

Meereshöhe, Kontinentalität und Epixylenverbreitung (Epixylenstudien I)

Autor(en): **Vareschi, Volkmar**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich**

Band (Jahr): **- (1933)**

PDF erstellt am: **27.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-377440>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

MEERESHÖHE, KONTINENTALITÄT UND EPIXYLENVERBREITUNG

(EPIXYLENSTUDIEN I)

Von *Volkmar Vareschi*

Eine Art besiedelt einen bestimmten Bezirk nur dann, wenn ihre erbliche Konstitution, ihre Einwanderungsgeschichte, ihre Verbreitungsmittel, die Konkurrenzverhältnisse, das Klima und die Bodenbedingungen es gestatten. Bei Epiphyten spielt zudem das Vorhandensein oder Fehlen eines geeigneten Wurzelortes (in diesem Fall einer geeigneten Trägerpflanze) eine wichtige Rolle. Der Verwendung einer Art als Klimazeiger liegt die Anschauung zugrunde, daß für diese Art von allen für ihr Vorkommen maßgebenden Faktoren gerade das Klima am meisten ausschlaggebend ist, während die andern Faktoren in den Hintergrund treten. Um zu entscheiden, ob dies für eine bestimmte Art (oder Artgruppe, Lebensform usw.) zutrifft, müßten alle diese Bedingungen bekannt sein.

Für Bodenpflanzen sind viele dieser Faktoren meist recht schwer zu ermitteln. Bei den kryptogamen Epixylen jedoch liegen die Verhältnisse viel günstiger. Die Verbreitungsmittel (Wind, Vögel) und die Verbreitungsmöglichkeiten durch die enormen Mengen von Sporen, Brutkörpern, regenerationsfähigen Thallusstücken usw. setzen innerhalb der Alpen für Epixylen kaum Grenzen. Nach diesem Faktor müßten unsere kryptogamen Epixylen über das ganze Gebiet gleichmäßig verbreitet sein. Die Konkurrenz anderer Arten ist bei den immer neu erstehenden Standorten — den Bäumen — nur in Ausnahmefällen gefährlich, und das Vorhandensein oder Fehlen der Trägerpflanzen ist leicht zu konstatieren. Besonders interessant ist, daß auch der Wurzelort, hier die Eigenschaften der Rinde, wenn man sich an eine und dieselbe Trägerpflanze hält, sich auf weite Strecken hin gleich bleibt. Fichtenrinde zum Beispiel hat — abgesehen vom Staubanflug von Straßen, von Vogelmiststellen usw. — überall dieselben Eigenschaften, wo die Fichte auch wachsen mag. So bleibt als der weitaus am entschiedensten begrenzende Faktor der Epixylenverbreitung das Klima übrig.

Das Klima selbst ist wieder ein komplexer Faktor, dessen Komponenten auf die Verbreitung der Epixylen in den Alpen verschieden stark einwirken. Aus der Ökologie der Rindenflechten geht a priori hervor, daß unter allen Klimafaktoren die Menge der Niederschläge, die Temperatur und die Nebelhäufigkeit die größte Wirkung haben. Da in den Alpen diese drei Faktoren weitgehend mit der Meereshöhe in Beziehung stehen, müßte auch diese berücksichtigt werden. Entscheidend sind dabei als Epixylen fördernd: Die mit der Meereshöhe wachsende Luftfeuchtigkeit, die stärkeren Niederschläge, die häufigeren Sommernebel und die größeren Schneemassen (als Wasserreservoir, Staubbänger und Frostschutz wichtig), und als hemmend die abnehmende Schattentemperatur, das Schneegebläse, die hohen Temperaturmaxima in der Sonne und die Baumgrenze.

