Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1921)

Artikel: Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen : ein Beitrag zur Kenntnis der Bediedlungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden

Autor: Frey, E.

Kapitel: 7: Sukzessionen auf Fels

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319289

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: 16.07.2025

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

diese oder jene Art soziologisch vielleicht anders gewertet werden muss. Ebensosehr aber bin ich durch meine Arbeit davon überzeugt, dass das Beiseitelassen der niedern Kryptogamen für die Phytosoziologie ein bedeutender Mangel ist.

2. Zum Teil aus dem eben erwähnten Grunde, zum Teil auch aus andern Gründen, bin ich in der Abgrenzung, Aufteilung und Gruppierung der Gesellschaften zu etwas andern Resultaten gekommen als einige der im Literaturverzeichnis erwähnten schweizerischen Forscher. Man kann, wie mir scheint, die Phytosoziologie von zwei Gesichtspunkten aus betreiben:

a) Das Studium der Assoziationen ist Selbstzweck. Man sucht für ein grosses Gebiet, z. B. die ganze Alpenkette, Vereine abzugrenzen und diesen die regionalen Fazies, die Modifikationen und Subassoziationen der Teilgebiete einzuordnen. Man kann sogar Vereine, die in einem Teilgebiet selbständig zu sein scheinen, zusammenfassen, um ein möglichst klares Bild vom Verein selbst und eine möglichst generelle Uebersicht über das ganze Gebiet zu bekommen. Um diesem Ziel zu folgen, braucht es weite Kenntnisse über grosse Gebiete.

b) Das Studium der Assoziationen ist Mittel zum Zweck. Der Zweck ist die möglichst getreue, anschauliche Darstellung der Vegetation eines Teilgebietes. Dies verlangt eine Abgrenzung der Vereine nach dem vorhandenen Material, es führt zur Aufspaltung. Dem Verfasser war es mehr um das letztere Ziel zu tun, und er war auch zum Teil dazu gezwungen, diesen Gesichtspunkt voranzustellen, weil es ihm leider nie vergönnt war, grössere Studienreisen zu machen.

7. Kapitel. Sukzessionen auf Fels.

I. Physikalische und chemische Auflösung.

Sie unterstützen einander und bedingen die Verwitterung des Gesteins. Wetter (77) beschreibt in seiner Arbeit, wie die physikalische Auflösung der Gneise und Granite vor sich geht. In unserm Gebiet sind die Verhältnisse gleich wie im Gotthardgebiet, so dass ich auf Wetters Darstellung verweise. Immerhin muss gesagt sein, dass es natürlich für die Felsspaltenbesiedler einerlei ist, ob eine Felsspalte durch Verwerfung, Absonderung oder Spaltenfrost entstanden ist; vielmehr kommen für die Pflanzen in Betracht: Breite, Tiefe, Verteilung, Exposition, Erd- und Humusgehalt der Spalten.

Es besteht ein grosser Unterschied zwischen der Verwitterungsweise des Bankgranits (Protogin) und der mit metamorphen Sedimenten durchsetzten Sericitschiefer der Parazonen. Letztere, sowie die ihnen meist benachbarten Glimmer- und Hornblendeschiefer blättern leicht auf und zerfallen leichter in eine feine Erde. Die vielen Spalten geben den Besiedlern reichliche Gelegenheit zur Ansiedlung, und so kommt es, dass sich die Vegetationsdecke auf den Schiefern viel rascher schliesst als auf dem Bankgranit und den dickbankigen Gneisen des Erstfelder- und des Protoginmassives. Die anfängliche Beschaffenheit der Felsoberfläche hat auf die weitere **physikalische Verwitterung** grossen Einfluss. Die absolut glatt geschliffenen Rundhöcker und Wannen trotzen der Absonderung und dem Spaltenfrost viel länger als die schon vom Gletscherdruck zermürbten, vorspringenden Rippen und Ecken. Das lässt sich z. B. schön auf der Passhöhe der Grimsel westlich vom Totensee beobachten, wo der in Mulden und auf flachen Höckern glatt gehobelte Fels einen kompakten Gneis oder Granit vortäuscht, während 2—5 m weiter weg das genau gleiche Gestein eine jäh vorspringende Rippe bildet und sich als ein in dünnen Lamellen aufblätternden Schiefer zu erkennen gibt. So kann sich ein und dasselbe Gestein, auf kurze Strecken wechselnd, infolge der ungleich wirkenden physikalischen Verwitterung gegenüber der Besiedlung durch Pflanzen sehr verschieden verhalten.

Die chemische Auflösung ist noch mehr von der anfänglichen Oberflächenbeschaffenheit abhängig, da sie ja das Gestein nur oberflächlich angreifen kann, während die Kräfte der thermischen Schwankungen in die Tiefe des Gesteins zu wirken vermögen. Viele Schliffe im Haslital, so am « Gelmer-Kragen », am « Nollen » und den gegenüberliegendenden Wänden von Pkt. 2094 fühlen sich mit der Hand ebenso glatt an wie die Felsschliffe, die vor wenigen Jahren vom Unteraargletscher freigelassen wurden. Solche glattpolierten Flächen liegen meist so, dass sie nur die direkten Niederschläge empfangen. Wo aber Sickerwasserstreifen durch die Vegetation oder auch nur durch die rostige Farbe angedeutet sind, ist der Fels rauh angewittert, der, nach der Lage zu schliessen, anfänglich genau so glatt poliert sein musste, wie die jetzt noch ganz glatten benachbarten Partien. Besonders rauh angewittert sind die Gletscherschliffe dort, wo aus der Vegetation lange nach dem Niedergehen der Niederschläge Wasser heraussickert, während sie umgekehrt auch dort noch vollständig glatt sind, wo Bächlein mit frischem, kühlem Wasser darüber wegfliessen.

Bekanntlich ist die chemische Verwitterung bedingt durch die hydrolysierende Tätigkeit des Wassers, die in erster Linie von der Temperatur abhängt (Dissoziationsgrad).

Während der Zeit, da in den Höhen Niederschläge fallen, ist die Temperatur meistens niedrig; unter der Schneedecke ist die hydrolysierende Wirkung gleich Null. Die Zeit, die verstreicht, bis der Regen abgelaufen und der Fels trocken ist, ist eine kurze; die Hydrolyse ist ausserordentlich gering, praktisch ebenfalls = 0. Wo aber das Wasser nach Verlauf der Niederschläge aus der Vegetation langsam absickert, hat es Zeit, sich auf der von der Sonne kräftig beschienenen Felsfläche zu erwärmen, ja es ist schon im Boden, der die Vegetation trägt, erwärmt worden. Ich mass in Sphagnum- und Trichophoretum-Siedlungen in der Sonnigen Aar bei Sonnenschein oft Temperaturen des Wassers zwischen 20 und 30° bei nur etwa 10—15° Lufttemperatur. Dieses Sickerwasser hat eine kräftige hydrolysierende Wirkung. Wo ein Vegetationskomplex eine Zeitlang einen Schliff besiedelt hatte und aus irgend einem Grunde (Grundlawine, Steinschlag, Unterwaschung) abrutschte, kommt die Felsfläche gänzlich ausgebleicht und sehr rauh angewittert zum Vorschein. Diese Erscheinung erklärt sich folgendermassen: Während Säuren die hydrolysierende Wirkung des Wassers nur in geringem Masse beschleunigen, haben die Humusstoffe einen umso kräftigeren Einfluss (vergl. Ramann, 65, p. 25 und p. 27—33). Nach Ramann wird z. B. Kieselsäure in Gegenwart humoser Stoffe in erheblichem Masse gelöst. In Abwässern von Torfmooren fand man bis 40% SiO_2 im Abdampfrückstand.

Diese die chemische Auflösung beschleunigenden Stoffe wirken also wohl auch noch, wenn das Wasser aus den Vegetationskomplexen über die freie Felsfläche abfliesst. Daher die rauhe Beschaffenheit der Sickerwasserstreifen auf sonst glatten Schliffen.

Die drei Hauptkonstituenten von Granit und Gneis sind bekanntlich chemisch sehr ungleich schwer löslich. Am längsten trotzt der Quarz der hydrolysierenden Wirkung des Wassers, weshalb er in grossen Knauern aus der angewitterten Felsfläche hervorragt. Wenn dann die Feldspat- und Glimmerkristalle sowie die akzessorischen Gesteinskonstituenten um einen solchen Quarzknauer herum wegerodiert sind, fällt auch dieser heraus und lässt eine Vertiefung zurück, in der die chemische Auflösung neue Angriffsgelegenheiten findet.

Eine Hauptaufgabe wird nun sein, zu untersuchen, in welchem Masse die Organismen, vor allem die Pflanzen, die Verwitterung

des Gesteins beeinflussen. Um dies zu tun, müssen wir uns Rechenschaft geben über die Faktoren, die auf die Felsvegetation einwirken und über die Möglichkeiten, unter denen sich diese Faktoren zur Bildung von Felsstandorten kombinieren können.

II. Klassifikation der Felsstandorte.

(Vgl. Sernander, 73, p. 807 und Häyren, 40, p. 7.)

Als Faktoren, welche die Felsstandorte charakterisieren, kommen in Betracht:

1. Lichtmenge.
2. Exposition.
3. Neigung.
4. Bewässerung.
5. Durch die Umgebung bedingte Verhältnisse.
6. Oberflächenbeschaffenheit, Grad der Verwitterung, Verteilung der Felsspalten und Form derselben.
7. Art des Gesteins.

