kapiteln wird versucht, die Vegetation des Lauterbrunnentales **nach Entwicklungsreihen zu gliedern**. Entsprechend den vielgestaltigen Bodenbedingungen und lokalklimatischen Eigenheiten finden wir eine grosse Zahl von Anfangsgliedern und eine reiche Entwicklung der Uebergangsvereine, die schliesslich in die wenigen Schlussvereine zusammenlaufen. Mit Hilfe der Bestandestypen und, soweit notwendig, ihrer Nebentypen scheint es mir möglich zu sein, die Fülle der Erscheinungen in übersichtliche Schemata einzurichten.

Cowles (10) hat 1901 für Chicago und Umgebung folgende Gliederung angewandt:

- | | |
|----------------------|--|
| A) The Inland Croup | 1. The River Series.
2. The Pond-Swamp-Prairie Series.
3. The Upland Series. |
| B) The Coastal Croup | 1. The Lake-Bluff-Series.
2. The Biche-Dune-Sandhill Series. |

Im Lauterbrunnental fallen die Küsten Serien weg und die Verlandungsreihen längs Bächen oder an Teichen treten an Bedeutung weit zurück gegenüber den Reihen, die auf festem Boden ihren Ursprung nehmen. Ausgehend von der physikalischen Beschaffenheit und Lagerungsart des Bodens der Anfangsvereine wurde deshalb folgende Einteilung vorgenommen:

A. Primäre Sukzessionen.

I. Im Wasser ihren Ursprung nehmende und zum festen Land überführende Reihen.

- a) Verlandung im sauerstoff- und nährstoffarmen Wasser (= stehenden Wasser).
- b) Verlandung im sauerstoff- und nährstoffreichen Wasser (= fliessenden Wasser).

II. Auf trockenem Boden ihren Ursprung nehmende Reihen.

- a) Vom steilen Fels ausgehend.
- b) Vom flachen Fels ausgehend
(hierher insbesondere auch Karrenfelder).

c) Vom ruhenden Schutt ausgehend;

hierher als Anhang

Bergstürze.
Ablagerungsgebiete der
Lawinen.
Gletscherböden.
Abwitterungshalden.

d) Vom beweglichen Schutt ausgehend.

- α) Geröllhalden.
- β) Flussgeschiebe.
- γ) Wallmoränen.

B. Sekundäre Sukzessionen.

Als sekundäres Einteilungsprinzip für die primären Reihen auf Gestein ist die chemische Zusammensetzung des Gesteinsmaterials (Kalkgestein, kalkarmes Gestein) und beim Schutt ferner die Grösse der Bestandteile verwendet worden. Aus praktischen Erwägungen wurden die Flussgeschiebe mit den Verlandungsreihen, die Wallmoränen bei den Gletscherböden behandelt. Die einzelnen Assoziationen sind bei der Behandlung derjenigen Reihen kurz besprochen, in denen sie am besten ausgebildet sind oder wo ihre Einführung eine Angabe des floristischen Gehaltes und der ökologischen Bedingungen des Standortes erheischt. Als Ausgangspunkt für die Betrachtungen wurde gewöhnlich die alpine Stufe gewählt und dann die Verhältnisse in der subalpinen und montanen Stufe angeschlossen. In der alpinen Stufe sind die Sukzessionen im allgemeinen am leichtesten und übersichtlichsten zu beobachten wegen der starken Neulandbildung und der geringeren Beeinflussung durch den Menschen.

Was nun die Benennung der einzelnen Reihen anbetrifft, so scheint mir am einfachsten und besten verständlich zu sein, wenn man den Anfangsverein, einen charakteristischen Uebergangsverein und den Schlussverein zusammenfügt und schliesslich die Unterlage angibt, von der ausgehend sich die Sukzessionsreihe entwickelt hat. In manchen Fällen dürfte es sich empfehlen, mehrere Uebergangsvereine zur Bezeichnung beizuziehen, in jedem Fall so viele, dass eine Abgrenzung gegen

andere Reihen in der gewünschten Schärfe erreicht wird. Einige Beispiele mögen zeigen, wie ich mir die Benennung denke:

1. *Caricetum inflatae* → *Caricetum fuscae* → *Nardetum*-Verlandungsreihe der Tümpel. (*Inflatetum* → *Fuscetum* → *Nardetum*-Verlandungsreihe der Tümpel).
2. *Phragmitetum* → *Magnocaricetum* → *Alnetum incanae* → *Fagetum*-Verlandungsreihe am fliessenden Wasser.
3. *Kerneretum* → *Ericetum* → *Piceetum*-Reihe auf Kalkfels.
4. *Humuspolster* → *Serpullifolietum* → *Elynetum*-Reihe auf flachem Kalkfels.
5. *Salicetum herbaceae* → *Curvuletum*-Reihe in Schneetälchen (auf kalkarmem Tonschutt).
6. *Stipetum* → *Brachypodietum pinnatae* → *Fagetum*-Reihe auf Kalkgeröll.
7. *Thlaspidetum* → *Seslerieto-Semperviretum* → *Nardetum*-Reihe auf Kalkgeröll.
8. *Oxyrietum* → *Luzuletum* → *Curvuletum*-Reihe auf kalkarmem Geröll.
9. *Nardetum* → *Trisetetum*-Reihe der gedüngten Mähwiesen.