Nach meinen Studien im Nordtirol weisen folgende Verbreitungstatsachen auf direkte Beziehungen zur Meereshöhe hin: *Usnea dasy-poga* kommt vom Inntalgrund bis zur Waldgrenze vor. Dabei nimmt sie an Häufigkeit und Massenentwicklung zu und wird immer weniger wählerisch in bezug auf die Art der Trägerpflanze. *Usnea longissima* fehlt bis etwa 1400 m; darüber ist sie bis zur Waldgrenze gleichmäßig verbreitet. Einige häufige Epixylen nehmen gegen die Waldgrenze stark zu, gehen dann aber als Epipetren weit über sie hinaus. Hierher gehören: *Nephroma laevigata*, *Parmelia physodes* und *furfuracea*, *Cetraria islandica*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Radula complanata* und *Frullania dilatata*. *Cetraria islandica* fehlt im Karwendel bis ca. 800 m. Darüber tritt sie zuerst als Bodenpflanze auf und erst oberhalb 1200 m auch epixyl. In der Zone ihrer maximalen Ausbreitung auf verschiedenen Substraten (1800—2000 m) besiedelt sie sogar die Stämme von jungen Birken und aufrechten Bergföhren, die aus verschiedenen Gründen ungünstige Epixylenstandorte sind. *Frullania tamarisci* ist im Talgrund epixyl; aber schon von 800 m an wächst sie nur mehr an Gestein und steigt dann bis 2300 m¹⁾. In höhern Lagen tritt dieser Wechsel von der epixylen zur epipetren Lebensweise häufig auf. Besonders häufig im Urgebirge, weil die Epixylen dort auf dem Erdboden ähnliche Aziditätsgrade, wie auf den Rinden vorfinden. Im Kalkgebiet dagegen ist ein größerer Aziditätsunterschied zu überbrücken und die Abwanderung auf den Erdboden daher seltener.

¹⁾ Nach Dalla Torre und Sarnthein: Flora von Tirol, Bd. V, Innsbruck, Wagner, 1904.

Um für ein kleineres Gebiet den Einfluß der Meereshöhe zu studieren, versuchte ich meine in den Jahren 1928—31 gesammelten, sehr eingehenden Epixylenaufnahmen aus dem Karwendel statistisch auszuwerten. Es wurden dabei die mittleren Deckungsprozente der epixylen Vegetation, bezogen auf den Hauptstamm der Trägerpflanze, von 1 bis 3 m über dem Boden berechnet und dann für jede Art der Trägerpflanzen gesondert zur Meereshöhe in Beziehung gebracht (s. Fig. 7).

Je nach der Trägerpflanze nimmt der Epixylenbehang mit der Meereshöhe langsam (*Abies!*) oder rascher (*Acer!*), ungleichmäßig (*Pinus*, *Picea!*) oder gleichmäßig (*Larix!*) zu. *Taxus* trägt unter 950 m überhaupt keine Epixylen, darüber fast nur *Frullania dilatata*. *Pinus mugo-arborea* hat bis 1400 m nur einen Anflug von *Parmeliopsis*-Arten, erst über dieser Linie kommt durch die Ansiedlung von *Cladonia pyxidata*, *Cetraria islandica*, *Parmelia*- und *Usnea*-Arten ein langsamer Anstieg der Kurve zustande. Keine der *Pinus*-arten hat im Karwendel über 20% ihres Stammes bewachsen. Die hohen Deckungsprozente bei *Acer* werden von den andern Laubbäumen des Karwendels nicht erreicht. *Picea* hat in höheren Lagen neben den Arten der Gattung *Usnea* und *Parmelia* auffallend viel Laubbaum-epixylen, wie *Radula complanata*, *Nephroma laevigata* u. a. Diese Kurven machen den Eindruck einer deutlichen Relation zwischen Epixylenbehang und Meereshöhe. Sie gelten jedoch nur für ein kleines Gebiet. Sobald man Trägerpflanzen aus verschiedenen Klimabezirken in bezug auf ihren Epixylenbehang vergleicht, wird der Einfluß der Meereshöhe verwischt. Die Meereshöhe ist in diesem Falle nur eine Teilkomponente des wirklich bestimmenden Faktors, des Klimacharakters.

Von den verschiedenen Möglichkeiten, diesen Klimacharakter zu erfassen, wählte ich die von Gams¹⁾ dargestellte hygrische Kontinentalität. Sie beruht auf den beiden für die Epixylen wichtigsten Faktoren Meereshöhe und Niederschlagsmenge. Der Kontinentalitätsgrad eines Ortes ergibt sich aus der Formel

$$\cot K = \frac{\text{Jahressumme der Niederschläge in mm}}{\text{Meereshöhe in Meter}}$$

¹⁾ Gams, H.: Die Waldklimate der Schweizeralpen, ihre Darstellung und ihre Geschichte. Verh. Naturf. Ges. Basel 35, 1923.

Mittlere Deckung der Epixylen auf:

m ü. M.