Diese Faktoren sind zum Teil voneinander abhängig, und zudem sind durch sie noch weitere sekundär bedingt, die in der folgenden Einteilung berücksichtigt werden sollen. In dieser Klassifizierung finden die Felsstandorte nur insofern Berücksichtigung, als sie den Ausgangspunkt für absolut primäre Anfangsvereine bilden. Von Folgevereinen besiedelte Standorte sind biotischen Faktoren unterworfen, und würde man diese biotisch veränderten Standorte mit einbeziehen, so verlöre die Einteilung an Uebersicht und Wert; an letzterem deshalb, weil man genetisch-dynamisch ungleichwertige Standorte vergleichen würde. Um die Standorte zu charakterisieren, sollen auch die sie in typischen Fällen besiedelnden Assoziationen oder Arten genannt werden.

A. Felsflächen.

(Vergleiche Figur 6, folgende Seite).

I. Zenitflächen [1]). Sie empfangen reichliches Licht, sind stark windexponiert, werden im Winter leicht schneefrei; die Niederschläge fliessen sofort ab.

1. Montan-subalpine Stufe: Bestände von *Parmelia conspersa* resp. *Parm. encausta.*

2. Alpin-nivale Stufe: *Gyrophora cylindrica-Ass.*

---

[1]) Sernander nennt sie «Topflächen», dieser Ausdruck liegt uns etwas fern.

II. Neigungsflächen[1]. Absolut wagrechte Felsflächen sind selten, meist nur von sehr geringer Ausdehnung und fallen dann unter I. Die Neigung der Neigungsflächen beträgt etwa 5–75°. Exposition, Neigung und Verhältnisse der Umgebung sind Hauptfaktoren.

1. Freiliegende südexponierte und wenig steile nördl. exponierte Neigungsflächen. Empfangen auch noch reichliches Licht, nur direkte Niederschläge; im Winter häufiger schneebedeckt als I.
   a) Montan-subalpine Stufe: *Aspicilia cinerea-Ass.*
   b) Alpin-nivale » : *Biatorella testudinea-Ass.*
2. Steile nördlich exponierte Neigungsflächen; wenig Licht, nur direkte Niederschläge.
   a) Montan-subalpine Stufe: *Pertusaria corallina-Ass.*
   b) Alpin-subnivale » : *Biatorella cinerea-Ass.*

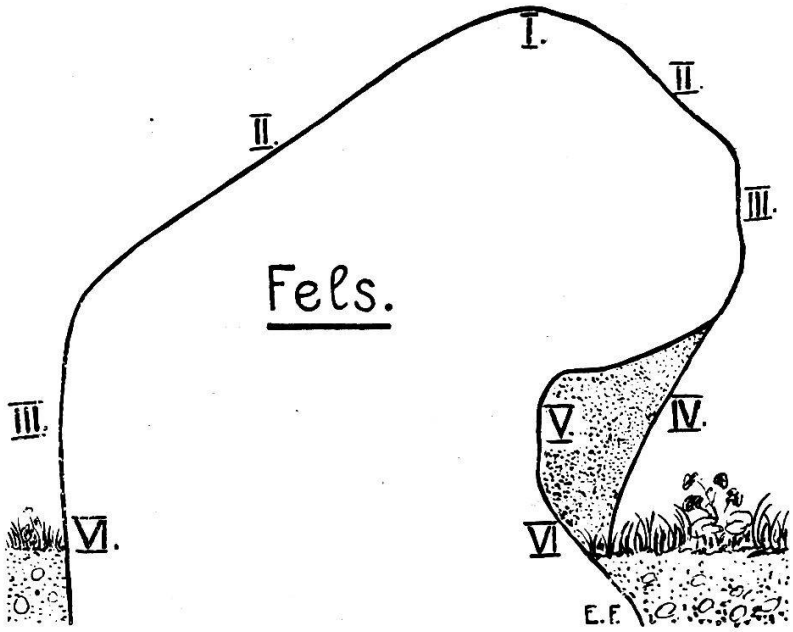


Fig. 6.

3. Aus höher liegender Vegetation sickert Wasser herunter.
   a) Nur zeitweise (Rhodoretum- und Nardetumstufe).
      aa) Vorzugsweise in Südexp.: *Ephebe lanata-Ass.*
      bb) » in Nordexp.: *Andreaea petrophila-Ass.*
   b) Beständig, in N- und S- Exp.: *Gloeocapsa-Scytonema- und Stigonemaarten.* In der Rhodoretum- und Nardetumstufe sind *hydrophile Moose* häufig, so *viele Scapanien, Marsupella sphacelata und Gymnomitrum alpinum.*
4. Ständig von sauerstoffreichem Wasser überspült, Nadelwald- bis Nardetumstufe: *Jonaspis suaveolens-Ass.*

---

[1]) Sernander nennt sie «Zenitflächen»; ich ziehe es vor, diese Bezeichnung für seine «Topflächen» zu verwenden.

III. Stirnflächen, 75—90° Neigung.

1. Südlich exponiert, beständig trocken; wie II 1, wenig Feuchtigkeit, immer schneefrei: *Flechten und Moose nur sehr spärlich, letztere nur an sehr rauh angewitterten Felsen.*
2. Nördlich exponiert, meist mässig bis ziemlich feucht; ähnlich wie II 2.
3. Südlich exponiert, oft berieselt.
   a) Montan-subalpine Stufe: *Gloeocapsa-Decke,* seltener: *Anflüge der Vegetation wie unter II 3.*
   b) Nardetumstufe: *Gloeocapsa-Decke, Aspicilia ceracea.*
4. Nördlich exponiert, oft berieselt; Rhodoretum- und Nardetumstufe: *Gymnomitrium concinnatum.*
5. Wie II 4.

III. Ueberhängende Flächen. Mehr als 90° Neigung, wenig Licht, meist trocken.

1. Feucht, weil eine Moosdecke das Wasser von oben ansaugt und auf der Fläche verteilt. Subalpine Stufe: *Eurhynchium Swartzii Philonotis alpicola, Blindia acuta, Pterygophyllum lucens u. a. Deckenmoose.*
2. An Tropfstellen, subalpin-alpine Stufe: *Gyrophora vellea, G. cirrhosa und G. hirsuta.*
3. Beständig trocken.
   a) In südlicher Exposition.
      aa) Montan-subalpine Stufe: *Rinodina oreina, Acarospora chlorophana.*
      bb) Alpin-nivale Stufe. *Acarospora chlorophana.*
   b) In nördlicher Exposition.
      aa) Montan-subalpine Stufe: *Psoroma lanuginosum, sterile, sorediöse Flechtenkrusten*
      bb) Alpine Stufe: *Sterile Flechtenkrusten, meist von Rhizocarpon geographicum.*

V. Grottenflächen. Wenige Vorkommnisse, im Gebiet nur in der subalpinen Stufe.

«Balm» im Aarboden: *Candelariella cerinella, Brachythecium trachypodium, Isopterygium pulchellum u. a.*

VI. Fussflächen. Meist von der Vegetation beschattet, im Winter lange schneebedeckt: *Flechten meist steril, mit Grünalgen bedeckt; häufig Marchantia polymorpha u. a. Marchantiaceen.*

B. Felsspalten.

Sie sind auf alle 6 Kategorien der Felsflächen verteilt. Doch ist es für die Spaltenpflanzen oft weniger wichtig, ob die Spalte in einer Zenit- oder einer Neigungsfläche, einer Stirn- oder einer überhängenden Fläche sich befinde. Vielmehr kommt es an auf:

1. Breite, Tiefe, Länge der Spalten.
2. Wasserführung, Humus- und Erdegehalt.
3. Exposition, Lichtmenge.

In mehr als 1—2 cm breiten Spalten siedeln sich schon alle möglichen Wiesenpflanzen an. Das wasserundurchlässige Silikatgestein schafft nicht die ausgeprägten Felsspaltenstandorte, wie man sie auf dem wasserdurchlässigen Kalkgestein findet.

I. Felsspalten in Zenit-, Neigungs- und Stirnflächen.

1. Immer etwas feucht, montan-nivale Stufe: *Primula hirsuta.*
2. Zeitweise etwas trocken.
   a) Montan-subalpine Stufe: *Asplenium septentrionale, Saxifraga Cotyledon.*
   b) Alpin-subnivale Stufe (-nivale Stufe): *Androsace multiflora.*

II. Felsspalten in überhängenden- und Grottenflächen.

1. Südexponierte überhängende Flächen.
   a) Zeitweise trocken; wie I 2.
   b) Stets feucht; montan-alpine Stufe: *Polypodium vulgare.*
2. Nordexponierte überhängende Flächen und Grottenflächen (in der Nadelwald- und Rhodoretumstufe): *Polypodium vulgare, Rhabdoweisia denticulata.*

III. Felsspalten in Fussflächen: *Eindringlinge der angrenzenden Schutt- und Wiesenflora.*

C. Felsvertiefungen.

Es kommen nur solche in Zenit- und Neigungsflächen in Betracht. Meist sind sie mit Detritus angefüllt. Ist diese Anfüllung eine beträchtliche, so dass Wiesenpflanzen sich einfinden, dann ist der Standort zu den Schuttstandorten zu rechnen.

