Zeitschrift: Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft

Herausgeber: Aargauische Naturforschende Gesellschaft

Band: 13 (1913)

Artikel: Die Auenwälder der Aare, mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flussbegleiteten Pflanzengesellschaften

Autor: Siegrist, Rudolf

Kapitel: IV: Besiedelung, Sukzession der verschiedenen Formationen

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-171763

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: 12.07.2025

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

IV. Besiedelung, Sukzession der verschiedenen Formationen.

Der offene Fluß.

Bei der Besiedelung neuer Schotterbänke kommen hauptsächlich die Inseln und die, meist den konvexen Ufern angelagerten Kiesbänke, welche den jüngsten Saum der Flußauen darstellen,[1] in Betracht.

Sie gehören zu den untersten Uferstufen und sind nach der Stärke der Strömung einzuteilen in:

a) Ufer an schwacher Strömung,[2] der Strömung abgekehrtes Ende der Kiesbank.

b) Ufer an starker Strömung, der Strömung zugekehrtes Ende der Kiesbank.

Diese beiden Unterschiede sind für eine Besitznahme der Kies-Sand-Bank durch die Vegetation von fundamentaler Bedeutung und auf bestimmten Uferstufen dieser Bänke bei der Frage nach der Möglichkeit einer Besiedelung ausschlaggebend.

Als natürliche Uferstufen kommen dabei diejenigen in Betracht, deren Grenzen von folgenden mittleren Höhen gebildet werden:[3]

1. Hochwasserlinie.
2. Sommerwasserstände.
3. Niederwasserstände.

Wir erhalten dadurch:

a) Das Hochwasserufer, das ist das über dem mittleren Hochwasser auftauchende Ufer.

---

[1] Vergl. S. 14 ff.

[2] Relativ! In Bezug ungefähr auf den mittleren Jahreswasserstand.

[3] Entsprechend der Übersicht über die Verteilung der wichtigsten Pflanzengesellschaften an der Aare. S. Tab. 5.

b) Die Uferstufe zwischen den Linien der mittleren Sommerwasserstände und mittlerem Hochwasser.

c) Die Uferstufe zwischen dem mittleren Niederwasserstand und dem mittleren Sommerwasserstand.

d) Die beständig untergetauchten Uferstufen.

Die Uferstufen[4] b und c entsprechen der Grenzzone Schröters,[5] deren eigenartig angepaßte Vegetation er als die „Formation der Amphiphyten" bezeichnet.

Aus der Tabelle 5, wie auch aus mehreren Abbildungen (Insel bei Kirchberg etc.) geht deutlich hervor, daß für eine Abgrenzung der verschiedenen Uferstufen an der Aare der *mittlere Sommerwasserstand* von weit größerer Bedeutung ist als der Hochwasserstand. Der mittlere Hochwasserstand bewirkt keine namhafte ökologische Verschiedenheit der flußwärts und landwärts direkt an ihn grenzenden Uferstufen, während an Ufern mit rasch fließendem Wasser der mittlere Sommerwasserstand geradezu ausschlaggebend ist für die Möglichkeit einer dauernden Besiedelung durch die meisten Phanerogamen. Daher rührt es, daß Ufer an rasch fließendem Wasser in den meisten Fällen Bilder aufweisen vom Typus Fig. 28. Sehr reiche Besiedelung über der Sommerwassermarke, sehr spärliche unter derselben.

Die Wichtigkeit dieser Grenze erhellt auch aus Tab. 2, die unter „total" auf der Höhe des mittleren Sommerwasserstandes (6,96) im Feld 6,80—6,99 die größte Häufigkeit der eingetretenen Wasserstände aufweist. Am nächsthäufigsten sind dann die Wasserstände in unmittelbarer Nähe dieser Cote, während nach oben zu gegen den relativ hoch gelegenen mittleren Hochwasserstand (7,83) die Häufigkeit auffallend rasch abnimmt.[6]

Bei einer Betrachtung der Ufervegetation an der Aare vom topographisch-physiognomischen Standpunkt aus muß die mittlere Sommerwasserstandsmarke als wichtige Grenze festgesetzt werden. Das gilt vorwiegend für die Ufer an rascher

---

[4] Uferstufen in topographischem Sinn in Übereinstimmung mit Flahault und Schröter — Phytogeographische Nomenklatur. Zürich 1910. S. 28.

[5] C. Schröter und O. Kirchner — Die Vegetation des Bodensees. Lindau 1896. S. 42.

[6] Vergl. Tab. 2.

Strömung, während dieser Wassermarke an Ufern mit langsam fließendem oder stehendem Wasser nicht mehr die Bedeutung einer *Grenze* zukommt, sondern hier mehr als der *Mittelwert eines ökologischen Hauptfaktors*, der Feuchtigkeit, angesehen werden muß.

Die Möglichkeit einer Besiedelung ist bei obigen vier Stufen sehr verschieden.

A. Ufer an schwacher Strömung.

Für alle vier Stufen ist eine Möglichkeit dauernder Besiedelung viel größer als bei Ufern an starker Strömung.

a) Aktive Besiedelung durch das Röhricht.

a) das Hochwasserufer ist unabhängig von der Stärke der Strömung und ist unten besprochen.

b—d) Die verlandenden Schilfbestände kommen nur für diese 3 unteren Uferstufen in Betracht. Die eigentliche Besiedelungsstufe ist c, liegt also zwischen den mittleren Niederwasser- und Sommerwasserständen.[7]

b) Passive Besiedelung durch Auffahren der bei Ufereinstürzen in die Strömung gefallenen Vegetationskomplexe.[8]

Unterspühlte Ufergebüsche stürzen schließlich in den Fluß und werden flußabwärts bei geringerer Strömung im wenig tiefen Wasser auf einer Kiesbank abgesetzt. Auf dem Transport werden die Zweige teilweise zerstört, gebrochen, abgedreht und geschält, so daß oft der ganze Strauch nachher dürr bis auf den Grund dasteht. Für diesen Transport besonders aber geeignet sind ihrer Widerstandsfähigkeit wegen die Weiden. Solche bilden daher oft auf ihrem sekundären Standort den Grundstock einer neuen Insel, denn die Basis der Zweige und Wurzeln bleibt regenerationsfähig, so daß

---

[7] Über Entstehung und Ausbreitung besitze ich keine Beobachtungen, die etwas Neues enthalten. Ich verweise im übrigen auf das „Röhricht" S. 52.

[8] Siehe auch „Inselbildung" S. 18.

dieser erste Kolonist in kurzer Zeit neue Triebe bildet und in der Kiesbank sich einwurzelt. Werden die Sträucher nur eine kurze Strecke in der Strömung transportiert, so erleiden sie nur geringe Beschädigungen und enthalten beim Auffahren oft noch den Erdklumpen, in den die Wurzeln gebettet sind.

Der Tamariske, Myricaria germanica, darf als Inselbildner auf der Aare keine Bedeutung beigemessen werden. Wohl ist sie für den Wassertransport sehr widerstandsfähig und findet sich daher (abgesehen von den Exemplaren, die aus Samen entstanden sind) häufig auf jungen Inseln; allein um als Grundstock einer Insel der anprallenden Strömung zu trotzen, dafür ist ihr Wurzelwerk zu schwach. Auch andere Sträucher oder Bäume, wie Erlen, Eschen etc., die vielleicht so häufig durch das Hochwasser fortgeschwemmt werden wie die Weiden, sah ich nie die Ursache der Entstehung einer Insel bilden. Sie sind weit weniger regenerationsfähig, und ihr Wurzelwerk ist nicht massig genug um Wellen und Geröll längeren Widerstand zu leisten.

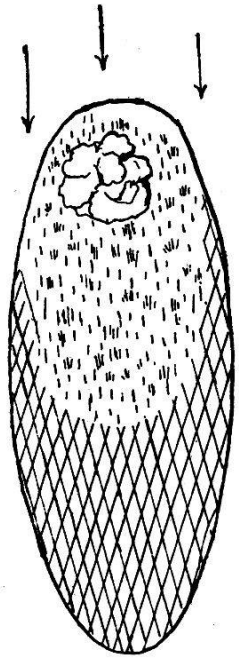


Fig. 32. Entstehung und Besiedelung einer 8 m langen Inselzunge während $1^1/_2$ Jahren.
(Nach Beobachtungen in den Jahren 1907 und 1908 oberhalb Brugg.)

An das abgesetzte Weidengebüsch lehnt sich flußabwärts eine Sandzunge,[9] die in einer Länge von mehreren Metern

[9] Ursachen dieser Sand- und Schlammablagerungen s. S. 15.

noch in der gleichen Hochwasserperiode sich bilden kann (Fig. 32). Als erster Besiedler dieser Zunge stellt sich Phragmites ein. Gelegentlich werden solche Miniaturinseln nur von der ursprünglichen Weide und einem Schilfbestand bedeckt. Oft aber gesellt sich auch Phalaris arundinacea hinzu und wenn die Insel nicht während des größten Teils des Jahres unter Wasser gesetzt ist stellen sich auch Kompositen ein, von denen ich namentlich Solidago serotina ganze Bestände bilden sah; Fig. 33.

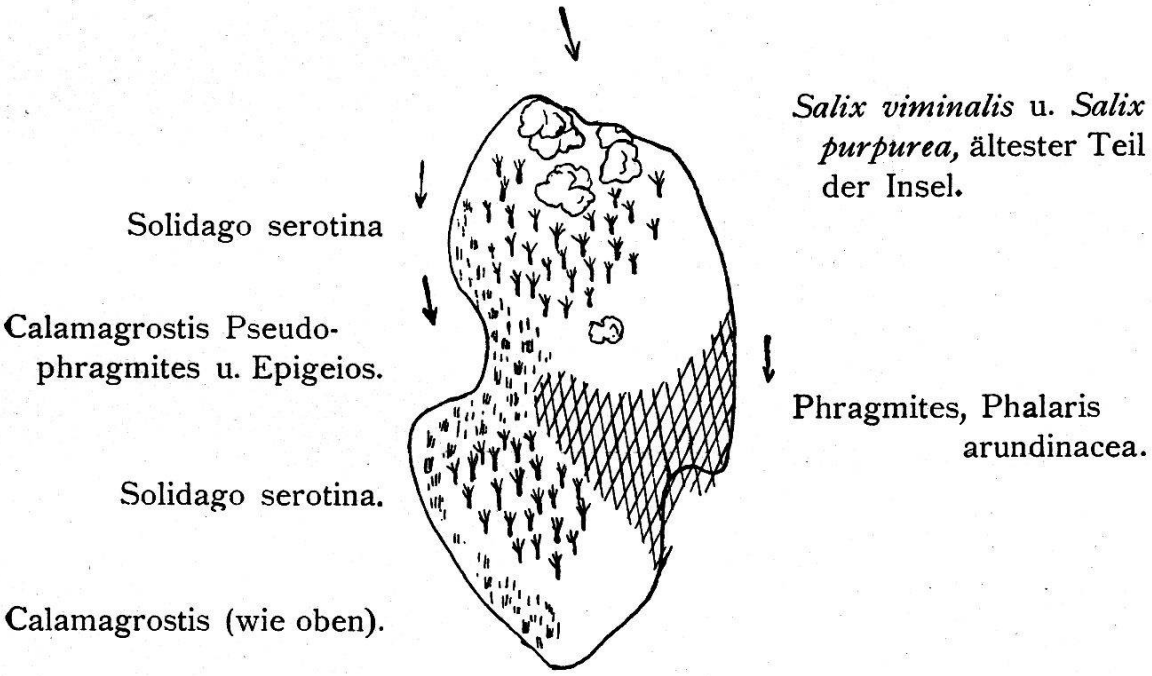


Fig. 33. 15 m lange Insel bei mittlerem Wasserstand. (Aufnahme am 16. V. 1908 unterhalb Wildegg.)

