Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Luzern

Band: 27 (1982)

Artikel: Vegetationswechsel (Sukzession) in brachliegenden Streuwiesen und Magerweiden des Napfgebietes

Autor: Kienzle, Ulrich

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-523493

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: 08.08.2025

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

Vegetationswechsel (Sukzession) in brachliegenden Streuwiesen und Magerweiden des Napfgebietes

von

ULRICH KIENZLE
Botanisches Institut der Universität Basel

K 9nz

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung 115
2. Untersuchungsgebiete 116
   2.1. Jura 116
   2.2. Napfgebiet 116
      2.2.1. Geologie, Relief und Böden 116
      2.2.2. Klima 117
      2.2.3. Bewirtschaftung 118
3. Arbeitsmethoden 118
   3.1. Ziele und Begriffe der Pflanzensoziologie 118
   3.2. Aufnahmemethode 119
   3.3. Tabellenarbeit 120
   3.4. Aufstellen der Sukzessions-Serien 121
   3.5. Altersbestimmung 124
      3.5.1. Dendrochronologie 124
      3.5.2. Ältere topographische Karten 124
      3.5.3. Luftbildauswertung 124
4. Sukzessionsstadien 125
   4.1. Charakterisierung der generellen Stadien 0 bis 5 126
      Übersichtstafel der generellen Stadien 129
5. Standorte 130
   5.1. Übersichtstafel der Standorte 131
   5.2. Standorts-Angaben der tabellierten Aufnahmen 132
6. Beschreibung der Sukzessions-Serien 133
   6.1. Serien H und J: Streuwiesen und ihre Folgestadien 133
   6.2. Serie H: auf schwach sauren, nährstoffhaltigen Böden 134
      6.2.1. Stadium H 1: Pfeifengras-Streuwiese 134
      6.2.2. Stadium H2: Hochstauden und Adlerfarn 135
      6.2.3. Stadium H3: Grünerlen-Lockerbusch 135
      6.2.4. Stadium H4: Weisserlen-Vorwald 138
      6.2.5. Stadium H5: Buchen-Klimaxwald 138
      6.2.6. Sukzession H 1–H5, Tabelle 1 138
   6.3. Serie J: auf sauren, nährstoffarmen Böden 139
      6.3.1. Stadium J2: Farnreiche Pfeifengras-Streuwiese 139
      6.3.2. Stadium J3: Fichtenaufwuchs 139
      6.3.3. Stadium J5: Buchen-Klimaxwald 142
      6.3.4. Sukzession J2–J5, Tabelle 2 142
   6.4. Serien K und L: Borstgrasweiden und ihre Folgestadien 143
   6.5. Serie K: nordexponiert 143
      6.5.1. Stadium K2: Nardetum mit Heidelbeere 143
      6.5.2. Stadium K3: Lockerbusch mit jungen Fichten 143

6.5.3. Stadium K4: Rippenfarn-Fichten-Vorwald 146
6.5.4. Stadium K5: Weisstannen-Buchen-Klimaxwald 146
6.6. Serie L: südexponiert 146
6.6.1. Stadium L2: Nardetum mit Heidekraut 146
6.6.2. Stadium L3: Lockerbusch mit jungen Fichten 147
6.6.3. Stadium L4: Vorwald 147
6.6.4. Stadium L5: Weisstannen-Buchenwald 147
6.7. Sukzessionen K und L zusammenfassend, Tabelle 3 148
7. Gesamtschau der Sukzession 149
7.1. Verschiedene Bedeutung der Stadien 149
7.2. Sukzessions-Wege 150
7.3. Absolutes und relatives Alter der Stadien 151
7.4. Verteilung der Arten im Sukzessionsdiagramm 152
8. Faktoren der Sukzession 156
8.1. Exogene Faktoren 156
8.1.1. Quellenstärke 156
8.1.2. Verbreitungsmittel 156
8.1.3. Vegetative Verbreitung 157
8.1.4. Zonation am Waldrand 157
8.1.5. Verbreitungsbarrieren 158
8.2. Endogene Faktoren 158
8.2.1. Hangneigung und Rasenschluss 158
8.2.2. Schattenlagen 158
8.2.3. Intensität der Nutzung im Ausgangsstadium 158
8.2.4. Naturnahe Vegetation im Ausgangsstadium 159
8.2.5. Störungen als Entwicklungskerne 159
8.3. Sekundäre Faktoren 160
8.3.1. Strohfilz 160
8.3.2. Physikalische und chemische Änderungen des Bodens . . 160
8.3.3. Änderung der Lichtverhältnisse und des Mikroklimas . . 160
8.3.4. Bodenveränderungen durch Erdameisen 161
8.3.5. Verbreitung von Samen durch Ameisen 162
9. Anhang
9.1. Sukzessionsverläufe im Jura (Serien A bis G) 164
9.2. Sukzessionsverläufe im Napfgebiet (Serien H bis L) 165
9.3. Literaturverzeichnis 166

1. Einleitung

Brachen gab es schon von jeher. Seit der Mensch begonnen hat, die natürliche Vegetation in Kulturland umzuwandeln, waren die Voraussetzungen zur gegenläufigen Entwicklung gegeben. Sei es dass man bewusst, im festgelegten Turnus der Dreifelderwirtschaft, die Äcker zur Erholung unbestellt liess (ursprünglicher Begriff der Brache), sei es dass Kulturland aus andern Gründen sich selbst überlassen wurde.

Heute, im Zeitalter der Raumplanung, die jeder Fläche eine bestimmte Funktion zuordnet, scheinen Brachen fehl am Platz zu sein. Es entsteht das «Brachlandproblem» (SURBER et al. 1973). Tatsächlich verganden heute im Alpenraum, vor allem in den Südalpen, grosse Weideflächen im Zusammenhang mit Änderungen in der Bevölkerungsstruktur *(Sozialbrache)*.

In den agraren Mittelgebirgslandschaften des Jura und des Napfgebiets sind es fast nur *Grenzertragsflächen*, die von der rationalisierten Landwirtschaft im Stich gelassen werden. Solche Brachen stellen also ökonomisch gesehen keinen grossen Verlust dar. Hingegen muss vom Gesichtspunkt des *Naturschutzes* aus die Gefahr gesehen werden, dass die weniger ertragreichen, trockenen und feuchten Magerwiesen – als Standorte einer reichen und zum grossen Teil schutzwürdigen Flora – am Aussterben sind. Die wenigen noch gut erhaltenen Magerwiesen bleiben nur bestehen, wenn sie eine der ursprünglichen Nutzung entsprechende Pflege erhalten, da sie sonst verbuschen. Andererseits stellt sich die Frage, ob Naturschutz nicht auch darin besteht, der Vegetation Ausgleichsräume offen zu halten, in denen sie ihre Dynamik entfalten kann.

Unsere Untersuchung hat zum Ziel, Sukzessionen zu verfolgen, das heisst, den Wandel der Vegetation in ihren einzelnen Stadien zu erfassen und die dabei wirksamen Faktoren zu erkennen. Von andern Autoren (z.B. LÜDI 1921) wurden bisher vor allem primäre Sukzessionen studiert, d.h. der Aufbau der Vegetationsdecke, der vom vegetationslosen Rohboden ausgeht. Unsere *sekundären Sukzessionen* hingegen haben ihren Ausgangspunkt in Wiesen und Weiden, also in kulturbedingten Ersatzgesellschaften einer primären natürlichen Waldvegetation. Die Pflanzensoziologie hat in den letzten Jahrzehnten enorme Fortschritte in der Klassifizierung der bestehenden Pflanzengesellschaften gemacht. Im Verhältnis dazu sind eingehende Untersuchungen über die genetische Verwandtschaft und die Dynamik der Gesellschaften spärlich.

Während der Hochkonjunktur 1960 bis 1975 nahm die Zahl der Bracheflächen in der ganzen Schweiz in alarmierendem Masse zu (vgl. Fig. 11) (SURBER et al.). Zur Zeit meiner Feldaufnahmen 1976 bis 1978 zeichnete sich aber bereits die Rezession ab: Die Landwirtschaft bemühte sich wieder vermehrt um die Nutzung von Grenzertragsflächen. So sind denn heute in der montanen Stufe (600 bis 1400 m ü.M.) des Jura und Napfgebiets grössere Bracheflächen selten geworden. Die grössten Untersuchungsflächen sind unternutzte Weiden, bei denen leider die Grenzen zwischen ganz verlassenen zu zeitweise beweideten Gebieten kaum zu ziehen sind.

Bei ehemaligen Mähwiesen ist hingegen der Brachezustand eindeutig erkennbar. Zum grössten Teil handelt es sich dabei um Magerwiesen mit ihren besonderen Standorten (Kap. 5). Diese Flächen ergeben einen hochwertigen, aber kleinen Heuertrag. Deshalb werden sie, vielleicht zu Unrecht, als Grenzertragsflächen eingestuft. Weitere brachliegende Grenzertragsböden befinden sich an zu schattigen, zu steilen, zu feuchten oder zu abgelegenen Standorten.

Sehr selten sind im Napfgebiet verlassene Höfe angetroffen worden, deren ganzer Umschwung inklusive den ertragreichen Böden brachliegen, also eigentliche Sozialbrachen. Trockene Magerwiesen fehlen dem Napfgebiet, dagegen werden viele Streuwiesen auf wechselfeuchten oder nassen Standorten nicht mehr regelmässig genutzt.

Die vorliegende Arbeit ist ein Teil meiner Dissertation «Sukzessionen in brachliegenden Magerwiesen des Jura und des Napfgebietes» (1979). Sie wurde durchgeführt im Rahmen des Projekts 3.643–0.75 des Schweizerischen Nationalfonds mit dem Titel «Pflanzensoziologische, bodenkundliche und ökophysiologische Untersuchungen an landwirtschaftlichen Brachen. 1976–1979» und stand unter der Leitung von Herrn Prof. H. ZOLLER, Botanisches Institut der Universität Basel.

2. *Untersuchungsgebiete*

2.1. JURA

Der Schwerpunkt unserer Untersuchungen lag im Berner, Solothurner, Basler und Aargauer Jura. Westgrenze: Delémont, Tavannes; Ostgrenze: Frick, Schinznach.

2.2. NAPFGEBIET
(vgl. Ortsangaben, Kap. 5.2).

Die hier beschriebenen Untersuchungsflächen befinden sich im Entlebuch und im Luzerner Napfbergland innerhalb der folgenden Grenzen:

Norden: Willisau – Wolhusen – Malters.
Osten: Rümligbach – Risetenstock – Schüpfheim – Beichlen.
Süden: Wiggen – Trubschachen.
Westen: Fankhusgraben – Luthern.

2.2.1. Geologie, Relief und Böden

Das ganze Gebiet liegt im Bereich der Molasse. Das *luzernische Napfbergland* ist durchwegs aus der mehr oder weniger waagrecht liegenden Bunten Nagelfluh des Tortons aufgebaut. Untergeordnet sind dünne, dazwischengeschaltete Sandstein- und Mergelbänke.

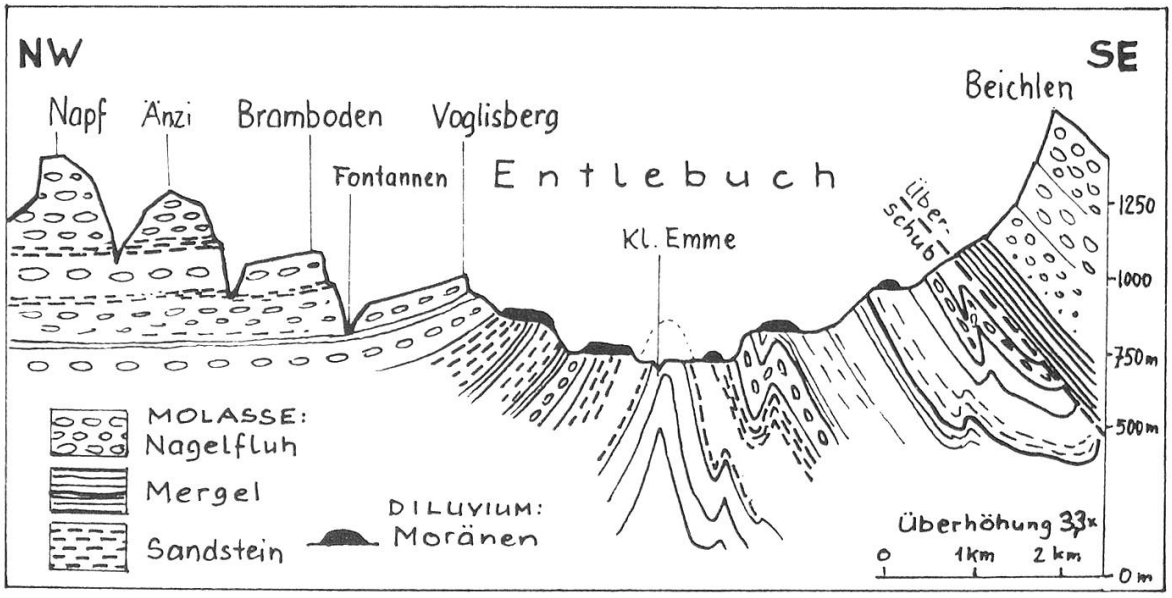


Fig. 1: Generelles geologisches Profil nach FRÖHLICHER 1933, vereinfacht.

Das Substrat der Böden reagiert durchwegs schwach sauer, über mergeligen Partien kann das pH bis gegen 7 steigen.

Infolge der homogenen und waagrechten Lagerung kommt der geologische Bau im Relief nicht zum Ausdruck. Das Bergland wird von einem richtungslosen, dichten Netz von canyonartigen «Chrächen» tief durchfurcht.

Das breite *Tal des Entlebuchs* und die angrenzenden Flanken werden dagegen durch die SW-NE streichende Antiklinale in der obligozänen Molasse und den in gleicher Richtung orientierten glazialen Formenschatz geprägt. Es herrschen hier daher die SE- und NW-exponierten Hänge vor. Die oligozäne Molasse besteht vorwiegend aus Sandsteinen und granitreicher Nagelfluh. Die Substrate sind hier daher oft stark sauer. Dazu kommen die durch glaziale Lehme abgedichteten, anmoorigen Böden als häufigster Standort der sauren Streuwiesen (Standort J).

2.2.2. *Klima*

Vergleicht man die *Jahresniederschläge* der Jurastationen mit denen des Napfgebiets (6. Langnau: 1270 mm, 7. Entlebuch 1400 mm, 8. Menzberg 1600 mm, 9. Napf 1830 mm), so werden zwei wesentliche Unterschiede deutlich: Das Napfgebiet erhält wesentlich mehr Niederschläge (ca. 200–300 mm). Der Höhengradient tritt klarer in Erscheinung. Zur grösseren und ausgeglichenen Feuchtigkeit des Napfgebiets trägt auch bei, dass im Sommer, auch bei guter Wetterlage, manchmal über Mittag kurze lokale Schauer niedergehen. Das stark coupierte Relief und die dichte Bewaldung schützen die Wiesenflächen vor starken Winden, weshalb die Atmosphäre oft schwül wirkt.

Über die *Klimaxwälder* ist bisher wenig bekannt. Meist sind sie durch starke Durchforstung mit Fichten degradiert, nach der Begleitflora sind sie den montanen Rotbuchenwäldern (Fagion) zuzuordnen.

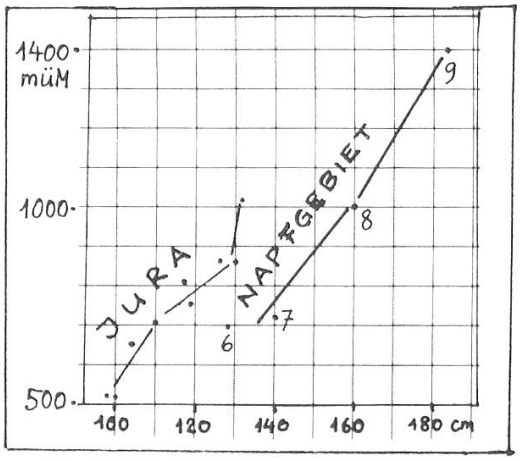


Fig. 2: Niederschläge cm/Jahr.

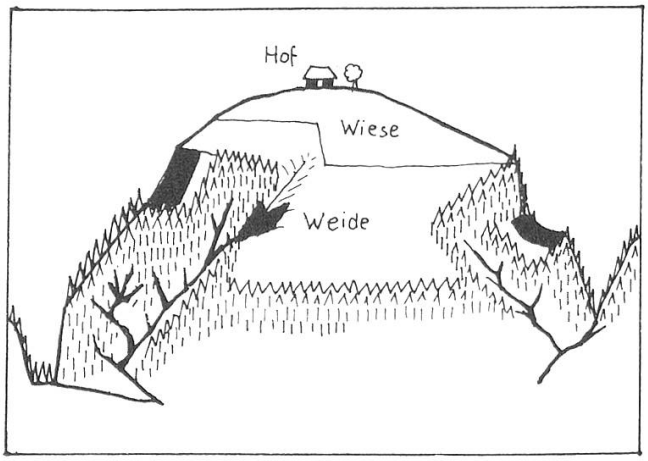


Fig. 3: Lage der Streuwiesen: ■, schematisch.

2.2.3. *Bewirtschaftung*

Im ganzen Gebiet herrscht die Bewirtschaftung durch dicht gestreute *Einzelhöfe* vor. Unter etwa 1000 m wird vor allem Grasbau mit wenig Ackerbau betrieben. Darüber befinden sich fast nur Viehweiden.

Im einzelnen kehrt sich allerdings – bedingt durch das Relief – diese Anordnung manchmal um (s. Fig. 3). Da wegen des feuchten Klimas kaum Getreide angebaut wird, bedeuteten bis vor kurzem die *Streuwiesen* (Molinietum) ein wichtiges Glied in der auf Viehzucht konzentrierten Landwirtschaft. Sie befinden sich an den für Futterwiesen wenig geeigneten Standorten. Das sind Steilhänge über 30° oder vernässte Stellen.

Trotz der Ungunst des Reliefs und der abgelegenen Lage vieler Höfe halten sich die Bergbauern erstaunlich zäh an ihre Scholle und bewirtschaften fleissig auch Grenzertragsflächen, die anderorts schon brach gefallen oder aufgeforstet wären.

3. *Arbeitsmethoden*

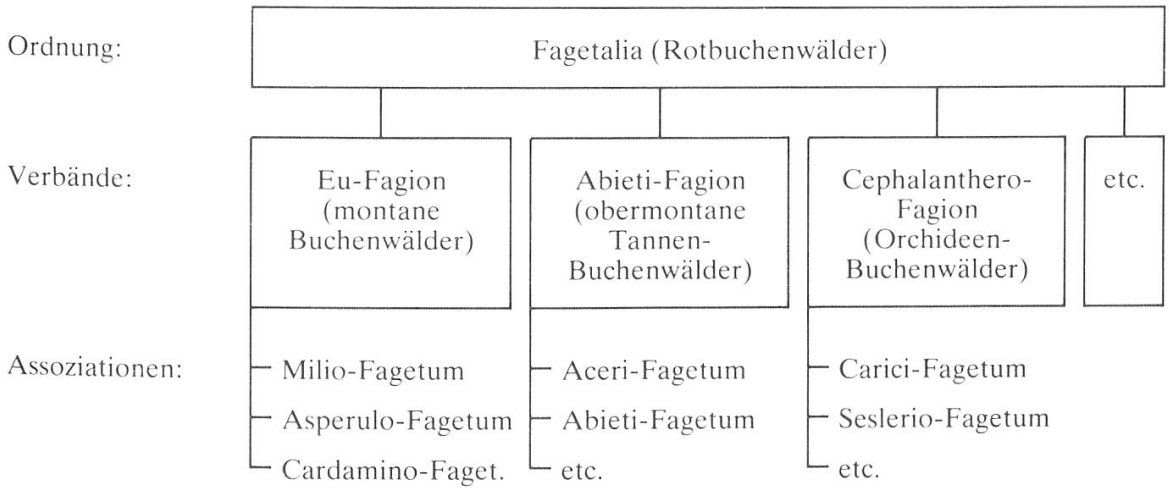
3.1. ZIELE UND BEGRIFFE DER PFLANZENSOZIOLOGIE

Die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde) erforscht die *Pflanzengemeinschaften,* die einen wesentlichen Bestandteil der Ökosysteme (Lebensgemeinschaften) darstellen. Sie beschreibt aber nicht nur die Vegetationstypen, sondern geht auch den ökologischen Faktoren nach, welche die spezifischen Standorte (Biotope) ausmachen. Ihre Erkenntnisse erhalten erst dann vollen Wert, wenn sie sich nicht nur auf einen bestimmten Einzelbestand beziehen, sondern mittels statistischer Methoden allgemein anwendbare Typen (Pflanzengesellschaften) floristisch und ökologisch analysiert und definiert (Wilmanns 1973).

Die *Assoziation* ist das Grundelement der pflanzensoziologischen Hierarchie, ähnlich der Spezies in der systematischen Hierarchie. Sie wird definiert durch ihre charakteristische Kombination der Arten oder durch spezifische *Charakterarten*, die nur in dieser Assoziation vorkommen oder dort doch ihren optimalen Standort haben. Mit *Differentialarten* grenzt man eine Assoziation gegenüber einer andern, nahe verwandten ab.

Zur wissenschaftlichen Bezeichnung der Assoziation werden in der Regel die Wortstämme zweier Pflanzennamen verwendet: Die erste ist eine Charakterart, die zweite Art bestimmt durch ihr Massenauftreten den typischen Aspekt der Assoziation. Am Schluss der beiden Wortstämme wird die Endung -etum angehängt, z.B. Milio-Fagetum (Waldhirsen-Buchenwald). Ähnliche Gesellschaften werden zu einem *Verband* mit der Endung -ion zusammengefasst, z.B. Abieti-Fagion (Weisstannen-Buchenwälder), verwandte Verbände zu einer *Ordnung*, z.B. Fagetalia (Buchenwälder).

Das Pflanzensoziologische System lässt sich etwa folgendermassen graphisch aufbauen:



Wie gesagt, sollte zur rein floristischen Beschreibung noch die *ökologische* Begründung der Assoziation kommen, sodass als praktische Anwendung aus Zeigergesellschaften auf Standortqualitäten geschlossen werden kann und umgekehrt bei bekannten ökologischen Fakten die Entwicklungsmöglichkeiten der Vegetation und der Lebensgemeinschaften vorausgesagt werden können.

3.2. AUFNAHMEMETHODE

Um feststellen zu können, wie sich eine Pflanzenart während der Sukzession verhält, genügt es nicht, ihr Vorhandensein oder Fehlen in verschiedenen Beständen zu konstatieren. Der Pflanzensoziologe bedient sich einer Schätzungsmethode, die es mit einiger Routine erlaubt, sich sehr rasch über die quantitative Verteilung der Arten in einem Bestand ein Bild zu machen.

Die Gesamtschätzung der Artmächtigkeit D nach BRAUN-BLANQUET kombiniert Individuenzahl und Deckungsgrad einer Art. Für die Aufnahmen nach diesem System gilt folgende Skala:

D	*Individuenzahl*	*Deckungsgrad*	*Durchschnittliche Deckung*
–	sehr selten (meist 1–2 Expl.)	fällt nicht in Betracht	
+	spärlich (mehrere Expl.)	<1 %	0,5 %
1	zahlreich	1 %– 5 %	3 %
2	häufig	5 %– 20 %	10 %
3	sehr häufig	20 %– 50 %	30 %
4	ziemlich füllend mit grösseren Lücken	50 %– 75 %	60 %
5	das ganze Areal füllend	75 %–100 %	85 %

Verminderte Vitalität wird mit dem Zusatzzeichen ° angegeben, z.B. 1°, Vorkommen ausserhalb des geschätzten Bestandesabschnitts erhalten ein •, z.B.+•.

Die durchschnittliche Deckung dient zum Ermitteln der *Deckungssumme;* da auch innerhalb einer Vegetationsschicht mehrere Horizonte vorhanden sein können, kann man beim Addieren der Deckungsgrade aller Arten dieser Schicht eine Deckungssumme von über 100 % erhalten, z.B.:

Fig. 4: Schichtenbau der Hochstauden-Streuwiese mit Adlerfarn (H2).

3.3. TABELLENARBEIT

3.3.1. Herausarbeiten einheitlicher Vegetationstypen (s. Fig. 5⑤)

Auf den nicht publizierten Rohtabellen wurden zunächst alle Aufnahmen des gleichen generellen Stadiums (Kap. 4) und gleicher Standortgruppen (A+B+C+D/ E+F+G/ H+I/ K+L/ [Kap. 5]) mit dem vollständigen Artenverzeichnis zusammengestellt. Dann wurden stark abweichende Aufnahmen eliminiert und versucht, die verbliebenen Aufnahmen zu floristisch und ökologisch mehr oder weniger einheitlichen Typen zu gruppieren.

Ein Typ vereinigt also Bestände, die sowohl im Entwicklungsstadium der Sukzession wie auch standörtlich und soziologisch einigermassen übereinstimmen. Er wird mit der Kombination von Standort (Buchstabe) und Stadium (Zahl) bezeichnet, z.B. Typ B O, Typ J 3, Typ K 5.