I. Kleine Vertiefungen.

1. Trocken; montan-alpine Stufe: *Polytrichum piliferum, Sempervivum montanum, S. arachnoideum.*
2. Feucht; so in A II 3 a: *Pinguicula vulg. leptoceras.*

II. Grössere Vertiefungen; Mulden, Rundhöckerwannen; meist (zeitweise bis beständig) mit Wasser gefüllt: *Vegetationslos oder mit Diatomeen weniger häufig mit Chlorophyceen bedeckt.*

III. Die Pioniere der Felsvegetation.

Was die Pionierarbeit der Salpeterbakterien und Algen anbetrifft, so verweise ich hauptsächlich auf Schroeter (72, p. 558 und 560) und die dort zitierte Literatur. Aus dem oben gesagten (p. 93, Mitte) geht hervor, dass die durch die Assimilationstätigkeit der Algen freiwerdende Kohlensäure die hydrolysierende Wirkung des Wassers im Silikatfels nicht wesentlich beschleunigt. Während Bakterien und Algen jedenfalls nur in den Felsspalten eine wesentliche Pionierarbeit leisten, kommt den Flechten auf dem kompakten Fels sicherlich die grösste Bedeutung zu. Es ist wenig wahrscheinlich, dass Algen den Silikatfels in der Weise wie den Kalkfels anzufressen vermögen (Bachmann, 11).

Die Pionierarbeit der Flechten.

Zunächst sollen die Ergebnisse der wertvollen Untersuchungen von Bachmann (4—12) kurz zusammengefasst werden, da sie für unsere Besiedlungsfragen fundamentale Bedeutung haben.

Glimmer wird in der Richtung der grössten Spaltbarkeit chemisch aufgelöst und durch Dickenwachstum des Flechtenplectenchyms mechanisch aufgeblättert. Zudem vermögen die Hyphen die Glimmerblättchen zu durchwachsen. Zuletzt zerfällt der Glimmer in ein weisses, toniges Pulver (Kaolin?). Hyphen von Pertusaria corallina dringen bis 4 mm tief ein, wenn die Glimmerblättchen senkrecht zur Gesteinsoberfläche liegen; liegen diese parallel zur Oberfläche, so dringen die Hyphen noch tiefer in die Glimmerkristalle ein. Sind die Glimmerblättchen von benachbarten Orthoklas- oder Quarzkristallen zum Teil überdeckt, so werden nur die freiliegenden Teile des Glimmerkristalls angegriffen.

Feldspat trotzt den Angriffen der Flechten somit länger. Ein Aetzen konnte Bachmann nicht beobachten. Doch wird er ziemlich rasch «kaolinisiert». (Es wäre interessant, das Verhalten saurer und basischer Feldspäte zu vergleichen. D. Verfasser).

Quarz scheint unangreifbar zu sein. Die Quarzflächen sind auch unter ganz alten Flechtenthalli nicht korrodiert. Indem sich die Thalli den Unebenheiten der Quarzoberfläche dicht anschmiegen und ihre «Rhizoiden» die vorhandenen Haarspalten aufs beste ausnützen, finden sie Halt und auch Feuchtigkeit genug. Stahlecker [1]) glaubte für Rhizocarpon coniopsoideum Hepp nachgewiesen zu haben, dass die Hyphen den Quarz anätzen. Nach Bachmanns Feststellungen sind diese Versuchsergebnisse sehr zweifelhaft.

Salomon (68) erwähnt die Ergebnisse Stahleckers, ohne die Arbeit Bachmanns zu kennen. Es ist ja wohl möglich, dass auch unter dem Einfluss der Flechtenhumusstoffe eine beschleunigte Hydrolyse von Quarz stattfindet (vergl. das auf p. 93 Gesagte).

Ueber die vielen Einzelheiten, die Bachmann in bezug auf den Bau des Thallus der Silikatflechten, insbesondere der endolithischen Thallusteile festgestellt hat, müssen wir hier hinweggehen. Es soll nur erwähnt werden, dass auch die torulösen Hyphen der Silikatflechten ölhaltige Sphaeroidzellen besitzen, wie sie nach Fünfstück [2]) nur den Kalkflechten zukommen sollten. Während Fünfstück durch Versuche nachgewiesen zu haben glaubt, dass das Oel nur im Thallus der Kalkflechten sich vorfindet als ein Exkret, das nur mit Hilfe der Kohlensäure des kohlensauren Kalkes gebildet werden kann,

---

[1]) Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten. Inaug. Diss. Stuttgart 1905.

[2]) Beiträge zur wiss. Botanik Bd. I, p. 157 und ff., p. 316 ff.

hielt es Zukal[1]) für einen Reservestoff, der als Assimilationsprodukt von den Gonidien an den Flechtenpilz abgegeben wird. Das Vorkommen von Oel in den Silikatflechten lässt Fünfstücks Annahme nur zum Teil richtig erscheinen. Vielleicht spielt doch in gewissen Fällen das Oel eine Rolle, wie Zukal es vermutete.

Bachmann hat für seine Untersuchungen möglichst grobkörnige Granite u. a. ähnliche Silikatgesteine verwertet. Die Gesteine unseres Gebietes lassen im allgemeinen solche Detailbeobachtungen nicht zu. Dennoch konnte ich an vereinzelten Stellen Material sammeln, an dem die Wirkung der Flechten auf die einzelnen Gesteinskonstituenten studiert werden konnte.

So fand ich vor einer ausgebeuteten Kristallhöhle im Sommerloch (Grimselstrasse zwischen Rätrichsboden und Spitallamm) grosse Quarzkristalle und Blöcke von unregelmässigen Formen, aber zum Teil mit glatten, gut erhaltenen Kristallflächen. Sie waren besiedelt mit Krustenflechten, vor allem mit den allgegenwärtigen Arten: Lecanora polytropa, Rhizocarpon geographicum, Rh. badioatrum und Rh. lavatum, sowie von Rh. polycarpum. Beim Zerschlagen zeigten sie sich zum Teil von feinen Haarspalten durchsetzt, in welche die Hyphen bis 2, in einigen Fällen bis 3 cm tief eingedrungen waren. Unter dem Mikroskop erwiesen sie sich als torulöse, dunkelgrünblaue, bis fast farblose Hyphen, spärlich begleitet von Cystococcusgonidien. Die Hyphenplatten waren in der Tiefe ein-, nach oben mehrschichtig. Die Hyphen massen 3–4 μ, die kugeligen Zellen des paraplectenchymatischen Gewebes 5—9 μ im Durchmesser. Die Bilder stimmen zum Teil mit den von Bachmann seiner Arbeit von 1904 (8, Fig. 1, 4, 9, 10) beigegebenen Figuren überein.

Die Verwitterung des Feldspats (über «Kaolinisierung» siehe Ramann, 58, p. 30—33) unter dem Einfluss der Flechtenbedeckung konnte ich an vielen Handstücken feststellen. Am besten lässt sie sich an überhängenden Felsen beobachten, wo das feine weisse Gesteinspulver («Kaolin»), das sich durch Zersetzung der Feldspäte gebildet hat, nicht weggespült werden kann. Auch ich konnte auf Glimmer und Felpspat, besonders unter den Thalli der Pertusuaria corallina, eine tief ins Gestein (3—4 mm) hineinwirkende «Koalinisierung» feststellen. Die weisse Schicht verläuft parallel zur Gesteinsoberfläche, so weit der Thallus sich erstreckt, und ist sehr deutlich abgegrenzt. Doch zeigen auch andere Flechten, so Rhizo-

[1]) Botan. Zeitung Nr. 45. 1886.

carpon alpicola, Lecidea sp. div., Lecanora sordida u. a. die gleiche Fähigkeit, in dieser Art das Gestein anzugreifen. Am schönsten lässt sich die Erscheinung an den Feldspatschiefern verfolgen, ferner an den grossen Feldspatkristallen des Augengneises.

Unter der weissen Zone beobachtet man sehr oft eine rostbraune Zone. Herr Dr. E. Truninger, Chemiker der schweiz. agrikulturchem. Anstalt Liebefeld, der die Freundlichkeit hatte, einige solcher Gesteinsproben zu untersuchen, resümiert folgendermassen:

«Meiner Ansicht nach handelt es sich bei der Bildung der weissen Gesteinsrinde unmittelbar unter der Flechtenbedeckung um einen Verwitterungsprozess, der mit der Bleicherde-Ortstein-Bildung bei unsern Böden zu vergleichen ist.

Durch die atmosphärischen Wässer in Verbindung mit der Lebenstätigkeit der Flechten werden die in der obersten Gesteinsschicht vorhandenen Basen, hauptsächlich der Kalk und die Alkalien, ausgelaugt. Mit dem Verschwinden dieser Basen bleibt der aus den abgestorbenen Flechten hervorgegangene Humus ungesättigt; er nimmt infolgedessen den Charakter von Rohhumus an, das heisst, er wird sauer. Die sauren Humusstoffe wirken nun einesteils zersetzend auf die Gesteinsunterlage ein, andernteils bewahren sie als sog. «Schutzkolloide» die aus dem Gestein kolloid in Lösung gegangenen Bestandteile vor Ausflockung durch die noch vorhandenen geringen Elektrolytmengen. Auf diese Weise gehen dem verwitternden Gestein auch die färbenden Bestandteile, das Eisen und Mangan, verloren. Das Gestein bleicht infolgedessen aus, und es bleibt als Hauptbestandteil dieser Bleichzone nur mehr eine wasserhaltige Aluminiumkieselsäure von wechselnder Zusammensetzung zurück, die meist noch geringe Reste verschiedener adsorptiv festgehaltener Basen enthält.

Die kolloid gelösten Stoffe dringen durch kapillare Anziehung tiefer in das Gestein ein, bis sie in einer Zone, in der die Auslaugung der Basen noch nicht so weit fortgeschritten ist, als rotbraun gefärbte Masse wiederum ausgeflockt werden (Ortsteinzone).»