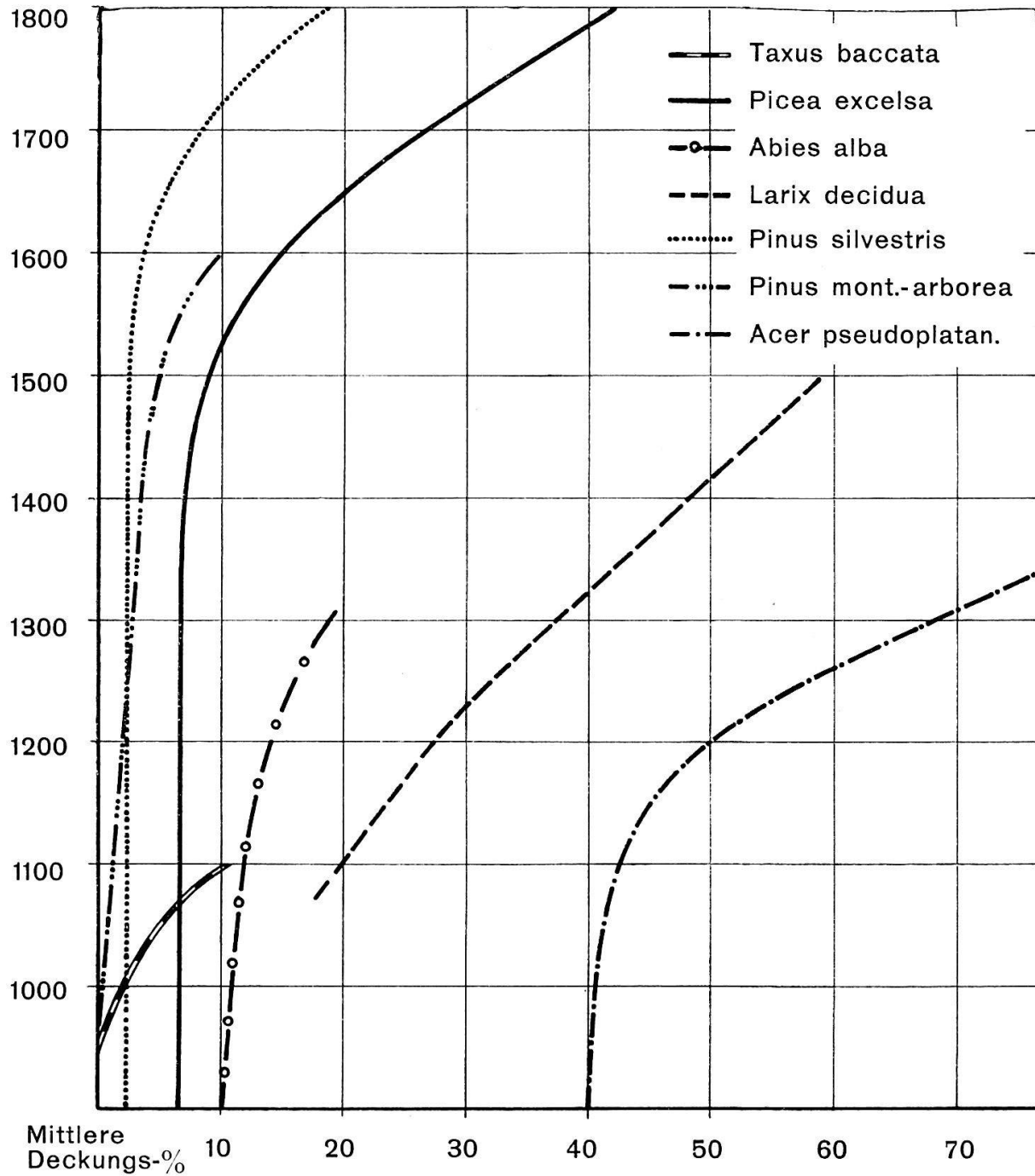


Abbildung 7.