Nicht jeder Typ kann soziologisch eingeordnet werden, besonders dann nicht, wenn er ein instabiles, kurzlebiges Übergangsstadium darstellt.

3.3.2. *Das Verhalten der Arten innerhalb einer Serie* (vgl. Tabelle 3)

Ist eine Serie rekonstruiert (s. Kap. 3.4), so werden ihre nunmehr zu Typen vereinigten Aufnahmen aller Stadien nebeneinander gereiht. Nun können die einzelnen Arten nach ihrem Verhalten im Sukzessionsverlauf eingestuft werden. Innerhalb der drei Hauptstadien (grob als Wiesen-, Brache- und Gehölzstadium bezeichnet) wird weiter danach differenziert, ob die Art *stadientreu* ist, d.h. fast ausschliesslich in einem Hauptstadium vorkommt, oder ob sie *stadienhold* ist, d.h. bloss ihren Schwerpunkt in einem Hauptstadium hat. Als *durchlaufende* Arten werden solche bezeichnet, die in allen Stadien gut vertreten sind.

3.4. AUFSTELLEN DER SUKZESSIONSSERIEN

Auf der Suche nach dem Sukzessionsablauf greifen Hypothesenbildung und Tabellenarbeit ineinander über. Es geht also nicht darum, für die zuerst angenommene Hypothese Beweise zu finden, sondern die Vorstellungen laufend nach den Befunden zu richten.

Arbeitsgang bei der Rekonstruktion einer Sukzessionsserie (s. Fig. 5)

① Der Buchstabe X bezeichnet den Standorttyp, auf dem sich die Sukzession abspielt. Die Zahlen 0–6 bedeuten die aufeinanderfolgenden Sukzessionsstadien.

Die zuerst gefundenen Aufnahmen von Brachestadien (z.B. X1, X4) werden zunächst provisorisch mit der aus der Literatur bekannten Ausgangsgesellschaft (X0) und Klimaxgesellschaft (X6) in einer Reihe zusammengestellt (erste Hypothese ②).

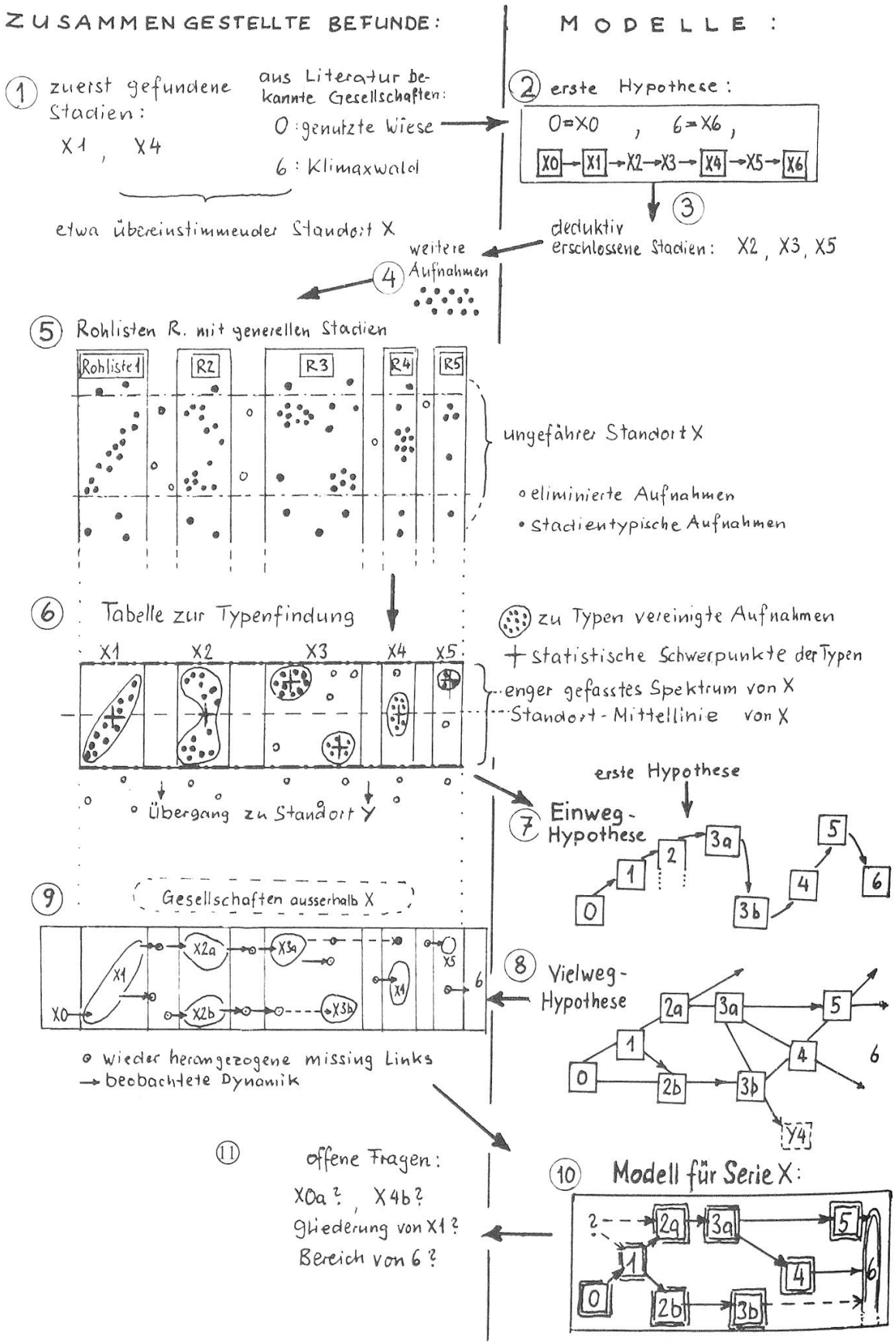
③ Dieser Reihe fehlen nun aber die vermuteten Zwischenstadien X2, X3 und X5.

Die Suche nach diesen Stadien ergibt eine grosse Anzahl weiterer soziologischer Aufnahmen, die in den Rohlisten mit vollständiger Artengarnitur zusammengestellt werden. ④

⑤ Jede Rohliste umfasst alle Aufnahmen (•) des gleichen generellen Stadiums, die jedoch soziologisch und standörtlich noch bunt zusammengewürfelt sein können. Auf der Figur verläuft die Sukzessionsrichtung waagrecht, floristische und standörtliche Unterschiede sind senkrecht eingereiht. Aufnahmen, die zwischen zwei generellen Stadien liegen, werden zunächst ausgeschieden (○), können aber später zur Rekonstruktion als missing links herangezogen werden (⊙ in ⑨). Das Feld des Standorts X wird so abgegrenzt (— · —), dass es die sich abzeichnenden Gruppen von nahestehenden Aufnahmen einschliesst. Durch diese Abgrenzung fallen mehrere ausserhalb den Grenzlinien liegenden Aufnahmen weg, die zu anderen Standorten (Standort Y) vermitteln.

⑥ Jede standörtliche und floristisch ± einheitliche Aufnahmegruppe wird als Typ zusammengefasst. Einzelne Aufnahmen, die zwar innerhalb des Standortspektrums

Fig. 5: Rekonstruktion der Serie X (Arbeitsvorgang ←——).



und auch innerhalb eines Stadiums liegen, aber floristisch zu stark von den Typen abweichen, werden eliminiert (innerhalb der Felder).

⑦ Die gefundenen Typen werden nun in die erste Hypothese eingegliedert. Da sie aber standörtlich nicht genau übereinstimmen, erhält die nach dieser ersten Hypothese rekonstruierte, eingleisige Sukzession einen Zickzack-Kurs, d.h. es wurden wahrscheinlich Typen hintereinander gestellt, die nicht eine wahre Sukzession darstellen. Die wahre Sukzession sollte im Schema ± waagrecht verlaufen.

⑧ Es muss eine neue Hypothese aufgestellt werden, die mehrere Sukzessionswege innerhalb des Standortfeldes X in Erwägung zieht (Vielweghypothese).

⑨ Einige der früher eliminierten, nicht stadientypischen Aufnahmen und Beobachtungen der Sukzessionsdynamik (z.B. sich ausbreitende oder absterbende Arten, Aufwuchs von Holzarten etc.) werden nun herangezogen, um die kleineren Sukzessionsschritte der Vielweghypothese abzutasten. Einige der vielen Wege erweisen sich als ziemlich sicher (——▸), andere bleiben Vermutung (— — —▸), wieder andere sind unwahrscheinlich (kein Pfeil). So ergibt sich das Modell der Serie X, das noch offene Fragen enthält. Vor allem muss abgeklärt werden, wie sich die gefundenen Typen zu den aus der Literatur bekannten soziologischen Einheiten verhalten. ⑪

Die kurze Zeit von drei Jahren genügt nicht, um grössere Schritte der wirklichen Sukzession an demselben Ort zu beobachten. Die in Kap. 6 beschriebenen Serien beruhen daher vor allem auf dem Tabellenvergleich. Man muss sich aber darüber klar sein, dass die so gefundenen Serien nicht die Sukzession darstellen, wie sie sich wirklich abgespielt hat, sondern nur eine rekonstruierte Annäherung. Die Möglichkeit von Fehlschlüssen ist gross, wenn man den Tabellenvergleich nicht durch weitere Indizien zu unterschätzen versucht.

Mögliche Fehlschlüsse:

- Zonationen mit verschiedenen Stadien auf der gleichen Brachefläche können Bodengradienten aufweisen oder auf verschiedenen Bewirtschaftungsformen beruhen.
- Die statistischen Schwerpunkte der einzelnen Stadien liegen nicht im gleichen Bereich des Standortsspektrums. (s. Fig. 5, ⑥).
- Durch Aneinanderhängen mehrerer Einzelschritte, die für sich genommen noch knapp zulässig wären, wird eine falsche Richtung der ganzen Sukzession konstruiert. (s. Fig. 5, ⑦).
- Die Suche nach Zwischenstadien kann dazu verleiten, den Beständen am Rand des Standortsspektrums eine zentrale Bedeutung beizumessen. (s. Fig. 5, ⑨).
- Man muss sich fragen, ob die heutigen Ausgangsstadien die gleiche floristische Zusammensetzung haben wie diejenigen, von denen aus vor ca. 30–50 Jahren eine Sukzession gestartet ist. Änderungen der Bewirtschaftung und des Klimas können die Artenzusammensetzung ebenso stark beeinflussen wie ein kleiner Sukzessionsschritt.

Hilfen zur Korrektur von Fehlschlüssen

- Vergleich mit älteren soziologischen Aufnahmen an demselben Ort.
- Vergleich mit älteren Luftbildern (Kap. 3.5.3.).

- Beobachtung der momentanen Dynamik. Besonders die aufwachsenden Holzarbeiten, aber auch Kräuter mit starker vegetativer Vermehrung geben Hinweise darauf, wie das nächste Stadium etwa aussehen könnte.
- Auch wenn ein einheitlicher soziologischer Typ ein weitgespanntes Standortsspektrum besitzt, muss dieses für die ganze Serie eingeengt werden, oder es müssen im Verlauf der Serie verschiedene Varianten berücksichtigt werden. Andererseits gibt die grössere Anzahl von Aufnahmen, wenn sie nicht in Varianten aufgeteilt werden, grössere Gewähr, dass ihr statistischer Mittelpunkt nicht zu weit vom Mittelpunkt des gewählten Standortspektrums entfernt liegt. (Fig. 5, ⑥).
- Einzelne der bei der Tabellenfassung eliminierten Aufnahmen können als «missing links» wieder bedeutsam werden, auch wenn sie floristisch – in keinen Typ passen und soziologisch nicht zu fassen sind (Fig. 5, ⑨).

3.5. METHODEN DER ALTERSBESTIMMUNG

Nachdem sich bald herausstellte, dass das *absolute* Alter eines Stadiums stark variieren kann, wurde darauf verzichtet, die Methode der Altersbestimmung weiter auszubauen. Die Kombination verschiedener Methoden ergab für einige wenige Aufnahmen Anhaltspunkte über den möglichen Zeitspielraum seit der Brachlegung, zeigte aber auch, welche Mängel die einzelnen Methoden haben. Als *relatives* Alter der Bracheflächen gelten die generellen Sukzessions-Stadien (s. Kap. 4).

3.5.1. Dendrochronologie

Für die Jahresringzählung können nur Holzarten gewählt werden, die sich gleich beim Brachfallen angesiedelt haben. An einem abgeholzten Espen-(Populus tremula)Wäldchen wurden folgende Alter ausgezählt:

Alter (Jahre):	21	16	15	15	13	13	12	10	5	5	2	2
Stammdurchmesser (cm):	12	10	9	16	7	7	6	8	3	5	1	1
Höhe (m):	8	8	8	10	7	10	6	6	4	2	1	1,5

Diese Testreihe zeigt, dass nicht unbedingt von der Höhe oder vom Stammdurchmesser auf das Alter geschlossen werden kann.

Zudem sind Wachstumsstörungen durch Wildverbiss und Fegen besonders an Waldrändern mit jungem Aufwuchs sehr häufig.

3.5.2. Ältere topographische Karten

Die ersten Jahrgänge der Landeskarte 1:25000 und der Siegfriedatlas zeigen die Veränderung des Waldareals. Es ist also ersichtlich, welche Waldpartien Sekundärwälder darstellen. Da zwischen den verschiedenaltrigen Jahrgängen grössere Zeitintervalle liegen, sind jedoch nur sehr grobe Zeitangaben über die eventuelle Brachlegung möglich.

3.5.3. Luftbildvergleiche

Verschiedenaltrige Luftbilder aus den Jahren 1950–1976 ergaben wertvolle Hinweise auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit von Waldrändern, Gebüschen und Adler-

farnbeständen. Bei stereoskopischer Betrachtung kann auch die Baumhöhe abgelesen werden.

Die verglichenen Luftbilder sollten folgende Bedingungen erfüllen:
- Gleiche Jahreszeit, am besten Spätsommer.
- Etwa gleiche Tageszeit. Am besten Mittags, da sonst zu grosse Schattenwürfe entstehen.
- Gleicher Aufnahmemittelpunkt. Bei starkem Relief muss sonst zuerst ein Entzerrungsnetz konstruiert werden.

Auch wenn diese Bedingungen erfüllt sind, ergeben sich weitere Schwierigkeiten:
- Durch verschieden hartes Kopieren und durch atmosphärische Einflüsse werden die für die Vegetation charakteristischen Helligkeitsunterschiede verändert.
- Nordexponierte Waldränder liegen im Schatten.
- Verschiedene Formationen, z.B. Prunusgebüsch und Pteridium-Flur, können sehr ähnlich aussehen. Oft bringt nur die Kontrolle im Feld völlige Klarheit über den tatsächlichen Bestand.
- Die ersten Stadien ohne Aufwuchs sind schwer zu unterscheiden.

4. Sukzessionsstadien

Sowohl die Ausgangspunkte wie die Endpunkte der untersuchten Sukzessions-Serien stellen eine ganze Anzahl soziologisch unterschiedlicher Wiesen- resp. Waldtypen dar.

Um die Serien miteinander korrelieren zu können, muss man allgemein definierte Entwicklungsstadien finden, die bei möglichst vielen Serien in vergleichbarer Ausbildung vorkommen. Die Charakterisierung eines solchen *generellen Stadiums* muss von einer soziologischen Wertung absehen, damit sie vielseitig anwendbar ist. Selbstverständlich variiert je nach der Artenzusammensetzung der vorherrschenden Arten auch der Habitus der Bestände, doch kann man grob gesehen die Sukzession als Formationswandel interpretieren: 1. Wiese ⟶ 2. Grasflur ⟶ 3. Lockerbusch ⟶ 4. Busch/Lockerwald ⟶ 5. Wald. Dabei muss nicht jedes Stadium in jeder Serie gleich bedeutend ausgebildet sein, häufig werden auch einzelne Stadien übersprungen. Als Prototypen der generellen Stadien können folgende konkrete Gesellschaften aus dem Jura gelten:

Stadium 0 + 1:	Mesobromion (Trespen-Magerrasen)
Stadium 2:	Grasfluren mit Brachypodium und Molinia, Adlerfarnbestände.
Stadium 3 + 4b:	Gebüsche mit Erle, Hasel, Schwarzdorn etc.
Stadium 4a:	Junge Vorwälder mit Zitterpappel, Waldföhre, Esche und Weisserle.
Stadium 5:	Sekundäre Klimaxwälder mit Buche (Fagion) oder Esche (Fraxinion).

Als Kriterien der generellen Stadien bieten sich vornehmlich physiognomische Gesichtspunkte an. In zweiter Linie gibt es auch typische Ausbildungen des Bodenreliefs und der Streu.

Liste der zur Stadiendefinition und relativen Altersbestimmung verwendeten Kriterien:

- Nutzung
- Streu: Dichte, Verteilung, Zusammensetzung und Abbaustadium.
- Habitus: horizontales Gefüge, Homogenität, Gesamtdeckung, Oberfläche der Vegetationsdecke.
- Schichten: vertikaler Aufbau des Bestandes, Wuchsformen.
- Holz: Anteil der Holzarten.
- Boden: Bodenrelief und Bodentiere

4.1. CHARAKTERISIERUNG DER GENERELLEN STADIEN

Stadium 0: genutzte Mähwiese oder Viehweide

Nutzung: ±intensiv genutzt, Mähwiese jährlich einmal gemäht, Weide gut bestossen.
Streu: sehr wenig oder keine Grasstreu.
Habitus: Der Rasen weist meist kleine Lücken auf, ist aber horizontal ziemlich homogen zusammengesetzt, d.h. die Vegetationsoberfläche ist ausgeglichen und der Bestand auf grosse Strecken einheitlich.
Schichten: Bodenpflanzen (oft Rosettenpflanzen) überwiegen, besonders wenn sie durch Tritt nicht geschädigt werden und durch Frass zu vermehrtem Wachstum stimuliert werden (Weide).
Grosser Anteil an Bodenpflanzen und Moosen, hohe Schaftpflanzen seltener oder kleinwüchsig (Mähwiese).
Holz: Holzarten fehlen oder sind spärlich. Mähwiese: einjährige Triebe, Weide: krüppelige Dornsträucher.

Stadium 1: Initialbrache

Nutzung: Mähwiese oft nicht gemäht oder wenige Jahre brachliegend. Weide: unregelmässig oder zu schwach bestossen.
Streu: Grasstreu vorhanden, meist noch locker (kein Strohfilz), unregelmässig, lükkig.
Habitus: Heterogen, einzelne Klone meist hochwüchsiger Arten ergeben ein Mosaikbild (Galium mollugo, Holcus lanatus, Cirsium arvense etc.)
Rasenschluss dichter, kaum mit Lücken.
Schichten: Bodenpflanzen gehen zurück. Moosschichten etwas reduziert. Bei allen Arten Tendenz zu höherem Wachstum.
Holz: Sehr zerstreut aufkommende Sträucher.
Boden: Meist einzelne Höcker: alte, verbreiterte Grashorste oder Bauten von Erdameisen, sehr selten Maulwurfshügel.

Stadium 2: Vollbrache.

Nutzung: Schon längere Zeit brachliegend.
Streu: Grasstreu mächtig, durchgehend, vielschichtig: oben frisch, mittlere Lagen verfilzt (oft zusammen mit abgestorbenen Moosen), unten im Abbau befindlich.

Habitus: dicht und hoch geschlossen, meist dominiert von einer Art. z.B. Molina litoralis (Pfeifengras), Brachypodium pinnatum (Fiederzwenke), Pteridium aquilinum (Adlerfarn).
Über den Grasfluren ragen höhere Schaftpflanzen, meist aus Saum- oder Schlaggesellschaften (s. Fig. 4).

Schichten: Moosschicht meist stark reduziert, von den Rosettenpflanzen bleiben nur die schattenertragenden.

Holz: vereinzelter Aufwuchs, unter 20 % deckend. Sein lokaler Schattenwurf und die geringe Laubstreu haben keinen wesentlichen Einfluss auf den übrigen Bestand. Aufwuchs von Keimlingen durch die dichte Streu behindert.

Boden: Kleinrelief sehr höckerig, viele bewohnte und verlassene Erdbauten von Lasius flavus (Bernsteingelbe Wegameise). Oft Invasion von Mäusen.

Stadium 3: Lockerbusch

Nutzung: Mähwiese mehr als 10 Jahre brach (Ausnahme Wurzelbrut von Populus tremula kann schon nach 2 Jahren ins Stadium 3 kommen, war dann aber schon vorher im Boden vorhanden). Weide: brach oder schon lange Zeit schwach beweidet. Meist in einer Zonation zwischen Waldrand (resp. Gebüsch, Hecke) und Grünland (brach oder extensiv genutzt).

Streu: Strohfilz stellenweise vorhanden, dazu etwas Laubstreu.

Habitus:

3a einheitlich	oder	*3b mosaikartig*
z.B. Populus tremula (Zitterpappel) Pinus silvestris (Föhre) Alnus (Erlen)		Corylus (Hasel), Picea (Fichte), meist hohe Artenzahl, da Arten aus Wiese, Brache, Saum und Gehölz gemischt sind.

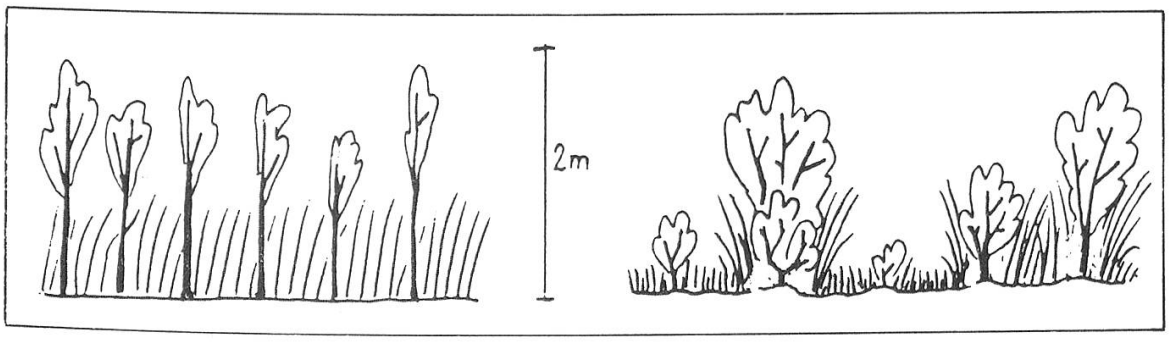


Fig. 6: Einheitlicher und mosaikartiger Lockerbusch.

Schichten: Moose und Bodenpflanzen etwas häufiger als im Stadium 2, entweder direkt aus Stadium 1 hervorgegangen oder unter Büschen neu angesiedelte Halbschattenpflanzen.

Holz: Bei 3b meist schon ein grosses Spektrum an Straucharten, bei 3a eine Art vorherrschend.

Boden: schwach wellig oder eben.

Stadium 4a: Junger Lockerwald, Vorwald (aus 3a entstanden)

Nutzung: Am Rand von Weiden manchmal vom Vieh wegen des Schattens aufgesucht.
Streu: Grasstreu weniger verfilzt (rascher Abbau, da feuchter?), gemischt mit Laub und etwas Holz.
Aspekt: Kronenschluss locker (60–90 %), daher viel Licht am Boden und Seitenlicht. Rasendeckung schwächer: 40–80 %. Bei einheitlichem Lichtgenuss homogen. Oft sehr ähnliche Zusammensetzung wie beim Stadium 2, aber verarmt. Mehr Schattenmoose.
Holz: Eine Lichtholzart dominant (Populus, Pinus, Fraxinus oder Alnus). Dünnstämmig, hochwüchsig, rasch entastet. Sträucher untergeordnet, oft ganz fehlend.
Boden: Zerstreute Ameisenerdhügel (vor allem Lasius niger), Waldmaus-Löcher. Auf tiefgründigen Böden manchmal Maulwurfshügel.

Stadium 4b: Dichtbusch (aus 3b entstanden)

Nutzung: Weder vom Mensch noch vom Vieh oder Wild betreten.
Streu: Vor allem herabgefallene Zweige, etwas Laub.
Aspekt: Seitlich und oben dicht verwachsen. Oberfläche ziemlich homogen.
Schichten: Wegen Lichtarmut nur kümmerliche Krautschicht oder Schattenpflanzen wie Hedera (Efeu), Asarum (Haselwurz) etc.
Holz: Mittelhohe Sträucher dominieren (2–4 m). Deckung 80–100 %. Selten daraus emporwachsende junge Bäume.

Stadium 5: Wald oder dichter Jungwald

Nutzung: Eventuell Holzschlag (z.B. Haselstecken). Gern vom Wild als Einstand benutzt.
Streu: Viel Laub, etwas Holz.
Aspekt: Waldartig, aber Kronenoberfläche oft noch unregelmässig hoch.
Schichten: Zum Teil dichte Moosschicht. Waldgräser und -Kräuter locker (vor allem Seggen). Strauchschicht und junge Baumschicht gut ausgebildet.
Holz: Aufkommen von Klimaxbäumen (Fagus, Abies). Absterben der Pionierhölzer (Prunus, Populus).
Boden: Unregelmässiges Relief. Manchmal Dachsbauten, Wühlgänge der Rötelmaus.