Am grossblättrigen Glimmer, wie er in den Muscovit-Biotitschiefern im Schönbühlgrätli und der Kammegg (Haslital) zu finden ist, beobachtete ich mehrmals die Aufblätterung, verursacht durch das Dickenwachstum der Flechten.

Doch auch der Protogin, selbst die extrem sauren Aplite und Quarzporphyre widerstehen der Pionierarbeit der Flechten nicht. Immerhin sind gewisse Vorbedingungen notwendig. Um möglichst jungfräuliche Felsoberflächen untersuchen zu können, wählte ich die jüngst vom Unteraargletscher, Rhonegletscher und Bächligletscher freigelassenen Felsschliffe. Am Unteraargletscher steht ein typischer Protogin an. Da sich der Gletscher stets sehr regelmässig zurückzog, lässt sich das Alter der freigewordenen Fläche ziemlich gut abschätzen. Die Felsflächen, welche vor weniger als etwa

10 Jahren frei wurden, sind noch unbesiedelt. Dagegen sind die abgerundeten Kanten der Felsen, die seit mehr als 10—20 Jahren vom Gletscher befreit sind, von Aspicilia mastrucata, Rhizocarpon geographicum und von Lecideen aus der promiscens-auriculata-Gruppe besiedelt. Die Thalli der ersten zwei Flechten erreichen kaum 1 cm im Durchmesser. Die genannten Lecideen haben die für den Flechtensystematiker unangenehme Eigenschaft, dass sie wie ihre Verwandten meist einen schlecht oder gar nicht ausgebildeten epilithischen Thallus haben. Die kleinen, schwarzen Apothecien sitzen in Reihen den Fugen und Haarspalten entlang zwischen den Quarz-, Feldspat- und Glimmerkristallen. Der Thallus windet sich zwischen den gesteinsbildenden Kristallen hindurch und bildet zwischen den obersten Kristallen Hyphenlagen, die 0,2 mm Dicke erreichen können, so dass die Kristalle nur noch lose aufsitzen. Im Innern des Gesteins sind die Plectenchymlagen auch nur noch einschichtig, also nur noch wenige μ dick. Mit einer Nadel oder Messerspitze lassen sich die einzelnen Quarz- und Feldspatkristalle lösen, die vom Druck des Dickenwachstums gelockert wurden. Der zerspritzte Glimmer des Protogins ist in ein weisses Pulver umgewandelt, das amorphe Verwitterungsprodukt der verschiedenen Silikate. Dieses wird von den Flechtenhyphen zusammengehalten, so dass das Gemenge, wenn man es wegzupft und auf den Objektträger bringt, eine flockige Masse bildet, die erst beim Schütteln die nur wenige μ grossen Tonteilchen im Wasser freilässt. Es ist das gleiche Verwitterungsprodukt, das oben schon erwähnt wurde und auch von Bachmann beschrieben wird.

Die Zermürbung des Gesteins durch den Gletscherdruck ermöglicht diese Besiedlung an den Kanten, während die glatten Schliffe im ganzen Bereich des Rückzugs seit den 50er Jahren (vergl. die Kartenskizze Fig. 3, p. 22) noch absolut rein von jeglicher Vegetation sind. Mit einer 10fachen Lupe lässt sich an Ort und Stelle schon feststellen, dass unbedingt die Flechte einen grossen Anteil an der Verwitterung dieser abgerundeten Kanten hat, indem nämlich die einzelnen Gesteinskristalle nur dort so stark aufgelockert sind, wo die Flechten wachsen. Man muss sich wohl vorstellen, dass diese Auflockerung in erster Linie eine Folge der Spaltenfrostwirkung ist, die durch das Dasein der Flechten verstärkt wird. In den von Hyphen durchsetzten Haarspalten bleibt jedenfalls das Wasser länger haften. Jede durch Spaltenfrost bewirkte vermehrte Weitung des Risses wird von der nachwachsenden Flechte

in Anspruch genommen. So unterstützten sich Dickenwachstum und Spaltenfrostwirkung in immer verstärktem Masse. Lecidea promiscens und ihre Verwandten verhalten sich überall, wo sie vorkommen, so agressiv. Sie fallen auf frischen Gletscherschliffen so sehr ins Auge, weil sie unter allen Flechtenarten an solchen Standorten dominieren.

Weitaus die meisten andern Gesteinskrustenflechten haben die Arteigenschaft, einen mehr oder weniger zusammenhängenden Thallus zu bilden und damit die Gesteinsoberfläche zu überziehen. Sie haften möglichst innig am Gestein und senden ihre Hyphen, wo sie können, in die vorhandenen Haarspalten. Solche sind dank der ungleichen Ausdehnungskoeffizienten der einzelnen Kristalle unter sich wie auch im einzelnen Kristall nach den verschiedenen Richtungen der Kristallaxen fast überall vorhanden. Finden die zuerst saprophytisch lebenden Hyphen oder die Rhizoiden des Flechtenpilzes keine Haarspalten, so genügen, wie z. B. auf wohlausgebildeten Bergkristallen, auch Fugen, denen entlang sich die Prothallushyphen hinziehen, weil in denselben infolge verstärkter Adhäsionswirkung das Wasser etwas weniger rasch wegrollt oder verdunstet als auf der absolut glatten Kristallfläche (vergl. Bachmann 9, p. 270). Unter diesen Flechtenkrusten wird der Fels aber nicht etwa vor weiterer Abwitterung geschützt. Folgende Beobachtungen lehren uns das Gegenteil.

Auf dem «Gelmer-Kragen», diesem Musterbeispiel für glaziale Erosion, ist der Fels stellenweise noch so glatt, dass er sich mit der Hand anfühlt wie gehobeltes, gefirnisstes Holz. Stellenweise ist nun dieser so beschaffene Fels von sehr grossen, also auch sehr alten Flechtenthalli bewachsen, die in der Mitte aufbrechen, zerfallen und wiederum die nackte Felsfläche zum Vorschein kommen lassen. Diese von der nach aussen hin absterbenden Flechte freigelassene Fläche ist nun jeweilen viel rauher als die von der Flechte noch nicht überwachsene Fläche. In nebenstehender Figur 7 wurde ein solcher Fall gezeichnet. Ein alter Aspicilia cinerea-Thallus, der zudem mehrere Thalli von Rhizocarpon geographicum um- und überwachsen hat, ist in der Mitte aufgebrochen. Am innern Rand des zentrifugal wachsenden Thallus lockern sich die Thallusareolen und fallen Stück um Stück ab. Die Gesteinsoberfläche zeigt die weisslich mehlige Beschaffenheit, die die «Kaolinisierung» andeutet. Der Feldspat und der Glimmer sind ganz aufgelöst. Die ausgewachsenen, schon längere Zeit freien Partien lassen fast nur Quarz an die Oberfläche treten, und auch dieser ist, weil von kataklastischer Struktur — es handelt sich wieder um typischen Protogin — mürbe geworden.

Solche Erscheinungen, die untrüglich die auflösende Tätigkeit der Flechten beweisen, sind nicht selten, doch liegen die Verhältnisse nirgends so klar wie auf den Gletscherschliffen.

An überhängenden Felswänden kann man ferner recht häufig folgende Beobachtung machen: Gewisse Krustenflechten, so die häufige hochalpine Psora conglomerata, lassen sich mit einem Messer samt der obersten Gesteinsschicht wegschneiden, wie wenn sie auf Holz wüchsen. Natürlich ist das nur der Fall auf stark gepresstem feldspat- und glimmerreichem Gneis oder auf Sericit-, Glimmer- oder andern Schiefern. Man kann sich jeweilen leicht davon über-

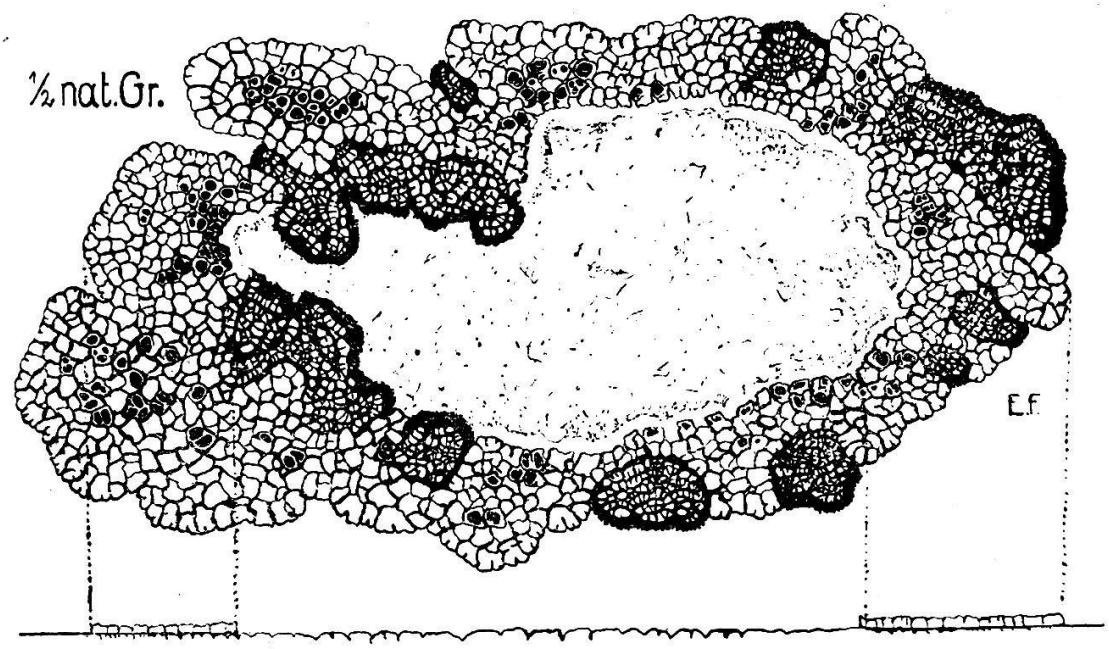


Fig. 7.

zeugen, dass das Gestein wirklich nur dort diese Beschaffenheit zeigt, wo es von der Flechte bedeckt ist. Man wird zwar einwenden, dass die Gesteinspartien so beschaffen gewesen seien, bevor sie von der Flechte besiedelt wurden, und dass die Flechte just die Stellen besiedelte, weil sie dort besser haften konnte. Das mag oft zutreffen. Wenn sich aber mitten aus einer harten Schieferfläche der Flechtenthallus samt der obersten Gesteinschicht von 2—5 mm ausschneiden lässt, so scheint mir das beweiskräftig genug zu sein.