Von diesem Zeitpunkt an, da solche Sandbänke, sei es durch Verlandung, sei es durch Ablagerung neuer Sand- und Schlamm-Massen, während des größten Teils des Jahres aus dem Wasser emporragen, geht die Besiedelung analog derjenigen der im Folgenden zu besprechenden Kies-Sandbänke vor sich.

B. Ufer an starker Strömung.

a) (= d) S. 130) **Unterste, auch bei mittlerem Niederwasserstand untergetauchte Uferstufen.**

Eine Besiedelung durch Phanerogamen ist nicht möglich.

b) (c) Stufe zwischen mittlerem Niederwasser- und mittlerem Sommerwasserstand.

Samen von Phanerogamen, die im Spätsommer oder Herbst bis Frühling[10] durch den Wind auf solche Kiesplätze gelangen, können vielleicht eben gekeimt haben, wenn das Wasser zu steigen beginnt und sie alle wieder vernichtet. Möglichkeit einer dauernden Besiedelung durch Sämlinge ist auf dieser Stufe also nicht vorhanden.

Als wichtiger Pionier auf dem nackten Schotter dieser Stufe findet sich Agrostis alba L. var. flagellaris Neilreich. Gegen den unteren Rand dieser Zone findet sich meistens die forma fluitans Schröter. Eine Besiedelung durch diese Art scheint überall auf Anschwemmung ganzer, anderwärts losgetrennter Pflanzen oder einzelner Teile, die sich mit Leichtigkeit an den Knoten wieder einwurzeln, zurückzuführen zu sein. Vielfach trifft man diese Pflanzen, teilweise zwischen Geröllen eingeklemmt in zerzaustem Zustand. (Die dunklen Flecken auf dem Kies, Abb. 28.) Sie vermag aber rasch sich zu erholen und bildet stellenweise größere Rasenflecken.

Ihre große Bedeutung als Pionier der Vegetation auf dieser Uferstufe liegt meines Erachtens in erster Linie in dem Umstand, daß sich von ihrer Anwuchs- oder Befestigungsstelle aus flußabwärts ein kontinuierlich sich erhöhender dünenartiger Sandhügel anschwemmt, dessen Oberfläche durch Agrostis überzogen und fixiert wird.

Durch die Bildung solcher, gelegentlich mehrere Meter langer und bis 5 dm hoher Sandhügel (Phot. 37) auf dem ursprünglich nackten Kies erfährt der Standort eine wesentliche Veränderung, die sich bei der topographischen Sukzession der Pflanzengesellschaften später in auffallender Weise bemerkbar zu machen vermag.[11]

Am flußabwärts gekehrten Ende der Sandhügel, das durch Agrostis noch unbesiedelt ist, und wo die Strömung des Wassers gebrochen ist, stellen sich einzelne sandbewohnende Hygro-

---

[10] Auch im Winter und Frühling ist Möglichkeit der Samenverbreitung, z. B. bei Solidago serotina vorhanden, indem ich 4% der Samen von „Winterstehern“ im Frühjahr noch keimfähig gefunden habe.

[11] Siehe die Entstehung der Weidenau S. 138 ff.

phyten und typische Amphiphyten der Grenzzone, wie Ranunculus Flammula ssp. reptans ein.[12]

Vielerorts kommt es aber bei starker Strömung überhaupt nicht zur Ausbildung solcher Agrostisrasen und Sandhügel. Es fehlen dann auch die Amphiphyten auf den überströmten Kiesflächen ganz.

c) (b) **Stufe zwischen dem mittleren Sommerwasser- und dem mittleren Hochwasserstand.**

(Oben beschriebene Pflanzengesellschaften dieser Stufe: Röhrichte in temporären Wasseransammlungen, Calamagrostisetum Pseudophragmitoides, Bruchwälder, Auenwälder.)

§ 1. *Einfluß der zeitlichen Verteilung der Hochwasser auf die Zusammensetzung der besiedelnden Pflanzendecke.*

Diese Stufe ist am meisten in den vier Monaten April bis Juli durch Hochwasser gefährdet.[13] Samen, die in dieser Zeit dorthin gelangen, haben wenig Aussicht, sich dauernd halten zu können, indem sie oder ihre Keimlinge durch den höheren Wasserstand zerstört werden. Die ersten 3 Monate des Jahres kommen für die Besiedelung, infolge des Vorhandenseins geringer Samenmengen, fast gar nicht in Betracht. Außerordentlich günstig aber ist die Zeit vom August bis in den Winter. Von diesem Zeitpunkt an sind Hochwasser selten, so daß dem Standort angepaßte robuste Arten, die sich schon im ersten Lebensjahre im Boden fest verankern (Phragmites, Phalaris, *Calamagrostis*, Agrostis, Weiden etc.) ziemlich gesichert sind.

Aus dieser zeitlichen Verteilung der Hochwasser ergibt sich eine Erklärung für das ungleiche Vorkommen einiger früh fruchtender Kompositen, was namentlich bei Inseln auf dieser Uferstufe beobachtet wurde:

Petasites hybridus ist auf sandigen Ufern stellenweise massenhaft zu treffen und erreicht dort infolge sehr günstiger Vegetationsbedingungen enorme Größen (siehe Phot. 20).

---

[12] Siehe Liste S. 61.

[13] Vergl. Tab. 2—4.

Seine Früchte sind für die Windverbreitung wohl eingerichtet; trotzdem kommt Petasites auf dieser Stufe auf Inseln wenig vor.

Taraxacum officinale, ein sonst überall zu treffendes, gemeines Unkraut, zeigt trotz seiner vorzüglich fliegenden Früchte auf dieser Stufe eine geradezu minime Verbreitung.

Tussilago Farfara, der auf den Kiesbänken höherer Stufen, auf Ruderalstellen und Dämmen bis an den Rand des Wassers sehr häufig auftritt, ist hier selten.

Dem gegenüber verzeichnen wir als erste häufige und gesellige Besiedler, abgesehen von angeschwemmten regenerationsfähigen Pflanzenteilen, Agrostis alba, Calamagrostis Epigeios, *Calamagrostis Pseudophragmites*, Phragmites communis, Valeriana officinalis, Solidago, Erigeron canadensis, auch Disteln, die ihre Früchte gegen den Herbst reifen und verbreiten und somit auf der nunmehr bis gegen den künftigen Sommer selten überschwemmten Uferstufe ungefährdet absetzen können.

§ 2. *Sukzession der Formationen dieser Stufe.*[14]

a) Die Formationen der Gräser.

Die unter § 1 gezogenen Folgerungen beziehen sich ausschließlich auf Arten, deren Samen durch den Wind verbreitet werden. Damit ist nun nicht gesagt, daß auf den Kiesbänken, spez. den Inseln, nur die obgenannten Gramineen und Kompositen die Pioniere der Vegetation sein können. Aber daran müssen wir festhalten, daß sie an der Aare überall zu den ersten Besiedlern gehören, daß der Boden von keiner anderen Art für sie zunächst vorbereitet zu werden braucht, und daß sie infolge ihres geselligen Auftretens für diese Stufe typisch sind, ihr die Physiognomie verleihen. So vor allem *Calamagrostis Pseudophragmites.*

Zwischen diese Arten hinein gesellen sich nach und nach, meist zerstreut, verschiedene der charakteristischen Bewohner der Uferstufe, die zur Zeit des Hochwassers überströmt wird.

Die Grasbüschel sind bald wirksame Schlamm- und Sandfänger und bewirken dadurch stellenweise (wo die Hochwasserströmung nicht nachher wieder erodiert) eine allmähliche

---

[14] Siehe auch die Übersicht über die Sukzessionen Tab. 6.

Erhöhung der Ufer. Die ursprünglich offene Vegetation kann sich in kurzer Zeit[15] in einen geschlossenen Rasen verwandeln.

Während und nach dieser Umwandlung stellen sich verschiedene der ursprünglich regellos und zerstreut überall stehenden Arten allmählich an den, ihrer Ökologie entsprechenden Orten ein. Das an etwas trockener, kiesiger Stelle abgesetzte Schilfrhizom entwickelt sich, paßt sich nach und nach an den etwas ungünstigen Standort an, so daß es sich nach etwa 2 bis 3 Jahren durch Rhizomverzweigung auszubreiten sucht. Dabei bleiben die oberirdischen Stengel aber klein. Tritt von der Seite her Calamagrostis Pseudophragmites oder auch Agrostis alba bestandbildend herzu, dann ist der Kampf ums Dasein mit Sicherheit zu Ungunsten des Schilfrohrs entschieden.

So breitet sich hier das eine Gras aus, während an immer nassen, sandigen Stellen Phragmites den ganzen Raum in Beschlag nimmt und — als ginge die enorme Vermehrung durch die unterirdischen Stengel nicht rasch genug — auch noch mehrere Meter lange Legehalme über dem feuchten, noch kahlen Boden ausbreitet. Auch Phalaris arundinacea, Calamagrostis Epigeios und Solidago unterliegen an Stellen, wo sie nicht dank günstiger Standortsfaktoren sich rasch vermehren und ausbreiten können. Aber ebenso bildet an mehr sandigen, schlammigen Plätzen Solidago serotina einen derart geschlossenen Bestand, daß darin auch nicht *eine* andere Pflanze mehr bestehen kann.

Die sich hier bekämpfenden Arten sind fast alle gesellig auftretende Wanderpflanzen. Die nur vereinzelt vorkommenden ortfesten, wie z. B. Epipactis palustris, Talictrum flavum, Barbarea vulgaris, Reseda lutea, Potentilla reptans, Filipendula Ulmaria, Sanguisorba officinalis, Melilotus albus, Lythrum salicaria, Valeriana officinalis, Sonchus-Arten sind an diesem Kampf der Arten wenig beteiligt und können als Formations-

---

[15] Es sind eine solche Menge von Faktoren, die auf eine Besiedelung einwirken — Größe der Hochwasser, Beschaffenheit der betreffenden Stufe, Jahre mit durchschnittlich tiefem Wasserstand, Entfernung der nächsten Formation dieser Art — daß eine bestimmte Zeit nicht angegeben werden kann. Im Minimum scheinen dazu, nach Beobachtungen auf Inseln unterhalb Wildegg, 3—4 Jahre nötig zu sein.

ubiquisten, wenn die Formation, der sie vorher angehörten durch eine andere verdrängt wird, auch meist in dieser gut fortkommen.