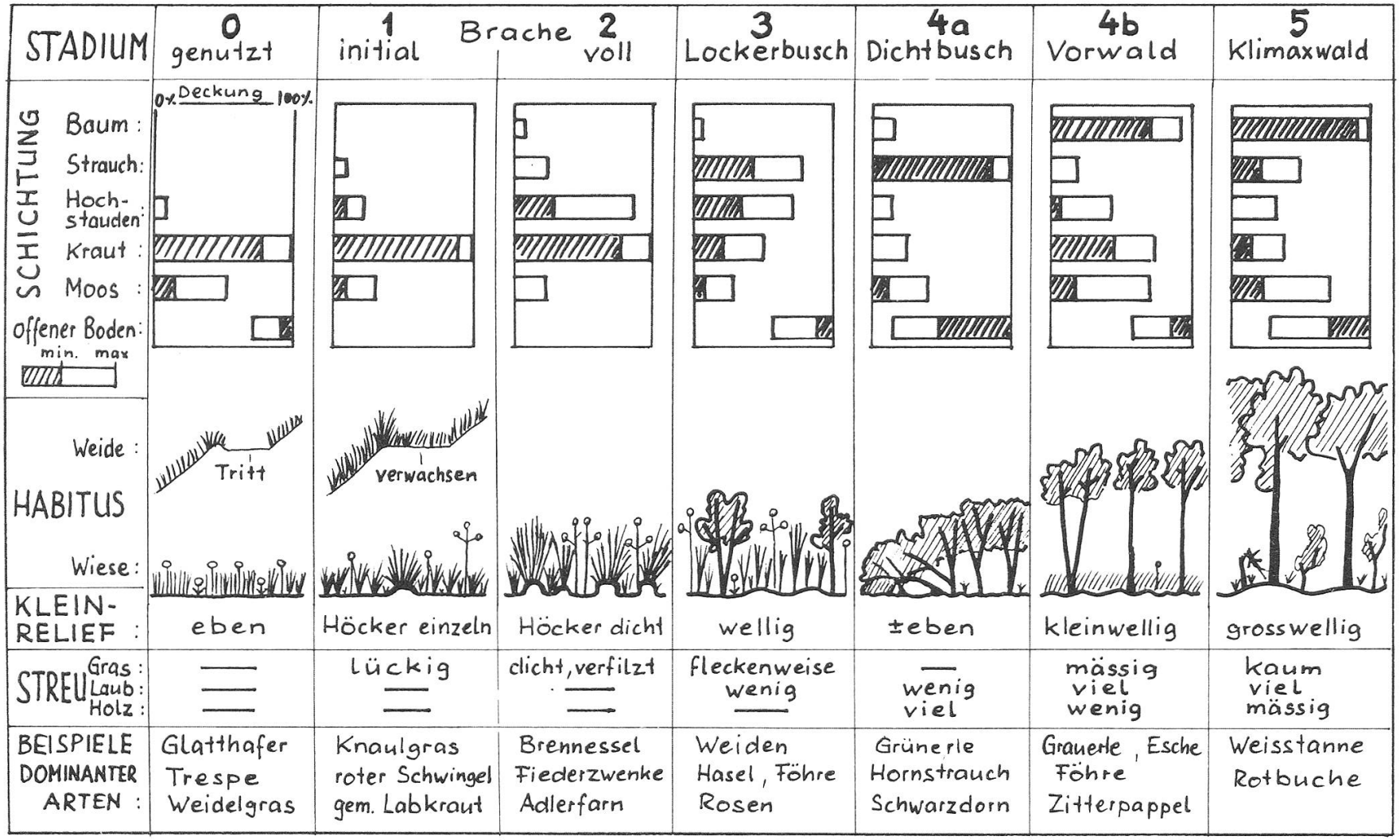


Fig. 7: Schema der generellen Stadien.

5. Standorte

Die Standortsbezeichnungen A bis G beziehen sich auf die Untersuchungen im *Jura:*

Ausgangsstadium:	*Endstadium (Klimax):*	*Böden:*	*Exposition:*
A: Trespen-Trockenweide (Teucrio-Mesobrometum)	Seggen-Buchenwald	flachgründig	extrem Süd
B: Salbei-Trespen Magerwiese	Buchenwald	mittelgründig	schwach Süd
C: Pfeifengras-Magerwiese	Pfeifengras-Föhrenwald	mergeliger Rohboden	eher Süd
D: Fettweide-Adlerfarn	?	Lehm	Süd
E: Magerwiese mit Herbstzeitlose (Colchico-Mesobrometum)	Zahnwurz-Buchenwald	Braunerde	Nord
F: Feuchte Wiese mit Herbstzeitlose	Ahorn-Eschenwald	feucht, tiefgründig	extrem Nord
G: Magerwiese mit Pfeifengras	?	saure Braunerde	Nord

Die Bracheflächen des *Napfgebiets* können in zwei sehr unterschiedliche Gruppen gegliedert werden: Streuwiesen und Magerweiden.

Die ehemaligen *Pfeifengras-Streuwiesen* (Molinion) befinden sich auf den für Futterwiesen zuwenig geeigneten Grenzertragsböden. Das sind einerseits Steilhänge mit über 30° Neigung, andererseits wechselfeuchte oder vernässte Stellen. Sie liegen zwischen 550 m und 1050 m ü.M. (Klimaxwald: Milio-Fagetum [Waldhirsen-Buchenwald]).

Anhand von Bodenuntersuchungen und statistischer Auswertung von Zeigerpflanzen habe ich diese Standorte in zwei Typen gegliedert:

a) Standort H: mässig bis schwach saure Böden (pH 5–6,5), meist lehmig-sandig, oft tiefgründig mit guter Nährstoffversorgung. Unter den Zeigerpflanzen für diesen Standort fallen vor allem die Hochstauden auf, welche sowohl in Streuwiesen wie auch in fortgeschrittenen Brachestadien auftreten. Allen voran die bis mannshohen Doldenblütler: Bärenklau, Geissenfuss, Grosse Bibernell, Berg-Kerbel, Brustwurz. Weitere Hochstauden: gebräuchlicher Baldrian, Kohldistel. Niedrige Zeigerpflanzen: Herbstzeitlose, Hohe Schlüsselblume, Berg-Weidenröschen. Im Aufwuchs herrschen meist die Grünerle oder die Weisserle vor, seltener die Zitterpappel oder die Hasel.

b) Standort J: stärker saure Böden (pH 3,5–4,9), oft anmoorig (Oberboden leicht torfig), meist sehr nährstoffarm. Die Zeigerpflanzen (Säure- und Magerheitzeiger) sind: Wiesen-Wachtelweizen, Hundsveilchen, Heidekraut, Heidelbeere, glattes Habichtskraut, Keulenbärlapp, Rippenfarn, Torfmoose, Widertonmoos. Aufwuchs: Fichte, seltener Birke.

Die *Magerweiden* liegen im allgemeinen höher, etwa von 1000–1400 m ü.M. Oft bilden sie Flecken innerhalb von Fettweiden (Kap. 6.4.), besonders auf lokal flach-

gründiger, nährstoffarmer Unterlage. Sie sind je nach ihrer Exposition in 2 Varianten ausgebildet:

a) Standort K: Nordexponiert, mit langer Schneebedeckung, da oft im Waldschatten. Zeigerpflanzen: siehe Tabelle 3, rechte Hälfte: Waldschmiele, grosse Hainsimse, Alpenlattich etc.

b) Standort L: südexponiert, früh ausapernd, oft auf Kuppen. Zeigerpflanzen: siehe Tab. 3, linke Hälfte: Zittergras, Kammgras, Purgier-Lein, Kleine Bibernell etc.

5.1. ÜBERSICHTSTAFEL DER STANDORTE

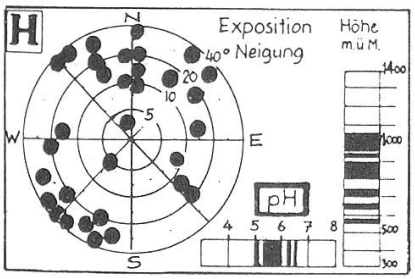
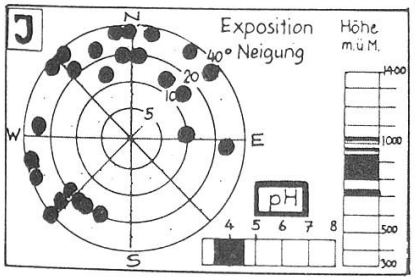
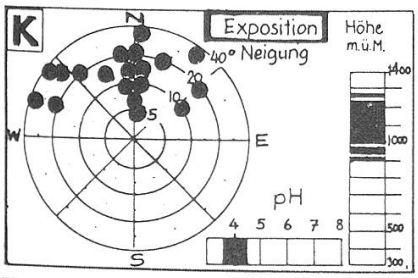
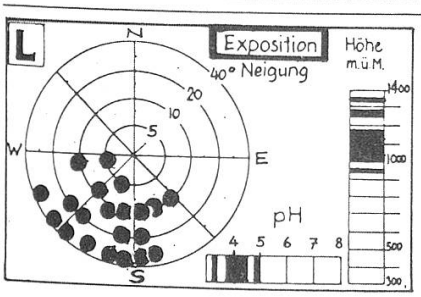
	Geländeform; Lokalklima	Geologische Unterlage; Skelett; Boden	Bodenfeuchte; Nährstoffgehalt; Bodentiefe	Nutzung der Ausgangsgesellschaft
MOLINION				
	konkaver Hang, Steilhang, Flachhang; windgeschützt	Mergel, bunte Nagelfluh; oft steinig; (hoher Lehmgehalt in allen Horizonten)	wechselfeucht bis nass; mässig mager; mittelgründig bis tiefgründig	Streuwiese Molinietum
	konkaver Hang, Steilhang	granitische Nagelfluh, Moränenlehm, Mergel; arm an Skelett; anmoorig, oben oft torfig	wechselfeucht; mager bis sehr mager; mittelgründig	Streuwiese Molinietum, Pteridietum
NARDION				
	Hang; schneereich, kühl	Molasse allgemein; mehr oder weniger Skelett; humos	frisch; mager; mittelgründig	extensive Weide Nardetum
	Kuppe Grat, Hang; schneearm, warm oft windexponiert	Nagelfluh, Sandstein; viel Skelett; sandig, steinig	frisch bis mässig trocken; mager; flachgründig	extensive Weide Nardetum

Fig. 8: Übersichtstafel der Standorte im Napfgebiet.

5.2. ORTSANGABEN DER TABELLIERTEN AUFNAHMEN

Tabelle 1: Serie H

Aufn. Nr.	Arten-zahl	Ort (nach LK 1:25'000)	Gde. *	Neig. Grad	Exp.	Höhe m ü.M.	Koordinaten
H10	36	Ober Grämsen	Rom	15	NNW	1000	643,10/206,97
H11	47	Chappelboden	Wol	15	W	650	648,20/209,45
H12	32	Längron	Me	10	ESE	880	643,90/211,55
H13	30	Ober Langnau	Wer	35	SSW	560	652,25/210/75
H14	37	Mittl. Grämsen	Rom	15	E	840	643,75/206,85
H15	34	Chreien	Sch	0	—	910	646,23/201,45
H16	35	Habschwanden	Has	25	NNW	830	645,80/204,38
H17	49	Schüpferegg	Sch	15	N	930	643,00/202,50
H18	39	Inn. Sagen	Lut	35	N	790	636,65/212,60
H19	38	Waldisbüel	Me	20	N	870	644,00/212,15
H20	38	Unt. Chienis	Rom	5	SW	880	644,15/208,08
H21	36	Talhof	Me	30	SE	670	646,3/212,25
H22	37	Unterfuren	Dop	20	NNW	660	646,70/208,35
H23	34	Mittl. Grämsen	Rom	20	NE	840	643,75/206,80
H24	36	Unterfuren	Dop	30	NW	700	646,65/208,15
H25	20	Inner Sagen	Lut	20	N	805	636,70/212,60
H26	43	Brüederensäge	Ent	35	SW	1040	652,80/199,90
H31	29	Längron	Me	30	NNW	970	643,85/211,18
H32	36	Dietenwart-gräben	Ent	10	N	1040	650,65/203,60
H33	33	Aegerten	Esch	35	NE	820	641,57/197,65
H34	36	Obstaldenegg	Sch	25	WSW	1030	642,05/201,07
H40	33	Freimoos	Sch	10	N	990	639,10/203,45
H41	41	Längron	Me	15	SE	870	643,90/211,52
H42	34	Ober Langnau	Wer	35	SW	550	652,22/210,78
H43	36	Ober Langnau	Wer	38	SSW	560	652,30/210,72
H44	40	Lustenberg	Ent	20	SW	870	648,25/204,77
H45	35	Brüderensäge	Ent	20	SE	1065	652,90/199,97
H46	45	Brüderensäge	Ent	20	W	1035	652,85/199,80
H47	38	Brüederensäge	Her	20	SSW	930	642,40/212,03
H48	39	Oberwegegg	Rom	30	SW	1100	640,65/203,10
H51	33	Unt. Schilten-berg	Rom	15	NE	970	640,60/202,50
H52	31	Längron	Me	15	ESE	870	643,90/211,45

Tabelle 2: Serie J

Aufn. Nr.	Arten-zahl	Ort (nach LK 1:25000)	Gde. *	Neig. Grad	Exp.	Höhe m ü.M.	Koordinaten
J11	32	Lustenberg	Ent	20	SW	880	648,30/204,75
J12	39	Lustenberg	Ent	20	SW	870	648,30/204,75
J13	24	Gishübel	Lut	25	SW	840	636,72/212,49
J14	39	W Chlamm	Meb	20	SW	880	643,03/211,00
J15	39	Gustiberg	Her	25	W	980	641,95/210,90
J16	36	Aegerten	Esc	35	WSW	805	641,45/197,63
J17	41	Unterhus	Rom	25	E	860	644,65/206,48
J20	35	Gustiberg	Her	30	N	1005	641,80/210,80
J21	22	Waldisbüel	Me	35	NNW	860	643,95/212,15
J22	25	Waldisbüel	Me	20	N	850	644,00/212,20
J23	19	Chrachenwald	Sch	20	N	1030	642,25/202,12
J24	24	Voglisbergegg	Ent	15	NNW	1010	644,18/202,90
J25	27	Hüttenweid	Ent	30	N	940	644,03/203,02
J26	32	Maischwand	Ent	30	N	710	648,30/208,80
J27	34	Chrüzbüel	Dop	30	N	830	646,87/207,25
J28	30	Aegerten	Esc	30	NW	810	641,50/197,67
J31	36	Tellenmoos	Esc	15	NE	960	639,78/199,15
J32	28	Hüttenweid	Ent	30	N	940	644,18/202,90
J33	26	Maischwand	Ent	30	N	810	648,30/208,80
J34	23	Aegerten	Esc	30	NW	820	641,50/197,67
J35	27	Aegerten	Esc	30	SW	800	641,45/197,63
J36	28	Unterhus	Rom	10	E	840	644,75/206,2
J51	23	Maischwand	Ent	35	NE	710	648,50/208,70
J52	26	Waldisbüel	Me	25	NW	850	643,85/212,13
J53	27	Buechensagi	Her	30	WSW	920	642,45/212,00

Tabelle 3: Serien K und L

Aufn. Nr.	Arten-zahl	Ort (nach LK 1:25000)	Gde. *	Neig. Grad	Exp.	Höhe m ü.M.	Koordinaten
K21	32	Ob. Grämsen	Rom	10	N	970	643,30/207,17
K22	32	Ob. Wegegg	Bra	15	N	1040	640,85/202,8
K23	39	Aengelgraben	Ent	20	N	1200	652,85/202,45
K24	28	Mettenbergegg	Rom	20	NNE	1195	641,05/206,45
K25	40	Ob. Aengel-graben	Ent	15	NNW	1160	652,80/202,57
K26	22	Homberg P. 1173	Ent	5	N	1180	652,55/202,50
K27	26	Ob. Grämsen	Rom	15	N	975	643,30/207,15
K31	21	Mettenbergegg	Rom	20	WNW	1190	640,90/206,50
K32	33	Gustiweid	Rom	20	NW	1260	640,0 /206,35
K34	34	Gustiweid	Rom	25	NW	1220	640,0 /206,45
K35	36	Ob. Grämsen	Rom	30	NW	970	643,22/207,13
K41	23	Mettenbergegg	Rom	30	WNW	1180	640,87/206,48
K42	31	Dietenwart-gräben	Ent	10	N	1140	650,65/203,60
K43	22	Chrummatt	Rom	10	NE	1020	643,3 /205,25
K44	28	Ob. Grämsen	Rom	15	N	965	643,3 /207,18
K51	32	Aenzigrat	Rom	20	NE	1220	640,0 /205,65
K52	27	Breitäbnit	Rom	30	N	1200	641 /205
K53	31	Chrummatt	Rom	20	N	1010	643,2 /205,3
L21	44	W Lusegg	Rom	20	S	1110	640,60/205,25
L22	39	Breitäbni	Rom	10	SE	1160	641,05/205,28
L23	38	Schiltenberg	Rom	10	S	1100	640,3 /202,85
L24	47	Gadenstattli	Rom	25	S	1090	641,63/205,1
L25	48	Unt. Aenzi	Rom	30	S	1260	640,35/206,20
L26	45	Ob. Wegegg	Bra	15	SSW	1050	640,76/202,83
L27	25	Brüederensäge	Ent	10	SW	1065	652,87/199,85
L31	48	Hapfig	Rom	10	S	1140	639,87/207,60
L32	32	E Metteli	Ent	10	W	1100	650,3 /203,7
L33	53	Homberg	Ent	30	WSW	1320	652,65/202,0
L34	27	Ob. Wegegg	Rom	30	SSW	1040	640,72/202,83
L35	41	Goldsiten	Rom	30	SW	1090	641,65/206,28
L36	35	Mittl. Schil-tenberg	Rom	10	S	1020	640,48/202,50
L37	37	Unt. Aenzi	Rom	30	S	1260	640,37/206,21
L45	31	Holzwegen	Rom	20	SW	1110	642,25/206,43
L46	28	W Lusegg	Rom	30	SW	1110	640,56/205,3
L48	23	Hapfig	Rom	10	SSE	1030	639,75/206,45
L54	31	Unt. Wegegg	Bra	20	SW	980	640,65/202,65
L55	25	Aenzischwand	Bra	20	S	1130	639 /205,5

*Gemeinden, Sektionen:

Bra = Bramboden (Gde. Romoos)
Dop = Doppleschwand
Ent = Entlebuch
Esc = Escholzmatt
Has = Hasle
Her = Hergiswil a. Napf
Lut = Luthern
Meb = Menzberg
Me = Menznau
Rom = Romoos
Sch = Schüpfheim
Wer = Hint. Ämmenberg gegen Werthenstein, Gde. Ruswil

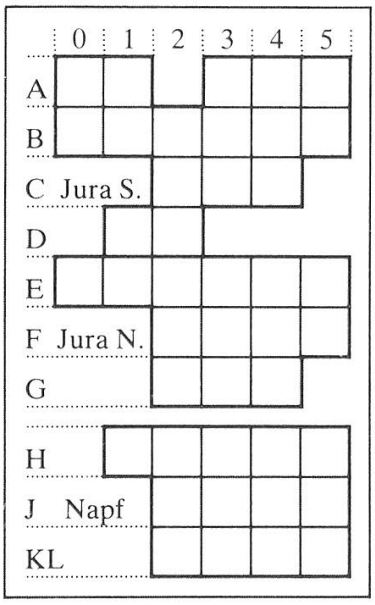
6. *Beschreibung der Sukzessions-Serien*

Kombiniert man die Stadien aus Kap. 4 mit den Standorten aus Kap. 5, so erhält man das *Sukzessionsdiagramm* (s. Fig. 9). Als Übersicht zum ganzen Kap. 6 sind die behandelten Typen im Diagramm eingetragen. Zudem ist ersichtlich, warum einige Kombinationen nicht behandelt wurden: Sie kommen nicht vor, werden von der Sukzession übersprungen oder sind zu wenig belegt und daher nicht sicher bekannt.

In jedem Unterkapitel wird die Sukzessionsreihe, die *Serie* eines Standorts nach Stadien geordnet abgehandelt und am Schluss jeweils die Sukzession zusammenfassend überblickt.

	generelle Stadien:	genutzt	Initialbrache	Vollbrache	einheitl. Lockerbusch	Mosaik-Lockerbusch	Vorwald	Dichtbusch	Wald
Stand-orte		0	1	2	3a	3b	4a	4b	5
A	Jura südexponiert	A 0	A 1	–	▶	A 3	A 4	▶	A 5
B	Jura südexponiert	**B 0**	B 1a B 1b	**B 2**	B 3a	B 3b	B 4a	B 4b	B 5
C	Jura südexponiert	–	–	C 2	▶	C 3	C 4	–	?
D	Jura südexponiert	?	D 1	D 2	?		?		?
E	Jura nordexp.	E 0	E 1	**E 2**	E 3a	E 3b	E 4a E 4c	E 4b	E 5
F	Jura nordexp.	?	?	**F 2**	F 3	▶	F 4	▶	F 5
G	Jura nordexp.	?	?	G 2	G 3	▶	G 4	–	?
H		–	**H 1**	**H 2**	▶	H 3	H 4	▶	H 5
J	Napf	–	–	**J 2**	J 3	▶	▶	▶	J 5
K	Napf	?	?	K 2	▶	K 3	K 4	▶	K 5
L		?	?	L 2	▶	L 3	L 4	▶	L 5

Für die Artenverbreitung (Kap. 7.4) schematisiert



– Stadium fehlt
▶ Stadium übersprungen
? nicht sicher bekannt
Fettdruck bisher nicht beschriebener Typ

Fig. 9: Sukzessionsdiagramm.

6.1. SERIEN H UND J: MOLINIA-STREUWIESEN DES NAPFGEBIETS UND IHRE FOLGESTADIEN

Eine floristische Abgrenzung der *genutzten* von den *brachliegenden* Streuwiesen erwies sich als wenig sinnvoll. Auch in regelmässig gemähten Molinieten kommen

Arten wie Trifolium medium, Angelica und junger Aufwuchs von Salix caprea ziemlich konstant vor. Solche Arten sind auf entsprechenden Standorten des Juras deutliche Zeiger der Brache. Als Ausgangspunkt haben wir im Napfgebiet also bereits Artbestände und Vegetationsgefüge, die nicht als Stadium 0 angesprochen werden können. Es gibt sogar Adlerfarnbestände (also charakteristische Stadien 2) die noch regelmässig als Streue gemäht werden. Vor allem auf dem stark sauren Standort J scheint Pteridium schon immer ein Bestandteil einiger Streuwiesen gewesen zu sein. Deshalb wird dort mit der Sukzession erst im Stadium 2 begonnen, während bei der Serie H das «Stadium 1» mit wenig Pteridium oder Hochstauden abgetrennt werden konnte.

6.2. SERIE H: STREUWIESEN AUF SCHWACH SAUREN, MÄSSIG NÄHRSTOFFHALTIGEN BÖDEN

(Siehe Tabelle 1, die Differentialarten gegenüber Standort J sind auf der Tabelle mit D bezeichnet.)

Unter dem Standort H versammelt sich ein recht weit gefächertes Spektrum verschiedenster Einzelstandorte: Die Exposition wird nicht berücksichtigt, die Neigung schwankt zwischen 0 und 35 Grad, das pH zwischen 5,0 und 6,5, die Höhenlage zwischen 550 m und 1100 m.

Es wurde daher versucht, diese Molinieten und ihre Folgegesellschaften noch weiter zu gliedern. Diese Anzahl der gefundenen Brachen ist jedoch so spärlich, dass bei einer strengen Aufteilung nach Standorten fast jede Aufnahme einen eigenen Typ für sich bilden würde. Daraus folgt, dass auch die Sukzessionen auf diesen Standorten nicht einer einheitlichen Norm folgen müssen.

Immerhin zeigen die unter H zusammengefassten Bestände die respektable Anzahl von 22 nährstoffzeigenden Differentialarten gegenüber J. Als ausschlaggebendes Kriterium gilt das Fehlen der in J konstanten, streng azidophilen und magerheitszeigenden Arten der Calluna-Heide.

6.2.1. Stadium H 1: Hochstaudenarmes Molinietum (Pfeifengras-Streuwiese)

Die Abtrennung von H 1 gegenüber H 2 hält sich nicht streng daran, ob die Bestände noch genutzt werden (Kap. 6.1.), sondern wurde auf Grund des Fehlens von Pteridium (Adlerfarn), Aruncus (Geissbart) und anderer Hochstauden vorgenommen.