* * *

Den Moosen kommt auf dem Fels eine etwas andere Rolle zu. Wo der Fels durch die chemische Verwitterung und durch die Arbeit der Flechten rauh genug geworden ist, so dass sich in den

Vertiefungen kleinste Detritusmengen anhäufen können, da siedeln sich die **Moose** an, zuerst in kleinen, vereinzelten Räschen, die sich oft bald, oft langsam zu grossen Rasen und Polstern schliessen und den höhern Pflanzen als Keimbett dienen.

IV. Die Erstbesiedlung der Felsflächen durch Flechten und Moose.

Was zunächst **die Verbreitungsmittel und Verbreitungsweise der Flechten** anbetrifft, so hat E. Beckmann (16) eine grundlegende Arbeit geliefert, in der auch eine Menge Literatur angegeben ist, die für uns grosse Bedeutung hat. Die Arbeit Beckmanns, deren Ergebnisse als bekannt vorausgesetzt werden müssen, wird auch von Schroeter (72, p. 560—64) erwähnt. Von den Verbreitungsmitteln der Flechten kommen bei den alpinen Krustenflechten fast nur die Sporen in Betracht. Die Soredien und Hymenialgonidien treten an Bedeutung ganz zurück. Beckmann glaubt, dass durch ausbrechende Areolen die Krustenflechten auch verbreitet werden könnten. Ich konnte, wie er, an Flechten der Placodium-Form (Caloplaca subg. Gasparrinia, Placodium, Physcia) beobachten, dass dort, wo aus einem älteren, grösseren Thallus Stücke ausbrachen, die am Fels haften gebliebenen Areolen neu auswuchsen. Es ist dies aber wohl mehr eine Regenerationserscheinung. Dass dagegen ausgebrochene Areolen von Krustenflechten, die vom Winde verfrachtet werden, irgendwo wieder zu einem neuen Thallus auswachsen, halte ich vorläufig für sehr unwahrscheinlich. Denn das Ausbrechen der Areolen ist wohl meist eine Erscheinung, die mit Altersdegeneration und sonstigen pathologischen Zuständen zusammenhängt. So reagierten z. B. die ausbrechenden, ältern Areolen der Aspicilia cinerea vom Gelmerkragen (Fig. 7) nicht mit der charakteristischen Blutrotfärbung auf Betupfen mit Kalilauge. Das Fehlen des Stoffes, der diese Reaktion bedingt, die in den jüngern, äussern Thallusteilen deutlich war, beruht sicherlich auf einem krankhaften Zustand. Oft wird das Ausbrechen der Areolen auch durch mechanische oder chemische Schädigungen hervorgerufen. Zudem ist die Möglichkeit, auf der offenen Gesteinsoberfläche einen Schlupfwinkel als Schutz gegen den Wind zu finden, für solche Bruchstücke eher noch weniger vorhanden als für die viel kleineren Sporen. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, dass ausbrechende Areolen in soredienartige keimfähige Gebilde zerfallen können. Da diese Art der Verbreitung im Freien makroskopisch nicht feststellbar ist, muss die Entscheidung dieser Frage

dem Experiment überlassen werden. Bei Strauch- und Blattflechten ist die Verbreitung durch Bruchstücke allerdings eine sehr häufige; wir werden darauf später zu reden kommen.

Damit die Asco- und Pyknosporen keimen und sich überhaupt irgendwo festsetzen können, ist es notwendig, dass ein Stück Felsoberfläche während längerer Zeit feucht bleibt.

An den vielen aus dem Fels gesprengten Galerien der Grimselstrasse zwischen Kurzentännlen und Hospiz, die in den Jahren 1891—95 gesprengt wurden, liessen sich folgende Beobachtungen machen (vergl. Abb. 7, Taf. VI.). Die meist trockenen Felsflächen sind noch vollständig kahl; höchstens dort hat sich ein kleiner Thallus von Rhizocarpon geographicum, R. badioatrum oder R. alpicola angesiedelt, wo im Fels eine Vertiefung besteht, die nicht einmal so gross zu sein braucht, dass man sie mit einer Fingerspitze decken könnte. Die Tropfstellen der Strassengalerien tragen dagegen Thalli von Gyrophora hirsuta, G. vellea und G. cirrhosa in Menge, wobei diejenigen von G. vellea bis 10 cm Durchmesser erreichen. Die Sickerwasserstreifen sind von einer schon zu $^1/_2$ bis ganz geschlossenen Flechtendecke besiedelt. Und zwar herrscht R. geographicum vor, dessen Thalli in grosser Menge vorhanden sind; die einzelnen messen aber nie mehr als 2 cm Durchmesser, meistens sind sie kleiner. Seltener sind die Thalli von R. lavatum und R. badioatrum, dagegen sind ihre Einzelindividuen bedeutend grösser, diejenigen von R. lavatum messen nicht selten bis zu 6 cm Durchmesser. (Es ist vielleicht eine Arteigenschaft von Rh. geographicum, dass es langsamer wächst, als z. B. R. lavatum). Noch grösser sind die Thalli von Lecidea platycarpa, welche häufige Flechte sich an diesen Sickerwasserstreifen auch konstant einstellt und zwar in allen Expositionen; es wurden Thalli von bis 15 cm Durchmesser festgestellt. Nicht selten finden sich auch einzelne Parmelia encausta-Thalli ein, die bis zu 8 cm Durchmesser besitzen.

Die grossen geographicum-Thalli, die man oft auf alten Felsoberflächen findet, sind wohl meistens durch Zusammenfliessen mehrerer Individuen entstanden. Auch die geographicum-Krusten der Sickerwasserstreifen machen oft den Eindruck von grösseren Thalli; bei näherem Betrachten erkennt man erst die Auflösung in die einzelnen Individuen. Je feuchter die Stellen sind, umso kleiner sind die Areolen, umso üppiger ist der Prothallus, der oft einen 2 mm breiten schwarzen Rand bildet, wodurch die Einzelindividuen deutlicher abgegrenzt erscheinen. Eine auffällige Erscheinung ist

auch, dass die Areolen von R. geographicum, sowie die Apothecien von R. lavatum eine deutliche konzentrische Anordnung zeigen, wie sie sonst als konstantes Merkmal dem R. petraeum zukommt.

Was bedeuten nun wohl alle diese Erscheinungen? Als Gonidie kommt für alle oben erwähnten Arten Cystococcus humicola Naegeli[1]) in Betracht, die jedenfalls eine allgegenwärtige Alge im Detritus und Staub der Hochgebirgsfelsen ist und bekanntlich nach längeren Trockenzeiten ihre Lebensfähigkeit bewahrt (vergl. Schröter 72, p. 526). Auf den Sickerwasserstreifen haben die Ascosporen der Flechtenpilze die beste Gelegenheit, sich anzusiedeln, wobei sie angeflogen oder herabgeschwemmt sein können. Je länger eine einzelne Stelle befeuchtet bleibt, umso besser hat die Spore Gelegenheit zu keinem. Aus dem Sickerwasser kann der junge Protothallus gelöste Stoffe entnehmen, und die Feuchtigkeit der Sickerwasserstreifen ist nicht nur schuld, dass die angeflogenen Sporen und Algenzellen besser haften bleiben, sondern auch der angeflogene Staub, der organischer oder anorganischer Natur sein kann. Die Mengen der angeflogenen und der im Wasser gelösten herbeigeschwemmten Nahrung können einander ergänzen und ersetzen. Die Grössen der Gesamtmengen, die an und für sich nur sehr gering zu sein brauchen, bedingen das Wachstum der Flechten und sind in erster Linie abhängig von der Zeitdauer, während welcher das Gestein feucht ist.

Die Häufigkeit, mit der Rhizocarpon geographicum als Erstbesiedler überall auftritt, ist wohl zum grössten Teil dadurch begründet, dass besonders dem R. geographicum-Pilz die Fähigkeit innewohnt, lange ohne die Gonidie leben zu können[2]). Man findet oft 2—3 mm grosse, fein dendritisch verzweigte, schwarze Protothallus-Individuen mitten in den R. geographicum-Kolonien, die zweifellos auch zu Rhizocarpon geographicum gehören. Zudem sei als auffallende Tatsache erwähnt, dass gerade diese Flechte ihre Apothecien neben den Areolen anlegt. Auf den Sickerwasserstreifen-Exemplaren sitzen sie oft ganz isoliert auf dem Prothallus (in diesem Fall ist der Prothallus wohl identisch mit dem Protothallus), so dass man sie auch mit einer 10fachen Lupe leicht übersieht.