Während der Zeit dieser Umwandlung sind an verschiedenen Stellen junge Weiden aus Samen emporgewachsen. Sind aber die Bestände von Calamagrostis Pseudophragmites dicht geschlossen, so finden Weiden nur wenige günstige Keimplätze. Der Buschwald tritt lange Zeit als offener Bestand auf und vermag sich nur langsam zu schließen. Ein energisches Vordringen einer Gebüschformation gegen die geschilderten Grasbestände ist erst von dem Moment an zu beobachten, da ein ansehnlicher Teil der Kiesbank eine offene oder geschlossene Strauchformation oder gar einen Auenwald trägt.

Eine andere als die hier beschriebene Besiedelungsweise durch Kräuter und Stauden kommt auf dieser Uferstufe an der Aare nach meinen bisherigen Beobachtungen nicht in Betracht. Die von Beck[16] erwähnten Polygonum- und Chenopodium-Arten, die auf den Sandbänken der Donau als erste Besiedler auf feuchtem Sand auftreten, gehören zum Teil bei uns auch gelegentlich zu den ersten Kolonisten, spielen aber neben den Gräsern bei der Ansiedelung eine verschwindend kleine und nur vorübergehende Rolle. (Polygonum Lapathifolium, P. Hydropiper.)

β) Die Formationen der Bäume und Sträucher.

αα) Die ersten Spuren der Weidenau.

Auf dieser Stufe kommen Weidenkeimlinge stellenweise in ungeheurer Zahl vor, bis zu 400 und 500 Stück zweijähriger Samenpflanzen per m^2![17] Die weitaus günstigsten Keimplätze sind nackte, feuchte Sand- und Schlammflächen, die sich kaum über die mittlere Sommer-Wasserstandslinie erheben. Solche Bestände sind gegen den Fluß zu scharf abgegrenzt und stossen direkt entweder an nackte oder nur mit wenigen,

---

[16] Beck 1890 l. c.

[17] Beobachtet bei Salix alba im Kugelfangschachen bei Aarau im Sommer 1911, bei Salix incana und purpurea bei Kirchberg, Biberstein und Wildegg im Oktober 1912.

zum Teil vorübergehenden Ansiedlern versehene Kiesbänke (Fig. 11 u. 28, 35, 36) oder an das Seite 134 beschriebene Agrostisetum. Landwärts gehen sie in ältere Auengebüsche über oder stossen an obenerwähnte Formationen der Gräser dieser Stufe.

Die scharfe Abgrenzung gegen den Fluß stimmt mit dem mittleren Sommerwasserstand ungefähr überein, wie es nicht anders zu erwarten ist, da dieser Wasserstand und die Samenverbreitung bei den Weiden ziemlich genau in die gleiche Zeit fallen.

Bei späteren Überschwemmungen resp. Wasserhöhen *über* dem mittleren Sommerwasserstand bilden diese ersten Besiedler wichtige Sand- und Schlammfänger und bewirken dadurch allmählich die Bildung einer Sandschicht, die, mit Humus vermischt, später als fruchtbare, wenn auch nur 3 dm mächtige, dem Schotter auflagernde Erdschicht, üppige Auenwälder zu tragen imstande ist.

Bei diesem Vorgang ist zu beachten, wie sich der Standort zu Gunsten einer späteren, zu Ungunsten der gegenwärtigen Pflanzengesellschaft verändert, was übrigens unten immer wieder bei den biotischen und topographischen Sukzessionen konstatiert werden kann.[18] Es bildet sich durch die Erhöhung der Sandschicht der für den spätern Auenwald nötige Boden, dagegen haben die jetzigen Bewohner beständig gegen das Überschwemmtwerden durch Sand und Schlamm zu kämpfen. Interessant ist dabei das Verhalten dieser jungen Weidenpflänzchen:

2- bis 3-jährige Weidenpflanzen (S. incana, S. viminalis und S. alba) von rutenförmiger Gestalt und bis zirka 80 cm Höhe standen im Sommer 1912 bei lang anhaltend hohem Wasserstand während mehreren Wochen mit ihrer Stammbasis mindestens 2 dm tief im Wasser. Diese Überschwemmung bewirkte:

---

[18] Siehe auch die Sukzessionsgesetze von Clements in Crampton, M. B. — The geological relations of stable and migratory Plantformations. 1912: „2. Each stage of a succession reacts upon the habitat in such a way as to produce conditions more or less unfavourable to itself, but favourable to the invaders of the next stage". S. 2.

1. Ein Absterben des ursprünglichen Wurzelstockes. Meines Erachtens ein Ersticken infolge Sauerstoffmangels im Boden.[19]

2. Gleichzeitig die Ausbildung feiner Würzelchen in und über dem Wasser, — als erster Ersatz für die außer Funktion gesetzten Wurzeln — welche die Fähigkeit besitzen, teils aus dem Wasser, teils aus der Luft Sauerstoff aufzunehmen.[20]

Durch die Überschwemmung fand eine Ablagerung von zirka 10 cm Sand statt.

3. Direkt unter der Oberfläche dieser neuen Sandschicht bildeten sich beim Sinken des Wasserspiegels eine Menge neuer, kräftiger Wurzeln aus, während die Atem- und Wasserwürzelchen darüber rasch vertrockneten (Fig. 34). Solche „Etagenbewurzelung" kann sich während mehreren Überschwemmungsperioden wiederholen.

4. In dem Maße, wie der Grundwasserspiegel langsam unter das Niveau des ursprünglichen Wurzelstockes fiel und dadurch eine Durchlüftung des Bodens stattfand, zeigte das zwischen der neuen Bodenoberfläche und dem ursprünglichen Wurzelstock noch regenerationsfähig gebliebene Stammstück eine von oben nach unten schreitende Ausbildung zahlreicher junger Wurzeln.[21] Während in Fig. 34 neue Wurzeln sich erst dicht unter der neuen Bodenoberfläche entwickelt haben, zeigt die folgende Fig. 35 ein Stadium, da die Regeneration bis zur Basis des ursprünglichen Stämmchens fortgeschritten ist, so daß dort eben zwischen den abgestorbenen primären Wurzeln neue, prächtig weiße zu sprießen beginnen.

Mit der Art und Weise der Samenverbreitung unserer Gehölze steht die Tatsache im Einklang, daß die meisten Inseln und auch viele dem Ufer angelagerte Kiesbänke in den

---

[19] Siehe darüber „Erlenbruch" S. 63 ff.

[20] Solche Pelze von Wurzeln bilden sich auch bei älteren Weiden immer bei längeren Überschwemmungen, auch wenn diese nicht ein Absterben der Nährwurzeln herbeiführen. Vergl. auch C. von Tubeuf — Hochwasserschäden in den Auenwaldungen des Rheins nach der Überschwemmung im Sommer 1910.

[21] Wir finden hier im Gegensatz zu Tubeufs Beobachtungen eine regenerationsfähige, glatte Rinde, während die Wurzeln abgestorben sind; nicht aber die umgekehrte Erscheinung, wie sie von Tubeuf erwähnt wird (l. c. S. 4).

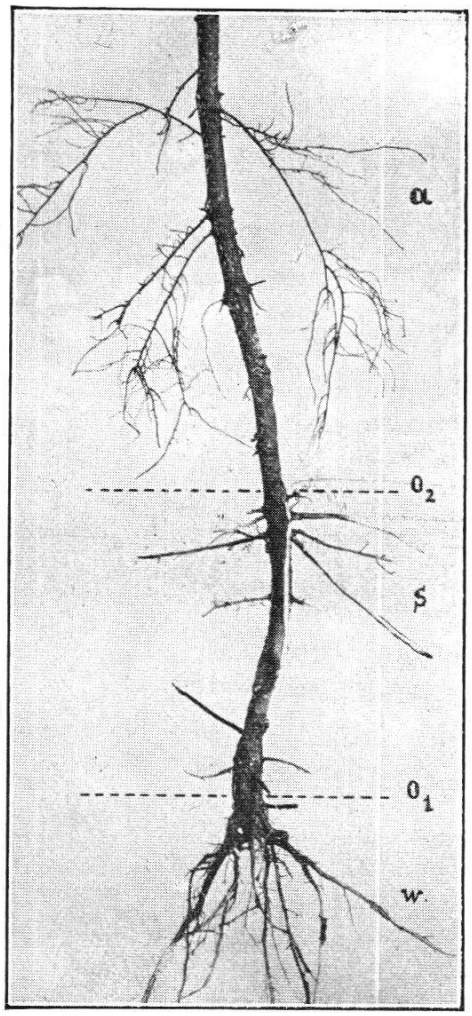


Fig. 34. Wurzelwerk einer dreijährigen Weide nach anhaltender Überschwemmung.
Phot. R. Siegrist, 1912.

o_1 Bodenoberfläche vor der Überschwemmung.

o_2 Bodenoberfläche nach der Überschwemmung.

w Ursprüngliche Nährwurzeln, während der Überschwemmung abgestorben.

a Atemwurzeln, während der Überschwemmung entstanden.

s Sekundäre Nährwurzeln, nach der Überschwemmung entstanden.

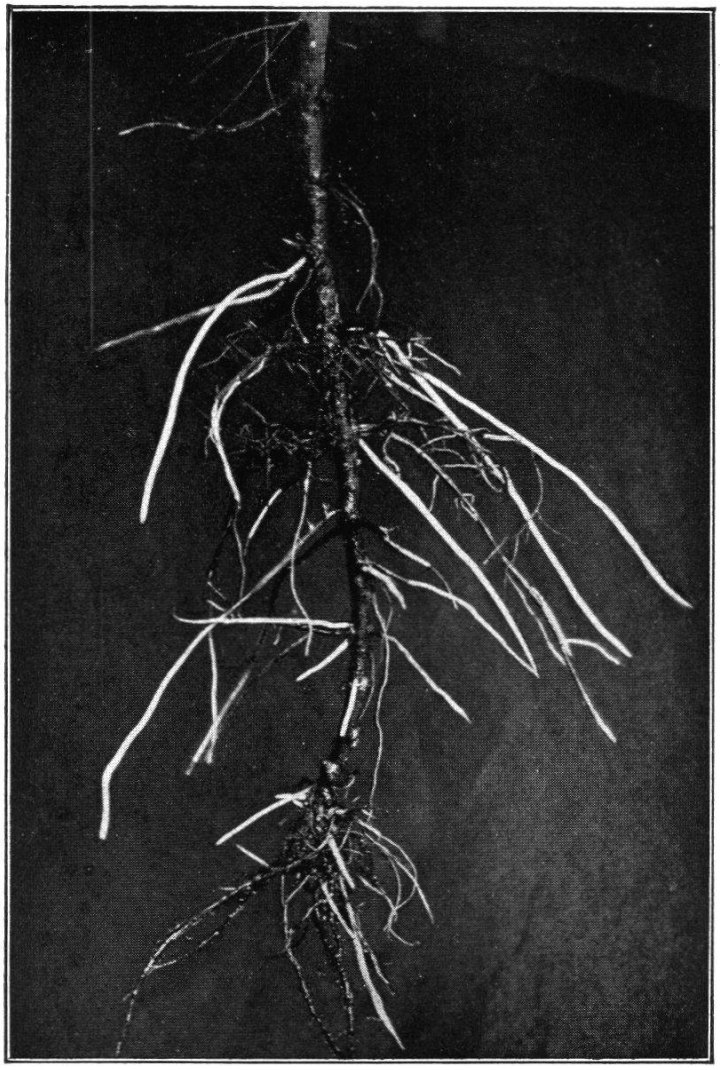


Fig. 35. Dreijähriger Weidenkeimling. Alte Wurzeln tot. Von oben nach unten schreitende Ausbildung neuer Wurzeln.