Zudem erwiesen sich eine ganze Anzahl mittelhoher Kräuter als charakteristisch für H 1. Unter diesen (erste Artengruppe der Tabelle 1) fallen Molinion-Arten der Nass- und Sumpfwiesen auf, wie Lotus uliginosus, Galium uliginosum und Equisetum palustre. Es ist anzunehmen, dass an den Standorten dieser *Sumpfpflanzen* die für H 2 charakteristischen Arten Pteridium und Aruncus sich nicht entfalten können. Mindestens ein Teil der in H 1 vereinigten Aufnahmen dürfte sich also wegen seiner Nässe ohne Zwischenstadien direkt gegen das Alnetum incanae weiterentwickeln.

Die *Exposition* wirkt sich nicht sehr stark auf die Artenzusammensetzung aus. Die südexponierten und zugleich wechseltrockenen Streuwiesen zeichnen sich nur durch folgende Arten aus: Origanum vulgare, Satureia vulgaris und Thymus pulegioides.

Die *jahreszeitliche Entwicklung* zeichnet sich (gegenüber der von J) durch einen recht frühen Start aus, mit der Blütezeit von Primula elatior, Anemone nemorosa und Carex flacca und dem frühen Austreiben von Angelica und Galium mollugo. Dann folgt ein langes Intervall der eher unscheinbaren Blüten und des vegetativen Wachstums. Dieses wird erst im Spätsommer von der Hauptblütezeit abgelöst, in der Gentiana asclepiadea, die Hypericum-Arten, Succisa, Lysimachia vulgaris und andere kräftige Farbakzente setzen.

6.2.2. *Stadium H 2: Pteridium- oder hochstaudenreiches Molinietum* (Fig. 4, Kap. 3.2.)

Wie schon in H 1 sind auch hier verschiedene Typen vereinigt. Gemeinsam haben sie, dass hochwüchsige Arten das Vorherrschen von Molinia einschränken. Diese legen ihren stärksten Wachstumsschub in den Frühsommer, überholen also zu dieser Zeit die langsamer wachsende Molinia, die in den meisten Beständen zwar noch reichlich vorhanden ist, aber oft nicht einmal einen Meter erreicht (gegenüber 1,8 m in H 1). Als hochwüchsige Art macht sich Pteridium eher an Südhängen breit, während sich Aruncus, Filipendula und Lysimachia vulgaris an die Nordseite halten.

Aus Hochstauden, mittelhohem und niedrigem Unterwuchs ergibt sich ein vielschichtiges Vegetationsgefüge, in das sich am schattigen Boden bereits wiesenfremde Arten wie Fragaria vesca, Viola reichenbachiana und Carex silvatica einschleichen. Die Deckung der Moosschicht nimmt von 60 % auf 15 % ab, ein charakteristisches Merkmal für das Stadium 2.

Beim Aufwuchs übernehmen vor allem Alnus incana und seltener Picea excelsa die Führung.

6.2.3. *Stadium H 3: Lockeres Gebüsch von Alnus viridis (Grünerle)*

Diese Bestände in der Tabelle H unterzubringen, mag zunächst nicht gerechtfertigt erscheinen, da sie nicht die Vorstufe von H 4 (Alnetum incanae) darstellen. Sie weisen jedoch mehrere Differentialarten zu J auf und haben 19 Arten mit H 2 und 32 Arten mit H 4 gemeinsam.

Es überrascht, dass die *Grünerle* bis auf 820 m hinunter, an den untersten Talflanken des Entlebuchs zwischen Schüpfheim und Escholzmatt noch grosse Bestände bildet. Sie besiedelt hier relativ steile Nordhänge, am Ausgang steil abfallender Tälchen, in denen abfliessende Kaltluft das an sich schon kühle Lokalklima noch mehr abkühlt. Nur knapp 2 km entfernt, an der steilen Nordost-Flanke der Beichlenkette, bildet die Grünerle zwischen 1300 m und 1700 m ausgedehnte Bestände als Dauerbesiedler von Erosionsrunsen mit beweglichem Schutt.

Unsere Aufnahmen stammen hingegen nicht aus Runsen oder Rutschgebieten, sondern aus ehemals als Streuwiesen genutzten feuchten Halden. Es fehlen ihnen die meisten Arten der subalpinen Grünerlengebüsche. Der Aufwuchs von Fraxinus (Esche) und Abies (Weisstanne) zeigt auch, dass diese Gebüsche hier wohl nur ein *Übergangsstadium* darstellen, das sich zu einem ähnlichen Wald wie H 5 entwickeln könnte.

Alnus viridis wächst in Gruppen von etwa 5 m Durchmesser und 4 m Höhe, so dass ein für das Stadium 3 typisches Mosaik aus krautarmem Gebüsch und hochstaudenreichen Zwischenräumen entsteht.

TABELLE 1 SERIE H

		H1 Molinia - Streuwiese										H2 Hoch-stauden								H3 Alnet. viridis				H4 Alnetum incanae									H5 Wald	
	Aufnahme Nummer	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		31	32	33	34	40	41	42	43	44	45	46	47	48	51	52
	Exposition	NNW	W	ESE	SSW	E	–	NNW	N	N	N	SW	SE	NNW	NE	NW	N	SW		NNW	N	NE	WSW	N	SE	SW	SSW	SW	SE	W	SSW	SW	NE	~~ESE~~
	Neigung in Grad	15	15	10	35	15	0	25	15	35	20	5	30	20	20	30	20	35		30	10	35	25	10	15	35	30	20	20	20	20	30	15	~~15~~
	pH	5,8	6,5	6	5,5	5,5	5,5	5	5	5	5	5,5	5	5,5	5,5	5	5	5		5		5		6	6	6	5,5	5,5	5,5	6	5	5	5,5	5
	Artenzahl	36	47	32	30	37	34	35	49	39	38	38	36	37	34	36	20	43		29	36	33	26	33	41	34	36	40	35	45	38	39	38	37
	KRAEUTER																																	
	Lotus uliginosus	1				+	–	1	1																									
D	Galium uliginosum			–		+	–	+																										
	Equisetum palustre		1	+		+			+																									
D	Lychnis flos-cuculi	+			+	–					–		–																					
	Stellaria graminea				+	–		+		–	+																							
	Gymnadenia conopea	–	–			+								–																				
D	Colchicum autumnale		1	+					–	–	+			+																				
1 !	Briza media	+	+			+			–																									
	Anthoxanthum odoratum	+						–	–	2																								
	Festuca rubra commutata	1	+	+				+	–	1												+	–											
	Holcus lanatus	+					1		–	+	+																							
	Lusula multiflora	+	+					+	+	+			+																					
D	Plantago lanceolata	+	–				+	+																										
	Leontodon autumnalis	–						+																										
	Molinia litoralis	4	4	5	4	4	5	4	4	4	4	1	4	4	3	4	3	1				+			–		+				+			
	Holcus mollis	1		–		+		+	+	+	–	+	2		+	+	+	1			+	2	+								–			
	Agrostis tenuis	+		+		1		2	1			1		1	1	+		1																
	Carex pallescens	+	+		–	+		–	+	1	–	1	1	+	1	+	+	+																
	Carex panicea		2			+								+									–											
	Potentilla erecta	1	+			+		1	+	+		+		+		+		1		–														–
	Lotus corniculatus			+		1				+		2	1	1		1		–																
	Trifolium medium	1	+	+		1		+	+	1	1	2	1	1	2	1	2																	
	Vicia cracca	1	–	+		+	–	–	1	–	+	–	+	1	+	1																		
	Lathyrus pratensis	+	+	+	+	+	+		+				+	+	–	+		–																–
D	Pimpinella major			–		–								1		–		+																
	Chrysanthemum leucanthemum					–			–			1						1																
	Hypericum perforatum	1	+		+					+		+	+				+																	
	Hypericum maculatum		–	1				+	2					+	+	+																		
	Satureia vulgaris			+		+							–		1			–												–		+		
	Epilobium angustifolium	+							–							–	+																	
3	Succisa pratensis	+	–	+	–			+	+							+		2																
>	Carex flacca	+	2	+	2	1			+					1		+		2								+		–						
D	Lysimachia vulgaris							+		+				2																				
1·2	Equisetum arvense	–	+	1		+	+	+	+			+	+	+	+	–	+															+		
	Veronica urticifolia									–		–		+		–																		
	Lysimachia nummularia	+						+	+	1		1					1																	
	Valeriana dioeca					1°										1°						+°	1°											
	Listera ovata	–	+							+		+	–							–					+									
4	Dactylis glomerata	+	–	–	+		–			1	+	1				+	2	1				+		+		–					+			
>	Heracleum sphondylium				–				–		+	1		–	+	–														+	1			
D	Galium mollugo	1	1	1	2	1	1	+		–	1	–	1	+	1	1	+	+						–°	+°	+°		–°				+°		
1·2	Pteridium aquilinum										+	5	3		5			3					3					+	2		–	2		
2 !	Aruncus silvester											+	–	–	–	1	4			–														
D	Chaerophyllum hirsutum						1		–	+	+									1	–			3	–		+		+	+				
	Potentilla sterilis		1		–																							+	1	+				
D	Ranunculus nemorosus						–		1															+	–	–			1	–		+		
1, 4	Knautia silvatica								+	–	+	–		+	+	1				+	+	1		2				+	–	+	1	+		
	Ajuga reptans				+								–			1	–			+	+	–	+	2	1		–		+	+	+	+	+	+
	Lysimachia nemorum	+						+	+						+	–		1			–	2	1		+			–	+	+	1	+	–	
	Fragaria vesca													+	+	+		+		+			–	1	–		+	1	+	+	1	1		
	Solidago virgaurea																	+			+	–			1	+		+	+	+		+		–
D	Epilobium montanum						+								+							–	–	+						–		–	–	
2·3 < 4 > 5	Viola reichenbachiana													+	+	1	+						–	+	–	+				+	+	–	+	+
	Rubus idaeus											1				+					1				+			+	1	+	1	+		
	Carex silvatica		–			+						1			1	1				+		–	+	2	3	1	1	1	1	1	+	+	+	+
	Gentiana asclepiadea			1				+	+			–						+			+			–	+				–					
	Galeopsis tetrahit				–		+			–	–		–			–														–	1			
D	Valeriana officinalis		–			–	–			–	+	+			+		+							+			+	–°	+	+	1		–	
durchlauf.	Filipendula ulmaria	–	–		+	–	–				–			1	1	2		+							–					–	–			
D	Angelica silvestris	–		–		–	–			–	+	2	1	+		+								–	+		+				+		–°	

TABELLE 1, FORTSETZUNG	H1 Molinietum									H2 Hochstaud.								H3 Aln. viridis				H4 Aln. incanae									H5	
D Primula elatior	2			1	1		+	1	1	2		1	+	+	1			+	+			+	+		+	+			+		1	+
Phyteuma spicata	1			–		–	–	1		1	+	–		+	+	–		+		+				+	+	–	+	+			–	–
Anemone nemorosa	2		3		1									2									1	4	1							
Alchemilla vulgaris							–	–					–		–					–		+				–	–			–	–°	
Orchis maculata	+	+	–		–			1	–	1	+	–		–	+	–			–	+		–				–	–					
D Cirsium oleraceum		+	+		2	+	2	+	–	+		1	1	1								+	+°			–	–	–				
Dryopteris filix-mas																		1	1	1		–	+					+	+		–	
Athyrium filix-femina																		+	–				–				+		+		+	
D Aegopodium podagraria									+														2	1				2				
D Stachys silvatica																						1			+	+	+	+				
Polygonatum verticillatum																		1								–		+				
Deschampsia caespitosa																								1	1	+					–	
D Agrostis stolonifera																	2					2			–	+	+			1		
Veronica chamaedrys																			+									–	1	–		
D Crepis paludosa																		+	+				+									
D Cardamine nemorosa																				+	+		–						–			
Brachypodium silvaticum																							+	1	+	+	1	1	+	+	+	–
Centaurea montana																				+							–	+			–	–
Geranium robertianum						–												+				+	1	–				+	1	1	–	–
Hedera helix																								+	1	2		–			–	2
Lamium galeobdolon																						+	1	+	+	+	1	1			–	2
D Mercurialis perennis																						1	1	3	+		1	–			–	1
D Sanicula europaea																			+				–				–	+			+	–
Moehringia trinervia																		–											–		+	
Oxalis acetosella																			1									+			1	1
MOOSE, Deckung %	30	50	10		60	50	80	70	80	60	0	0	10	20	30	30	30	50	90	50	30	40	60	20	60	10	10	5	30	50	50	10
Rhytidiadelphus triquetrus		1			3																								–			
Rhytidiadelphus squarrosus	1				2		3	4		3			+	1	+		1			1												
Scleropodium purum					1	3	+						+		1		2				1				1	+		–	+			
Lophocolea bidentata	1	+	+		+									1											+				+			
Mnium cf. affine	+	–	+					2						+	+			1	4			2							+		+	
Mnium undulatum	2		+		1		+		2					1	1			2				2	4	1	3			1	+		1	+
Plagiochila asplenoides	1				+	+								+	+					+			+		+						2	
Catharinea undulata	+							1	2									2		2			+	1	2			+	2	2	+	+
Fissidens taxifolius			–		+																			+	+	+	1	+				+
STRAEUCHER, Deckung %	1	1	1	7	10	1	20	10	10	2	5	2	20	7	7	0	10	40	70	70	70	50	20	50	30	50	30	30	30	20	30	20
" Höhe in Meter	½	⅕	3	3	½	1	1	1	1	1	⅓	3	2	1	1		2	4	5	4	5	3	3	5	2	5	4	1	1	2	3	3
Salix caprea	–		+	–		–	+	1	1				2	–	+			+	+			+										
Quercus robur		+		–					+				+	+	–									+		+						
Corylus avellana									2			–	+					1					–	2	+	3						–
Rubus fruticosus					1													3	+		2	+	1		+	1	2	2	1	1	2	
D Alnus incana					–		1	+			+		+	+	+		2					1	+	1	1	1	–	–	+	+	1	
Alnus viridis																		3	3	4	3										+	
Sorbus aucuparia																		1	2		–	–			+			+			+	–
Picea excelsa					1							+	–	+	–		+	+	1	1	2	1			–		2	1		2	2	
Abies alba						+												+	1	–		+	1	–	+				+		+	1
BAEUME, Deckung %																		10	30	10	30	50	70	30	80	70	80	90	90	80	70	80
" Höhe in Meter																		10	10	8	10	8	10	12	10	12	8	8	6	6	15	20
Alnus incana																						3	4	2	4	1	4	2	5	4		
Fraxinus excelsior																			2		1	1	2	1	1	3	1	4	+		1	
Acer pseudoplatanus																		1	1				+	1		2		2				–
Picea excelsa																			+		1	2					+				3	+
Abies alba																						+									+	3
D Ulmus glabra																						1	+							2	–	–
Fagus silvatica																								–							2	2
Aufnahme Nr.	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	31	32	33	34	40	41	42	43	44	45	46	47	48	51	52

durchlaufend

4! · 3! · 4! · 5!

D = Differentialart gegen Standort J

6.2.4. *Stadium H 4: Vorwald mit Alnus incana (Weiss- oder Grauerle)*

Diese Gehölze stehen nicht mit H 3 in Zusammenhang und kommen in allen Expositionen und Neigungen bis auf 550 m hinunter vor.

Ausgewachsene *Grauerlenbestände* gibt es im Gebiet sonst nur auf Bachalluvionen und an quelligen Rutschhängen. Diese Standorte haben zwar mit den Streuwiesen H die Bodenfeuchte und die ausreichende Nährstoffversorgung gemeinsam, unterscheiden sich aber durch den offenen Rohboden und die regelmässige Überschwemmung. Von diesen Spezialstandorten aus kann Alnus incana auch als wichtigste Pionierholzart auf nicht zu saure Streuwiesen übersiedeln und bildet dort durch Wurzelbrut bald stammreiche Jungholzbestände. Da sie durch ihren raschen Wuchs die übrigen Holzarten zunächst dominiert, macht es den Anschein, es entstünden als Endprodukt der Sukzession fast reine Grauerlenbestände. Das relativ konstante Auftreten von Arten der Auenwälder wie Chaerophyllum hirsutum, Angelica silvestris, Stachys silvatica, Mnium undulatum u.a. verstärken diesen Eindruck. Die meisten dieser Arten waren jedoch bereits in H 1 vorhanden, und zudem dürfen die beigesellten Fagion-Arten nicht übersehen werden: Weisstanne, Bergahorn, Polygonatum verticillatum (Quirlblättrige Weisswurz), Plagiochila asplenoides (ein streifenfarnähnliches Lebermoos). In älteren Gehölzen dieser Art holen die vorher untergeordneten Baumarten Abies, Acer, Fraxinus, Picea, Ulmus (und später auch Fagus) wieder auf und überragen schliesslich Alnus incana, die selten mehr als 8 m Höhe erreicht.

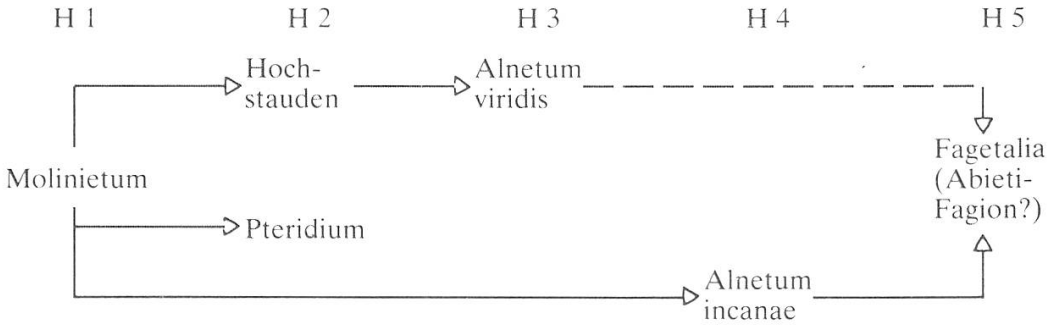
Der Ansatz zum «Auenwald» ist wohl eine Pionierphase des aufwachsenden Waldes und dürfte wieder zurückgehen, sobald der Boden durch tiefere Durchwurzelung besser durchlüftet und entwässert wird.

6.2.5. *Stadium H 5: Wald (Weisstannen-Buchenwald?)*

Leider wurden nur 2 Beispiele von weiterentwickelten Wäldern gefunden, die an Molinia-Streuwiesen mit gleichen Standortsbedingungen angrenzten und nicht mit Picea durchforstet waren. In beiden fehlt bezeichnenderweise Alnus incana in der Baumschicht. Fagus ist reichlich vorhanden, obwohl sie hier auf diesen wechselfeuchten Böden wohl nicht optimale Bedingungen vorfindet.

Die Belege sind zu spärlich, um eine soziologische Zuordnung sicherzustellen. Immerhin steht eine feuchte Fagetalia-Gesellschaft fest mit Affinitäten zum Abieti-Fagion.

6.2.6. *Sukzession H 1–H 5 zusammenfassend*



Dass die Sukzession auf verschiedenen Gleisen läuft, entspricht der Vielgestaltigkeit des Standorts H.

6.3. SERIE J: STREUWIESEN AUF STARK SAUREN BÖDEN UND IHRE FOLGESTADIEN

(siehe Tabelle 2, Differentialarten gegenüber Standort H sind mit D gekennzeichnet. Vergleiche die allgemeinen Bemerkungen über Streuwiesen in Kap. 6.1.)

6.3.1. Stadium J 2: Farnreiches Molinietum (Pfeifengras-Streuwiese)

Anders als bei H 2 treten hier die *Expositionsunterschiede* deutlich in der Artenzusammensetzung zu Tage. Deshalb wird in die *Varianten* J 2 a (± südexponiert) und J 2 b (± nordexponiert) gegliedert. Unabhängig von der Nutzungsform erweist sich Pteridium an den Südhängen überlegen, währenddem sich Dryopteris limbosperma streng auf die Nordseite beschränkt, wo auch Molinia litoralis grössere Deckungen erreicht. Die Variante J 2 a hat noch einige Anklänge an den basenreicheren Standort H wie z.B. Carex flacca (Schlaffe Segge). Die beiden Varianten zeigen schon in genutzten Beständen starke Ansätze der Verheidung durch Heidekraut (Schwerpunkt in J 2a) und Heidelbeere (Schwerpunkt in J 2b).

Molinia litoralis (Pfeifengras) erreicht bei beiden Varianten nicht dieselbe Wuchsleistung wie auf dem optimalen Standortkomplex H. Ihre Blätter erreichen selten 60 cm (in H: bis 1 m), ihre Halme sind meist nur 1 m hoch (in H: bis 1,8 m). Vielleicht liegt hier eine besondere Varietät der Art Molinia litoralis vor. Oder man kann eine Korrelation zwischen pH-Wert und Wuchshöhe aufstellen, die allerdings zwischen pH 5 und pH 4,5 einen Sprung macht. In trockengelegten Flachmooren des Entlebuchs mit pH 3,5–3 kommt nämlich eine noch kleinere Form von Molinia litoralis zusammen mit Molinia coerulea vor.

Beim *zerstreuten Aufwuchs* treten säureertragende Arten wie Birke, Stieleiche, Zitterpappel und Vogelbeerbaum stärker hervor als in H. Bemerkenswert ist dabei, dass Birke und Eiche in den umgebenden Wäldern ziemlich selten vorkommen. Die Zufuhr der Samen dürfte vor allem von freistehenden Einzelbäumen stammen.

Im *Jahreszyklus* fehlt ein Frühlingshöhepunkt (vgl. H 1). Noch Ende Juni kann das saure Molinietum den Aspekt der eben erst sich entrollenden Farnwedel bieten. Die unscheinbaren, teils unter der Streu versteckten Blüten von Vaccinium, Potentilla erecta und Viola canina treten kaum in Erscheinung. Der Spätsommeraspekt zeigt nur spärlich verteilte, gelbe Farbakzente der Habichtskraut und Johanniskraut-Arten, die im jetzt voll entfalteten Blättermeer der Farne und Moliniahorste untergehen.

6.3.2. Stadium J 3: Molinietum mit Fichten-Aufwuchs

Vom Habitus her kann dieses Stadium nicht gut als Lockerbusch bezeichnet werden, da einzelne Bäumchen bereits bis 5 m emporgewachsen sind, dazwischen aber noch beträchtliche Lücken mit ursprünglichem Molinietum bestehen bleiben. Offenbar wird, trotz reichlicher Versammlung, der Aufwuchs der Fichte durch die Molinia- und Farnstreu erschwert (vgl. Kap. 8.3.1.).

Im aufwuchsfreien Raum ändert die Zusammensetzung gegenüber J 2 wenig, ausgenommen dem Verschwinden der niedrigen Carex pallescens und Luzula-Arten. Im Schatten dichter Picea-Gruppen siedeln sich vereinzelt die waldtreuen Farne Dryopteris dilatata und filix-mas an. Je dichter der Aufwuchs wird, desto mehr verschwindet der floristische Unterschied zwischen nord- und südexponierten Brachen.