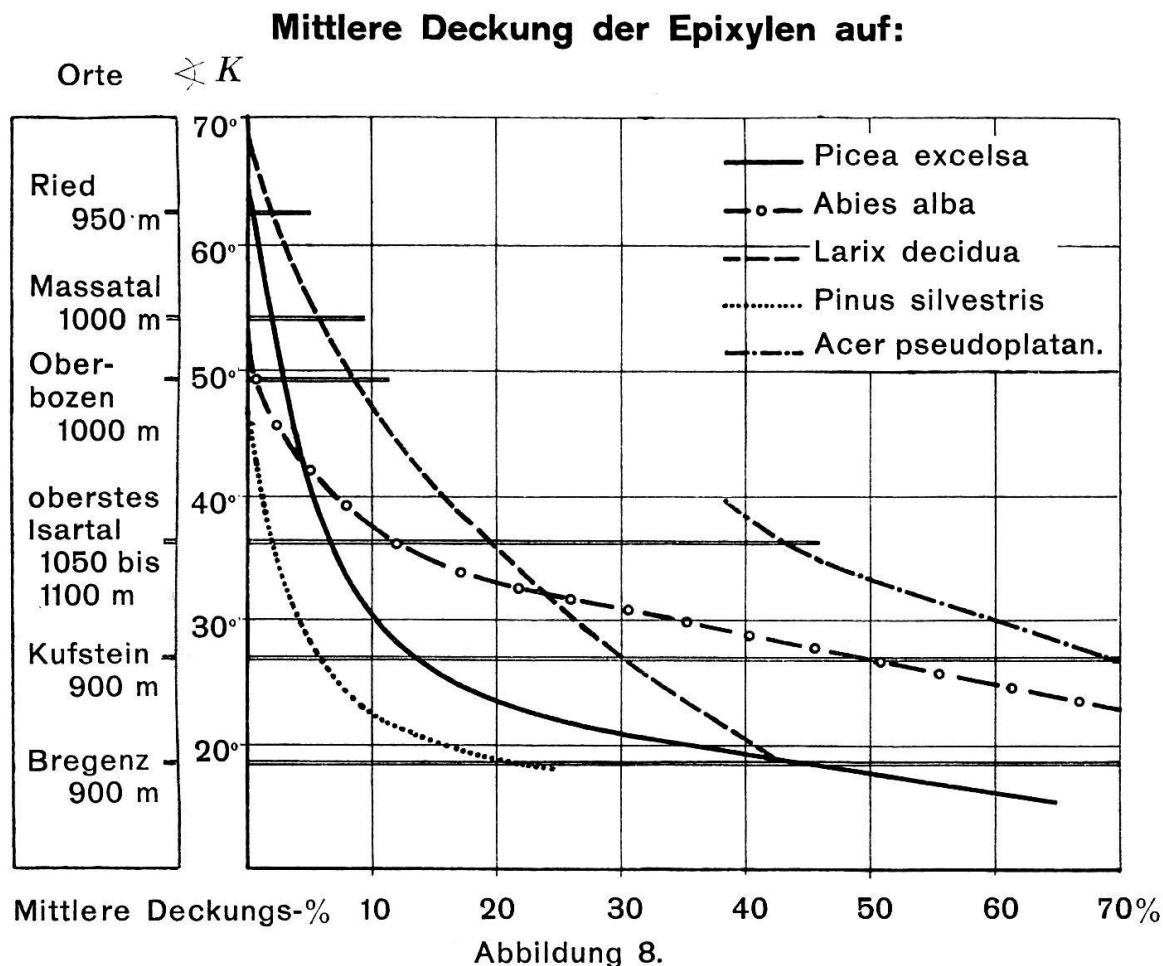
Beziehung zwischen Meereshöhe und Massenentwicklung
des Epixylenbehangs im Karwendel.

Die von Gams¹⁾ nach den Linien gleicher hygrischer Kontinentalität (Isepiren) gezeichnete Karte der Alpen zeigt eine breite Zone starker Kontinentalität ($\angle K = 50\text{—}70^\circ$) über den Zentralalpen, die im Norden und Süden von zwei ozeanischeren Zonen begleitet wird. Tatsächlich fehlen in dieser zentralen Zone viele Arten, die in den Randgebieten vorkommen. Manche Arten fruktifizieren in dieser kontinentalen Zone, auch wenn sie häufig auftreten, nur selten (*Letharia vulpina*, *Usnea microcarpa* usw.), und schließlich siedeln manche Arten, die in den Randgebirgen epixyl leben, in den Zentralalpen auf Gestein über, wo sie im kontinentalen Gebiet ein ozeanischeres Mikroklima finden, als es Stamm und Geäst eines Baumes bieten. (*Alectoria bicolor*, *Evernia prunastri*, *Cetraria glauca*, *Parmelia caperata*, *fuliginosa*, *terebrata*.)