Phot. R. Siegrist.

ersten Jahren ihres Bestehens einen reinen Weidenbestand tragen. Von den vielen Weidenarten traf ich Salix alba, viminalis, triandra, purpurea und incana als erste und häufigste Pioniere. Später erst und dabei vielfach auch auf künstlichem Wege, durch den Menschen, gesellen sich Erlen den jungen Weiden zu.

Seien solche Weidenbestände gleichzeitig mit den übrigen ersten Bewohnern dieser Stufe aufgewachsen und rücken dann gegen die allmählich sich erhöhenden Rasen von Calamagrostis Pseudophragmites vor, oder seien sie auf letzterer direkt entstanden, in beiden Fällen müssen die dort anwesenden Lichtpflanzen in kurzer Zeit unterliegen. Von diesem Zeitpunkt an erfolgt die Verteilung der Arten nicht mehr nach den Forderungen die sie an die physikalischen Eigenschaften des Bodens stellen, sondern nach ihrem Lichtbedürfnis. Sind nicht schon einige Schattenpflanzen auf der Kiesbank anwesend, wie z. B. Solidago, so kann es vorkommen, daß eine junge Weidenau einer Insel eine zeitlang ohne irgendwelchen Niederwuchs ist. Nur vereinzelt treten mehr gegen den Rand und an lichteren Stellen noch Relikte der ursprünglichen Besiedelung auf, wie z. B. kleinere Grasbüschel.

ββ) Das Aufwachsen der Weidenau.

Die jungen Gehölze beginnen im Innern ihres Bestandes sehr bald mit der natürlichen Reinigung. Es beginnt ein erbitterter Kampf ums Licht zwischen den Individuen unter sich. Auf einer jungen Insel unterhalb Wildegg zeigte sich dieser Lichtkampf in einem jungen Wäldchen von Salix triandra in folgender Weise:

Bis zu einer Höhe von 3—6 m über dem Boden sind die Seitenzweige dürr. Ein armdickes, ungefähr 7 m hohes Weidenstämmchen, schlank aufgeschossen, hat einer Lücke oben im Laubdach zugestrebt. Bevor es aber mit seinen obersten Zweigen in die freie Luft hinausreichte schloß sich darüber das Laubdach und ließ den Streber darunter, infolge Lichtmangels zu Grunde gehen. Das gleiche Schicksal erleiden auf einem einzigen m^2 26, durchschnittlich fingerdicke Weidenstämmchen. Dürre, dünne Stangen zeugen noch von dem früheren Kampf

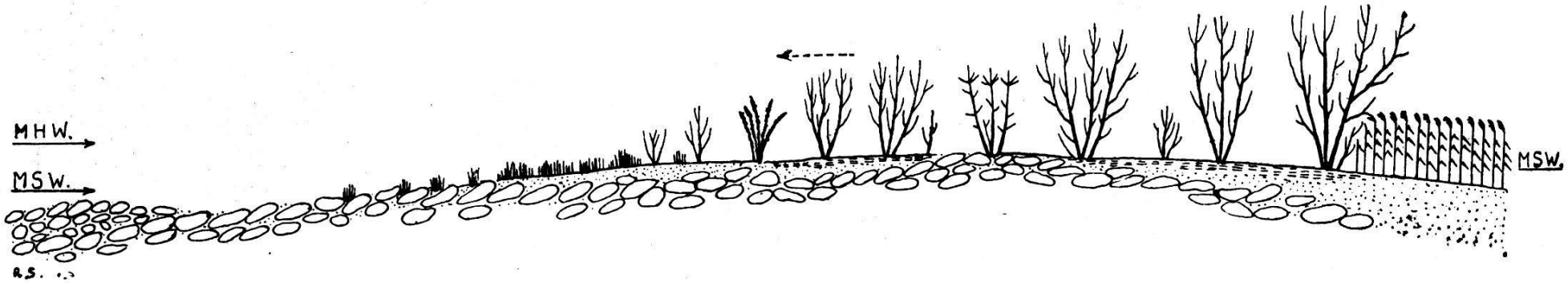
ums Dasein, und bloß 13, etwas weniger als armdicke Stämme haben auf dem gleichen Quadratmeter das Licht erreicht.

γγ) Kampf der Erlen gegen die Weidenau.

Hat die Weidenau eine solche Höhe erreicht wie im obigen Beispiel geschildert wurde, dann ist sie auch auf Kiesbänken, die andere angrenzende Formationen tragen, für die nächste Zeit gesichert. Im Innern des Bestandes findet vorläufig infolge des Lichtmangels kein natürlicher Weidennachwuchs mehr statt, dagegen treten Erlen im Unterholz auf und gedeihen infolge weit geringeren Lichtbedürfnisses sehr gut.

Ich glaube aber, daß es ihnen bei diesem nachträglichen und vereinzelten Auftreten kaum oder äußerst langsam gelingen würde die Weiden zu unterdrücken, wenn in diesen Gebieten nicht Niederwaldbetrieb gebräuchlich wäre, denn meistens hat die biotische Sukzession noch nicht in der Erlenau ihren Abschluß gefunden, wenn sich infolge topographischer Sukzession in der Erlen-Weidenau schon Übergänge zum gemischten Laubwald einstellen. Aber nach einem Kahlschlag wachsen die Erlen gleichzeitig mit den Weiden auf, wobei die benachbarten Weiden den viel dunkleren Erlenschatten nicht zu ertragen vermögen und absterben. Ich habe an verschiedenen Stellen beobachten können, daß sogar in Beständen, wo die Weiden in der Mehrzahl waren, viele von ihnen durch die Erlen unterdrückt wurden, ohne daß letztere irgendwie unter der Anwesenheit der Weiden zu leiden hatten. An Sandbänken neben schon bestehenden Erlen-Weidenauen, wo auch den Samen von Alnus incana besser Gelegenheit gegeben ist, sich zu entwickeln, als draußen auf kleiner Insel im Fluß, ist bei einem gleichzeitigen, nebeneinander hergehendem Aufwachsen von Weiden und Erlen die letztere immer sichtlich im Vorteil. Weiden, auch wenn sie in großer Zahl vertreten sind, werden durch die Erlen beschattet und sterben ab. Aus dieser Tatsache erklärt sich uns nun auch das äußerst seltene Auftreten der Weiden im Unterholz der Erlen-Weidenau.

Einzelne Weidenarten, die sonst meist nur als Gebüsche auftreten, zeigen in der schattigen Erlen-Weidenau in ihrem Wachstum ein anderes Verhalten als gewöhnlich. Salix incana, S. caprea, S. daphnoides geben durch rasches Höhenwachstum



Jüngste Kies-Aufschüttung	Durch Anschwemmung sich erhöhende Stufe. Calamagrotis Pseudophragmites.	Weidenau, jüngerer Teil (in der Mitte: ein Myricaria germ.)	Schotterfläche ohne Sanddecke. Hippophaë	Weidenau, älterer Teil.	Röhricht

—> Richtung der Strömung. M. S. W. = mittlerer Sommer-, M. H. W. = mittlerer Hochwasserstand.

<····· Richtung des Fortschreitens der Besiedelung, resp. der Ausbreitung der Weidenau.

Kies. Sand. Humus.

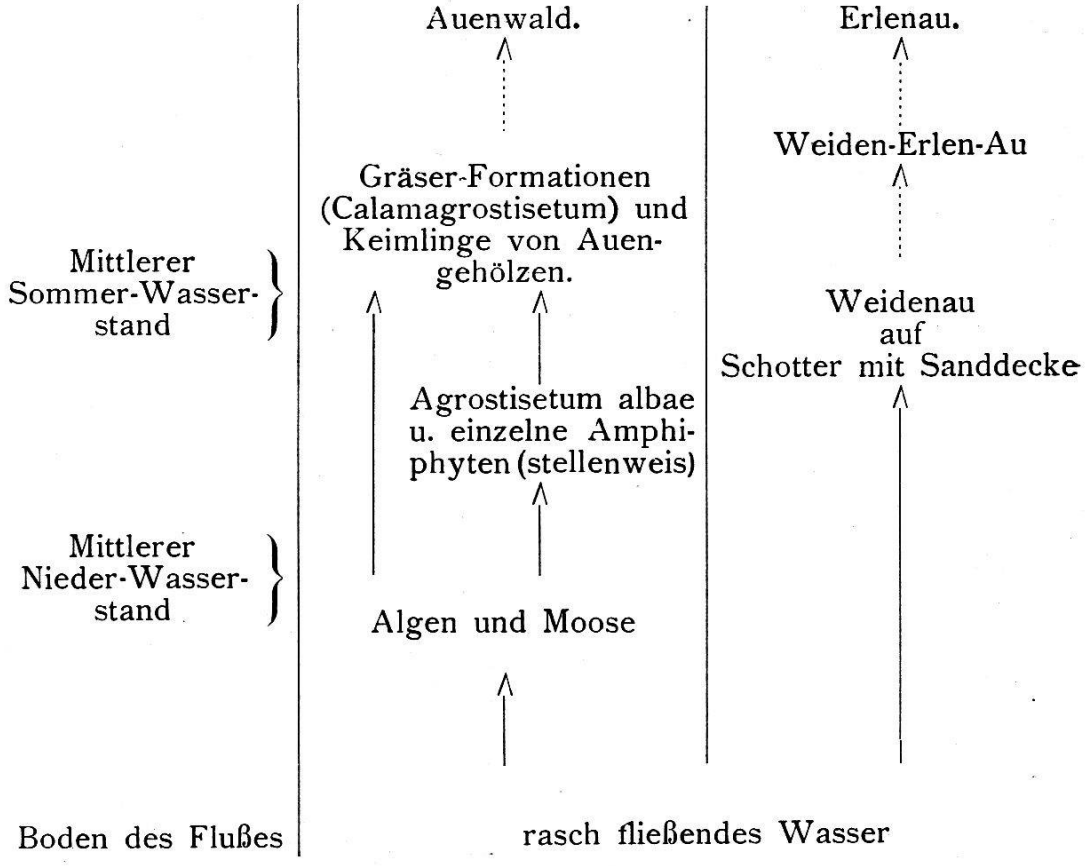
Fig. 36. Die häufigste Besiedelungsart bei Aarinseln (Längsprofil, überhöht).

ihre Strauchform auf, um eine allfällige Lücke im Laubdach des Oberholzes auszufüllen. Ist dabei die Krone auch noch so spärlich, so genießt die Pflanze dadurch doch das volle Licht und fristet derart ihr Dasein.