Bevor wir nun die Haupt-Ergebnisse der speziellen Untersuchungen in Form der Sukzessionsschemata angeben, lassen wir eine Uebersicht der dabei verwendeten Assoziationen des Lauterbrunnentales folgen.

Diese ist um so notwendiger, als zu den allgemein bekannten und in ihrer Umgrenzung ungefähr feststehenden Typen eine Anzahl Neubildungen beigefügt werden mussten, vor allem zwecks Gliederung der Anfangsvereine. Umgekehrt konnte manchen Beständen wie denen von *Pinus montana*, *Pinus Cembra*, *Larix decidua*, *Acer Pseudoplatanus* nicht der Rang von Assoziationen zuerkannt werden.

Die Zusammenstellung der Assoziationen erfolgte zu physiognomisch gleichartigen Gruppen. Dabei sind nur die Gefässpflanzenvereine berücksichtigt und die Assoziationen mit arabischen Ziffern, die Nebentypen mit griechischen Lettern bezeichnet worden.

I. Assoziationsgruppe der Felsfluren.**Anfangsvereine.**

- a) auf Kalk:
 - 1. Kerneretum saxatilis
 - 2. Androsacetum helveticae und Nebentypus
 - α) Firmeto-Androsacetum
 - 3. Caricetum brachystachydis
- b) auf Urgestein: 1. Primuletum hirsutae mit folgenden Nebentypen:
 - α) Asplenietum septentrionalis
 - β) Androsacetum imbricatae

II. Assoziationsgruppe der Schuttfluren.**Anfangsvereine.**

- a) auf Kalk:
 - 1. Dryopteridetum Robertiae mit folg. Nebentyp.
 - α) Stipetum Calamagrostidis
 - β) Valerianetum montanae
 - γ) Calamagrostidetum variae
 - 2. Thlaspidetum rotundifolii mit folg. Nebentypen:
 - α) Poetum cenisiae
 - β) Dryopteridetum rigidae
 - γ) Rumicetum nivalis
 - δ) Petasidetum nivei
- b) auf Urgestein: 1. Allosoretum crispi
- 2. Oxyrietum digynae
- c) auf Schlick: 1. Epilobietum alpini
- d) auf Alluvion:
 - 1. Myricaretum germanicae
 - 2. Calamagrostidetum Epigeios
 - 3. Epilobietum Fleischeri

III. Assoziationsgruppe der Trockenwiesen.**a) Uebergangsvereine.**

- 1. Brometum erecti und Nebentypus
 - α) Avenetum pubescantis
- 2. Brachypodietum pinnati und Nebentypus
 - α) Festucetum ovinae
- 3. Seslerieto - Semperviretum und Nebentypen
 - α) Festucetum pumilae
 - β) Festucetum violaceae

4. *Semperfivetum* und Nebentypen
 - a) *Agrostidetum rupestris*
 - β) *Festucetum violaceae*
5. *Caricetum firmae*
6. *Festucetum variae*
 - b) *Schlussvereine.*
1. *Nardetum strictae* und Nebentypus
 - a) *Trifolietum alpini*
2. *Caricetum curvulae*
3. *Elynetum myosuroidis*
4. Vom *Rhodoretum ferruginei* folg. Nebentypen:
 - α) *Deschampsietum flexuosa*
 - β) *Calamagrostidetum villosae*
 - γ) *Agrostidetum tenellae*
5. Vom *Loiseleurietum procumbentis* folg. Nebentypus:
 - α) *Avenetum versicoloris*

IV. Assoziationsgruppe der Frischwiesen.

Uebergangsvereine.