Um in dieser für die Epixylenverbreitung wichtigen Frage über Stichproben wie die angeführten hinauszukommen, bereiste ich in Tirol, unterstützt durch eine Subvention meines Onkels, Herrn Paul Vareschi, dem ich an dieser Stelle herzlichst danken möchte, Orte mit besonders scharf ausgeprägtem Klimacharakter. 1. Ried im Oberinntal, das zur großen Unterengadiner Kontinentalitätszone gehört; der Kontinentalitätswinkel wurde auf 63° berechnet. Die untersuchten Wälder liegen 950 m ü. M. 2. Kufstein ($K = 27^\circ$, Wälder bei 900 m) mit stark ozeanischem Klima am Nordrand der Alpen, wo der Inn die deutsche Reichsgrenze passiert. 3. Oberbozen ($K = 49^\circ$, Wälder bei 1000 m) bei Bozen in Südtirol. 4. Oberstes Isartal im Karwendelgebirge. Hier wurden nur die Wälder der Talsohle (1050—1100 m) verwendet und die mittlere Kontinentalität auf ca. 36° bestimmt. Später wurden diese Aufnahmen durch solche aus dem Massatal bei Brig ($K = 54^\circ$, 1000 m) und aus Bregenz (Weiße Reutte, Pfändergebiet, $K = 18^\circ$, 900 m) ergänzt. An diesen sorgfältig ausgewählten Orten suchte ich nach Möglichkeit geschlossene, schlagreife Wälder auf wenig oder nicht geneigtem Boden auf, um vergleichbare Aufnahmen zu erhalten. Bei den Aufnahmen selbst wurden die Deckungsprozente der gesamten Epixylenvegetation und dann jeder Art für die einzelnen Bäume geschätzt. In dieser Übersicht sollen jedoch von allen festgestellten Daten nur die Deckungsprozente der

¹⁾ Gams, H.: Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. Zschr. Ges. f. Erdkunde 1931/32.

gesamten Epixylenvegetation Verwendung finden. Der für die einzelnen Orte mit bestimmter Kontinentalität aus einer großen, bearbeiteten Stammzahl sich ergebende mittlere Deckungsgrad wurde für die betreffende Trägerpflanzenart in einer Kurve dargestellt (Fig.8).



Abhängigkeit des Epixylenbehanges von der hygrischen Kontinentalität.

Ganz allgemein läßt sich eine Zunahme des Epixylenbehanges bei Abnahme des Kontinentalitätsgrades feststellen. Dann ergibt sich aus den wagrechten Strichen bei den einzelnen untersuchten Orten ein „Querschnitt“ (doppelte Linien bei Fig. 8!) durch die ihm entsprechende Entwicklung der Epixylen. In den großen Lärchenwäldern bei Ried ($K = 63^\circ$) erreicht der Epixylenbehang nur wenige Prozente, bei Lärchen — wohl wegen der günstigeren Lichtverhältnisse — etwas mehr als bei Fichten. Im Massatal haben dieselben Bäume schon etwas mehr Rindenhafter. In Oberbozen hat die Tanne zum erstenmal einen

Epixylenanflug. Die Angaben aus dem Karwendel stammen alle vom Talgrund des obersten Isartales zwischen 1050 und 1150 m. Bei seinem Kontinentalitätsgrad sind zum erstenmal alle Trägerpflanzen besiedelt, sogar die Föhre. Fichte hat immer noch wenig, Tanne und Lärche schon viele und der Bergahorn von Anfang seines Auftretens an ca. 40% mittlerer Deckung. Bei der schwachen Kontinentalität von Kufstein ($K = 27^\circ$) ändert sich die Stellung der Trägerpflanzen wiederum: Die Tanne hat nun — trotz der ungünstigeren Lichtverhältnisse — mehr Epixylen als die Lärche, was wohl hauptsächlich auf die Zunahme der Moose auf *Abies* und die Abnahme der Flechten auf *Larix* zurückzuführen ist. Kufstein ist der ozeanischste Ort in Tirol. Darüber hinaus geht nur noch der „Querschnitt“ von Bregenz ($K = 18^\circ$). Hier haben Fichte und Lärche ungefähr gleich dichten Behang und die Nadelhölzer rücken in der Dichte der Bewachsung nahe an die Laubhölzer (hier durch *Acer pseudoplatanus* vertreten) heran.