Aus diesem Kampf zwischen den wichtigsten Vertretern der Auengehölze müßte an solchen Stellen schließlich eine Erlenau hervorgehen, die leider infolge der Einpflanzungen an der Aare nur in seltenen Fällen so entstanden sein mag.[22] Fast überall ist eben eine natürliche Sukzession durch menschliche Eingriffe zerstört, und nur die jüngsten Alluvionen und das Verhalten der Gehölze nach einem Kahlschlag geben sichere Anhaltspunkte für die Art und Weise der natürlichen Sukzession.

Übersicht der oben beschriebenen Sukzessionen.

(Erläuterung dazu Seite 145.)



[22] Besonders interessant für diese Vorgänge sind die Studien von Skarmann, J. A. O. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salixformation an den Ufern des Klarelfs. Bot. Zentr.-Bl. 1887. Der Verfasser hat z. B. Salix triandra an vielen Stellen am Rande von Inseln und Holmen gesehen, im Innern dagegen war sie von Alnus incana verdrängt worden.

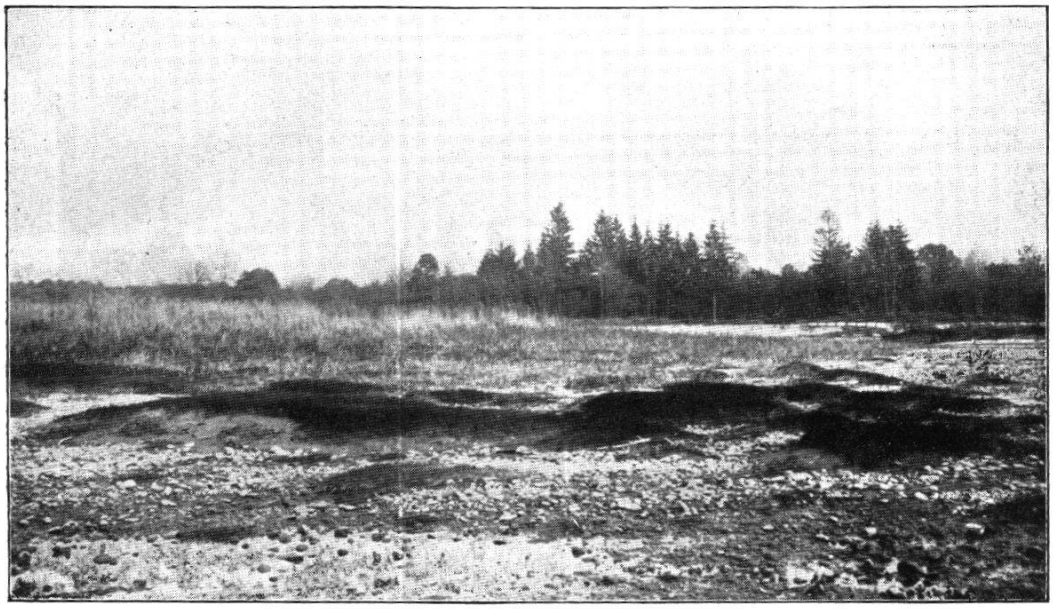


Fig. 37. Agrostis alba als Pionier am oberen Ende einer Insel bei Kirchberg dünenartige Sandhügel bildend.
Phot. R. Siegrist, Herbst 1912.

Fig. 38. Dichtes Bündel von Stelzenwurzeln einer Baum-Weide von Schinznach-Bad.
Phot. R. Siegrist, Herbst 1912.

Fig. 39. Verlandung eines Tümpels im Kugelfangschachen bei Aarau durch die steife Segge (Carex elata).
Phot. W. Hunziker.

Erläuterung:

——> topographische Sukzession[23]. Als solche werden nur diejenigen betrachtet, bei denen notwendig eine topographische Veränderung stattfinden muß, damit eine neue Formation entsteht.

·····> biotische Sukzession. Es ist dabei zur Entstehung einer Folgeformation keine topographische Veränderung nötig, wobei aber nicht ausgeschlossen ist, daß gleichzeitig solche Veränderungen stattfinden. Jedoch dürfen diese auf die betreffende biotische Sukzession keinen Einfluß haben.[24]

Anhang.

Die Entstehung des Bruch- und Auenwaldes auf dem Verlandungsbestand.[25]

„Große Rohr- und Schilfbestände ragen aus dem Wasser empor. Vom flachen Ufer aus dringen kräftige, oft mehr als ein Meter breite Horste der steifen Segge in dem seichten Wasser verlandend vor. Jahr um Jahr sterben die oberirdischen Triebe dieser Pflanzen ab und sinken auf den Grund des Wassers. Auch kleine Zuflüsse und Überschwemmungen bewirken durch Mitführen von Sand und Schlamm ein Heben des Grundes, so daß von Jahr zu Jahr der Tümpel seichter wird. Die vom Lande her eindringenden Pflanzen fassen immer festeren Fuß, Schilf, Binsen und Wasserpflanzen immer mehr verdrängend. So werden namentlich die großen Seggenhorste jetzt eine zeitlang Alleinherrscher, wo ehemals ein tiefer Tümpel war. (Abb. 25 zeigt einen ehemaligen Tümpel in diesem Verlandungsstadium.)

Dieses Stadium der Verlandung bietet den Sträuchern und Bäumen des Auenwaldes die erste Gelegenheit auf dem kaum

---

[23] Über die Definition der Cyclen von Vegetations-Assoziationen siehe Cowles — The Causes of Vegetative Cycles. Bot. Gazette March 1911. Auch Crampton, M. B. 1911 S. 20.

[24] Solche Sukzessionen treffen wir unten: z. B. Hippophaëtum ·····> Pinetum, Hippophaëtum ·····> Übergangsassoziation, Pinetum ·····> Übergangsformation. Es gibt aber auch Beispiele gemischter, d. h. biotisch-topographischer Sukzession, so die Verlandung an Gießen und am Hauptfluß, da zeitweise starke Sedimentation von Sand und Schlamm stattfindet. Ihres lokalen Auftretens wegen sehe ich aber von einer solchen Einteilung ab.

[25] R. S. (Siegrist) — Eine Entstehungsart des Auenwaldes. Der praktische Forstwirt für die Schweiz. 48. Jahrg., April 1912 S. 72—75.

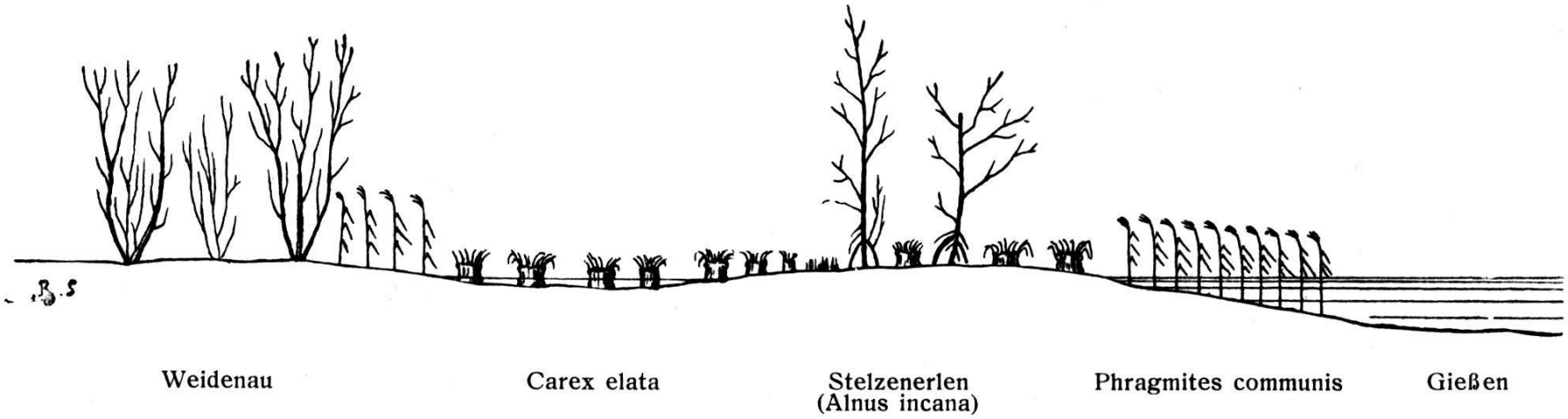


Fig. 40. Anfänge einer Erlenau auf dem Verlandungsbestand. Kugelfangschachen bei Aarau.

dem Wasser abgerungenen Gebiete festen Fuß zu fassen. Günstige Stellen für Erlenkeimlinge finden sich auf den mäßig feuchten Seggenhorsten, die, an ihrem Umfange sich immer weiter ausbreitend, von innen heraus nach und nach absterben und guten Humus bilden.

Wieder fallen abgestorbene, oberirdische Pflanzenteile auf den Boden, eine neue Humusdecke bildend. Ablagerungen bei Überschwemmungen bewirken, daß die noch gebliebenen Vertiefungen zwischen den „Seggenböschen" ausgefüllt und dadurch der Boden über den normalen Wasserstand gehoben wird. In diesem Zustand ist auch der übrige Boden jetzt fähig, Samen aller Auenwaldgehölze: Erlen, Weiden etc. keimen zu lassen (Fig. 40). Der Segge jedoch, dieser Sumpfpflanze und einstigem Eroberer sind die Tage des Lebens gezählt. Der Boden enthält für sie nicht mehr das nötige Maß von Feuchtigkeit, ihre Triebe werden immer schwächlicher und spärlicher, neue, an diese Feuchtigkeitsverhältnisse angepaßte Pflanzen gedeihen fröhlich auf ihren Leichen. (Siehe Hintergrund der Abb. 39.)

Rasch wachsen die jungen Holzpflanzen auf, dank dem Lichte und der Feuchtigkeit des Bodens. Kräuter und Stauden gesellen sich dazwischen. Meistens sind es aber nicht die späteren typischen Auenwaldkräuter, sondern mehr lichtliebende, rasch sich ausbreitende Körbchenblütler, so namentlich die Goldrute" (Solidago serotina).

Diese Entwicklung des Auenwaldes ist aber sehr selten und unvollständig zu beobachten. Meistens sind nur die Anfangs- und Abschlußstadien derselben deutlich sichtbar, während ein natürlicher Fortgang dieser interessanten Entstehung auch hier durch den Eingriff des Menschen zerstört wird. Als den verderblichsten darunter nenne ich das Streuemähen, bei dem jährlich der junge Holzaufwuchs solcher Übergangsstadien vernichtet wird.

Eine ähnliche Entstehungsart des Erlenbruches beschreibt H. Paul,[26] der für die Bildung dieser Pflanzengesellschaft zwei Möglichkeiten annimmt:

---

[26] Paul, H. — Die Schwarzerlenbestände des südlichen Chiemseemoores. Stuttgart 1907. S. 68.

1. wahrscheinlich ist sie ursprünglich auf versumpftem Mineralboden aufgewachsen, ehe noch eine Moorschicht vorhanden war.

2. ist aber auch möglich, daß teilweise der Ausbildung des Bruches ein Arundinetum oder Magnocaricetum vorausging.