---

[1]) Sehr wahrscheinlich stellt Cystococcus humicola Naegeli eine Sammelart dar, die durch Kulturversuche jedenfalls eine starke Aufspaltung erfahren wird.

[2]) Dies trifft auch für die anderen Rhizocarpeen zu. Für die Gattung Rhizocarpon darf man wohl mit Sicherheit annehmen, dass die Thalli auf dem Wege der Synthese entstehen.

Je trockener der Fels, umso langsamer geht die Besiedlung der kompakten Oberfläche vor sich. Auch am Rhonegletscher kann man die Beobachtung machen, dass die glatten, trockenen Felsflächen des ganzen Rückzugsgebietes der letzten 6 Jahrzehnte vollständig kahl sind.

Die Zenit- und trockenen Neigungsflächen der Riegel, die die Seitentäler und die vielen Kare und Becken des Tales abriegeln, sind zum Teil auf grosse Strecken ganz nackt, obschon die Atmosphärilien schon seit Jahrtausenden auf sie herunterfallen. Man muss sich aber wohl vor Augen halten, dass nicht die Unangreifbarkeit des Gesteins schuld ist an der Kahlheit, sondern der Mangel an Ansiedlungsmöglichkeiten. Kann sich irgendwo in einer kleinen Unebenheit der Felsschliffe ein junger Thallus bilden, so wächst er über seinen «Keimplatz» hinaus, greift Jahrzehnt um Jahrzehnt einige m/m im Umkreis weiter, und wenn es der Zufall will, dass nach und nach alle irgendwo vorhandenen Keimplätze von einem jungen Flechtenthallus besiedelt werden, so kann, besonders wenn durch Absonderung der anfänglich glatte Schliff rauher geworden ist und neue Keimplätze geschaffen worden sind, auch die trockene Felsoberfläche sich mit einer ziemlich geschlossenen Flechtendecke überziehen.

Wenn schon als Pioniere die Rhizocarpeen, vor allem R. geographicum und R. alpicola, sowie in der montan-subalpinen Stufe R. badioatrum und einige andere Krustenflechten dominieren, so stellen sich sehr früh auch gewisse Blatt- und Strauchflechten ein; so vor allem Gyrophoraarten, Cetraria tristis, Alectoria lanata u. a.

Einige konkrete Kombinationen von nebeneinander vorkommenden Siedlungen mögen als Beispiele dienen, um zu zeigen, wie man sich **die Bildung von Flechten- Moosvereinen auf kompaktem Silikatfels** denken kann. Alle diese Beispiele sind aus der Rhodoretum- und Nardetumstufe gewählt, die Beispiele vom Aarboden gehören zur Nadelwaldstufe.

Gelmer-Kragen: Dieser Standort ist schon oft erwähnt worden (Abb. 4, Taf. IV). Der typische Protogin, der auf dem ganzen Riegel ansteht, ist glazial sehr ungleich bearbeitet, die vorspringenden Höcker sind mehr geschürft, der Fels meist rauher als in den ausgeschliffenen Mulden, mit Ausnahme derjenigen Mulden, die sich durch langsamen Wasserabfluss auszeichnen.

Die Zenitflächen sind fast alle ziemlich rauh, zum Teil infolge

Abschürfung durch den Gletscher, zum Teil wohl auch infolge Absonderung; sie sind besiedelt mit:

2 Rhizocarpon geographicum	1 Gyrophora cylindrica
1 » alpicola	1 » polyphylla
1 » badioatrum	1 » cirrhosa.
1 Lecidea lapicida	1 Lecanora polytropa
1 » fumosa	1 Grimmia sessitana.
1 Biatorella testudinea	

Es ist also noch nicht zur Ausbildung eines typischen Vereins gekommen, doch ist sicher anzunehmen, dass sich im Laufe der Jahrhunderte ein Verein entwickeln wird, wie er z. B. durch die Nummer 2 der Tabelle auf p. 85 dargestellt ist. Die Rundhöcker des Gelmerkragens werden auf ihren Zenitflächen einmal den gleichen Verein tragen, wie er auf den «Bielen» auf dem «Nollen» oder auf irgend einem andern älteren Riegel ausgebildet ist, nämlich die Gyrophora cylindrica-Ass.[1]).

Die Häufigkeitszahlen deuten die geringe Dichte der Flechtendecke an. Die Gyrophoren, unter denen G. cylindrica schon jetzt vorherrscht, stehen nur ganz vereinzelt da, während sie auf den Blöcken eines nahen Bergsturzes ganz dicht stehen, obschon vielleicht diese Flächen viel jünger sind; aber es sind Bruchflächen, nicht Gletscherschliffe. Es ist allgemein im Gebiet auffallend, wie die Flechtendecke der Bergsturzblöcke eine viel dichtere und reichere ist als die des benachbarten anstehenden Gesteins, das eben überall vom Gletscher geschliffen ist. Die Armut an Arten ist wesentlich bedingt durch die chemische Natur des Protogins.

Auf den «Bielen» sind die Rundhöcker, die noch nicht vom Loiseleurietum besiedelt sind, auf ihren Zenitflächen von einem nahezu geschlossenen Cyrophoretum bedeckt, in dem auch G. proboscidea, G. hyperborea und die meisten in der Assoziationstabelle (p. 85) angeführten Arten enthalten sind.

Wenn dieser Verein im Anfang seiner Entstehung noch eine ganz lockere Vegetationsdecke darstellt, so ändert sich das Bild später wesentlich. In ältern Stadien findet man den «Rasen» der Gyrophoren so dicht, dass die von den Gyrophorathalli beschatteten Krustenflechten abzusterben beginnen. Der Kampf um das Licht, dessen die meisten Flechten so stark bedürfen, setzt ein. Doch schon vorher hat der Kampf um den vorhandenen Raum begonnen.

---

[1]) Die Assoziation möge fürderhin der Kürze wegen «Gyrophoretum» genannt werden.

Die Thalli von Rhizocarpon geographicum, R. alpicola und R. badioatrum, von Lecidea promiscens, L. tenebrosa und Lecanora polytropa werden von Aspicilia cinerea, Parmeliaarten, Cetraria Fahlunensis überwuchert, wobei die unterjochte Flechte abstirbt und ihre Zerfallprodukte dem Sieger zugute kommen.

Das gegenseitige Verhalten der Flechten beim Zusammentreffen unter sich und mit Moosen muss noch näher erörtert werden. Zu dem Zweck ist es notwendig, sich über die Lebensformen der Flechten Rechenschaft zu geben. Aus praktischen Gründen soll das gleiche auch für die Moose geschehen.

Die alten Flechtensystematiker haben die Flechten nach den Hauptlebensformen klassifiziert: Krustenflechten, Blattflechten, Strauchflechten, Gallertflechten. Für uns genügt diese Einteilung nicht.

Drude gibt in seiner « Oekologie der Pflanzen » (29) eine Uebersicht der Lebensformen der Moose und Thallophyten, an die sich die unsrige zum Teil anlehnt. Doch soll die folgende Einteilung in erster Linie auf die Verhältnisse unseres Gebiets und speziell auf die Felsvegetation zugeschnitten sein. Die Gallertflechten und endolithischen Verrucariaceen sind, weil nur auf Kalkgestein vorkommend, nicht einbezogen worden.

Lebensformen der Flechten und Moose.

1. Krustenflechten.

a) Mit nicht effiguriertem, diffusem Thallusrand: *Pertusaria-Form.* Die Prothallushyphen laufen am Rand faserig aus. Beim Zusammentreffen von Individuen derselben Art verwachsen dieselben entweder ohne einen Grenzsaum zu bilden oder aber durch einen solchen sich gegenseitig abgrenzend. Vereinzelt findet eine solche Durchwachsung auch zwischen Individuen verschiedener Art statt. Die Gattung Pertusaria zeigt dieses Verhalten am ausgesprochensten, ebenso Haematomma coccineum, Icmadophila ericetorum, Ochrolechia tartarea, O. Upsaliensis. Solche Flechten überwuchern leicht andere Flechten, sowie auch Moose, die zwei zuletzt genannten überwachsen sogar Gefässpflanzen.

b) Mit deutlich effiguriertem Thallusrand: *Testudinea-Form.* Biatorella testudinea, Rinodina oreina sind gute Beispiele. Rinodina oreina ist ein extremer Fall, der zur nächsten Gruppe überleitet. Je nach der Lebenskraft, die dem einzelnen Individuum oder der einzelnen Art innewohnt, überwachsen die Flechten einander. Ver-

wachsungen und ein gegenseitiges Aneinanderschmiegen des Thallusrandes sind Ausnahmen.

c) Mit gelapptem Thallusrand: *Placodium-Form.* Placodium saxicola ist ein typisches Beispiel; andere sind: das Subgenus Casparrinia von Caloplaca, Physcia caesia, P. stellaris, Psora demissa, P. decipiens, P. conglomerata. Diese Formen überwachsen alle mit Leichtigkeit die Formen unter a und b, werden aber auch von extrem lockerrandigen Arten der Pertusaria-Form überwuchert. Wenn sie unter sich zusammentreffen, so durchwachsen sich die Lappen. Häufig sind schöne Durchwachsungsbilder von Physcia caesia mit Caloplaca elegans.