TABELLE 2 SERIE J

		J2 Molinietum - Pteridietum J2a südexponiert							J2b nordexponiert									J3 Picea-aufwuchs						J5 Wald		
Aufnahme Nummer		11	12	13	14	15	16	17	20	21	22	23	24	25	26	27	28	31	32	33	34	35	36	51	52	53
Exposition		SW	SW	SW	SW	W	WSW	E	N	NNW	N	N	NNW	N	N	N	NW	NE	N	N	NW	SW	E	NE	NW	WSW
Neigung in Grad		20	20	25	20	25	35	25	30	25	20	20	15	30	30	30	30	15	30	30	30	30	10	35	25	30
pH		4,5	4,2	4	4,5	4	3,8	4	4	3,8	3,5	3,2	3,8	3,5	4,2	3,5	3,8	4,5	3,5	4	4	3,5	3,5	3,8	4,2	
Artenzahl		32	39	24	39	39	36	41	35	22	25	19	24	27	32	34	30	36	28	26	23	27	28	23	26	27
KRAEUTER																										
Teucrium scorodonia	2a!	1	1	+	+	–	3	1														1	–			
D Veronica officinalis	2a!	–	+	+		1	+	+														+				
Thymus pulegioides	2a!	+	+		2	+		–																		
Briza media	2a!		1		1	–																				
Solidago virgaurea	2a!	+	+	+		+	1	+									–				+	–			–	–
Hypericum perforatum	2a!	+	+	+	+	–		+							+											
Origanum vulgare	2a!				+	+																				
Hieracium murorum	2a!			+	+		+	+	–											+		+	–		–	
Succisa pratensis	2a!		1		3	+		–	–																	
Carex flacca	2a!	1			2	1			–											–						–°
D Dryopteris limbosperma	2b!								–	3	+	3	+	+	3		–		+	2						
Lysimachia nemorum	2b!								1	+	+					+									+	
D Melampyrum pratense	2b!												+	–						+						
Hypericum maculatum	2b!								–	+	+			–		+										
Polygonum bistorta	2b!														1	+	–									
Stellaria graminea	2b!							–		–	–					–										
D Viola canina	2!	+	–			+	1	–	+							+	+									
Anthoxanthum odoratum	2!			+		+	1	+	1			+	+			–										
Carex pallescens	2!	–	+		+	+		+	1	+	+						1									
Luzula multiflora	2!		+	+		–		–	+				+	–			+									
Luzula luzuloides	2!					+	+	+							1											
Luzula pilosa	2!			+	+	1			+	+	+					+										
Molinia litoralis	2 > 3	2	3	5	3	5	2	3	5	4	5	4	4	5	4	5	4	+	+	1	2	2	1			
Pteridium aquilinum	2 > 3	5	2	2	4	1	3	4	3	3	3						1	2			2		2			
D Calluna vulgaris	2 > 3	+	+	2	3	1	3	1		1	1		2	1	2	1	1	–	1	2	1	2	–		–°	
D Hieracium laevigatum	2 > 3				1		+	+			–	1	+			1	–	–		+	–	+				
Agrostis tenuis	2 > 3	2	2	+	2	+	+	1		1	+	2	+	+	+	1	1	1		1		1	+			
Festuca rubra	2 > 3	+	1		1	–	+	–	1	+	–	1		–		1	2	2		+	2	1				
Holcus mollis	2 > 3	+	2		+			2	–	1	+	2	+	+	–	–	+	+		+	+		1			
Orchis maculata	2 > 3		–	+	+	+		+	+	+	–	–	–	–°	–	+	–	–	–	–						
Galium mollugo	2 > 3	1	1			+		–	+					–		+		–°	–°			+°				
Gentiana asclepiadea	2 > 3					+												+								
D Vaccinium myrtillus	durchlaufend		+	+	1	+	1	1	3	+	1	2	3	3	–	+	3	2	3	1	3	2	2	+	+	+
D Vaccinium vitis idaea	durchlaufend							+						+			2	+	–		1	+		–		
D Lycopodium clavatum	durchlaufend				1	2	+				–		+	+			2		+		1				–	
D Blechnum spicant	durchlaufend				1					–			–				–	+			–					
Equisetum silvaticum	durchlaufend					+										–		+		+						
Fragaria vesca	durchlaufend	+				+	+		+																	–
Galeopsis tetrahit	durchlaufend	–																–					–			–°
Potentilla erecta	durchlaufend	1	+	1	1	1	2	+	+	+	1	1	2	+	1	1	2	1	+	1	2	+	–		–	
Rubus idaeus	durchlaufend	1					1					+		–				1	1			1	1			–

TABELLE 2
FORTSETZUNG

	J2 Molinietum - Pteridietum J2a südexp.							J2b nordexp.									J3 Picea-aufwuchs						J5 Wald		
Dryopteris filix-mas																	+						+	+	−
Dryopteris dilitata																							+		
Prenanthes purpurea									−													−			
Hedera helix																								−	+
Galium rotundifolium																							−	−	
Oxalis acetosella																								−	1
Möhringia trinervia																							+	2	
waldtreu																								−	−
MOOSE, Deckung %	10	25	90	80	80	90	40	80	70	30	90	90	90	80	90	80	90	80	100	90	80	90	20	20	20
D Sphagnum cf. acutifolium											5	3	5			1	2	3							
Lophocolea bidentata									+	1					1										
Rhytidiadelphus squarro.							−	+			1	+										−			
Scleropodium purum	1	1				2	+															2			
Dicranum scoparium		2	3	2	1	+	1	2		1		+	1	2	3		2	1	1	2		+			
Hylocomium splendens			4	1		3	3	+		3	+	3	2	+	2	2	3	1	2	+	2	4			+
Pleurozium schreberi		1			3	3		1		2	1	3			1	2	1	2			2	3	−		
D Polytrichum formosum		1			1	+	1	3	1	1	2	3	1	3	1	4	1	1	4	4	1	+		+	
Plagiochila asplenoides				2		+		−		1				2	−	+	+	+		2	+	+	3		
Fissidens cf. taxifol.																								+	−
Eurhynchium zetterstettii																							1	1	1
2b! / 2a durchlaufend / 5!																									
STRAEUCHER, Deckung %	10	20	10	3	3	20	20	3	20	15	5	15	20	15	15	30	70	50	50	40	40	40	10	40	10
" Höhe in Metern	2	2	1	⅓	½	3	2	⅒	3	1	1	⅒	2	3	4	2	3	3	3	2	1	3	3	4	3
Picea excelsa			+	+	+	+	+		2	2	+	2	2	2		1	3	3	3	2	+	1			
Betula pendula		2	+	+	−		+	−		+		−	1	+	1	−	+	2	1	+	+	+			
Quercus robur	1	1	+				−	−		−					+	−	+			−	+	1			
Populus tremula	1	1	1			+	+					+		+			+	+	+	+	1	1			
Salix caprea	+				+		−	+			−			+	+		1		+			−			
Corylus avellana	1	+				+								+	+		−		+	+	+	−	−	−	
Alnus viridis					+	+		+			+		+			2		1		2					
Acer pseudoplatanus				+		−	1		−					−			+	−	+				−		
Sorbus aucuparia	+		+		+	1	−	+			+	−	+		+	+	+	+		+	2	+	+	+	+
Rubus fruticosus																	1				+	2	1	3	1
Sambucus nigra							−					−											+	−	1
Abies alba			+		−	+			1	+		+	+				+	+			+	+	+	3	−
Fagus silvatica																						−	+	1	−
3>5 / 5>3																									
BAEUME, Deckung %																	20	0	0	0	10	10	90	80	80
" Höhe in Metern																	5				4	7	20	25	25
Picea excelsa																	2				1	1	3	2	2
Abies alba																							+	+	3
Fagus silvatica																							3	3	+
Aufnahme Nr.	11	12	13	14	15	16	17	20	21	22	23	24	25	26	27	28	31	32	33	34	35	36	51	52	53

D = Diff. art gegen Standort H

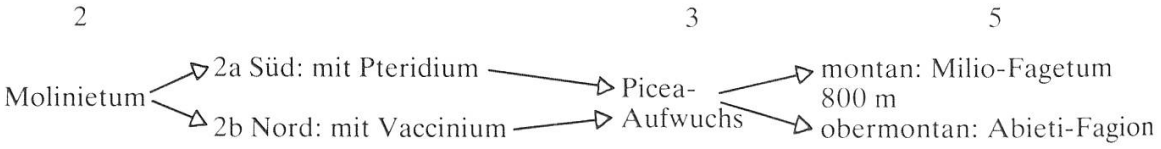
Die Vorwaldarten Zitterpappel, Birke und Hasel kommen zwar regelmässig vor, vermögen aber keine grösseren Gruppen zu bilden, so dass kein Vorwald als Stadium 4 entsteht, sondern direkt der fichtenreiche Wald J 5 angesteuert wird.

6.3.3. Stadium J 5: Wald

Bei den schon entwickelten Wäldern ist schwer zu entscheiden, wie gross der Anteil der Durchforstung gegenüber dem natürlichen Aufwuchs ist. Der hohe Prozentsatz an Rotbuchen von verschiedener Höhe, der bei der Auswahl der 3 Beispiele auf Tabelle 2 leitend war, mag jedoch als Anzeichen einer natürlichen Verjüngung gelten, wenigstens im heutigen Zustand. Das gute Gedeihen von Fagus und das Fehlen der Feuchtigkeitsanzeiger Sphagnum (Torfmoos), Equisetum silvaticum (Schachtelhalm) und Alnus viridis wirft die Frage auf, ob diese 3 Beispiele wirklich als Folgestadien von J 2 und J 3 angesehen werden können, d.h. ob der verstärkte Baumwuchs hier die Bodenfeuchtigkeit lindern konnte oder ob es sich dabei um apriori etwas trockenere Standorte handelt.

Soziologisch stellen sich die niedriger (unter 800 m) gelegenen Wälder in die Nähe des Milio-Fagetums, während die höher gelegenen mit Galium rotundifolium und Abies ins Abieti-Fagion weisen.

6.3.4. Sukzession J 2–J 5 zusammenfassend



6.4. SERIEN K UND L: NARDETUM (BORSTGRASWEIDE) (siehe Tabelle 3)

Wenn von einem Nardetum des Napfgebiets gesprochen wird, so muss einschränkend betont werden, dass es sich dabei meist nicht um ausgedehnte extensive Weideflächen handelt, sondern um lokale magere Flecken innerhalb des verbreiteten und selten brachfallenden, intensiv beweideten Festuco-Cynosuretums. Auf die Nachbarschaft dieser Fettweiden weisen ausser Cynosurus und Festuca rubra auch Cirsium acaulon, Leontodon hispidus und Prunella vulgaris. Eine Zwischendarstellung zwischen Nardetum (Magerweide) und Cynosuretum (Fettweide) nehmen die Aufnahmen K 21 und L 21 auf der Tabelle 3 ein.

Die mageren Stellen waren wohl seit jeher teilweise verheidet und wurden nie stark beweidet, weshalb Stadium 0 und 1 wegfallen müssen.

Dem Nardetum des Napfgebiets fehlen viele Charakterarten des eigentlichen subalpinen Nardetums: Sieversia montana, Gentiana kochiana, Leontodon helveticus, Trifolium alpinum, Crepis conyzifolia, Campanula barbata, Gentiana punctata und Ajuga pyramidalis. (LÜDI 1928)

Die Standorte K und L unterscheiden sich nicht nur in der Exposition. Bei K sind mehrere Beispiele mit torfig-humosem Boden eingereiht, während L durchgehend auf flachgründigen, sandig-steinigen Böden vorkommt.

6.5. SERIE K: NORDEXPONIERTES NARDETUM (Tabelle 3, linke Hälfte)

6.5.1. Stadium K 2: Nardetum mit Vaccinium myrtillus (Heidelbeere)

Hier fallen Ähnlichkeiten mit J 2b auf: oft mit grösserer Deckung kommen die in L2 zurücktretenden Vaccinium myrtillus, Dryopteris limbosperma und Sphagnum cf. acutifolium vor. Weitere Zeiger feucht-schattiger Bedingung sind unter den Differentialarten gegen L: Homogyne alpina (Alpenlattich), Gentiana asclepiadea (Schwalbenwurzenzian) und Equisetum silvaticum. Die meisten der hier besprochenen, nordexponierten Nardeten liegen im Bereich des *Waldschattens,* der sich an Steilhängen manchmal bis 100 m ins offene Gelände hinein verlängern kann. Das äussert sich auch darin, dass der Schnee hier nach strengen Wintern bis in den Mai hinein liegen bleiben kann. Dem entsprechend fehlen hier Frühlingsblüher, das Wachstum setzt erst im Mai ein, und ein eigentlicher Höhepunkt der Blütezeit fehlt.

6.5.2. Stadium K 3: Lockerbusch mit jungen Fichten

Der Aufwuchs verdient hier eher die Bezeichnung Lockerbusch als in J 3, denn die Fichten bleiben hier oft lange Zeit Grotzen (siehe Kap. 6.6.2.). Auch die Zitterpappel vermag zunächst nicht recht hochzukommen, Wildverbiss und klimatische Ungunst mögen dabei Hand in Hand gehen.

Obwohl noch keine waldähnliche Inseln entstanden sind, scheint sich eine Entwicklung zum Blechno-Piceetum (Vaccinio-Piceion) anzubahnen; Waldarten wie Blechnum spicant (Rippenfarn), Carex silvatica und Luzula silvatica sind anzutreffen, die übrigens z.T. schon im Stadium 2 vorhanden waren. Überhaupt bestehen ausser dem etwas dichteren Aufwuchs wenig Unterschiede zum Stadium K 2.

TABELLE 3

	K: NORDEXPONIERT					L: SÜDEXPONIERT			
	K2 Nardetum	K3 Lockerbusch	K4 Vorwald	K5 Wald		L2 Nardetum	L3 Lockerbusch	L4 Vorwald	L5 Wald
Aufnahme Nummer	21 22 23 24 25 26 27	31 32 34 35	41 42 43 44	51 52 53		21 22 23 24 25 26 27	31 32 33 34 35 36 37	45 46 48	54 55
KRAEUTER, Deckung %	100 80 70 70 75 95 95	80 90 80 80	60 70 30 40	50 20 50		90 95 100 95 90 90 80	80 70 90 70 70 80 50	30 30 40	50 20
K1 (gg. L) durchlaufend									
Deschampsia flexuosa	+ –	1							
Luzula silvatica	1	1	+	+ –			–		
Homogyne alpina	– – 1 1 + 2	+ 1	+				–		
Gentiana asclepiadea	– –	– –	+ +						
Lycopodium clavatum	+ – –	+ +	– –			–			
Equisetum silvaticum	1		3 +						
Maianthemum bifolium	– 1 –	1 – 1	1 –	– –					
L (gg. K) weidehold									
Briza media		–				+ + – +	+ –		
Cynosurus cristatus	+					1 + –	– + –		
Linum catharticum						– –			
Pimpinella saxifraga	–					+ – + +	+ +		
Holcus lanatus						+ + + +	+ –		–
Hypericum perforatum	–					– + –	– 1 –		
Hypericum pulchrum						– + +	– +	–	
Platanthera bifolia	–					– – –	–		
Galium pumilum						– – 1 + +	–		
Hypochoeris radicata						+ + + – + –	– – –		
L1 (gg. K) durchlauf.									
Carex flacca						+	1	+	–
Polygala chamaebuxus			+			+ + – 1 –	+ 2 1 1 +	1 1	
Fragaria vesca			– –			+ – + – –	+ + + 1 + –	+ 1 +	1
Satureia vulgaris								–	–
Teucrium scorodonia	–					+ 1° 1 1	+ 3 1 + 1	+ +	
Gnaphalium silvaticum						– –	–		
Viola canina						+ + – + +	– – –	+	
2.1 (gg. 3,4,5) weidetreu									
Luzula multiflora	+ + + +					– – + + + +			
Arnica montana	+ 1					+ 1			
Plantago lanceolata	1 +					+ – – +	–		
Plantago media	+ –					+			
Trifolium repens	+					1 +			
Trifolium pratense	+ –					– + +	–		
Stellaria graminea	–	–				+ + –			
Leontodon autumnale	+					+	–		
2.3 magerweidehold									
Carlina acaulis	+					+ – –	– –		
Campanula rotundifol.			–	–		– +	– –		
Euphrasia rostkovia.	+					+ +	+ +		
Hieracium auricula						+ +		–	
Hieracium pilosella	+ – +	–				+ – 1 1 – +	1 +		
Potentilla aurea	+ –					+	+	+	
Polygala vulgaris	– – –	–				+ +	+ +		
Polygala alpina		–				– +			
Polygala serpyllifo.	+	– – +	–			+ – – –	–		
Nardion! fettweidehold									
Alchemilla vulgaris	1					+ – –	– +		
Cirsium acaulon	+ –					– +	+ –	–	
Lotus corniculatus	–	+ +				+ + – –	– + –	–°	
Leontodon hispidus	+					1 +	+	–	
Prunella vulgaris	1	–				1 – + –	– +		
Succisa pratensis	– +					– 1 +	1 +		–
Nardus stricta	2 2 3 3 4 3 4	3 4 3 3	1			1 3 2 1 3 2 2	2 2 2 1 + 1	1 1	
Festuca rubra commutata	3 + 1 – 1 1	+ 2	+ +°			1 + 2 2 + 1 2	1 2 2 1 1 1 1	+ 1	
Agrostis tenuis	1 + 2 2 1 2	+ 2	+° +			1 3 + 2 2	+ 1 2 2 2	+ 1 +	
Holcus mollis	+ +		–	–		– +	+ 1 1		
Carex pilulifera	+ + + +	+ 1 –	–			1 + +	+ + 1 +	+	
Carex pallescens	– –	+ +				+ + + +	+ +		
Antennaria dioeca	–	+				– +	– + +°		
Chrysanthemum leucanth.	+	+		–		+ – + – –	– +	–	
Hieracium laevigatum	– + +	+				+ 1	+ – + +	+ –	
Leucorchis albida	– + – –	+ –				–	– –		
Potentilla erecta	+ + 1 + 1 + 1	+ 1 + 1	1 –	+ –		+ 1 + 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1	+ 1 +	–
Thymus pulegioides	1 – +	+ –				1 1 + + +	+ 1	+ +	
Veronica officinalis	+ –	+ –	+ –			+ + 1 + + +	+ + 1 –		
Ajuga reptans		– –	+ +	+ –		– + – – +	+ – –	– +	+ –
Hypericum maculatum	– 1 +		–°			–	–		
Lysimachia nemorum	– – 1 +	+ +	– 1	– 1		+	– –	+	+
Orchis maculata	– – – + – –	1 +	– – –	– – +		– + +	+ – –		– –
Trifolium medium	+ +	–				– + +	+ 1 –	+	
Ranunculus nemorosus	+			+			+ +		
Vaccinium vitis-idaea	– + + – +	1 + +	–			– – 1 – 1	+ + 1 – 1	1 1	
Vaccinium myrtillus	3 2 1 + 1 2	2 1 1 +	2 3 2 4	1 1 +		1 +° +° +° 1	+ 4 + + 4 3	2 3	+ 2
Calluna vulgaris	+ 1° 1 1 2 1	2 + + 1	+ –			1 + 1 2 2 3 +	3 1 3 3 2 + +	+ 2 2	
Hieracium lachenalii	– – +					+	– +		
Dryopteris limbosperma	3 – 2 –	1 2 +	1 1 +			–	+ +	– –	
Pteridium aquilinum	+° 2 1	+	+ +			2 2 2 2 1 4	3 2 +	+ 1	

TABELLE 3
FORTSETZUNG

	K: NORDEXPONIERT				L: SÜDEXPONIERT			
	K2 Nardetum	K3 Lockerbusch	K4 Vorwald	K5 Wald	L2 Nardetum	L3 Lockerbusch	L4 Vorwald	L5 Wald
Luzula pilosa (4>2)	– –	+	+	+ +		+ +	– +	+
Hieracium murorum (4>2)	+ + +	+ + 1	– – 1 +	– + +	+ +	1 1 + 1 +	1 – 1	1 +
Blechnum spicant (4>2)	+ + – + +	2 + 1 –	2 + – +		– –	+ – + 1	+ – +	
Carex silvatica (Fagetalia!)		– –	+	+ 1 1		– –	+	1 1
Elymus europaeus (Fagetalia!)				+ –				+
Athyrium filix-femina (Fagetalia!)				– +				+ +
Centaurea montana (Fagetalia!)			–			+ +	+	
Dryopteris filix-mas (Fagetalia!)			+	+ –				–
Dryopteris dilatata (Fagetalia!)			+	– – +				–
Epilobium montanum (Fagetalia!)	–			+ +		+		–
Knautia silvatica (Fagetalia!)		–	+ +	2			–	+
Oxalis acetosella (Fagetalia!)		–	1 + +	1 1				1 1
Phyteuma spicatum (Fagetalia!)		–	–	+ +		–		1 –
Prenanthes purpurea (Fagetalia!)				1 –			–	+
Polygonatum verticillat. (Fagetalia!)			+ 1	+				–
Sanicula europaea (Fagetalia!)			+	– – +				– +
Galium rotundifolium (5>4)			–	+ 1			+	+
Epipactis latifolia (5>4)				– –			–	–
Veronica urticifolia (5>4)				– – 1		–		– –
MOOSE, Deckung %	40 70 90 80 60 30 40	80 40 30 50	50 90 60 30	30 40 60	30 20 20 20 5 15 20	35 30 70 10 20 40 40	30 20 60	50 30
Sphagnum cf. acutifolium (K!)	2 3 +	1	2			+		
Lophocolea bidentata (K!)	+ – + +		+ +	+				
Plagiochila asplenoides (K!)	1 – 1		1	+				
Rhodobryum roseum (K!)		+	2 +	+				
Polytrichum commune (K!)	2 +	1						
Rhytidiadelphus triquetr. (2:3:4>5)	1				1	1 1		
Rhytidiadelphus squarros. (2:3:4>5)	2 + + 1 +	1	1		2 1 + 1	+	+	
Mnium spec. (2:3:4>5)	–		+ 4 + 2	2 +	– 1	+	+	1 +
Scleropodium purum (2:3:4>5)	1 2	2 1	+ 1		+ 1 + 1	1 1 2	+	
Polytrichum formosum (2:3:4>5)	1 2 1 1 – +	2 2 1 1	+ 2 +	+ 3	+ 1 + + +	+ 1 1 2	2 + +	1 1
Hylocomium splendens (2:3:4>5)	2 + 4 2 1 2	3 2 2 3	+ 1 2 2	1 +	1 1 1	1 1 4 1 2 +	+ 1 2	1 1
Pleurozium schreberi (2:3:4>5)	1 2 3 1	3	1		1 2 2 2	3 2 1 2 1	2 3	
Eurhynchium zetterstettii (5!)			+	1 2 1				1 +
Rhydidiadelphus loreus (5!)			+	2				1
Catharinea undulata (5!)			+	+ 1		+	–	+
Leucobryum glaucum (5!)				+			–	+
Plagiochila undulata (5!)			–	+ 1				+
Dicranum spec. (5!)			+	+ 1		+	+	1 1
STRAEUCHER, Deckung %	2 10 20 5 7 20 10	30 30 40 50	60 70 70 80	20 10 20	2 5 10 5 10 10 20	30 30 30 40 40 80 60	30 60 50	50 20
" Höhe in Meter	½ ½ 2 ½ 1 ⅔ 1	1 ½ 3 2	2 4 3 5	5 4 4	⅕ ⅓ ⅕ ¼ ½ ¼ 2	2 4 1 3 4 3 4	3 5 4	5 5
Betula pendula (K!)	– –	+ –		+				
Salix appendiculata (K!)	– – +	+	+					
Rosa canina (L!)		–			– –		1	
Juniperus communis (L!)	–	–			– 1 – +	+ 1 + 1 2	+ +	
Picea excelsa	– + 2 + 1 2 +	1 2 3 2	4 1 3 2	+ +	– + 1 + + 1	1 3 3 3 1 2 4	1 2 1	1 1
Acer pseudoplatanus	–	–	– 1 + +	1	– – –	– +	–	
Populus tremula		+ 2	+ 1 +	–	1	2 2		
Salix caprea	– – +	+ – –	– –		–	– – + + + 1	+ +	
Alnus viridis	+	+	3 3	+	1	+ +	–	1
Alnus incana	– –		2 –	–	2 1	+	1 +	
Sorbus aucuparia	– + – + –	+ + + +	+ 2 1 +	–		2 + + –	+ 1 1	1 +
Sorbus aria	–	+	–			+ +	+ 1	–
Rubus fruticosus	+		+ + +	2 1	+ –	3 + +	2 1	2 2
Abies alba	+	–	1 3 +	+ – 1		– – +	1	1 +
Fagus silvatica				– + +		–	+	+ +
BAEUME, Deckung %			5 30 30 20	60 80 70		10 40 10	30 30 20	50 70
" Höhe in Meter			8 10 15 8	15 15 15		10 10 6	8 7 10	15 20
Alnus incana			1 +			+	2 +	
Populus tremula			2			4		
Picea excelsa			1 1 2	3 4 4		1 1	1 2 2	1 3
Acer pseudoplatanus			1	1 1		+		2 +
Abies alba				1 + 3			+	2 1
Fagus silvatica				+ +			+	+
Aufnahme Nr.	21 22 23 24 25 26 27	31 32 34 35	41 42 43 44	51 52 53	21 22 23 24 25 26 27	31 32 33 34 35 36 37	45 46 48	54 55

6.5.3. Stadium K 4: Rippenfarn-Fichten-Vorwald (Blechno-Piceetum?)

Auch wenn der Aufwuchs sich schon stellenweise zusammengeschlossen hat, bleibt er zum grossen Teil noch niedrig, nur einzelne Bäume ragen daraus empor. Erst jetzt setzt ein starker Wandel ein: Nardus und viele seiner Begleiter verschwinden, dafür dringen weitere Waldarten ein, darunter etliche bisher fehlende Fagetalia-Arten (siehe Kap. 6.5.4.).

6.5.4. Stadium K 5: Abieti-Fagion (Weisstannen-Buchenwald)

Obwohl auch die hochgewachsenen Wälder von Picea dominiert werden, müssen sie zu Fagetalia gestellt werden. Als Charakterarten dieser Ordnung kommen vor:

Catharinea undulata (Katharinenmoos)
Dryopteris filix-mas (Wurmfarn)
Sanicula europaea (Heilkraut)
Elymus europaeus (Haargerste)
Lysimachia nemorum (Wald-Pfennigkraut)
Epilobium montanum (Berg-Weidenröschen)
Phyteuma spicatum (Ährige Rapunzel)
Epipactis helleborine (Sumpfwurz)

Ins Abieti-Fagion weisen Galium rotundifolium und Abies alba. Die in den früheren Stadien gewichtig vorprellenden «Vaccinio-Piceion-Arten» Blechnum spicant, Vaccinium vitis-idaea (Preiselbeere) und Homogyne alpina (Alpenlattich) fehlen im Wald gänzlich! Im geschlossenen Wald ist wohl das Klima gemässigter und schneeärmer geworden und entspricht nicht dem subalpinen Vaccinio-Piceion, das sich im mikroklimatisch rauheren K 3 als vorübergehende Phase angekündigt hatte.