1. *Agrostidetum tenuis* und Nebentypus
 - α) *Holcetum lanati*
2. *Festucetum rubrae commutatae* und Nebentypen
 - α) *Poetum alpinae*
 - β) *Festucetum nigricantis*
3. *Caricetum ferrugineae* und Nebentypen
 - α) *Festucetum pulchellae*
 - β) *Festucetum nigricantis*
 - γ) *Calamagrostidetum variae*
4. *Trifolietum Thalii* und Nebentypen
 - α) *Alchemilletum Hoppeanae*
 - β) *Plantaginetum montanae*
 - γ) *Festucetum violaceae*
5. *Salicetum herbaceae* und Nebentypen
 - α) *Luzuletum spadiceae*
 - β) *Caricetum foetidae*
 - γ) *Plantaginetum alpinae*

V. Assoziationsgruppe der Hochstauden.

Uebergangsvereine.

1. *Chaerophylletum Villarsii*
2. *Adenostyletum Alliariae*

VI. Assoziationsgruppe der Viehläger.

Sekundäre Uebergangsvereine.

1. *Rumicetum alpini*

Als Anhang: *Poetum annuae variae.*

2. *Lappuletum deflexae*

VII. Assoziationsgruppe der Fettwiesen.

Sekundäre Uebergangsvereine.

1. *Trisetetum flavescentis*
 - α) *montanes Höhenglied*
 - β) *subalpines Höhenglied*
2. *Arrhenatheretum elatioris*

VIII. Assoziationsgruppe der Ackerkulturen.

Sekundäre Uebergangsvereine.

1. Saatkulturen
2. Hackkulturen

IX. Assoziationsgruppe der Quellfluren und Verlandungsbestände.

Uebergangsvereine.

1. *Sparganietum affinis*
2. *Phragmitetum*
3. *Caricetum inflatae*
4. *Cardaminetum amarae*
5. *Agrostidetum albae*
6. *Eleocharidetum pauciflorae*
7. *Epilobietum alsinifolii*
8. *Caricetum frigidae*
9. *Molinietum coeruleae*
10. *Caricetum fuscae*
 - α) *Trichophoretum caespitosi*
11. *Polytrichetum*

X. Assoziationsgruppe des Hochmoors.

Schlussverein.

1. *Sphagnetum mixtum*
(2. *Polytrichetum*)

XI. Assoziationsgruppe der Spaliersträucher.

a) Uebergangsverein.

1. Vom *Trifolietum Thalii* folg. Nebentypen:
 ∂) *Salicetum retusae*
 ε) *Dryadetum octopetalae*

b) Schlussverein.

1. *Loiseleurietum procumbentis*

XII. Assoziationsgruppe der Zwergsträucher.

a) Uebergangsverein.

1. *Ericetum carneae*
2. *Rhodoretum hirsuti* und Nebentypus
 α) *Saliceto-Rhodoretum hirsuti*

b) Schlussverein.

1. *Rhodoretum ferruginei* und folg. Nebentypen:
 ∂) *Callunetum vulgaris*
 ε) *Vaccinietum Myrtilli*
 ζ) *Vaccinietum Vitis idaeae*
 η) *Vaccinietum uliginosi*
 ϑ) *Juniperetum montanae*

XIII. Assoziationsgruppe der Hochsträucher.

a) Uebergangsvereine.

1. *Coryletum Avellanae*
2. *Alnetum viridis*
3. *Salicetum mixtum*
4. *Hippophaëtum rhamnoidis*

b) Andere bestandbildende Arten.

1. *Pinus montana* (*Pineto-Ericetum carneae*,
Pineto-Rhodoretum hirsuti)
2. *Betula pubescens*

XIV. Assoziationsgruppe der Wälder.

a) Uebergangsvereine.

1. Alnetum incanae

b) Schlussvereine.

1. Fagetum silvaticae

2. Piceetum excelsae und Nebentypen

α) Piceetum myrtillosum

β) Piceetum ericetosum

γ) Piceetum altoherbosum

c) Andere bestandbildende Arten.

1. Acer Pseudoplatanus

2. Larix decidua

3. Pinus Cembra

Zu den **Sukzessionsschemata** sei noch folgendes bemerkt. Die primären und sekundären Sukzessionsreihen sind streng auseinandergehalten worden, und nur die Hauptzüge der Sukzession gelangten zur Darstellung. Bei den primären Sukzessionen beschränkte ich mich auf die progressiv verlaufenden und entwarf für jede der fünf Höhenstufen eine gesonderte Schematafel. Es wäre wünschenswert gewesen, die Gliederung der Reihen nach der Bodenunterlage der Anfangsvereine noch etwas weiter zu führen und namentlich den flachen Kalkfels und ruhenden Kalkschutt vom steilen Kalkfels und Kalkgeröll zu unterscheiden, ebenso auch bei den kalkarmen Böden die trockenen von den feuchten. Immerhin wurde versucht, die einzelnen Reihen nach diesen Gesichtspunkten auseinander zu halten und so der Vielgestaltigkeit der Entwicklungswege Rechnung zu tragen. Die sekundären Sukzessionen wurden nach der Art der Beeinflussung zusammengestellt, wobei die hauptsächlichste Beeinflussungsart den Ausschlag gab; leider war es nicht möglich, die vielfach kombinierten und eng mit einander verbundenen Benutzungsformen als Gesamtkomplexe darzustellen. Wir müssen nochmals hervorheben, dass im Lauterbrunnental vom Talgrund bis zur Rasengrenze der Mensch direkt und indirekt seit dem frühen Mittelalter auf ausserordentlich vielgestaltige und wirksame Weise seinen Einfluss auf die Vegetation ausgeübt hat.