2. Blattflechten.

a) Rand meist schmallappig, dem Substrat eng anliegend, ohne Rhizinen: *Hypogymnia-Form.* Sektion Hypogymnia der Gattung Parmelia, ferner Sektion Platysma der Gattung Cetraria. Sie vermögen die Krustenflechten zu überwachsen, können jedoch mit der Placodium-Form Verwachsungen bilden.

b) Rand meist breitlappig. Thallus mit Rhizinen auf dem Substrat haftend: *Parmelia-Form.* Hierher gehören die meisten Parmeliaarten: z. B. P. saxatilis, P. conspersa, P. caperata, P. prolixa, P. glabra; ferner Peltigera rufescens, P. canina, Lobaria linita, etc. Mit Leichtigkeit überwachsen sie alle vorhergenannten Formen; doch sind sie auch unter sich ungleichwertig. Parmelia saxatilis wird z. B. immer P. prolixa überwachsen, nie umgekehrt; ebenso wird P. glabra von P. caperata stets besiegt. Meistens überwachsen die Arten mit den breiteren Lappen diejenigen mit schmäleren.

c) Thallus mit einem ± deutlich mittelständigen Nabel am Substrat angeheftet: *Umbilicaria-Form.* Ausser sämtlichen Arten der Gattungen Gyrophora und Umbilicaria gehören hierher: Placodium chrysoleucum, Dermatocarpon rivulorum, D. miniatum u. a. Je nachdem die Vertreter dieser Form kräftig sind, vermögen sie die andern Blattflechtenformen zu überwuchern oder es tritt das Gegenteil ein. Sogar Parmelia encausta, ein Vertreter der Hypogymnia-Form, die normalerweise sehr eng am Fels haftet, überwuchert gelegentlich Gyrophoren.

d) Thallus aus kleinen Lappen bestehend, die am Rande sich aufrichten: *Solorina-Form.* Sol. crocea, S. saccata, S. bispora, Peltigera venosa, P. spuria. Auch die sterilen Cladoniathalli gewisser Arten sind hierher zu rechnen, vor allem diejenigen von C. verticillata, C. macrophyllodes und der Foliosae.

3. Strauchflechten.

a) Thallus mit flachen oder rinnig eingebogenen Riemenästen aufstrebend: *Cetraria-Form.* C. islandica, C. cucullata, C. nivalis, Ramalina strepsilis u. a.

b) Thallus ± drehrund ästig aufstrebend: *Cladina-Form.* Cladina rangiferina, C. silvatica, C. alpestris, Cladonia sp. div., Cetraria (Cornicularia) aculeata, Alectoria ochroleuca, A. nigricans.

c) Thallus ästig, fädig, hängend oder liegend, mit einer Haftscheibe befestigt: *Usnea-Form.* Usnea sp. div., Thamnolia, Alectoria jubata.

4. Rasenmoose.

a) Terrestrische Hochstengelmoose: *Polytrichum-Form.* Polytrichum commune, P. alpinum, Mnium undulatum etc.

b) Terrestrische und petrophile Rasenmoose: wenige mm bis wenige cm hoch: *Bryum-Form.* Bryum pallescens, B. pallens, B. Gräfianum, B. Blindii, Pohlia gracilis, P. cucullata, P. commutata, Polytrichum piliferum, P. sexangulare auf Sand und Erde. Gymnomitrium alpinum, Andreaea crassinervia und viele andere auf Fels.

e) Hygro- und hydrophile Rasenmoose: *Scapania-Form.* Aufsteigende Rasen bildend, im Wasser flutend, oft scheinbar polsterförmig. Alle Scapania- Arten, Calliergon sarmentosum, Campylopus Swarzii, Gymnocolea inflata etc.

d) Im Wasser frei flutend: *Fontinalis-Form.* Fontinalis antipyretica; Philonotis seriata f. adpressa, Brachythecium rivulare etc.

5. Polstermoose.

a) Petrophile Polstermoose: *Grimmia-Form.* Grimmia sessitana, G. Doniana, G. alpestris, Schistidium alpicola, Andreaea petrophila etc.

b) Terrestrische Polstermoose: *Leucobryum-Form.* Leucobryum glaucum, Desmatodon latifolius, Didymodon rigidulus, Ditrichum flexicaule etc.

c) *Sphagnum-Form.*

6. Deckenmoose.

a) *Hypnum-Form.* Dem Fels und Schutt (auch Rinde) flach, aber locker anliegend. Die Hypneen, ferner Frullania und Madotheca aus der Klasse der Hepaticae.

b) *Radula-Form:* Radula complanata Gymnomitrium varians, etc., überhaupt alle frondosen, mit Rhizinen dem Fels oder der Erde eng anhaftenden Jungermanniaceen.

c) *Marchantia-Form:* Alle thallosen, mit Rhizinen dem Substrat eng anhaftenden Lebermoose: Preissia, Marchantia, Pellia, Aneura, Moerkia etc.

Wir kehren nun wieder zu unserem Sukzessionsbeispiel zurück.

Die Entwicklung von der Pioniergesellschaft bis zum typischen Gyrophoretum geht nur unter einem Wechsel der kleinsten Lebensformen vor sich, wie wir sie jetzt gerade auseinandergehalten haben. Die Moose spielen in dieser Sukzession eine geringe Rolle. Einzig die Grimmia-Form, vertreten durch Grimmia sessitana (= subsulcata), G. alpestris, G. Doniana, G. funalis, spielt eine Rolle, aber nur eine untergeordnete. Ziemlich spät erst siedeln sich die Strauchflechten an, und zwar die mit einer Haftscheibe versehene Usnea-Form, vertreten durch Alectoria lanata, A. jubata; gerade sie kennzeichnen als Ch_1 und Ch_2 die typische **Gyrophora cylindrica-Ass.**

Warum gerade die Zenitflächen vom Gyrophoretum besiedelt werden, ist nicht leicht zu beantworten; die Frage führt uns zudem noch auf eine zweite: Wie soll man diesen Verein bewerten? In der Curvuletumstufe und der Nivalstufe, besonders der letzteren, ist diese Assoziation nicht nur Anfangs- und Uebergangsverein, sie ist mehr. Die klimatischen Bedingungen sind so, dass auch langandauernde topographische Zyklen stellenweise den Silikatfels unverändert lassen. Die besten Beispiele hierfür sind die Blockgipfel der Nivalstufe. Aus klimatischen Gründen kommt es nicht zur Schuttbildung, das Feinmaterial wird vom kompakten Fels weggewaschen; lagert es sich in der Nivalstufe ab, so bleibt es meist vom Schnee bedeckt. Die moos- und flechtenreichen Dikotylenpolster auf Schutt in der Nivalstufe (vergl. Braun 19) sind nur vorübergehende Gebilde, an denen besonders die Winderosion als abbauende Kraft arbeitet. So ist denn tatsächlich das Gyrophoretum in der Nivalstufe ein klimatisch bedingter Verein, also eine Assoziation, die den Schlussvereinen der untern Stufen nebenzuordnen ist. Immerhin muss man einschränkend beifügen, dass auf dem Kalkfels in der Nivalstufe kein Aequivalent vorhanden ist. Kalkarme Sedimentgesteine wie die des Doggers oder solche, deren Oberfläche vom Kalk durch Auslaugung befreit werden kann, tragen zwar in einem gewissen Alter einen ähnlichen Verein; kompakte Kalke dagegen wittern stetsfort ab, ohne dass eine geschlossene Flechten- und Moosdecke je zustande kommt. Insofern ist also das Gyrophoretum ebensosehr edaphisch bedingt.

Als Anfangsverein kann man jedenfalls das typisch ausgereifte Gyrophoretum kaum gelten lassen. Sobald die Gyrophorathalli zusammenrücken und den von ihnen bedeckten Krustenflechten das Licht rauben, so dass letztere abzusterben beginnen, entsteht ein ähnlicher Existenzkampf wie in der geschlossenen Gras- oder der Kräutermatte. Und wenn Gyrophora cylindrica alle andern Formen nach und nach verdrängt, weil sie am besten dem Wind und der abschleifenden Wirkung der von ihm getriebenen Schneekristalle und Gesteinspartikelchen zu trotzen vermag, so ist dieser Vorgang demjenigen im Curvuletum zu vergleichen, wo Carex curvula allmählich dominiert, weil sie am besten imstande ist, den von ihr und ihren Trabanten gebildeten Humus festzuhalten.

Wir müssen das Gyrophoretum in der subalpinen und alpinen Stufe als Uebergangsverein betrachten, der sich aus einer Assoziationsvorstufe entwickelt, die sich zur Hauptsache aus den gleichen Kleinlebensformen zusammensetzt, so dass die Sukzession ohne wesentlichen Lebensformenwechsel vor sich geht. Diese letztere Tatsache kennzeichnet übrigens alle Sukzessionen der alpin-nivalen Stufe. In der Nivalstufe spielt die Gyrophora cylindrica-Ass. die Rolle eines Schlussvereins, weil die allgemeinen klimatischen Bedingungen eine Weiterentwicklung verunmöglichen; in den unteren Höhenstufen dagegen ist eine solche noch möglich, wir werden sie später kennen lernen. Die Assoziation nimmt aber dort deshalb auf so grosse Ausdehnung alle Zenitflächen ein, weil es keiner andern Assoziation möglich ist, sich dort anzusiedeln. Es ist wiederum die Erscheinung, dass ein Schlussverein einer höheren Stufe bei lokalklimatisch ungünstigen Verhältnissen in eine tiefere Stufe hinabsteigt, dort aber als Uebergangsverein auftritt (vergl. p. 33).