Auch Graebner[27] schildert eine der letzteren entsprechende Entwicklung des Erlenbruches auf den durch Gewässerverlandung entstandenen Moorflächen.

In jüngster Zeit wird von Marietta Pallis[28] unter den Pflanzengesellschaften der Flußtäler von Ost-Norfolk eine ähnliche Waldbildung, diejenige des „swamp carr" beschrieben. Dieser „Sumpfwald" erscheint auf Verlandungsbeständen.

Sein ursprünglich nasser, schwankender Moorboden wird zuletzt fest und nähert sich infolge Abnahme seines Wassergehalts demjenigen des Niedermoorwaldes (fen carr). Mit dieser Verminderung der Bodennässe weist die Zusammensetzung der Vegetation dieser beiden Waldtypen immer größere Ähnlichkeit auf, so daß aus beiden Waldarten schließlich *eine* Abschlußformation hervorgeht, der „ultimate carr".

Oft kommt der „swamp carr" mit einem benachbarten Caricetum (Carex paniculata und C. riparia) vergesellschaftet vor. Ob der Wald im Seggenbestand entsteht, oder ob die Entwicklung dieser beiden Formationen eine gleichzeitige ist, konnte an jenen Stellen bis jetzt noch nicht ermittelt werden. Sicher scheint dagegen zu sein, daß der „swamp carr" in Verlandungsbeständen von Phragmites und Typha sich nicht bildet.

Vergleichshalber mag hier die Liste der Pflanzen im „swamp carr" angebracht sein:

Alnus rotundifolia d[29]. Salix cinerea a. Carex acutiformis a. Carex paniculata a. Lastrea Thelypteris a.

Aus den übrigen Listen[30] geht hervor, daß — namentlich im „ultimate carr" — im Dominieren von Alnus, dem gänz-

---

[27] Graebner, P. — Die Pflanzenwelt Deutschlands. Lehrbuch der Formationsbiologie. Leipzig 1909. S. 240 ff.

[28] In Tansley l. c. S. 236—245.

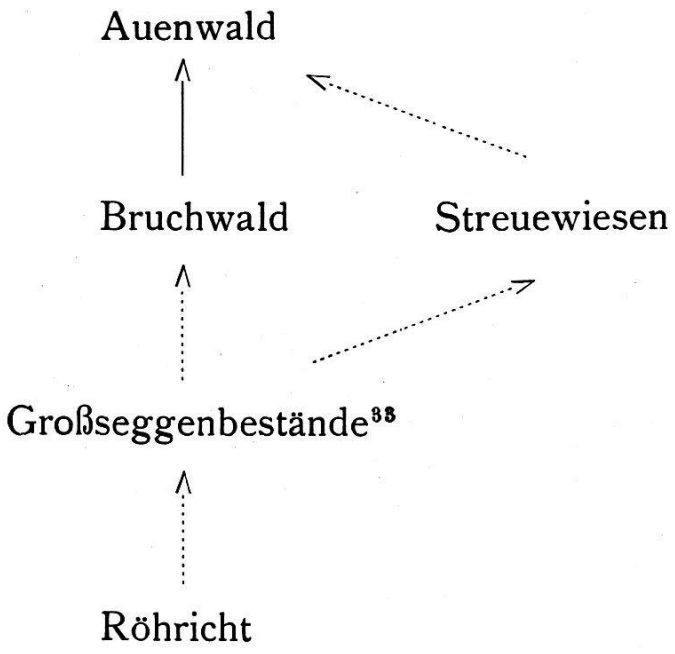
[29] d = dominant.
a = abundant.

[30] Tansley, l. c. S. 240.

lichen Fehlen der Buche und der Nadelhölzer, ferner in der Zusammensetzung des Niederwuchses einige Ähnlichkeit mit dem Bruch- und Auenwald besteht. Was aber die Entstehung anbetrifft, so kann eine Analogie zum „fen carr" (Niedermoorwald) in unseren Auenwaldgebieten an der Aare nicht nachgewiesen werden.[31] Es kommt nach der Verlandung vieler Gießen und Altwässer infolge des regelmäßigen Streuemähens nicht zur Bildung eines Waldes, trotzdem Erlen- und Weidenkeimlinge sich zahlreich im Sumpf einfinden. Dagegen findet vom Rand anstoßender Auengehölze aus, da dort vielfach nicht sauber bis dicht an die Gebüsche gemäht wird, langsames Vorrücken des Auenwaldes auf die Sumpfwiese statt.

Zusammenfassung:

Übersicht des genetischen Zusammenhangs des Auenwaldes mit dem Verlandungsbestand.[32]



Legende: Siehe S. 145.

---

[31] Über ähnliche Laubholzbestände, z. T. auch ihre Entstehung siehe Früh und Schröter l. c. S. 218—220 Nr. 9—28, S. 225 4 *a*, S. 372—375.

[32] Über Genesis der Verlandungsbestände siehe Früh und Schröter S. 16, 68 und 69.

[33] Magnocaricetum nach Schröter und Kirchner l. c. S. 77.

d) (a) **Das Ufer über dem mittleren Hochwasserstand.**

(Oben beschriebene Pflanzengesellschaften dieser Stufe: Auenwald, Übergang zum mesophytischen Mischwald, Schotterflächen ohne Sanddecke, Sanddorn- und Föhrenbestand.)

Bei Kiesbänken, um die es sich hier handelt, kann

1. durch ein starkes Hochwasser der Rücken derselben mit neuen Ablagerungen bedeckt und dadurch erhöht worden sein; oder

2. fand durch wiederholte Hochwasser eine allmähliche Erhöhung statt, durch Sedimentation in dem oben besprochenen Calamagrostidetum Pseudophragmitis und im jungen Auenwald; oder

3. ist die Vertikalerosion so weit fortgeschritten, daß die Uferstufe zwischen dem Sommerwasserstand und Hochwasserstand nunmehr über den mittleren Hochwasserstand zu liegen kommt.

In jedem dieser Fälle ist der Boden infolge geringerer Nässe und selteneren Überschwemmungen zur Aufnahme neuer Arten tauglich. Während von den unter *c)* angeführten mehrere zurückbleiben, so vor allem Phragmites communis und Phalaris arundinacea sind Calamagrostis Epigeios und Pseudophragmites seltener und brauchen länger, bis ein geschlossener Rasen gebildet ist. Samen von Weiden finden hier im feuchten Sand immer noch genügend günstige Keimungsbedingungen. Auch die Tamariske, teils angeschwemmt, teils aus Samen emporgewachsen, wächst stellenweise auf dieser Höhe über dem Wasser. Dazu gesellt sich meist auf dem höchsten, *kiesigen* Rücken der Kiesbank ein buntes Gemisch von Xerophyten und Hygrophyten, wie es Seite 114 beschrieben wurde, ebenso eine Anzahl der bei jener Uferstufe angeführten Arten.

Die Besiedelung durch diese Arten geht meist nur langsam vor sich und ist stark von Zufälligkeiten abhängig, so daß kaum zwei Kiesbänke dieser Stufe mit ähnlichem Pflanzenwuchs zu finden sind. Bei diesen Zufällen spielt das Hochwasser eine Hauptrolle. Tritt ein solches zur Zeit der Heuernte ein, so können ganze Büschel gemähten Grases an Weiden angelagert werden. Viele Samen keimen, so daß ge-

legentlich an jener Stelle im folgenden Jahr eine kleine Wiese von Dactylis, Anthoxanthum, Phleum, Holcus etc. entsteht. Einzelne dieser Komponenten vermögen sich am Gebüschrand zu behaupten und bilden so den Anfang zu einem ganz gewöhnlichen Gebüsch-Niederwuchs.

Zu anderen Zeiten führt das Wasser eine Menge Samen von Rumex acetosa und R. obtusifolius mit. Dabei scheint aber nach meinen bisherigen Beobachtungen langer Wasseraufenthalt ihre Keimfähigkeit sehr herabzusetzen, daher wohl die seltene Anwesenheit dieser beiden Arten.

Im ganzen scheinen nur wenige Pflanzen ihre Existenz einem durch das Wasser angeschwemmten Samen verdanken zu haben; viel wichtiger ist die Anschwemmung ganzer Pflanzen. Solche blühen bisweilen am neuen Standort, mit den Wurzeln oft nur lose im Wasser stehend und tragen Früchte (Barbarea vulgaris, Sinapis arvensis, Scrophularia nodosa, Reseda lutea, Gnaphalium uliginosum).

Der Hauptfaktor für die Samenverbreitung ist auch hier der Wind. Tussilago Farfara ist stellenweise häufig, ebenso ± alle in Formation 7 erwähnten Arten mit Windverbreitung.

α) Die Herkunft der Auenwälder auf dieser Stufe.

1. Die meisten sind auf der nächstunteren Stufe entstanden, bei der sich infolge der topographischen Veränderungen — Tiefereinschneiden des Flusses — die Wassermarken gesenkt haben, so daß diese Stufe mit ihren Auenwäldern *über* den Hochwasserstand zu liegen kommt.

Stellenweise verändern sich die Vegetationsbedingungen für den Auenwald infolge Sinkens des Grundwasserspiegels. Selbst Alnus incana kann dürr werden und eingehen. Es wird dadurch eine topographische Sukzession eingeleitet: Im Auenwald zeigen sich Übergänge zum mesophytischen Mischwald.

2. Der Auenwald kann auch auf dieser Stufe sich direkt neu bilden, *vorausgesetzt, daß die Schotterbank eine genügend mächtige Sandbedeckung trägt.*[34] Auf nackten Schotterplätzen ohne Sanddecke dagegen kann der Auenwald nicht direkt

---

[34] Nach meinen Beobachtungen *mindestens* 1—2 dm.

entstehen, sondern stellt sich erst spät im Laufe sehr langsam fortschreitender biotischer Sukzession ein. (Siehe unten!)

β) Die Besiedelung der verhältnismäßig trockenen, nackten Schotterbänke ohne Sanddecke.

Diese Plätze, die stellenweise, besonders zwischen Aarberg und Lyß, auch bei Dotzigen Flächen von vielen Aren einnehmen, stehen in ihrem steppen- bis wüstenähnlichen Aussehen in auffälligem Gegensatz zu der, oft auf gleicher Terrasse stehenden, üppigen Auenvegetation.

Die Seite 120 aufgeführte Besiedelung durch Tortella inclinata und die offene Pflanzendecke von Kräutern und Stauden vermag den Kiesboden nur langsam und fast unmerklich an Humus zu bereichern.

Diese nackten Schotterterrassen bieten eine Anzahl interessanter Beispiele biotischer Sukzessionen, eine Aufeinanderfolge von Pflanzengesellschaften, die in ihrer Ökologie von einander grundverschieden sind, indem, wie wir unten sehen werden, sowohl die offene Kräuter- und Staudenvegetation als auch Sanddorn- und Föhrenbestände nur Übergangsformationen zum Auenwald oder zum mesophytischen Mischwald sind.

αα) Das Vordringen des Auenwaldes auf den Schotterbänken.