Die Schemata selber sind leicht zu verstehen. Durch die Richtung der Pfeile wird der Gang der Entwicklung angegeben. Dicke Linien bezeichnen die Hauptwege der Sukzession, dünne

Linien Nebenwege oder gleichwertige Wege, gestrichelte Linien Sukzessionen, die wahrscheinlich sind aber nicht mit Sicherheit festgestellt wurden. Eingeklammerte Assoziationen sind Sukzessionsglieder, die häufig übersprungen werden.

Schematische Zusammenfassung der sekundären Sukzessionen.

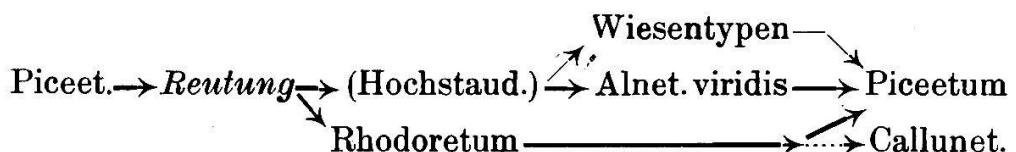
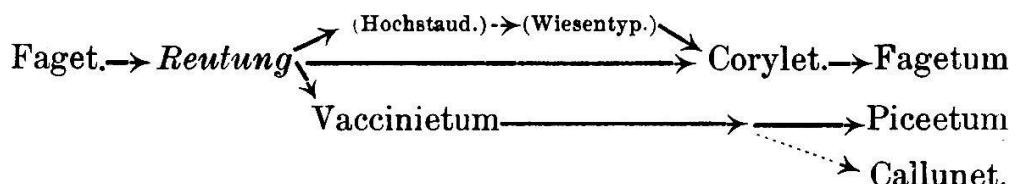
I. Einmalige Beeinflussung.

1. Besiedlung künstlichen Schuttens:

montan und subalpin : { auf gutem Boden: Telescoped succession; Erstansiedler: einjährige Arten;
auf schlechtem Boden: langsame Sukzession wie primäre Entwicklung;

alpin: langsame Entwicklung; Erstansiedler ausdauernde Arten aus der Umgebung.

2. Reutung:



Alnet. incanae → Reutung → (Salicet. mixt.) → Alnet. incanae

Alnet. viridis → Reutung → { Hochstauden- u. Farnkrautbest. } → Alnet. viridis

Rhodoretum → Reutung → Rhodoretum
→ Nardetum

Coryletum → Reutung → Coryletum
→ Hochstauden → Wiesen

II. Fortwährende Beeinflussung.

1. Ackerung:

Ackerland → Ackerland

2. Holznutzung der Wald- und Strauchbestände:

schwache bis mittelstarke Nutzung: keine wesentliche Veränderung;

starke Lichtung: a) stärkere Ausbreitung des Unterholzes (*Coryletum*, *Alnetum viridis*, *Rhodoretum*);

b) Ansiedlung von Hochstauden;

c) Ansiedlung von Wiesentypen (bes. *Coryleto-Brachypodietum*; *Coryleto-Agrostidetum*; *Alnetum incanae* mit *Brachypodium pinnatum*-Wiese etc.);

d) Bodenverschlechterung:

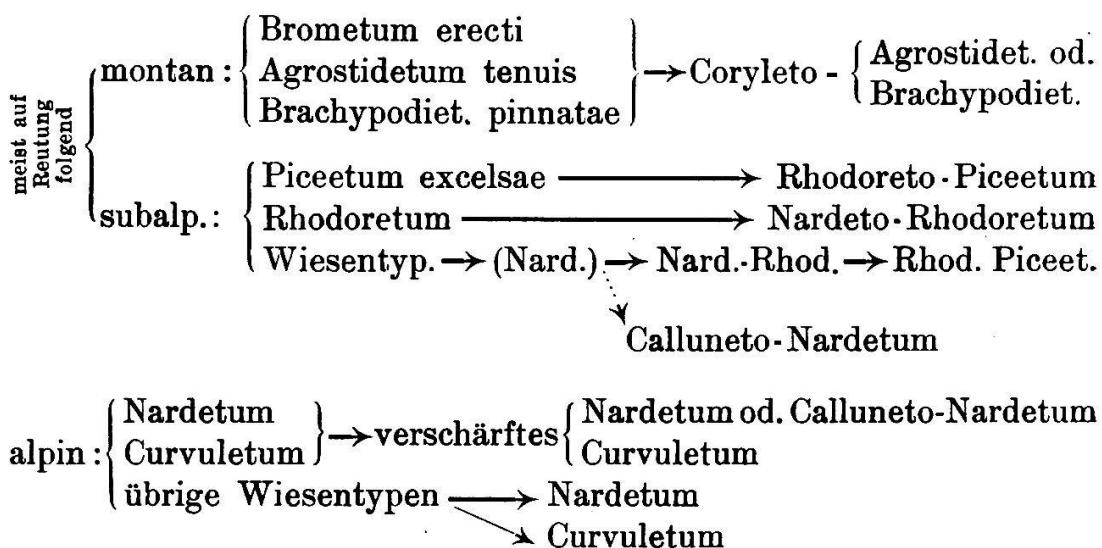
Fagetum → *Piceetum*

Piceetum → *Rhodoretum*

3. Weidgang.

Allgemeine Folge: Begünstigung der Rasenbildner gegenüber den Kräutern; Begünstigung der Unkräuter; bei intensiver Beweidung rasche Verarmung der Vegetation.

Im einzelnen:



Viehtritte: befestigte (und überwachsene) Geröllhalden → bewegliche Geröllhalden;

Zerstörung der Rasendecke auf Sumpfboden;

Begünstigung der Rasenbildner gegenüber den Stauden;

Düngung: a) ungleichmäßig und schwach (gewöhnlicher Fall): wenig Einwirkung; vereinzelte Dünnerpflanzen;

b) gleichmäßig über die Weide verteilt: wesentliche Verbesserung derselben;

c) starke Häufung des Düngers: Lägerbildung: Uebergang der alpinen und subalpinen Wiesen- typen ins *Rumicetum alpini*;

d) Unter überhängendem Fels (Schafläger, Balmen): *Lappuletum deflexae*.

4. Mähen: Begünstigung der Hemikryptophyten.

a) schwache Nutzung: Bestand verändert sich nicht wesentlich;

b) starke Nutz.: Beschl. Sukz. gegen *Callunet.* od. *Nardet.*

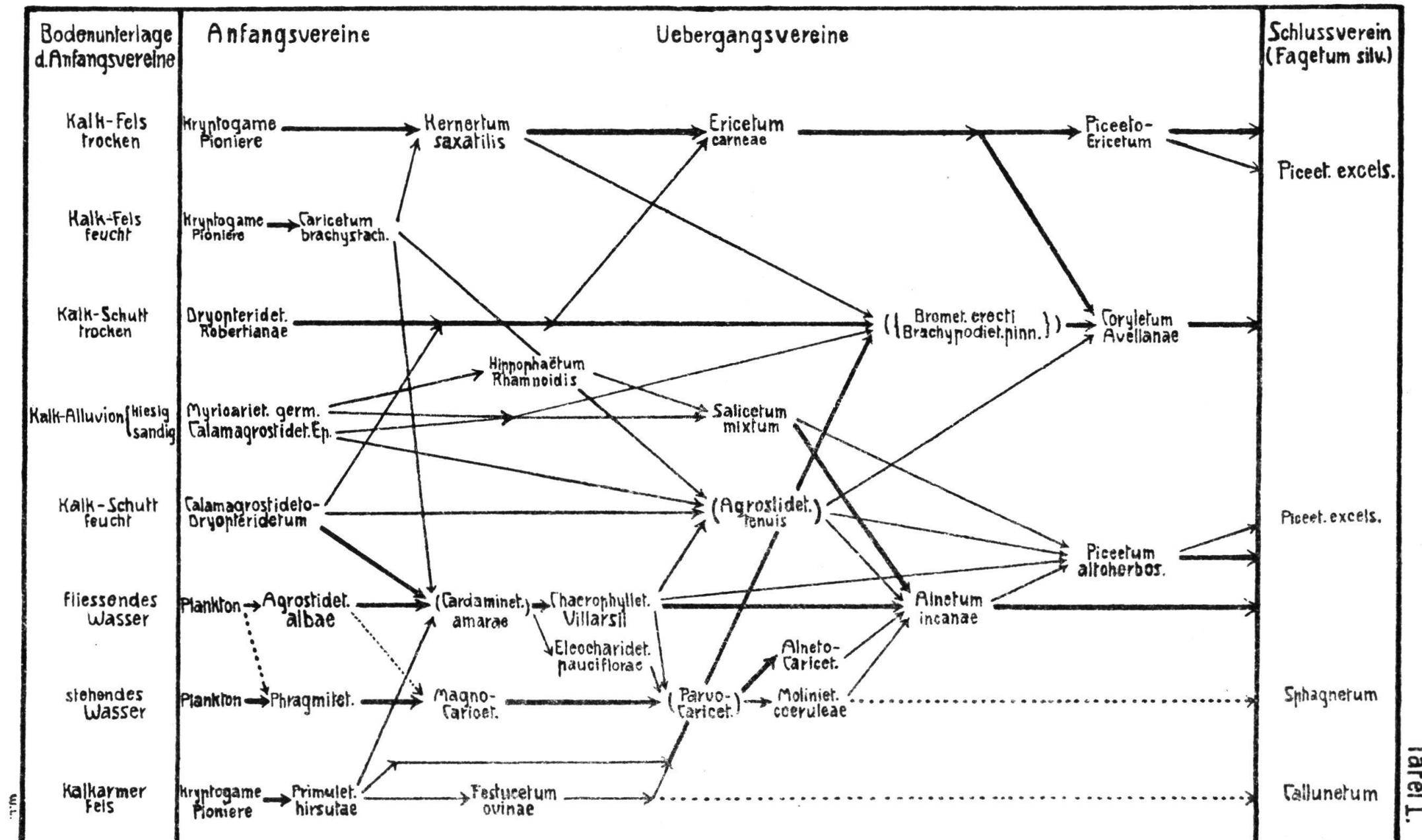
5. Mähen mit Bewässern verbunden: Aehnliche Wirkung wie 6.