6.6. SERIE L: SÜDEXPONIERTES NARDETUM (Tabelle 3, rechte Hälfte)

6.6.1. Stadium L 2: Nardetum mit Calluna vulgaris (Heidekraut)

Auch die südexponierten Nardeten zeigen bereits starke Ansätze der Verheidung. Zwergsträucher, vor allem Calluna vulgaris, durchsetzen den von Nardus stricta, Agrostis tenuis und Festuca rubra dominierten Rasen. Als Charakterarten der südexponierten Heide können Polygala chamaebuxus (Buchsblättrige Kreuzblume), Hypericum pulchrum (Schönes Johanniskraut) und Teucrium scorodonia (Salbei-Gamander) gelten. Mit durchschnittlich 43 Arten, worunter sich 16 Differentialarten zu K 2 befinden, ist L 2 wesentlich reicher ausgestattet als K 2 mit 31 Arten.

Interesssant ist das Verhalten von Ajuga reptans (kriechender Günsel) und Holcus lanatus (wolliges Honiggras). Diese 2 Arten bevorzugen in tieferen Zonen des Napfgebiets die feuchteren, nordexponierten Lagen, während sie im Napf über 1000 m (Untergrenze des Nardetums) ihren Schwerpunkt auf der Südseite haben.

Blühaspekte: Die südexponierten Kuppen und Steilhänge apern früher aus als ihre Umgebung. Hier setzt schon im Vorfrühling ein zaghaftes, eng an den Boden gedrängtes Blühen ein mit Polygala chamaebuxus, Carex caryophyllea und Luzula campestris. Während im Vollfrühling und Frühsommer sich das benachbarte Cynosuretum in ein saftiges Grün kleidet, bleibt das Nardetum noch im bräunlichen Ton. Auch noch im Hochsommer können die dünnen oder kurzen Grasblätter das vorherrschende düstere Grauoliv der Heidepflanzen nicht übertönen. Die meisten der im Sommer aufgehenden Blüten befinden sich auf einer Höhe von 10 cm bis 20 cm über dem Bo-

den. Arten, die in anderen Gesellschaften höher wachsen, passen sich an diese *Tiefblütigkeit* an, z.B. Hypericum perforatum, Pimpinella saxifraga, Plantago lanceolata und Lotus corniculatus. Auch der konstante, aber immer locker stehende Adlerfarn erreicht höchstens 70 cm (gegenüber 180 cm in anderen Beständen).

6.2.2. *Stadium L 3: Lockerbusch mit Fichte*

Die aufwachsenden Fichten haben eine kritische Wuchshöhe, unterhalb welcher sie zum Teil *Grotzen* bleiben, d.h. dicht verzweigt, mit kurzen Gipfeltrieben und trotz vorgerücktem Alter zwerghaft. Diese kritische Höhe liegt in den untersuchten südexponierten Nardeten L 2 und L 3 durchschnittlich auf 25–40 cm über dem Boden, in den nordexponierten Beständen K 2 und K 3 jedoch auf 50–100 cm. Sehr wahrscheinlich ist diese Höhe identisch mit der durchschnittlichen Höhe der Schneedecke, oberhalb welcher durch Schnee- und Eisgebläse, Austrocknen der Nadeln, Wildverbiss und andere Faktoren die Gipfeltriebe im Winter geschädigt werden.

An Stellen, wo der Nardusrasen dicht gefügt ist und die Zwergsträucher untergeordnet sind, kommen praktisch keine Fichten auf. Der Jungwuchs konzentriert sich in üppigen Calluna- oder Vaccinium-Gruppen, zwischen Steinen, die aus dem Rasen ragen, oder auch am Rand von Ameisenhügeln (Kap. 8.3.4.).

Schwächer als in K 3 sind die Ansätze zum Blechno-Piceetum mit Blechnum spicant und Vaccinium vitis-idaea.

Die Zunahme der Moosdeckung gegenüber L 2 hängt mit dem Zusammenschluss der Zwergsträucher zu grösseren Polstern zusammen, in denen sich die Moose Hylocomium splendens und Pleurozium schreberi breit macht, während in den Lücken zwischen den Zwergstrauchpolstern, wo noch der Rasen von L 2 bestehen bleibt, nach wie vor wenig Moose zu finden sind.

6.6.3. *Stadium L 4: Vorwald*

Wenn einzelne Fichtengruppen über 7 m hoch gewachsen sind, mischen sich vermehrt andere Holzarten wie Weisstanne, Bergahorn und Rotbuche bei. Die unregelmässige Kronenhöhe und die stark wechselnden Lichtverhältnisse am Boden geben den Beständen einen mosaikartigen Habitus, der von der Norm des generellen Stadiums 4 abweicht. Die Rasenrelikte sind spärlich geworden, Calluna und Blechnum nehmen bereits wieder ab. An lichtreichen Stellen kommen für den Südhang typische, saumartige Fragmente vor mit Centaurea montana, Teucrium scorodonia, Satureia vulgaris, Trifolium medium und Fragaria vesca.

Das Auftreten Weisstanne und Rotbuche in der heranwachsenden Baumschicht und von Galium rotundifolium kündigen die Entwicklung zum Abieti-Fagion an. Stellenweise hat sich durch die Anhäufung von Nadelstreu schon ein Ansatz zu dünnem Waldboden gebildet, auf dem sich fast keine Kräuter, aber gelegentlich charakteristische Waldmoose wie Leucobryum claucum, Dicranum scoparium und Eurhynchium zetterstettii ansiedeln.

6.6.4. *Stadium L 5: Abieti-Fagion (Weisstannen-Buchenwald)*

Auch mit noch unvollständigem Kronenschluss unterscheidet sich der südexponierte Wald kaum mehr vom Abieti-Fagion, wie es in K 5 beschrieben wurde. Nur Fragaria vesca und Sorbus aria kommen ausschliesslich in L 5 vor.

6.7. SUKZESSION K 2–K 5 UND L 2–L 5 ZUSAMMENFASSEND

	2	3	4	5
Nord (K)	Nadetum mit Vaccinium →	«Blechno-Piceetum»	→	Abieti-Fagion
Süd (L)	Nardetum mit Calluna →			

Die verheideten Nardusrasen unterscheiden sich im Stadium 2 noch beträchtlich je nach Exposition. Die Sukzession scheint zunächst direkt ein Blechno-Piceetum anzusteuern, schlägt dann aber in den waldartigen Stadien ins Abieti-Fagion um, das unabhängig von der Exposition in K und L annähernd gleich ausgebildet ist.

7. *Gesamtschau der Sukzession*

Nachdem im Kap. 6 die einzelnen Serien im Detail betrachtet wurden und dabei die Vielfalt der Sukzessions-Möglichkeiten in Erscheinung trat, soll jetzt versucht werden, diese Vielfalt wieder zu überblicken und nach allgemeineren Gesichtspunkten zu ordnen.

7.1. VERSCHIEDENE BEDEUTUNG DER STADIEN

Haben sich die in Kap. 4 definierten Stadien bestätigt? Es gibt im Napfgebiet mehrere Beispiele für die extensive oder gelegentliche Nutzung des Stadiums 2 (H2, J2, L2), das im Jura bereits überall als Vollbrache auftritt. Wenn man das Stadium als Vegetationsformation auffasst, um die Serien soziologisch miteinander korrelieren zu können, so darf der Nutzungsform nicht vorrangige Bedeutung beigemessen werden.

Die Stadien können für den Sukzessionsverlauf unterschiedliche Bedeutung haben:

a) Verharrende Stadien. Die Sukzession bleibt längere Zeit am gleichen Punkt stehen. Dies ist meistens durch die Dominanz verjüngungshemmenderArten bedingt, wie durch Brachypodium pinnatum in B2 und E2, durch Molinia in C2 und G2 oder durch Pteridium in D2, H2 und J2. Oder die Ungunst des Standorts lässt nur eine sehr langsame Entwicklung zu (A1, A3, C4, K3).

b) Instabile Stadien. Der Sukzessionsdruck ist stark: bevor sich das Stadium konsolidiert hat, wird es schon vom nächsten überrannt (B1, D1, E1, F2). Oder der Aufwuchs entwickelt sich sehr rasch, z.B. Alnus incana in H2 wird rasch H4. Das Stadium H3 mit Weisserle anstatt Grünerle (wie in Kap. 6.2.3.) ist so kurzlebig, dass es nur an 2 Stellen gefunden wurde. Dies genügt nicht, um einen eigenen, statistisch fundierten Typ abzugliedern. Instabile Stadien sind sonst relativ selten, meist nur in Zonationen anzutreffen, stellen aber wichtige Zwischenglieder für die Aufstellung der Serie dar.

c) Vikariierende Stadien. Zwei oder mehrere Stadien auf gleichem Niveau können sich gegenseitig ersetzen. Meist stellen sie Varianten dar, die durch geringfügige Standortsunterschiede oder durch die Dominanz bestandesprägender Arten bedingt sind. Häufig sind die Vikariantenpaare 3a/3b und 4a/4b, bedingt durch das Vorherrschen einer einzigen Pionierholzart, wie etwa Alnus viridis oder Alnus incana oder Picea im Stadium J3.

d) Sammel-Stadien. Besitzt die Gesellschaft eines Zwischenstadiums ein grosses Verbreitungsspektrum, so vermag sie die verschiedenen Varianten oder gar Zweige verwandter Serien zu vereinigen. Ein solcher Sammelpunkt ist der Picea-Aufwuchs im Napfgebiet, der sowohl Molinieten wie Nardeten in ein ähnliches Stadium 3 verwandelt. (s. Fig. 10a).

Der gleiche Sammelpunkt kann sowohl Divergenz- wie Konvergenzpunkt sein (Kap. 7.2.c).

7.2. SUKZESSIONS-WEGE

Aus der verschiedenen Bedeutung und dem verschiedenen Alter der Stadien ergeben sich auch verschiedene Arten von Sukzessionsabläufen.

a) Kontinuierliche Sukzession. In der Serie L zeichnet sich mit dem Fichten-Aufwuchs schon früh das Stadium 5 ab, die Sukzession läuft zwar oft langsam an, steuert dann aber ohne Umwege und Abstufungen dem Endpunkt (Fichtenwald) zu.

b) Stufenartige Sukzession. Im Gegensatz zu a) weist die Serie H mehrere verharrende Zwischenstadien auf, in denen die vorgängigen Artbestände abgebaut werden. Anfangs- und Endstadium haben wenige gemeinsame Arten.

c) Divergenz und Konvergenz der Sukzession. Wenn sich vikariierende Stadien einschalten, ergibt sich eine mehrgleisige Sukzession. Dies hängt aber sehr davon ab, wie eng man Standorte und Gesellschaften fasst! Ordnet man einer Serie ein weites Standortspektrum zu, entstehen wahrscheinlich mehr Divergenzen. Pflanzensoziologisch gesehen tendieren die Sukzessionen allgemein dazu, in den Zwischenstadien sich aufzusplittern und gegen die Klimax hin wieder zusammenzulaufen. Als Ausgangspunkt haben wir in der vorliegenden Arbeit lediglich zwei Gesellschaften (Nardetum und Molinietum), als Zwischenstufen werden mannigfaltige Saum-, Gebüsch- und Vorwaldgesellschaften angepeilt. Die Schlussgesellschaften finden sich alle wieder in der Ordnung Fagetalia. (s. Fig. 10b).

d) Überkreuzte Sukzessionen. Von einem Sammel-Stadium aus (Kap. 7.1, d) spaltet sich die divergierende Sukzession oft nach anderen standörtlichen Varianten auf als sie als konvergierende in den Sammelpunkt eingelaufen ist. Dies hängt wieder von der statistischen Fassung der Typen ab (Kap. 3.4., Fig. 5). Theoretisch sollte sich eine Sukzession nicht überkreuzen (Lüdi 1921). Gliedert man die Typen des Stadiums J2 weiter auf, so erhält man 4 statt 2 parallel laufende Sukzessionswege (a, A für Süd; b, B für Nord; Grossbuchstabe für Montan, Kleinbuchstabe für Obermontan), Fig. 10c.

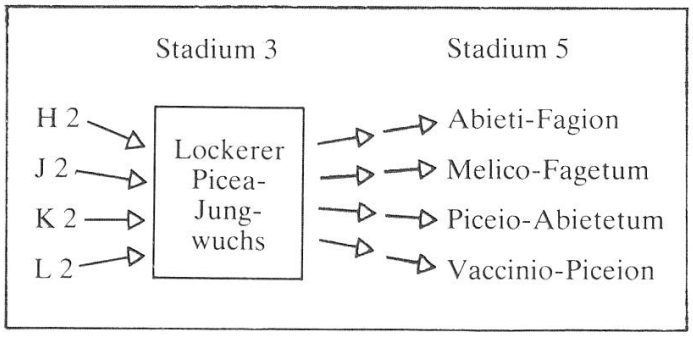


Fig. 10a: Picea-Sammelstadium.

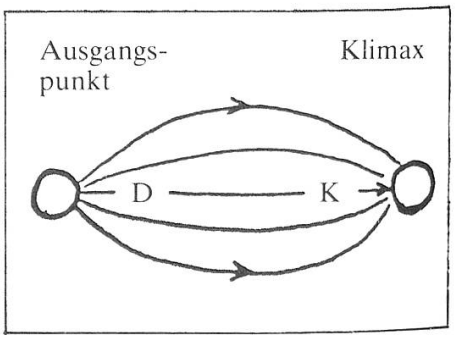


Fig. 10b: Divergenz (D) und Konvergenz (K).

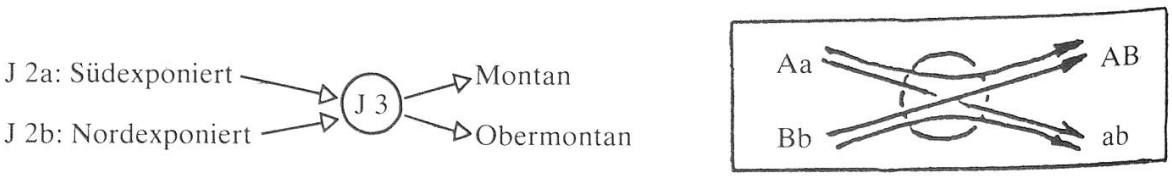


Fig. 10c: Schema der überkreuzten Sukzession.

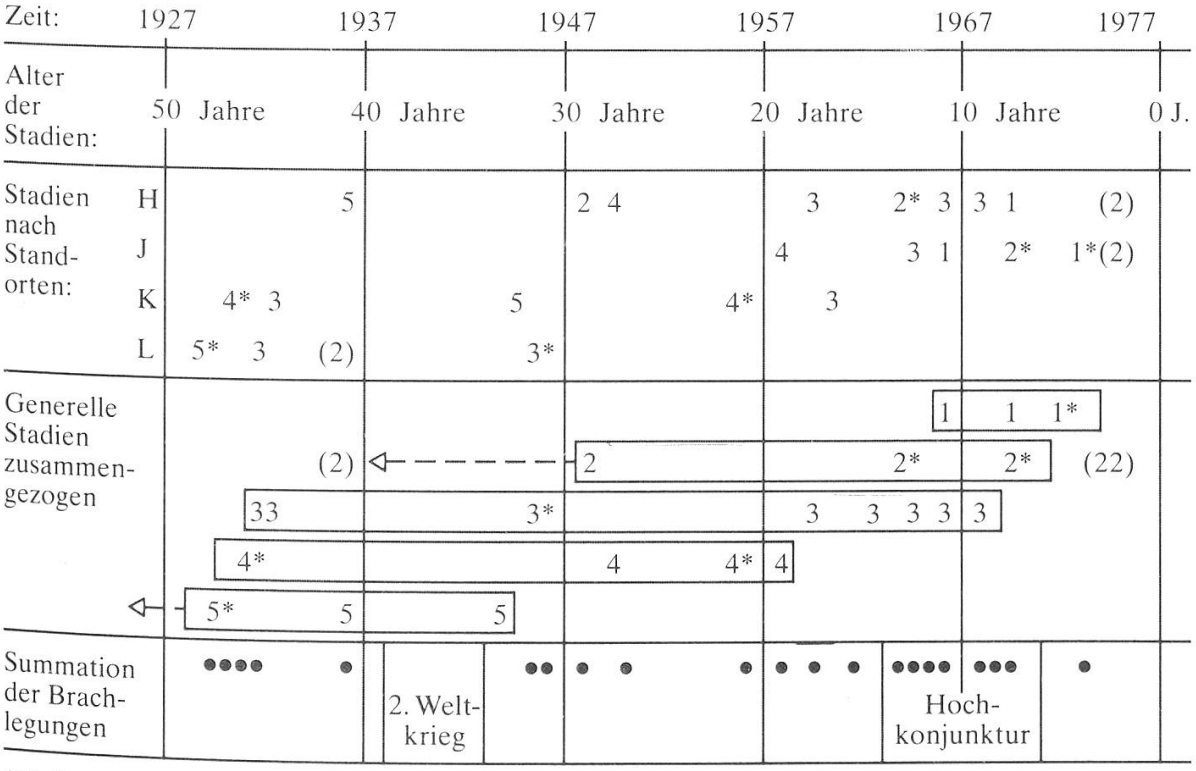
7.3. ABSOLUTES UND RELATIVES ALTER DER STADIEN

Die Nutzung der Wiesen auf Grenzertragsböden hört oft nicht schlagartig auf, sondern wird nach jahrelanger Stillegung in heuarmen Jahren gelegentlich wieder aufgenommen, in regnerischen Jahren an den sonst trockenen Südhängen, in trockenen Jahren an den sonst nassen und schattigen Stellen. Der Nullpunkt der Zeitmessung befindet sich in einer grauen Zone der Unbestimmtheit. Soll er da gelegt werden, wo die regelmässige Nutzung aufhört oder da, wo die letzte Nutzung stattfand? Für die Unterschiede der Stadien 0, 1 und 2 ist der erste Punkt bedeutsam, für die Stadien mit Aufwuchs der zweite Punkt.

Zonationen an Waldrändern können neben andern Ursachen dadurch zustande kommen, dass nicht jedes Jahr bis zur gleichen Linie gemäht wird.

Noch unsicherer ist der Sukzessionsbeginn auf Weiden mit allmählich nachlassender Bestossung, wo die extensive Beweidung sich mit der Verbuschung zeitlich und räumlich eng verzahnt.

Die Zeitangaben der nachfolgenden Tabelle sind demnach mit Vorbehalt aufzunehmen. Immerhin ist ersichtlich, dass die Bestände ein und desselben Vegetationstyps sehr verschieden alt sein können (Ursachen siehe Kap. 8). Ein Vegetationstyp kann also nur sehr beschränkt als Mass für die seit der Brachlegung abgelaufene Zeit gebraucht werden. Er stellt viel mehr den relativen Entwicklungsstand der Sukzession dar.



* Spätere Schätzungen (1978–1980, nach Abschluss der Dissertation)

Fig. 11: Absolutes Alter der Stadien und Häufigkeit der Brachlegungen.

Obwohl sich von allen aufgenommenen Beständen nur wenige einigermassen datieren lassen, zeigt sich in der Summation aller ermittelten Nullpunkte, dass die Brachlegungen heute rückläufig sind, sich in den Hochkonjunkturjahren häufen und in den Kriegsjahren fehlen.

7.4. VERTEILUNG DER ARTEN IM SUKZESSIONSDIAGRAMM

Von den insgesamt ca. 400 registrierten Pflanzenarten wurden nur etwa die Hälfte in die Tabellen aufgenommen. Exemplarisch wurden einige Arten mit weiter Verbreitung, aber deutlichem Schwerpunkt für die folgende Darstellung ausgewählt, insbesondere solche, die wegen ihrer Massenausbreitung gewissen Typen ihren Namen geben.

Als Verbreitungsnetz dient das schematisierte Sukzessionsdiagramm (s. Fig. 9, Kap. 6).

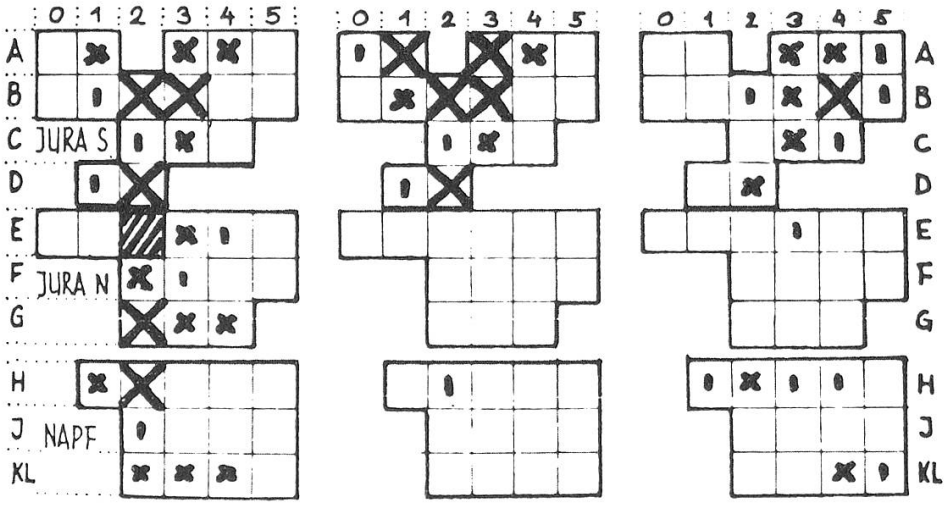
Repräsentationsstufen:		Richtgrössen: Konstanz	Dominanz
	In allen Beständen vorherrschend	90–100 %	40–100 %
	In den meisten Beständen kodominant	50– 90 %	20– 50 %
	Stark vertreten, ziemlich konstant	50– 80 %	10– 40 %
	Schwächer vertreten	10– 50 %	10– 20 %
	Unregelmässig bis selten	5– 20 %	1– 10 %
	Sehr selten oder nie	0– 10 %	0– 3 %

Nicht jede Art figuriert in allen Tabellen, deshalb wurden die vollständigen Angaben auf den Rohtabellen ebenfalls berücksichtigt.

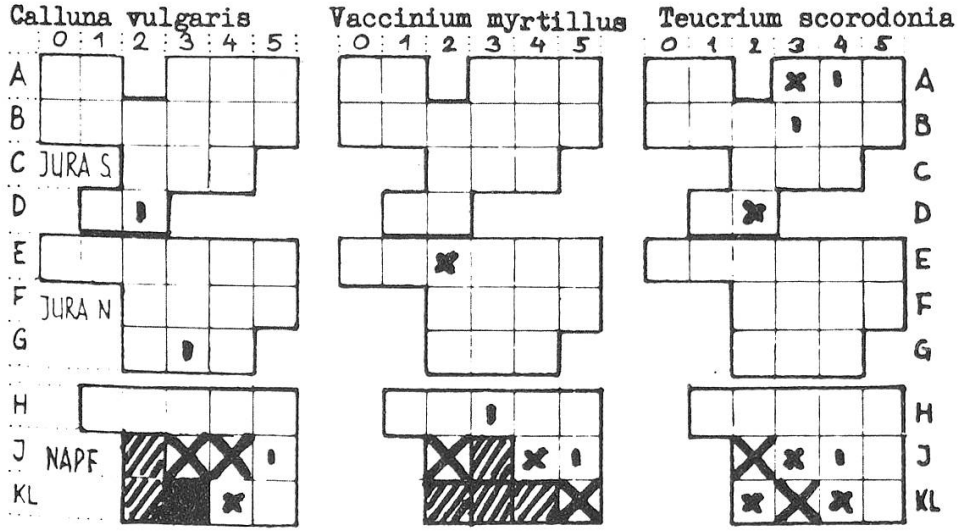
Der Verbreitungsschwerpunkt kann verschiedene Ursachen haben: Bodenfaktoren (vor allem pH und Nährstoffgehalt), Exposition, regionales Vorkommen bringen ein waagrechtes, standortspezifisches Verbreitungsfeld hervor. Arten, die für generelle Stadien charakteristisch sind, zeigen hingegen ein senkrechtes Verbreitungsfeld.

Entgegen den Erwartungen haben auch sogenannte Charakterarten ausserhalb ihrer Gesellschaften noch zerstreute Vorkommen. Streng gebundene Charakterarten sind meistens so selten, dass sie statistisch nicht mehr relevant sind. Deshalb ist die Kombination der konstanten Arten bei der Charakterisierung der Vegetationstypen ein wesentliches Element.