Trotzdem auch am Rande solch nackter Kiesplätze gar keine oder eine nur wenige cm mächtige Humusschicht sich hat bilden können, vermag ein angrenzender Auenwald langsam Schritt für Schritt auch in diesem Gebiet vorzudringen. Das Unterholz des Auenwaldes ist am Rande infolge vollen Lichtgenusses gewöhnlich sehr gut entwickelt und bedeckt und beschattet dadurch oft ein mehr als 2 m breites Band der Kiesfläche derart, daß eine Anzahl Schattenpflanzen der Erlenau oder Erlen-Weidenau über den Rand ihres eigentlichen Bereiches heraustreten. Es bildet sich also eine Art „Vorholz" im Sinne Becks,[35] in welchem sich hauptsächlich *Quercus robur*, Crataegus, Prunus spinosa, Berberis vulgaris, Ligustrum

[35] Beck, 1884 l. c. S. 14.

vulgare, Cornus sanguinea einfinden, die oft vollständig mit Clematis Vitalba, weniger stark mit Humulus Lupulus überhangen sind. Einige frühere Besiedler des nackten Kieses bilden mit Gewächsen des Auenwaldniederwuchses einen vorübergehenden Gebüschniederwuchs. Aegopodium Podagraria, Solidago serotina, Milium effusum, Melica nutans, Molinia coerulea treten unter diesem „Vorholz" als Pioniere auf. Durch die ganze Vorholzvegetation wird der Boden infolge Humusbildung für anspruchsvollere Holzarten vorbereitet. Keimlinge der Gehölze, es sind vorwiegend Erlen, auch Eichen, finden hier günstigere Wuchsorte als auf der oberflächlich trockenen nackten Kiesfläche. Durch ihr Emporwachsen ist die Waldgrenze wieder um einen Schritt vorgerückt.

Während vielerorts auf diese Art der Auenwald an Terrain gewinnt, ist es an anderen Plätzen wieder die Übergangsformation zum gemischten Laubwald, die in ähnlicher Weise vordringt. In diesem Fall ist von den Bäumen dann Quercus Robur der Pionier. Auch Fichten stellen sich ein und Föhren.

ββ) Kampf des Auenwaldes gegen Sanddornbestände.[36]

Auch diese so verschiedenen Pflanzengesellschaften finden sich nicht selten auf gleicher Uferstufe nebeneinander. Beide breiten sich aus, so lange sie Platz finden, anfänglich der Auenwald an Stellen mit genügend mächtiger Sanddecke, der Sanddorn meistens auf kiesigen Plätzen.

Infolge seiner sehr starken Wurzelbrutbildung dehnt sich der Hippophaëbestand bedeutend viel rascher aus als der Auenwald. Auch Alnus incana mag hie und da durch Wurzelbrut sich vermehren, aber ich selbst beobachtete hier überall nur aus Samen aufgewachsene Erlen. Überdies braucht der Auenwald einen vorbereiteten, d. h. an Humus bereicherten Boden, auf dem er vorzudringen vermag, während der Sanddorn mit dem kahlen Schotter Vorlieb nimmt, auf dem er keine Konkurrenten findet. Alles das sind Bedingungen, die eine

[36] Die schönsten Beispiele, die mir den Einblick in diese Sukzession gewährten, finden sich zwischen Aarberg und Meienried, einige auch zwischen Thun und Uttigen.

rasche Ausbreitung des Sanddorns, eine langsame des Auenwaldes zur Folge haben.

Sobald die beiden Bestände zusammenstossen, beginnt an der Grenze ein harter Kampf. Ein Fortkommen des Sanddornes im Auenwald ist unmöglich, denn er ist eine ausgesprochene Lichtpflanze. Alle die eindringenden Pflänzchen gehen in kürzester Zeit zugrunde, während junge Erlen, sogar vereinzelte Weiden im Sanddorngesträuch aufkommen können. Schon darin zeigt sich die Überlegenheit der Erlen-Weidenau und das Vordringen derselben. Am deutlichsten aber ist der Kampf am Rand der Formationen, wenn größere Hippophaë-Sträucher mit einigen Erlen zusammenstossen. An dieser Kampfzone ist der Rand der Erlenau grün und gesund, während der darangrenzende Rand des Hippophaëbestandes dürr ist. Wachsen die beiden Arten nebeneinander auf, so wird der Sanddorn teilweise durch die Erlen beschattet und zeigt viel mehr dürre Zweige als im gewöhnlichen. Er streckt sich infolge der Beschattung, so daß am Rand von Erlenbeständen gelegentlich wahre Sanddornbäumchen von einer Höhe bis zu 5 m zu sehen sind! Aber auch diese werden schließlich überflügelt und sind nach Jahren als dürre Gebilde im Inneren des Auenwaldes zu finden. (Fig. 41.)

Somit steht auch hier wieder Alnus incana im Wettbewerb am gesichertsten da. Vom Erlenbruch[37] bis hinauf zur oberflächlich trockenen, nackten Kiesstufe oder zum Hippophaëbestand gewinnt sie, bei ungestörtem Fortgang der Entwicklung der betreffenden Pflanzengesellschaft, im Kampf zwischen den Arten den Sieg. Im Zusammenhang damit steht die Tatsache, daß Erlenauen sowohl gegen Pflanzengesellschaften höherer wie niederer Uferstufen den Kampf aufnehmen und ihn *innerhalb gewisser Grenzen* gewinnen. Sie bilden daher den natürlichen Abschluß mehrerer *biotischer* Sukzessionen, während die *topographische* Sukzession in unserem Klima im mesophytischen Mischwald ihren Abschluß findet.[38]

Wo sich in einem an den Sanddornbestand grenzenden Auenwald Übergänge zum mesophytischen Mischwald bemerk-

---

[37] Über das Auftreten von Auengehölzen auf kleinen Bodenerhöhungen im Bruchwald siehe S. 65.

[38] Siehe Tabelle 6.

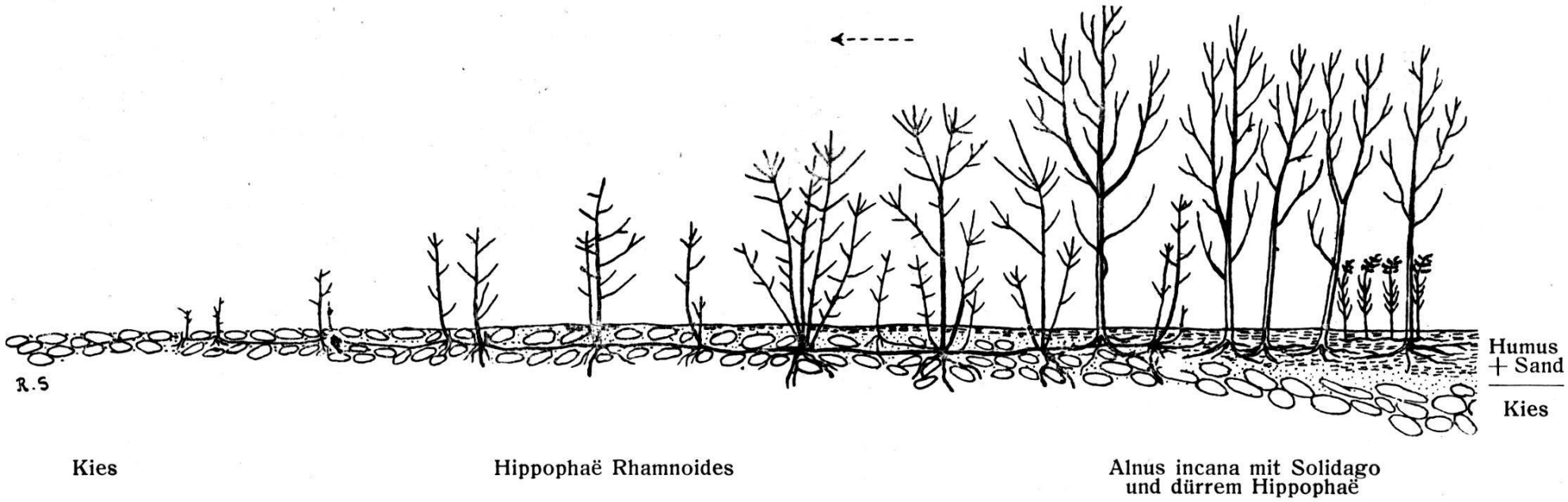


Fig. 41. Vorrücken der Erlenau gegen den Sanddornbestand, der den nackten Kiesboden durch Humusbildung bereichert und ihn für später eintreffende Pflanzengesellschaften vorbereitet. Alte Aare bei Dotzigen.

bar machen, sind es hauptsächlich Eichen, die erfolgreich das Sanddorngebüsch besiedeln, während Erlen mehr zurückbleiben. So können in der Hippophaë-Formation älterer, höher gelegener Uferstufen mit tiefem Grundwasserstand[39] direkt die Anfänge zum mesophytischen Mischwald sich gründen. Bei dieser Sukzession wird somit der Auenwald übersprungen. (Siehe Tab. 6.)

γγ) Die Verdrängung des Sanddornbestandes durch den Föhrenwald.

Ein anderer Pionier auf der nackten Schotterbank, fast ebenso anspruchslos wie der Sanddorn, ist Pinus silvestris. Sie ist der einzige Baum, der auf den steinigen Kiesterrassen ohne Sand- und Humusdecke aufzukommen vermag und dadurch auch ihrerseits den Boden an Humus bereichert. Während an solchen Stellen kultivierte Weiden (es sind meistens Salix incana und daphnoides) schlechten Wuchs zeigen und vielfach eingehen, zeigen Föhren meist gutes Wachstum. Kiesrücken mit 2—10 cm mächtiger, sandvermischter Humusdecke weisen Föhren auf mit 25—40 cm langen Jahrestrieben. Vom 5.—20. Altersjahr sind die Jahrringe durchschnittlich 0,5 cm breit.

Die natürliche Besiedelung durch Föhren geht aber sehr langsam vor sich, trotzdem sich bald unter ihrem Schutze spärliches Unterholz und Niederwuchs einstellt.[40] Dennoch werden auch in dem sich allmählich schließenden Föhrenbestand anwesende Sanddorngebüsche infolge der Beschattung verdrängt, so daß solche sich nur noch am lichten Rand des Pinetums zu halten vermögen.[41] Nur äußerst selten[42] findet

---

[39] Es hält schwer genaue Messungen zu machen. Als Anhaltspunkt mag die Angabe dienen, daß ich am 12. Oktober 1912 — der Flußwasserstand war damals zwischen mittlerem Jahreswasser- und mittlerem Winterwasserstand — in der Nähe von Bußwil diese Sukzession auf einer Stufe von 1,9 m Höhe über dem Grundwasserstand beobachtete. An anderen Stellen wieder, ebenfalls im Gebiet der alten Aare fand bei einem damaligen Grundwasserstand von — 1,4 m noch ein Vordringen des Auenwaldes statt.

[40] Siehe S. 126.

[41] Solch vereinzelte Relikte finden sich z. B. an wenigen Stellen im Aargau, wo der Sanddorn früher viel häufiger war (Biberstein, Auenstein).