6. Mähen mit Düngung verbunden:

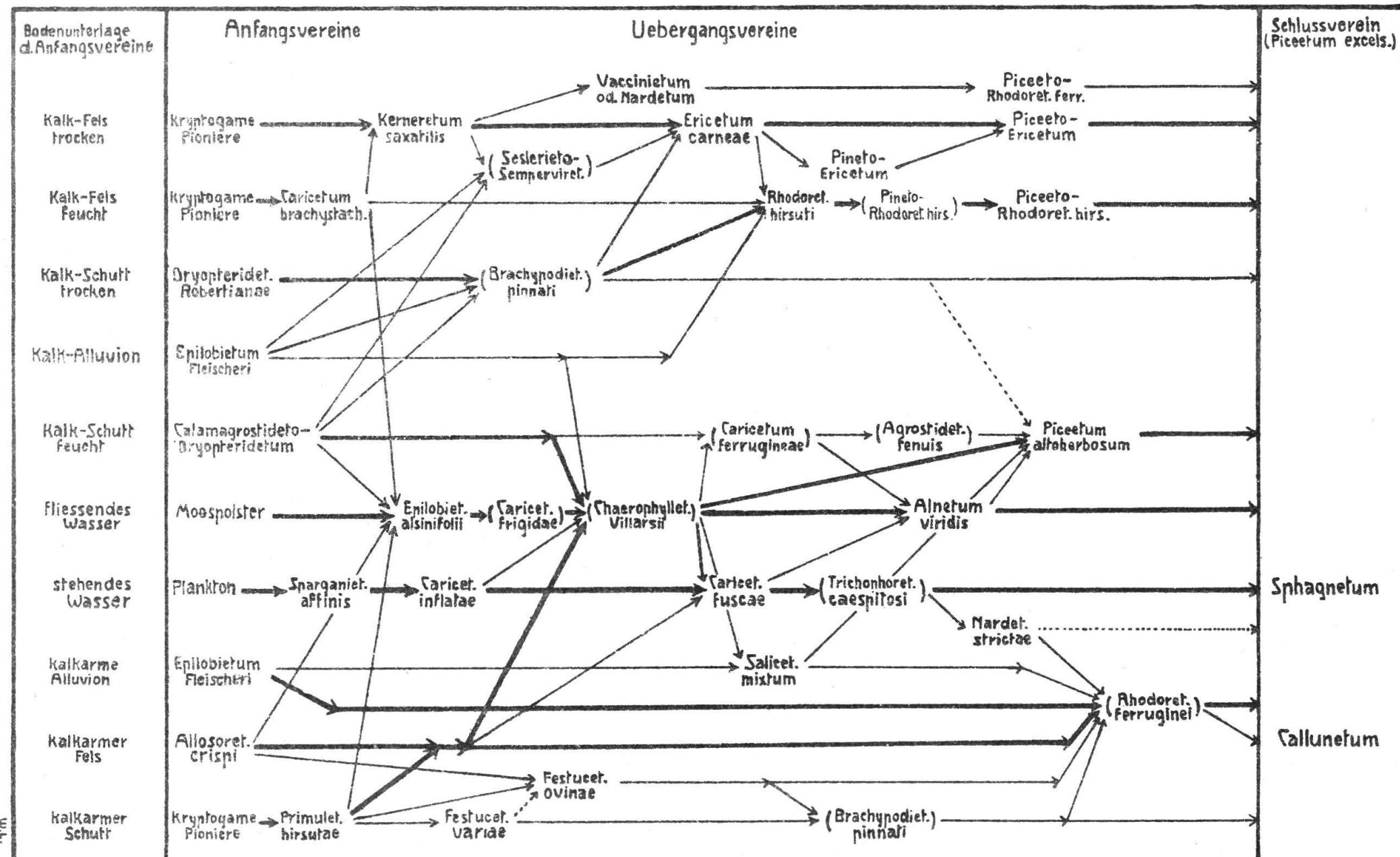
a) Düngung schwach und unregelmäßig: keine wesentliche Veränderung;