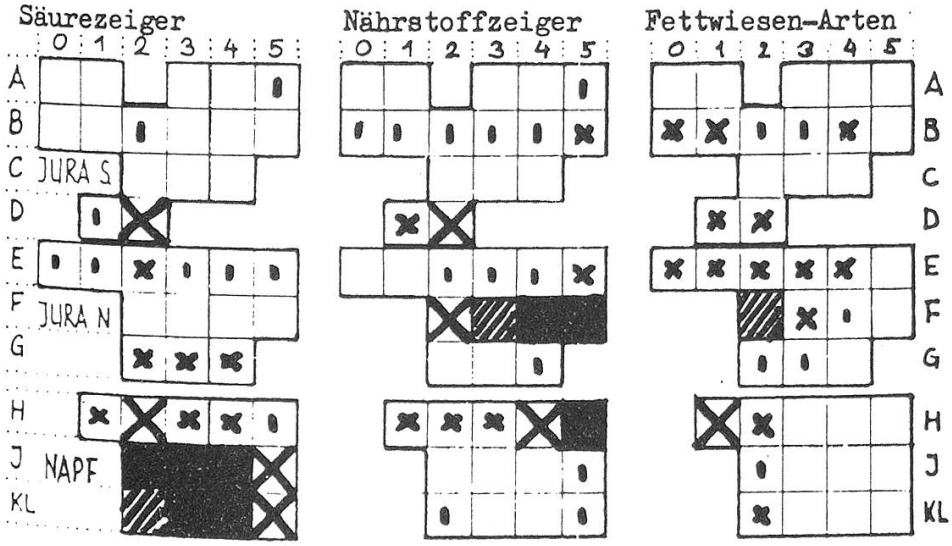
Arten des Trifolion medii



Arten der Heide

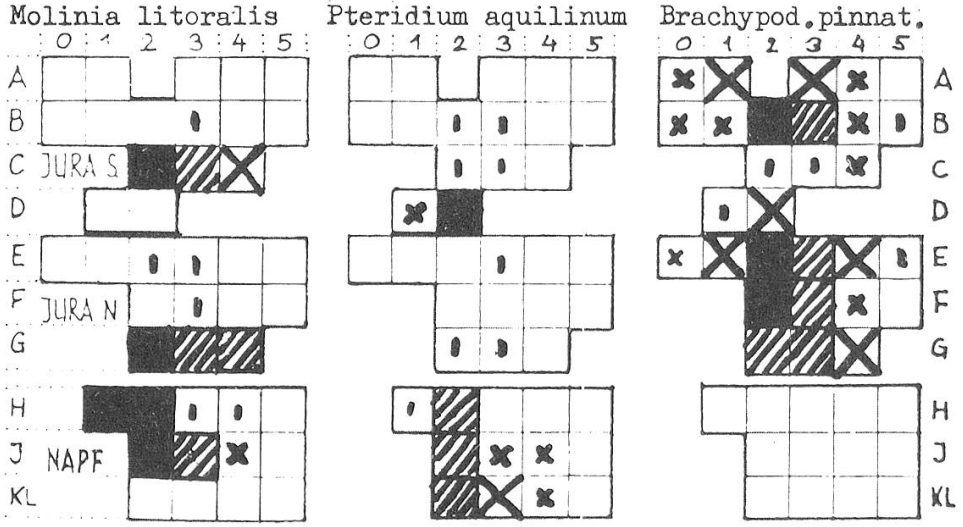


Oekologische Artengruppen



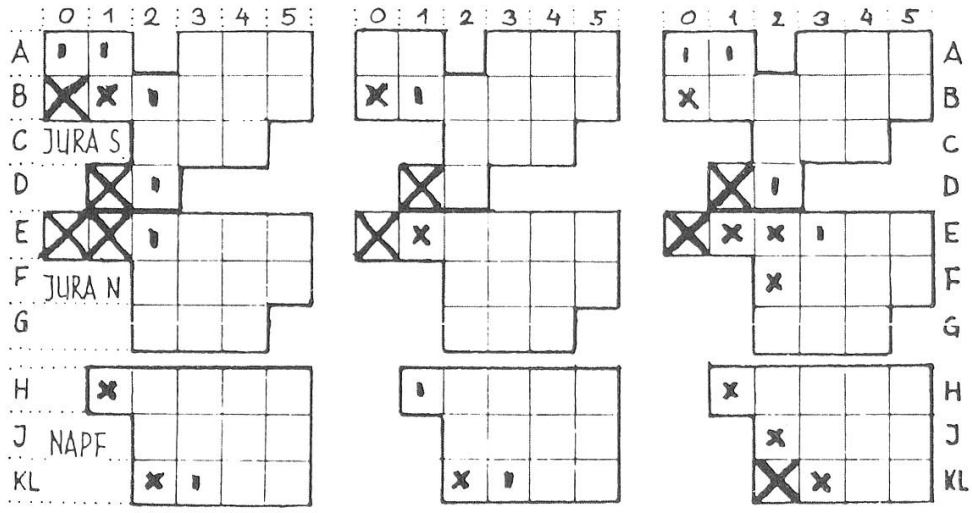
Molinia litoralis | Pteridium aquilinum | Brachypod. pinnat.

Dominanten im Stadium 2

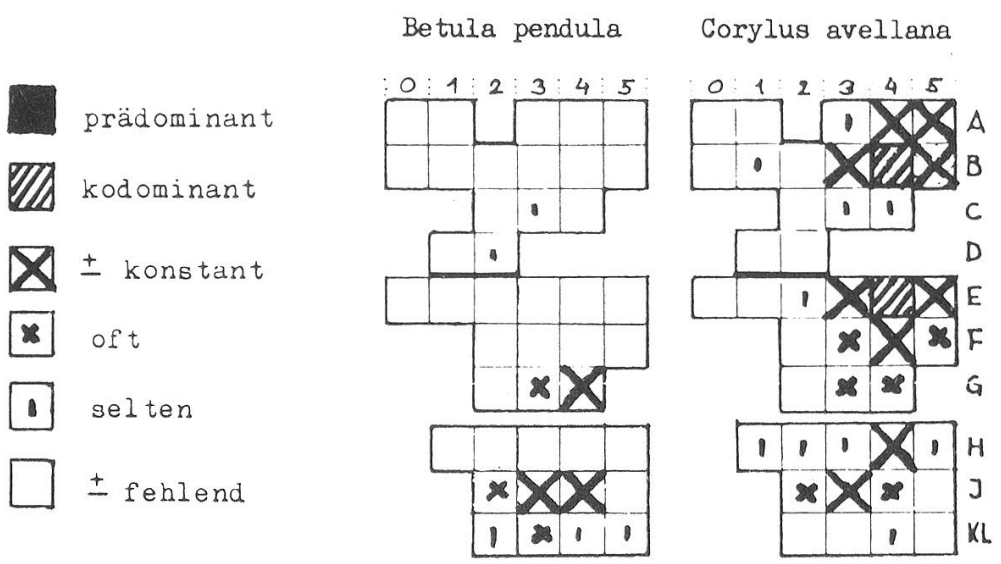


Plantago lanceolata | Leontodon hispid. | Anthoxanth. odor.

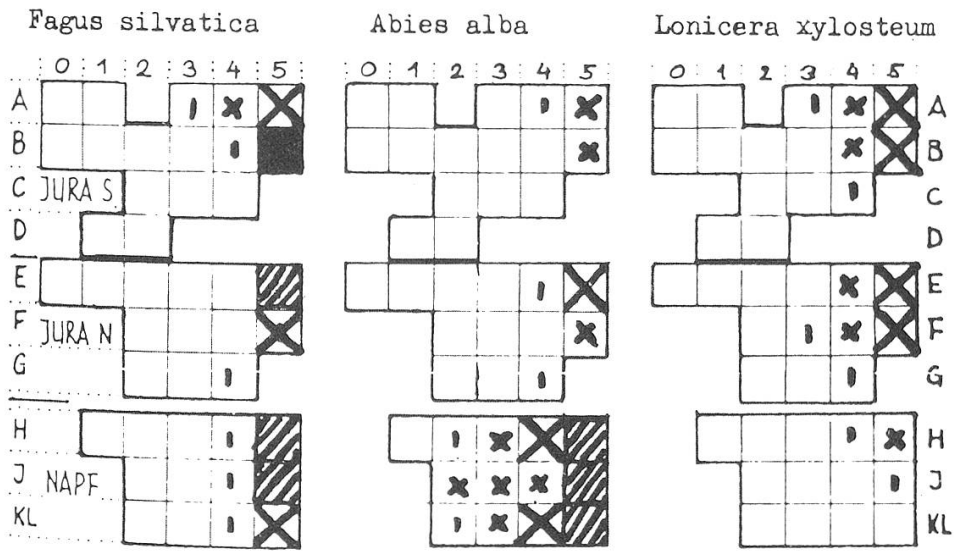
Rasch abnehmende Arten



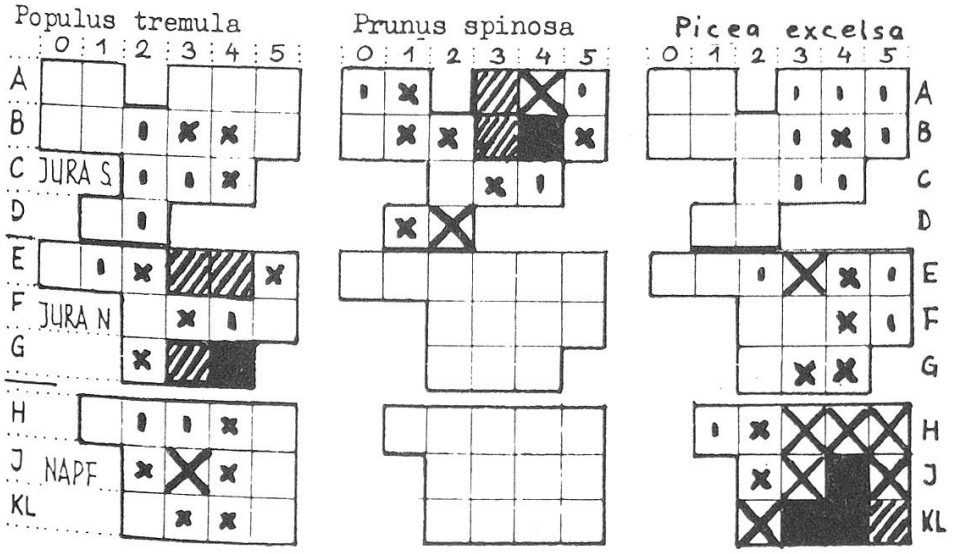
Vorwaldhölzer



Klimaxhölzer



Pionierhölzer



8. *Faktoren der Sukzession*

Die Ursachen, warum sich Brachen verschieden rasch und in verschiedener Richtung entwickeln, sind so vielfältig, dass es unmöglich ist, im Einzelfall abzuklären, welche der vielen einwirkenden Faktoren den Ausschlag geben. Die Faktoren beeinflussen sich auch untereinander in einem dichten Beziehungsnetz, aus dem man wohl einige Maschen als Kausalketten herauspräparieren kann, dessen Gesamtstruktur aber unentwirrbar bleibt und sich uns nur in seinen Auswirkungen zeigt.

Die folgende Aufzählung der Faktoren wird daher unvollständig sein, und die Gewichte sind wohl nicht der Bedeutung nach verteilt, sondern danach, welche Erscheinungen wiederholt beobachtet wurden.

Die Faktoren werden in drei Gruppen aufgegliedert:

1. Exogene Faktoren haben ihren Ursprung ausserhalb der untersuchten Bracheflächе.
2. Endogene Faktoren waren schon vor Beginn der Sukzession in der Fläche vorhanden.
3. Sekundäre Faktoren treten erst im Verlauf der Sukzession auf.

8.1. EXOGENE FAKTOREN

Wichtigster exogener Faktor ist das Angebot der von aussen zugeführten Diasporen (Verbreitungseinheiten: Samen, Ausläufer, Wurzelbrut, Knollen etc.)

8.1.1. Quellenstärke

Die Quelle der Diasporen verliert an Stärke, je weiter sie von der zu besiedelnden Fläche entfernt ist. Als schwache, weit entfernte Quellen kommen etwa Äcker und Schlagfluren in Betracht mit den Gattungen Cirsium, Epilobium etc., deren Samen als Haarschopfschweber weite Distanzen zurücklegen können. Als starke Quellen wirken die direkt an die Fläche anstossenden Waldränder. Sind diese reich gegliedert, so steht ein vielfältiges Angebot an Diasporen für alle Stadien der Sukzession zur Verfügung (Zonation siehe Kap. 8.1.4.).

Man kann also *waldnahe Brachen* mit rascher Sukzession von waldfernen mit langsamer Sukzession unterscheiden. Fast alle untersuchten Bracheflächen gehören zu den waldnahen; verläuft eine Sukzession langsam, so sind bei unseren Beispielen meist andere Faktoren als die Quellenstärke im Spiel. Einzelne nicht beschriebene Beispiele waldferner Brachen weisen eine besondere Artengarnitur von eindringenden Pionieren auf: viele Compositen, Weidenröschen- und Weidenarten. Die Sukzession dauert oft lange und ist wohl vielen Zufällen unterworfen.

8.1.2. Verbreitungsmittel

Der *Wind* spielt bei waldfernen Brachen eine wichtige Rolle. Hier wirkt also die Richtung eventuell vorhandener Quellen und die bei der Samenreife vorherrschende Windrichtung auf die Sukzessionsgeschwindigkeit ein. Esche und Ahorn kommen als Anemochoren mit Flügelfrüchten oft weit von ihren Quellen in grosser Zahl auf.

Neben der Myrmekochorie (Kap. 8.3.5.) dürfte auch die Attraktion der Brache für verschiedene *Tiere* (z.B. Mäuse, siehe Kap. 4.1.) zum Verbreitungserfolg vieler Zoo-

choren verantwortlich sein. Emporragende Stauden sind für samenfressende Vögel wie z.B. Distelfinken ein beliebter Halteplatz.

8.1.3. Vegetative Verbreitung

Die meisten Arten, die durch ihr Massenauftreten den Aspekt der Brache prägen, verbreiten sich vegetativ, im Stadium 2 Brachypodium pinnatum und Pteridium aquilinum (Harper 1977) für die Stadien 3 und 4 sind Populus tremula und Prunus spinosa charakteristisch. Da sich die vegetative Verbreitung durch grosse Dichte, aber kurze Distanz auszeichnet, wirken sich ihre an die Brache unmittelbar angrenzenden Quellen bestimmend auf die Sukzession aus (Zonation am Waldrand, Kap. 8.1.4.).

Die artspezifische Vormarschstrategie der eindringenden Pflanze prägt das Bild der besetzten Fläche: Brachypodium rückt mit einem dichten Netz von Stolonen in geschlossener Front vor und erreicht so auf der neu besetzten Fläche sogleich die Vorherrschaft. Die Wurzelbrut der Zitterpappel spriesst zunächst in lockeren Gruppen und oft in beträchtlichem Abstand von der Mutterpflanze. Die besetzte Fläche kann also durchaus noch den vorgängigen Pflanzenbestand behalten, der sich erst nach dichterem Wachstum der Pappel allmählich ändert.

8.1.4. Zonation am Waldrand (Fig. 12)

Meist besteht schon an der Grenze von genutztem Grünland zum Wald eine wenige Meter breite, eng gestaffelte Zonation aus einem standortspezifischen *Saum* und *Mantelgebüsch.* Beim Brachfallen entlädt sich der vorher zurückgestaute Verbreitungsdruck von dieser Zonation her auf das Freiland mit unterschiedlicher Reichweite, Intensität und Geschwindigkeit: Der Saum weitet sich rasch und meist geschlossen, aber nur wenig weit in die Brache hinein aus. Die Verjüngung des Waldes reicht weiter, ist jedoch in den ersten Phasen locker oder gar nur punktuell.

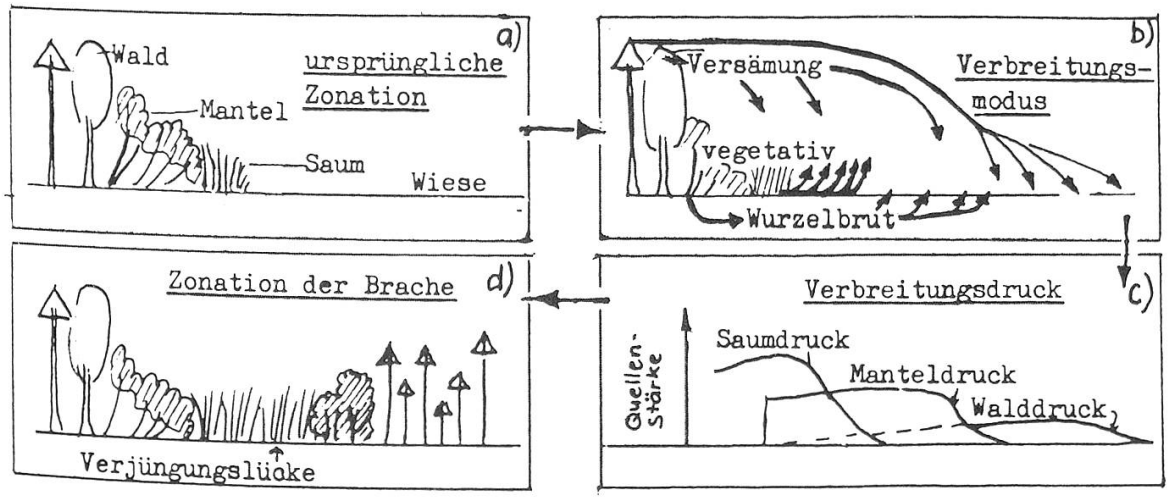


Fig. 12: Zonation am Waldrand.

Dieses unterschiedliche Kräfteverhältnis könnte ein Grund dafür sein, dass in älteren Brachen oft zwischen ursprünglichem Wald und neuem Aufwuchs eine im Stadium 2 verharrende Verjüngungslücke eingeschoben ist. (Fig. 12 d).

Die ineinander verzahnten Zonationen und das stellenweise Vorgreifen der Sukzession werden bei extensiver Beweidung noch verstärkt.

8.1.5. Verbreitungsbarrieren

Vor allem bei der vegetativen Verbreitung können sich Hindernisse zwischen Quelle und Zielgebiet einschalten. Trennt etwa ein Weg die Brache vom Waldrand, so läuft die Sukzession mit Verzögerung ab. Auch schon ein kleiner Graben kann die vegetative Ausbreitung eine Zeitlang aufhalten, aber nur so lange, bis die Pflanze auf Umwegen oder durch Samenablage die Barriere überspringen kann.

8.2. ENDOGENE FAKTOREN

Die Standortsfaktoren bewirken nicht nur die Ausgangssituation, sondern stecken auch den Rahmen ab für die während der Sukzession folgenden Gesellschaften. Diese gesellschaftsprägenden Standortsfaktoren sind ausführlich in Kap. 5 und 6 aufgezählt, werden deshalb hier nicht mehr zur Sprache kommen. Hingegen interessieren hier solche Standortsfaktoren, die weniger die Richtung als vielmehr die Geschwindigkeit der Sukzession bestimmen (Kap. 7.3.).

8.2.1. Hangneigung und Rasenschluss

Der ständige Ansturm der neu ankommenden Diasporen trifft nicht auf Niemandsland, sondern auf eine schon mehr oder weniger besetzte ökologische Nische. Der Erfolg der Neubesiedlung hängt davon ab, welchen Deckungsgrad die schon vorhandene Vegetation erreicht hat. Nicht nur der noch vorhandene Lichtraum ist beschränkt, sondern auch im Wurzelbereich treten die Eindringlinge mit den Alteingesessenen in Konkurrenz. Je dichter der Rasen geschlossen ist, desto weniger Erfolg haben sie.

Die rasch einsetzende Verbuschung von Viehweiden ist unter anderem auch darauf zurückzuführen, dass die durch den Viehtritt offenen Bodenstellen noch vor dem Zusammenschluss des Rasens von Sträuchern besetzt werden. Je steiler ein Hang ist, desto langsamer schliessen sich die geöffneten Narben im Rasen, und desto dichter wachsen die jungen Sträucher auf.

Allgemein lässt sich feststellen, dass sowohl Weiden wie Mähwiesen an steileren Hängen sich rascher in Richtung Klimax entwickeln. Alte Brachen im Stadium 1 oder 2 ohne Aufwuchs findet man hingegen vor allem an ebenen Stellen oder sanften Hängen mit einer Neigung bis zu 15 Grad.

8.2.2. Schattenlagen

In Nordlagen werden die steileren Hänge von der Sonne nur gestreift oder gar nicht beschienen (z.B. Kap. 6.5.1.). Dort sind Halbschattenpflanzen der Wälder und Hochstaudenfluren den lichtliebenden Wiesenpflanzen überlegen. Oft finden sie sich schon vereinzelt in genutzten Beständen, können sich jedoch nicht stark entfalten. Hört die Nutzung der steilen, waldbeschatteten Nordhänge auf, so setzt die schon vorher verdeckt eingeleitete Sukzession sprunghaft ein. Oft werden die ersten Stadien übersprungen oder es bildet sich relativ schnell ein Mosaik aus verschiedenen Stadien.

8.2.3. Intensität der Nutzung im Ausgangsstadium

In übernutzten Weiden und zu oft gemähten Wiesen kann sich der Rasen unter Umständen zu wenig schliessen, was zu einer raschen Sukzession führt, da auf den of-

fenen Bodenstellen der Aufwuchs bessere Keimbedingungen findet. Es ergibt sich also die paradoxe Situation, dass Unternutzung die Sukzession hemmt, auf plötzlichen Unterbruch der Übernutzung aber rasch die Verbuschung folgt. Dies mag zum Teil auch zu den starken Unterschieden im absoluten Alter der Stadien führen (Fig. 11, Kap. 7,3).

8.2.4. Naturnahe Vegetation im Ausgangsstadium

Der Widerstand des Ausgangsstadiums im Konkurrenzkampf gegen Eindringlinge kann auf der Vielfalt und standortgerechten Auswahl seiner Arten beruhen. Je artenärmer der Bestand ist, desto mehr unbesetzte ökologische Nischen weist er auf. Auf einer kleinparzellierten Brachefläche (Üselmatt, Gde. Densbüren AG) mit verschiedener vormaliger Nutzung erwiesen sich die Magerwiesen als relativ resistent, während sich die gleichzeitig stillgelegten Kunstwiesen und Äcker bereits in fortgeschrittenen Stadien der Sukzession befanden.

8.2.5. Störungen als Entwicklungskerne

Oft befinden sich innerhalb einer Wiesenfläche Stellen, wo die ursprüngliche Gesellschaft sich nicht voll entfalten konnte oder gestört wurde. Dort können Neuankömmlinge mangels Konkurrenz am ehesten Fuss fassen und in späteren Stadien von dort weiter gegen die Wiese vorrücken.

Als solche *Kernpunkte* der Sukzession erweisen sich z.B. der Schattenbereich unter Obstbäumen, Lesesteinhaufen und Gruben. Grössere Gebüsche weisen in ihrer Mitte oft solche Zeugen des früheren Kulturlands auf. Weitere Ansatzstellen für rasche Verbuschung innerhalb einer Wiese stellen Brandstellen, freigelegter Boden oder ehemalige Holzdepots dar. Die an solchen Stellen gedeihenden Hochstauden und jungen Sträucher heben sich vor allem dann heraus, wenn die Umgebung einen dichten Rasenschluss hat oder im Stadium 2 eine verjüngungshemmende Streudecke erhalten hat. Das Resultat der Sukzession ist dann wiederum eine aus verschiedenen Stadien zusammengesetzte Brachefläche, z.B. mosaikartiger Lockerbusch (Fig. 6).

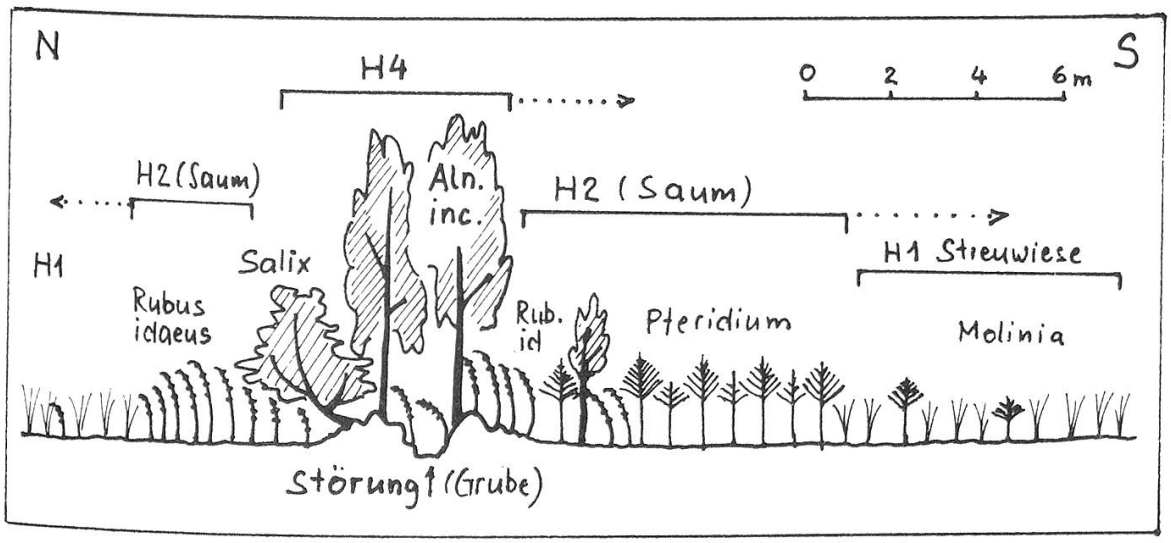


Fig. 13: Zonation um Störung als Entwicklungskern der Sukzession H.