[42] Zwischen Kirchberg und Biberstein, Sommer 1912.

man mitten im geschlossenen Föhrenwald eine Schattenform des sonst sehr lichtbedürftigen Hippophaë als Relikt einer früheren Formation: Im Vergleich zu Sträuchern an lichten Plätzen zeigt die Schattenform mehr gestreckten Wuchs, ist fast dornenlos, die Blätter erreichen bis doppelte Größe, sind freudig-grün und oberseits nur an der Blattbasis wenig oder gar nicht schülferig.

Dieses Beispiel zeigt, *wie absolut notwendig es ist, beim Studium der Pflanzengesellschaft auch auf ihre Genesis nach Möglichkeit einzutreten.* Eine Pflanzenliste eines Föhrenbestandes, in der z. B. auch Hippophaë, Molinia, Calamagrostis Epigeios, Sedum, Helianthemum, Euphorbia cyparissias figurieren, bietet, auch wenn die Arten noch so gut nach ihrer Ökologie gruppiert sind, *ein unverständliches, zufälliges Gemisch, wenn nicht durch die genaue Kenntnis der Sukzession die Ursache der Anwesenheit vieler Arten angegeben werden kann.* Ebenso ist die mathematische Angabe der Frequenz für die Charakterisierung einer Pflanzengesellschaft nur von bleibendem Wert, wenn diese stabil geworden ist oder dann, wenn von Zeit zu Zeit bei einer Sukzession genaue floristische Aufnahmen gemacht werden.

δδ) Das Vordringen der Übergangsformation gegen den Föhrenwald.

Ein Vorrücken des typischen Auenwaldes gegen das Pinetum konnte ich nirgends mit Sicherheit beobachten. Die Zeit für die Entstehung eines Föhrenwäldchens auf kiesiger Stufe dauert meist so lange, daß inzwischen, infolge topographischer Veränderungen im benachbarten Auenwald schon der Übergang zum gemischten Laubwald eingeleitet ist.

Ein üppiges „Vorholz", ähnlich wie es S. 152 geschildert wurde, rückt gegen den lichten Föhrenbestand vor. Auf der Kiesbank mit 30—40 cm mächtiger, sandgemischter Humusdecke steht schönes Oberholz aus Eichen, Fichten und vereinzelten Föhren bei einem Grundwasserstand von —2,4 m (am 5. X 1912[43]). Sehr schöne alte Fichten finden sich auf

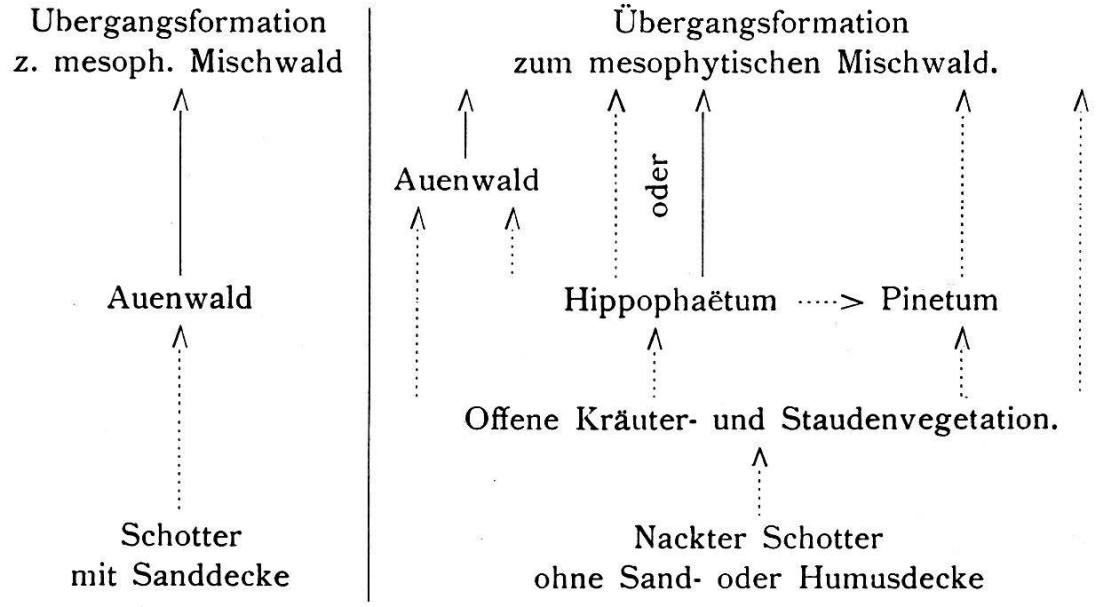
[43] Wöschnau b. Aarau. Vermutlich ist dies noch nicht der niedrigste Stand.

der gleichen Terrasse, wo die Sand- u. Humusschicht zirka 60 cm beträgt. Gipfeldürr, zum Teil ganz dürr sind zirka 25-jährige Fichten, wo der Schotter nur von < 20 cm Humus bedeckt wird. Föhren dagegen sind auch bei 6—20 cm Sand- und Humusdecke gesund und zeigen schönes Wachstum.

Kaum ist der Boden ein wenig verbessert, tritt selbst am äußersten Rand des Vorholzes Quercus Robur auf, wenn sie auch zum Teil infolge noch zu wenig tiefgründiger Sand- und Humusschicht nicht zu einem Baum sich auszubilden vermag. Junge Föhren im Vorholz stehen infolge der Beschattung ab. Den Föhren bleibt nur noch übrig, als Krüppelformen, begleitet von Berberis, Juniperus und zwerghaften Eichen die letzten wüsten Plätze der Kiesbank in Beschlag zu nehmen, um auch dort nach Vorbereitung des Bodens unter der Beschattung anspruchsvoller Arten ihr Feld zu Gunsten dieser räumen zu müssen.[44]

Zusammenfassung:

Übersicht der Sukzessionen auf dem Ufer über dem mittleren Hochwasserstand.



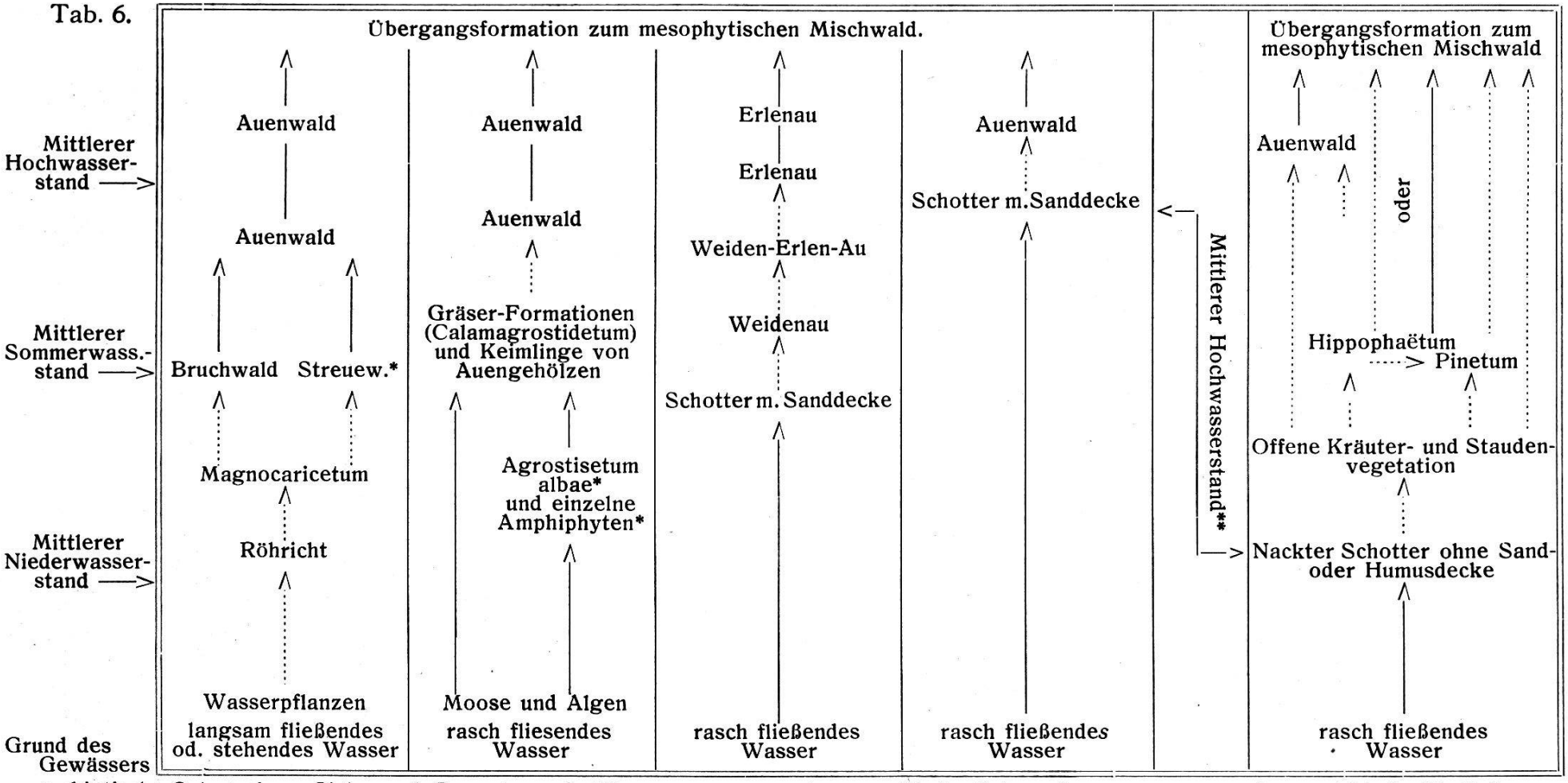
Legende: Siehe S. 145. Beachte dabei für obige Übersicht besonders die Erläuterung zu „biotische Sukzession".

---

[44] Siehe auch Brockmann-Jerosch — Die natürlichen Wälder der Schweiz. Zürich 1910. S. 207.

Die wichtigsten genetischen Beziehungen der Auenwälder an der Aare zu den übrigen natürlichen Pflanzengesellschaften des Aaretals. (Tabelle der Sukzessionen.)

Tab. 6.



·····> biotische Sukzession. Siehe auch Bemerkung S. 145. —> topographische Sukzession. —— topographische Veränderung, die aber keine Sukzession zur Folge hat.

* Vorkommen auf einzelne Lokalitäten beschränkt.

** Mit Rücksicht auf die räumliche Anordnung mußte die mittlere Hochwassermarke nach unten verschoben werden. Man hat sich also „Nackter Schotter ohne Sand etc." auf der gleichen Höhe vorzustellen wie „Schotter mit Sanddecke" in der Kolonne links davon.

εε) Übergang des Auenwaldes in den mesophytischen Mischwald.

Besonders bemerkenswerte Beobachtungen über die einzelnen Phasen dieser topographischen Sukzession liegen nicht vor. Der Wechsel zeigt sich in einer Änderung der Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft, wie aus der Beschreibung der Übergangsformation Seite 109 ff. ersehen werden kann.