b) Düngung kräftig und regelmässig: sämtliche Wiesen- typen (und wahrscheinlich auch das *Rhodoretum*) entwickeln sich zur Fettwiese, insbesondere zum *Trisetetum flavescentis*.

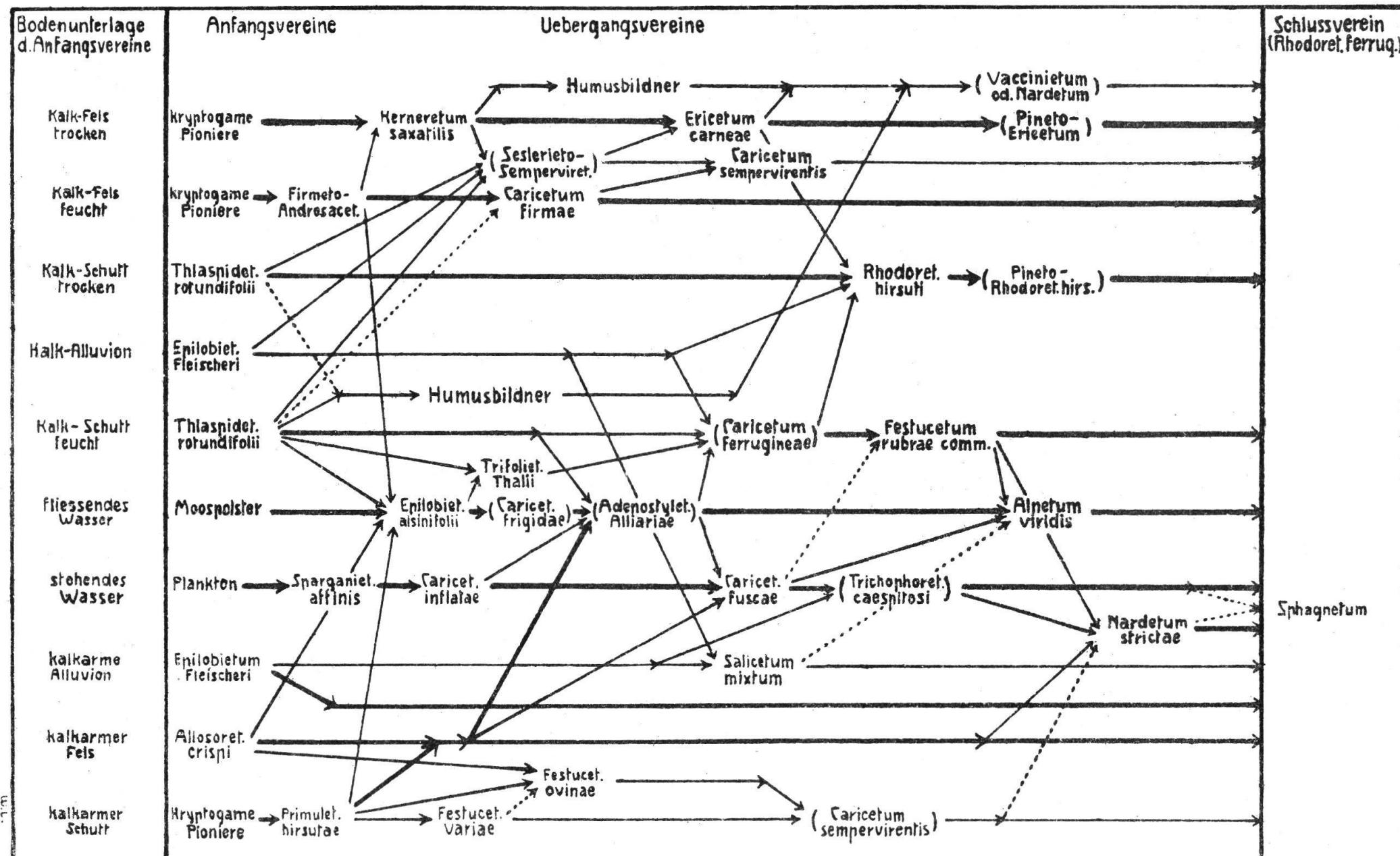
Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des *Fagetum silvaticae*.