In Figur 7 und 8 wurde als Ausdruck der Reaktion der Rindenhafter auf die Umweltbedingungen einfach die Gesamtdeckung der Epixylen angegeben. Obwohl diese Gesamtdeckung die Unterschiede zwischen dem Behang kontinentaler und ozeanischer Wälder schon sehr deutlich zeigt, gibt sie doch die Reaktion der epixylen Vegetation nur sehr grob wieder. Noch deutlicher werden diese Unterschiede, wenn man die Zusammensetzung der Rindenhafter darstellt (Fig. 9!).

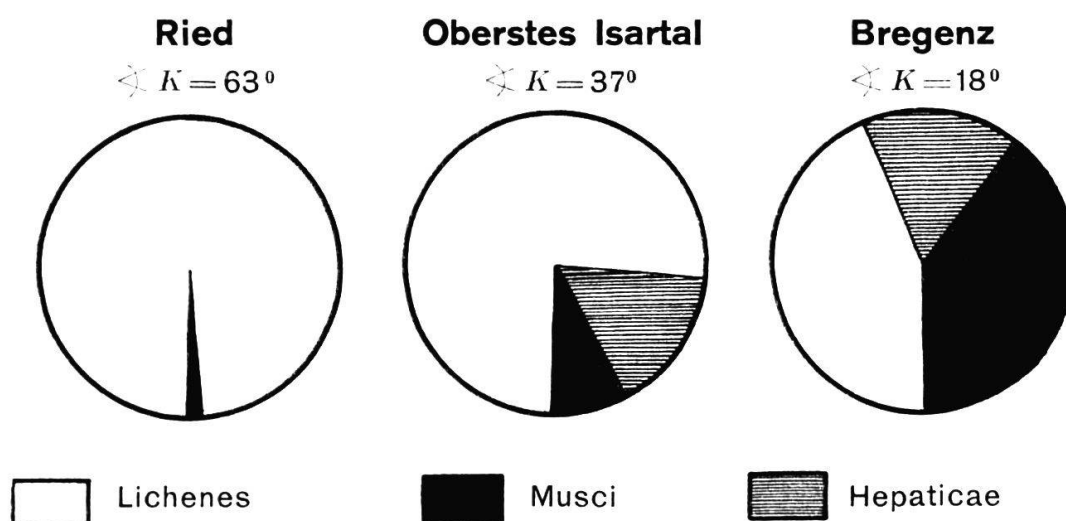


Abbildung 9.

Der prozentuale Anteil von Flechten, Laub- und Lebermoosen an der epixylen Vegetation von drei Orten mit verschiedener Kontinentalität.

In Ried fehlen die Lebermoose. Die Hauptmasse der Epixylen sind *Parmeliaceen* und *Pertusariaceen*. Von Moosen nur *Orthotrichum*-Arten und an zwei Lärchen die sonst nur epipetre *Hedwigia albicans*¹⁾. Die Epixylen schließen sich noch nirgends zu soziologisch faßbaren Pflanzenvereinen zusammen. Man hat den Eindruck, sie kämen über die Stufe einer „Pioniervegetation“ nicht hinaus. Im obersten Isartal ist der Prozentsatz an Flechten schon sehr auf Kosten der Laub- und noch mehr der Lebermoose zurückgegangen. Eine große Zahl von immer wiederkehrenden Pflanzenvereinen werden gebildet. Als führende Flechtengattungen kommen *Arthonia*, *Graphis*, *Lecidea*, *Collema*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Pertusaria*, *Lecanora*, *Parmelia*, *Letharia* und *Usnea* in Betracht. Von Moosen erlangen die *Hypnaceen* und *Orthotrichaceen*, von Lebermoosen die Gattungen *Ptilidium*, *Radula* und *Frullania* Bedeutung. In Bregenz endlich überwiegen die Moose. Charakteristisch ist hier das Hervortreten der Gattung *Neckera* bei den Laubmoosen und *Metzgeria* bei den Lebermoosen.

¹⁾ Für diese und einige andere Bestimmungen bin ich Herrn Meylan (Ste-Croix) und Herrn Dr. E. Frey (Bern) sehr zu Dank verpflichtet.