8.3. SEKUNDÄRE FAKTOREN

Die Sukzession wird nicht nur durch das Kräfteverhältnis der Faktoren bei ihrem Start bestimmt, sondern es treten in ihrem Verlauf neue Standortsfaktoren auf.

8.3.1. Strohfilz (Grasstreudecke)

In Kap. 8.2. wurden Störungen im Rasen als günstige Ansatzpunkte für den Aufwuchs aus Samen erwähnt. Die ungestörte Umgebung kann hingegen lange im Stadium einer Grasflur verharren (Brachypodium pinnatum in B2 und E2 bis ca. 22 Jahre oder Molinia litoralis in G2 und H2 bis 25 Jahre).

Die dichte, schwer abbaubare Filzdecke aus abgestorbenem Gras erschwert die Keimung von Baumsamen und behindert evtl. aufkommende Sämlinge im Wachstum. Man kann beobachten, dass auf und im Strohfilz zahlreiche abgestorbene Samen liegen, deren Keimwurzeln zum Teil ausgebrochen sind, deren Keimblätter jedoch vertrocknet oder gar nicht entfaltet sind. Vereinzelt treten in den Grasfluren auch Sämlinge auf, vor allem von Fraxinus und Acer pseudoplatanus. Einige von ihnen vegetieren schon seit Jahren dahin, sind aber nicht grösser geworden als entsprechende einjährige Sämlinge an Standorten mit gut gedeihendem Baumnachwuchs, wie etwa lichte Waldpartien oder Schlagflächen ohne deckende Grasschicht.

8.3.2. Physikalische und chemische Änderungen des Bodens

Im Oberboden von nordexponierten Brachen des Juras (E2, G2, F2) wurden von GISI und OERTLI 1978 folgende Veränderung gegenüber den entsprechenden Nullstadien festgestellt:

- Zunahme des Porenvolumens
- Zunahme des Wassergehalts
- Abnahme des pH von ca. 6 auf ca. 5
- Anstieg des C/N-Verhältnisses * von ca. 10 auf ca. 15.

Das Auftreten entsprechender Zeigerpflanzen lässt im Napfgebiet ähnliche Bodenentwicklungen vermuten.

Man muss sich also bewusst sein, dass ein Teil der in Kap. 5 aufgezählten Standortsfaktoren während der Sukzession ändern kann.

Es ist anzunehmen, dass Ameisen wesentlich zur Zunahme des Porenvolumens beitragen (Kap. 8.3.4.), dazu kommt die starke Durchwachsung des Bodens mit Rhizomen.

8.3.3. Änderung der Lichtverhältnisse und des Mikroklimas.

Der auffälligste Wandel im Laufe der Sukzession ist die Verschiebung im Schichtbau und damit die Änderung der Licht- und Klimaverhältnisse für die einzelnen Schichten (Fig. 7). Die Abfolge der typischen Vertreter in den generellen Stadien bewirkt, dass immer höhere Schichten den Hauptanteil des Lichts absorbieren (1: Bodenkräuter, 2: Hochgras, Stauden, 3+4: Sträucher und 5: Bäume). Es kann aber

* Relation von organischem Kohlenstoff (C) zu organisch gebundenem Nitrat-Stickstoff (N) im Humus. Das Anwachsen dieser Verhältniszahl bedeutet eine Verarmung des Humus als Lebensgrundlage vieler nährstoffbedürftiger Mikroorganismen.

durchaus geschehen, dass durch die Auflockerung einer mittleren Schicht die darunterliegende wieder mehr begünstigt wird, wie etwa die Krautschicht im Wald mit abnehmender Strauchschicht.

Im anwachsenden Schattenraum wird das Mikroklima feuchter und ausgeglichener, darauf deutet das Aufkommen vieler Hygrophyten (z.B. manche Moose) in bewaldeten Stadien.

8.3.4. Bodenveränderungen durch Erdameisen

Die wichtigste Art ist die *Bernsteingelbe Ameise (Lasius flavus).* Sie dominiert vor allem in wenig verbuschten Brachypodium-Grasfluren (B 2 und E 2) und in südexponierten Nardeten (L 2 und L 3). Mit ihren Erdhügeln schafft sie eine höckrige Bodenoberfläche, durch ihre vorwiegend unterirdische Lebensweise arbeitet sie aber auch den Boden um.

Meist tragen die älteren Hügel (Fig. 14 d) eine andere Vegetation als die umgebende Grasflur: mehr akrokarpe («gipfelfrüchtige») Moose mit Polster- oder Rasenwuchs, mehr niedrige Pflanzen wie Thymus, Lysimachia nummularia, Hieracium pilosella. Oft wachsen auf den Hügeln noch Bromus erectus und Festuca rubra. Diese für die vorhergehenden Stadien 0 und 1 charakteristischen Arten dürfen aber nicht als Relikte angesehen werden, sondern sie haben den durch die Ameisen geschaffenen offenen Boden neu besiedelt.

Innerhalb der verjüngungshemmenden Grasflur mit dichtem Strohfilz stellt das lockere, unbewachsene Erdmaterial der Ameisenhaufen auch für Baumsamen ein vorzügliches Keimbeet dar, kann also beschleunigend auf die Sukzession wirken.

Zu diesem Schluss kommen auch STÄGER 1924 und OINONEN 1956. STÄGER fand innerhalb eines stabilen Nardetums auf Ameisenhaufen von Lasius flavus folgende Sukzessionsphasen:

1. Polytrichum formosum, vereinzelte Gräser.
2. Junge Einzelpflänzchen von Vaccinium myrtillus im Moospolster.
3. Veronica chamaedrys, Hieracium murorum, Galium cruciata, (an der etwas feuchteren Basis unbewohnter Ameisenhaufen).
4. Vaccinium myrtillus voll entwickelt, Dryopteris filix-mas, Picea excelsa, Sorbus aucuparia (auf zerfallenen Ameisenhaufen).

Besonders die Fichte zeigt sich auf ehemaligen Ameisenhaufen wuchsfreudiger als im dichten Rasen, vor allem in den Nardeten K und L.

Der Boden wird durch die Tätigkeit der Erdameisen in vieler Hinsicht verändert:

- Er wird poröser, ist daher besser durchlüftet und erhält eine grössere Wasserkapazität.
- Seine Reaktion wird neutralisiert: Saure Böden werden basischer, bei pH 7,5 der Umgebung wurde pH 7,0 im Ameisenhügel gemessen.
- Bodendurchmischung: Organisches Material wird in die Tiefe transportiert, Mineralboden an der Oberfläche aufgeschüttet.
- Anreicherung von K_2O, P_2O_5, Ca, Mg, K, Na durch rasche Zersetzung von organischem Material.
- Mikroorganismen: Erhöhung der Bakteriendichte von 55 auf 144 Mio pro cm^3. Fungi und Actinomyceten bleiben gleich. (PETAL 1978).

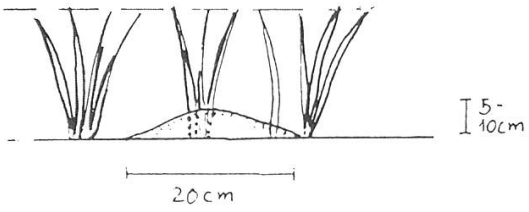
Ältere Brachen können von Erdameisenhügeln dicht durchsetzt sein (bis 24 Hügel pro 100 m^2). Die umgelagerte Erdmasse wurde dort auf ca. 1 kg pro m^2 und Jahr berechnet; wird die unterirdische Tätigkeit der Ameisen berücksichtigt, so dürften dort etwa 5 % bis 12 % der Fläche momentan von Ameisen beeinflusst werden.

8.3.5. Verbreitung der Samen durch Ameisen (Myrmekochorie).

Der Anteil an myrmekochoren Pflanzenarten nimmt in vielen Sukzessionsserien zu. Er wurde für die Serien A, B, C und E gemeinsam ermittelt:

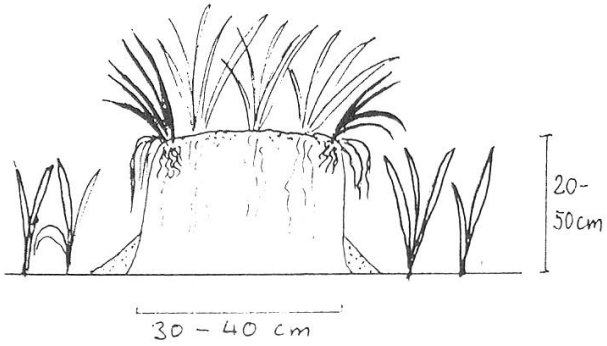
	SUKZESSION →				
	0. Mesobrometum genutzt	1. Initialbrache	2. Vollbrache (Brachypodietum)	3. Lockerbusch	4. Gehölze
mittlere Artenzahl	53	47	32	43	33
mittlere Zahl der Myrmekochoren	2	3,2	5,8	10,3	9,2
Anteil der Myrmekochoren	3,8 %	6,8 %	16 %	24 %	28 %

Es zeigt sich damit eine vielfältige Wechselwirkung zwischen Ameisen und Sukzession. Die Brachwiese bietet für viele Ameisenarten einen günstigeren Lebensraum als die Nutzwiese, ihr Artengefüge wird durch Myrmekochorie bereichert. Andererseits bauen die Erdameisen durch Beschleunigung der Sukzession ihr Biotop ab und bereiten so den Platz für gehölzbewohnende Ameisen vor, die wiederum für die Verbreitung zahlreicher Schattenpflanzen sorgen.



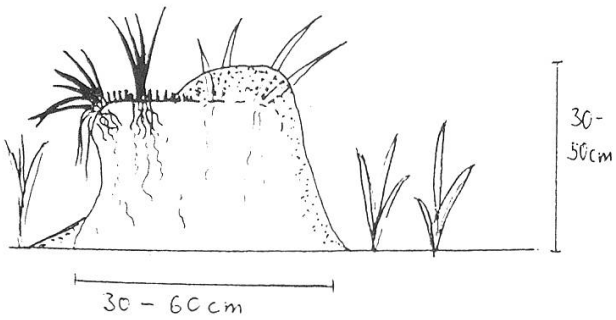
a. Flache Kegelform

Junges, in Bau befindliches Nest.
Oberfläche der Grasschicht gleich hoch wie in der Umgebung.
Grassprosse verschüttet.
Erdmaterial durchgehend locker.
Übliche Form auf gemähten Wiesen.



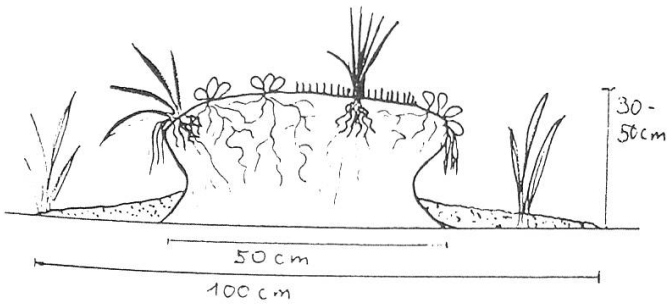
b. Symmetrische, hohe Zylinderform

Älterer, mehrjähriger Haufen.
Grashorste heben sich aus der Umgebung empor.
Inneres von Wurzeln und Rhizomen durchzogen.
Erdmaterial zum Teil verfestigt.
An der Basis sammelt sich ein Ring von dürrem Gras und herabfallender feiner Erde.



c. Asymmetrische Form

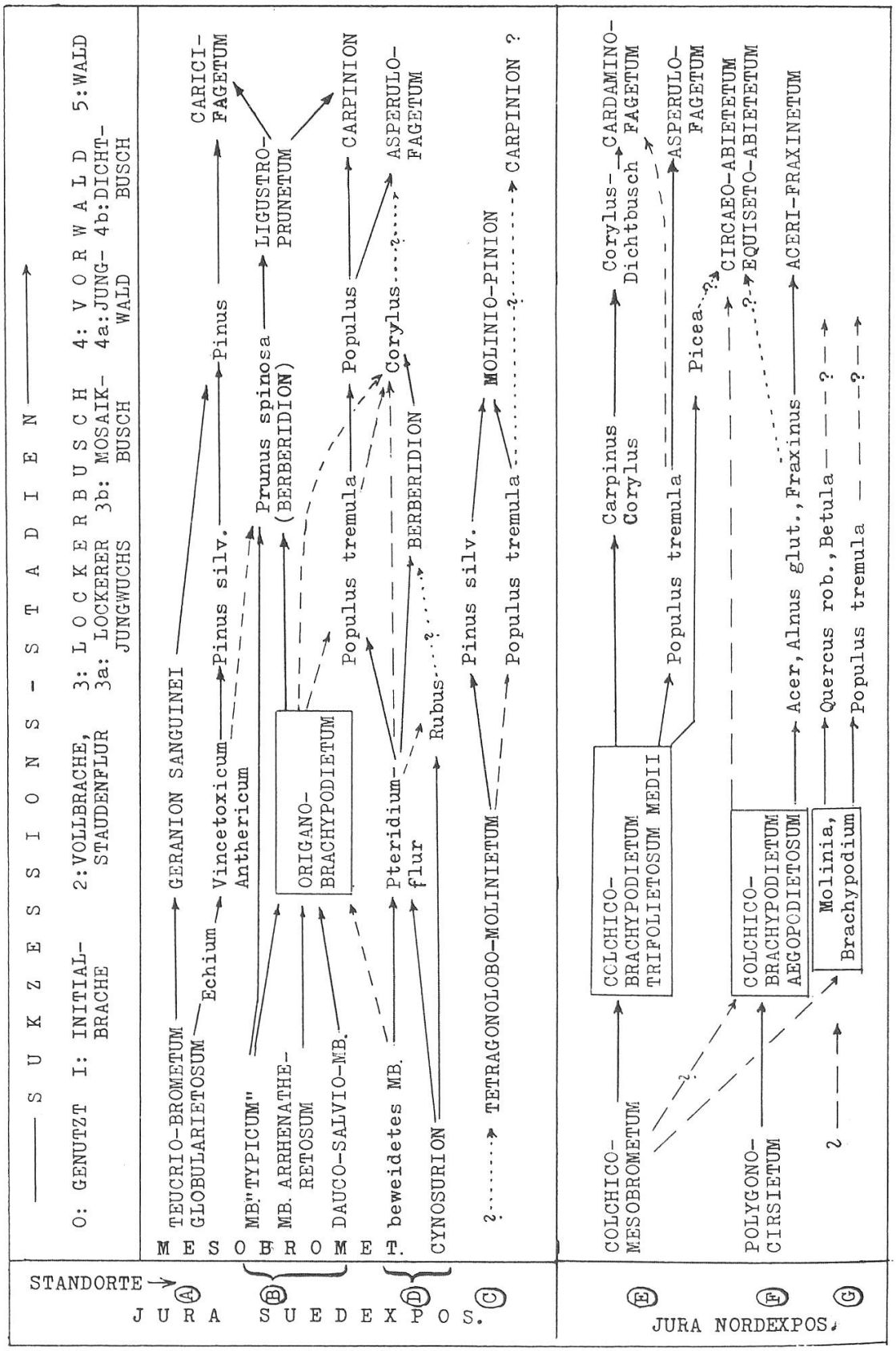
Verlassener und wieder besiedelter Haufen.
Links: alter Teil, stark bewachsen, Erde verfestigt.
Rechts: neuer Teil ähnlich wie Form a).

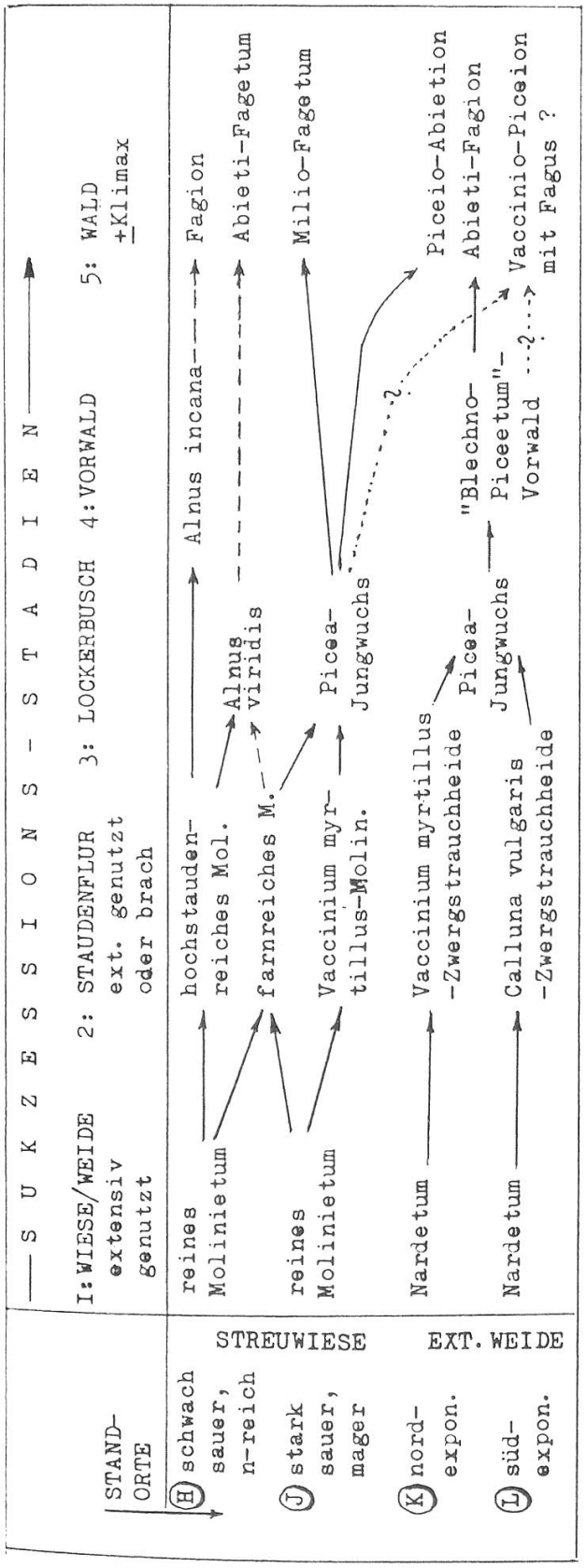


d. Pilzform

Seit längerer Zeit unbewohnter Haufen.
Oberfläche mit Moosen und kurzsprossigen Kräutern bewachsen (Gräser treten zurück) und durch dichten Wurzelfilz gefestigt.
Oberfläche wird erodiert. Die herabfallende Erde wird im Umkreis zerstreut, auf geneigten Flächen bis 2 m hangabwärts.

Fig. 14: Typische Formen der Erdhaufen von Lasius flavus in Wechselwirkung mit dem Graswuchs.


S U K Z E S S I O N S - S T A D I E N
0: GENUTZT
I: INITIAL-BRACHE
2: VOLLBRACHE, STAUDENFLUR
3: L O C K E R B U S C H
3a: LOCKERER JUNGWUCHS
3b: MOSAIK-BUSCH
4: V O R W A L D
4a: JUNG-WALD
4b: DICHT-BUSCH
5: WALD
MESOBROMET.
TEUCRIO-BROMETUM GLOBULARIETOSUM
GERANION SANGUINEI
Echium
Vincetoxicum
Antheric um
Pinus silv.
Pinus
CARICI-FAGETUM
MB."TYPICUM"
MB. ARRHENATHE-RETOSUM
DAUCO-SALVIO-MB.
ORIGANO-BRACHYPODIETUM
Prunus spinosa (BERBERIDION)
LIGUSTRO-PRUNETUM
Populus tremula
Populus
CARPINION
Pteridium-flur
beweidetes MB.
BERBERIDION
Corylus
ASPERULO-FAGETUM
CYNOSURION
Rubus
?
TETRAGONOLOBO-MOLINIETUM
Pinus silv.
MOLINIO-PINION
Populus tremula
CARPINION ?
COLCHICO-MESOBROMETUM
CCLCHICO-BRACHYPODIETUM TRIFOLIETOSUM MEDII
Carpinus
Corylus
Corylus-Dichtbusch
CARDAMINO-FAGETUM
Populus tremula
Picea
ASPERULO-FAGETUM
POLYGONO-CIRSIETUM
COLCHICO-BRACHYPODIETUM AEGOPODIETOSUM
CIRCAEO-ABIETETUM
EQUISETO-ABIETETUM
Acer, Alnus glut., Fraxinus
ACERI-FRAXINETUM
Quercus rob., Betula
Populus tremula
Molinia, Brachypodium
STANDORTE
A
B
C
D
E
F
G
JURA SUEDEXPOS.
JURA NORDEXPOS.


SUKZESSIONS-STADIEN
STAND-ORTE
1: WIESE/WEIDE extensiv genutzt
2: STAUDENFLUR ext. genutzt oder brach
3: LOCKERBUSCH
4: VORWALD
5: WALD +Klimax
H schwach sauer, n-reich
J stark sauer, mager
K nord-expon.
L süd-expon.
STREUWIESE
EXT. WEIDE
reines Molinietum
hochstauden-reiches Mol.
farnreiches M.
Alnus viridis
Alnus incana
Fagion
Abieti-Fagetum
reines Molinietum
Vaccinium myrtillus-Molin.
Picea-Jungwuchs
Milio-Fagetum
Nardetum
Vaccinium myrtillus -Zwergstrauchheide
Picea-Jungwuchs
"Blechno-Piceetum"-Vorwald
Piceio-Abietion
Abieti-Fagion
Nardetum
Calluna vulgaris -Zwergstrauchheide
Vaccinio-Piceion mit Fagus ?
Hauptlinie der Sukzession
Nebenlinie "
unsichere Verbindung
soziologisch definierte Stadien:
.....-ETUM : Assoziation
.....-ION : Verband
Stadien-Typen:
A:fakultativ
B:vikariierend
C:Sammelstadium
Sukzessionswege:
a:eingleisig
b:mehrgleisig
c:konvergent
d:divergent
e:überkreuzt
soziologisch nicht definierte Stadien:
benannt nach Dominanten(z.B. Rubus,
Alnus incana, Pteridium-Flur etc.)

9.3. LITERATURVERZEICHNIS

ALTHER, E.W. und STAEHLIN, A., 1977: Entwicklung von Böden und Pflanzenbeständen auf Brachland und ihre Dynamik während 150 Jahren. – Das wirtschaftseigene Futter 23, Heft 3/4.

AREGGER, J., 1951: Florenelemente und Pflanzenverbreitung im Entlebuch und in den angrenzenden Gebieten von Obwalden. – Festschrift der SNG, Naturforschende Gesellschaft Luzern.

BEINHAUER, R., 1978: Kleinklimatische Veränderungen durch Brachflächen. – Brache und Wasserhaushalt, KWK, Heft 34. Hamburg.

ELLENBERG, H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – Stuttgart.

ELLENBERG, H. und KLOETZLI, F., 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. – Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers'wes. 48.4.

ELLENBERG, H., 1974: Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. – Scripta Geobotanica 9, Göttingen.

FROEHLICHER, H., 1933: Geologische Beschreibung der Gegend von Escholzmatt im Entlebuch. – Beitr. Geol. Karte der Schweiz, N.F. 67, Bern.

GISI, U. und OERTLI, J.J., 1978: Veränderungen in Vegetation und Boden aufgrund von Brachlegung von Kulturland. – Bull. Bodenkundl. Ges. der Schweiz 2.

HARPER, J.L., 1977: Population Biology of Plants. – Academic. Press, London.

LUEDI, W., 1928: Die Alpenpflanzenkolonien des Napfgebiets und die Geschichte ihrer Entstehung. – Mitt. Naturf. Ges., Bern.

LUEDI, W., 1921: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 9, Zürich.

MOOR, M., 1963: Pflanzengesellschaften als geologische Zeiger im Jura. – Regio Basiliensis 4,1, Basel.

MUELLER, Th., 1962: Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio-Geranietea sanguinei. – Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. NF. 9. Stolzenau/Weser.

OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Pflanzensoziologie 10, Jena.

OBERDORFER, E., 1970: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. – Stuttgart.

OINONEN, E.A., 1956: On the ants of the rock and their contribution to the afforestation of rocks in southern Finland. – Acta Entomologica Fennica 12.

PETAL, J. 1972: Ants as agents of the soil habitat changes. – Ekologia Polska No. 16.

PETAL, J., 1978: The role of ants in ecosystems. – Production ecology of ants and termites. Internat. Biol. Progr. 13, Cambridge.

STAEGER, R., 1924: Bedeutung der Ameisen in der Pflanzengeographie. – Mitt. d. Naturf. Ges., Bern.

SURBER, E., AMIET, R. und KOBERT, H., 1973: Das Brachlandproblem in der Schweiz. – Ber. 112, Eidg. Anst. forstl. Versuchsw. 17, 48, 59/60.

WILMANNS, O., 1973: Ökologische Pflanzensoziologie. – UTB 296, Heidelberg.