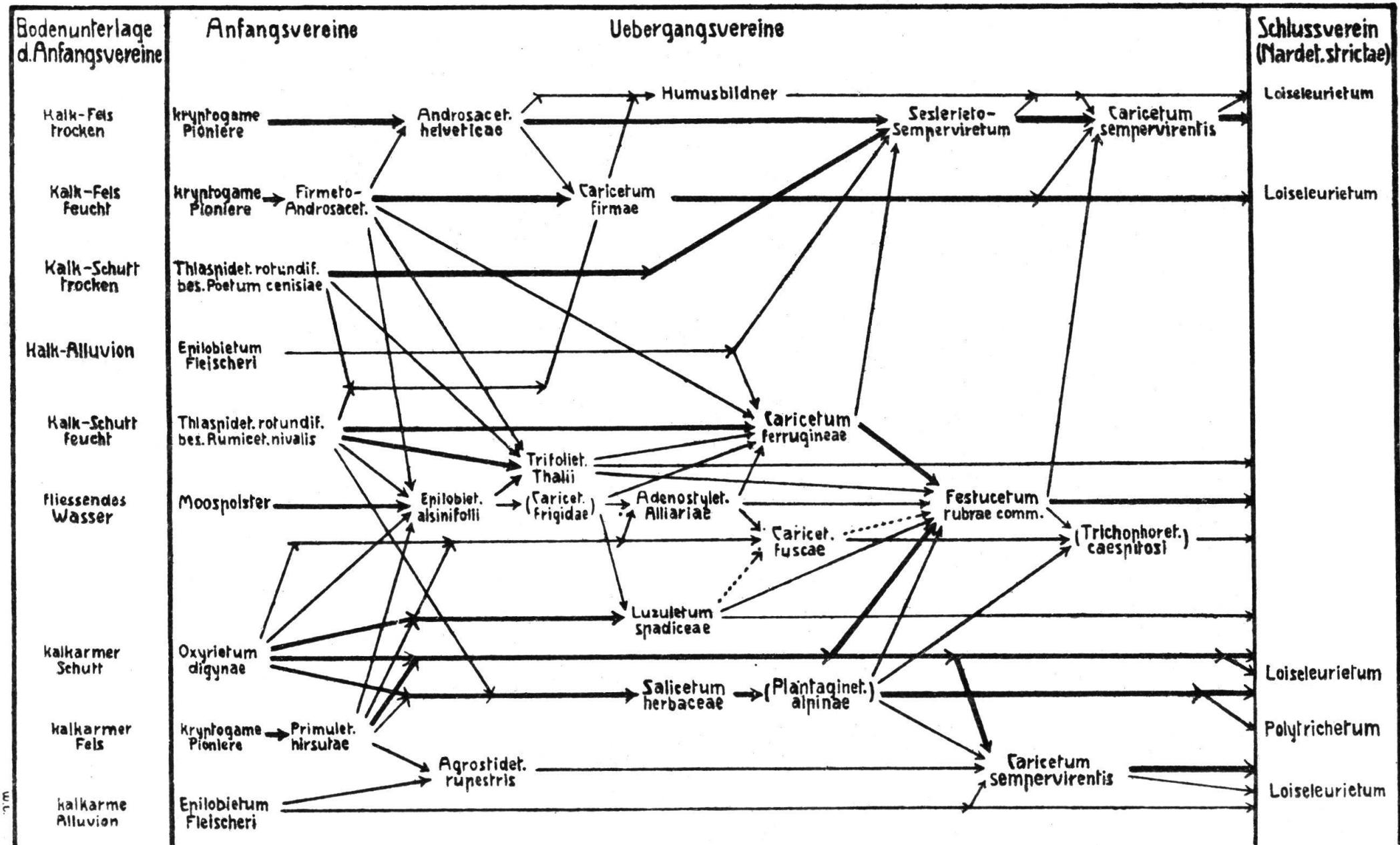
Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Piceetum excelsae.



Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Rhodoretum ferruginei.



Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des *Nardetum strictae*.



Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des *Caricetum curvulae*.