* * *

Nachdem uns die Besprechung dieses Sukzessionsbeispieles auf die Erörterung einiger allgemeiner Gesichtspunkte geführt hat, behandeln wir im einzelnen

die Sukzessionen auf kompaktem Fels.

Trockene Neigungsflächen in der montan-subalpinen Stufe tragen in sonniger Exposition die **Aspicilia cinerea-Ass.** Doch ist auch dieser Verein erst das Produkt langer Entwicklung. Die typische Assoziation ist nämlich eine vollständig geschlossene Flechtendecke, die erst nach langer Pionierarbeit zustande kommt. Als Pioniere wirken die meisten Konstituenten der Assoziation (vergl.

Ass.-Tabelle p. 78), vor allem die Rhizocarpeen R. geographicum, R. alpicola, R. badioatrum, weshalb wir diesen Pionierverein, der auf fast allen Flächenkategorien auftritt, künftig als **Rhizocarpetum** bezeichnen wollen. Dabei ist zu bemerken, dass ihm nur der Rang einer Assoziationsvorstufe zukommt. Ausser den Rhizocarpeen treten als Erstbesiedler auf: Lecidea fumosa, L. tenebrosa u. a. Lecideen, sowie gewisse Formen von Aspicilia cinerea. Diese ist nämlich eine formenreiche Sammelart. Hue, ein französischer Lichenologe, hat sie in mehrere Arten aufgespalten. Für unsern Zweck ist es jedoch besser, wenn wir sie als eine Art betrachten, dabei aber betonen, dass sie in der Thallusform zwischen der Pertusaria-Form und der Testudinea-Form variiert. Und zwar tritt sie als Erstbesiedlerin stets in der Pertusaria-Form, als Folgebesiedlerin meistens in der Testudinea-Form auf. Auf dem jungfräulichen Gestein besitzt sie wie auch Aspicilia cinereorufescens, A. alpina, A. caesiocinerea und die Rhizocarpeen, einen dendritisch ausstrahlenden Prothallus, wie er für die Pionierpflanzen geeignet ist, indem das fein verästelte Hyphengewebe wie die Faserwürzelchen einer Gefässpflanze die feinen Haarspalten im Gestein aufsuchen kann. Diese erste, sehr dünne Flechtenkruste wird dann von den Testudinea-Formen überwachsen. Asp. cinerea selber überwächst die niedrigeren Formen ihrer eigenen Art. So überwächst sie z. B. auf der Zenitfläche des Blockes in Siedlung 8 (p. 78) dreifach die Individuen der eigenen Art und zwar in einer üppigen Testudinea-Form mit fast lekanorisch erhabenen Apothecien, so dass man die Art kaum mehr kennt. Stellenweise ist dann der Thallus infolge der dreifachen Ueberlagerung so dick (bis 2 mm), dass er aufbricht. Solche Stellen, auch in andern alten Flechtenthalli, werden dann stets mit Vorliebe von Candelariella vitellina, C. cerinella und von diversen Coloplacaarten oder von Moosen eingenommen. Die Siedlung 8, sowie auch Siedlung 4 zeigen, dass auch Zenitflächen gelegentlich von typischer Asp. cinerea-Ass. eingenommen werden, doch leitet der Verein in der montanen Stufe über zu einer Parmelia conspersa-Subass., in der P. conspersa meist dominiert; in der Nadelwaldstufe zu der Parmelia encausta-Subass. und in der Rhodoretumstufe zum **Gyrophoretum.**

Sernander (73) zeigte ferner, wie die Asp. cinerea-Ass. sich unter dem Einfluss von Stickstoffdüngung verändert. Er betrachtet Asp. cinerea, Lecanora atra und Placodium saxicola als nitrophile Flechten in dem Sinn, dass sie Düngung vertragen und auf den Vogelsitz-

plätzen vorkommen, während z. B. die Rhizocarpeen, Lecideen u. a. Arten verschwinden und sich bei reichlicherer Düngung typische koprophile Arten wie Candelariella vitellina, Acarospora fuscata, Physcia-, Caloplaca- und Ramalinaarten ansiedeln. Bei uns spielen sich **die zoogenen Sukzessionen** nur auf sehr beschränkten Arealen ab. Auf den Zenitflächen der grossen Bergsturzblöcke sitzen oft stundenlang die wachehaltenden Murmeltiere. Ihre Exkremente deuten ihre lange Anwesenheit oft an. An solchen Stellen lässt sich das Absterben der meisten Konstituenten der vorhin für die Zenitflächen als charakteristisch bezeichneten Assoziationen feststellen, während z. B. gerade Aspicilia cinerea die üppige Form annimmt, wie sie oben (Siedlung 8) geschildert wurde. Sernander nennt diese üppigen Düngungsformen «pachythallisch» und erwähnt sie auch von Asp. cinerea und Placodium saxicola, welch letztere Flechte besonders auf den Rundhöckern um die «Ghälter» im Aarboden üppig wächst, ferner auch auf dem Rundhöcker bei der Oberaaralphütte (2250 m ü. M.), auf dem am Abend die Ziegen der Walliser Hirten fast regelmässig ihr Lager beziehen. Sonst fehlt sie in dieser Höhenstufe.

Nicht weit von den Ghälterhütten im Aarboden liegt ein sehr grosser Bergsturzblock aus Protogin, über und über bedeckt mit einem Durcheinander von Parmelia encausta-Beständen und Gyrophoretum. Auf demselben erblickte ich fast immer beim Durchwandern ruhende Murmeltiere. Die Ruheplätzchen sind angedeutet durch reichliche Exkremente. Die gedüngtesten Stellen sind fast nackt, die Flechten abgetötet. Um dieselben herum dominieren Aspicilia cinerea mit Placodium saxicola, Candelariella vitellina und Acarospora fuscata. Wo das Sickerwasser von diesen Parzellen beim Abfliessen hindurch muss, sind die Gyrophora- und die Parmeliabestände beschädigt, rotfleckig, zerfressen und zum Teil abgefallen.

Als Charakterarten solcher Murmeltier- und Vogelsitzplätze sind noch zu erwähnen: Gyrophora hirsuta, Placodium chrysoleucum, P. melanophthalmum. Diese drei bekleiden z. B. auch die Mauern der «Ghälter» und die benachbarten Blöcke im Aarboden. Zudem fand ich sie auch auf einem ausgeprägten Vogelsitzplatz am Walliserfiescherfirn (ausserhalb des Gebiets) in 2900 m Meereshöhe, allerdings in sehr günstiger (SW) Exposition.

In schattiger Lage tritt, wie wir sahen, die **Pertusaria corallina-Ass.** (p. 79) auf, oft findet sie sich auch an südlich exponierten überhängenden Flächen. Pertusaria corallina, oft mit P. lactea zu-

sammen, siedelt sich oft mit dem Rhizocarpetum als Erste an. Die Thalli verschmelzen oft zu grossen Krusten von mehreren dm^2 zusammen. Ununterbrochene Krusten von 50 cm Durchmesser sind keine Seltenheit, das gleiche lässt sich von Diploschistes scruposus sagen. Beide überwachsen das Rhizocarpetum mit Leichtigkeit, ein schnelleres Wachstum ist ihnen eigen. Aehnlich verhält sich Haematomna coccineum, das bei uns sehr selten ist, aber auch das häufige Haem. ventosum in der alpinen Stufe.

Interessant ist auch, zu verfolgen, wie die Vegetation wechselt, wenn der Lichtgenuss sich ändert. Oberhalb Guttannen fallen lichte Birkenwäldchen am untern Saum des subalpinen Nadelwaldes deutlich auf. Sie stehen auf Rundhöckerspornen der westlich exponierten Talseite zwischen 1200 und 1300 m. Das Nebeneinander der verschiedenen Belichtungsmöglichkeiten gestattet Schlüsse auf das Nacheinander. Die ganz freiliegenden Flächen tragen Asp. cinera-Ass. in S-, Pert. corallina-Ass. in N-Exposition. Je mehr die Birken (auch Sorbus aucuparia und S. Aria) ihr Laub dichter werden lassen und sich nähern, stellt sich die Pertusaria corall.-Ass. auch in südlicher Exposition ein. Pertusaria corall. und Diploschistes überwachsen die Asp. cinerea-Ass., werden aber bald selber von Parmelia saxatilis überwuchert; auf den Zenitflächen stellt sich massenhaft Umbilicaria pustulata ein. Parmelia saxatilis wächst oft 2—3 fach über sich selbst (vergl. Häyrén 40, p. 52), wobei die untern Thalli zerfallen und mit dem hineingewehten mineralischen und organischen Staub eine gute Erde liefern und die Zwischenräume der P. saxatilis-Lappen als feuchte Kammern funktionieren, in denen zudem viele Insektenlarven sich aufhalten, die am Abbau kräftig mitwirken. Die durch das Zerfallen der Parmelia saxatilis-Thalli frei gewordenen Flecken werden wieder von Krustenflechten, oder, wenn unterdessen die Lichtmenge weiter abgenommen hat, von Moosen eingenommen, unter denen zunächst noch Hedwigia ciliata, Dryptodon patens, Orthothrichum rupestre, Grimmia Doniana u. a. vorherrschen. Bei noch stärkerer Beschattung schliessen sich die Moosdecken, indem Drepanium cupressiforme und andere Vertreter der Hypnum-Form auftreten, so Plagiothecium-Arten, Frullania dilatata etc.

Es ist hier am Platz, noch einiges allgemeine über die **Ansiedlung der Moose** zu sagen. Schroeter (72, p. 565—66) stellt die Befunde berühmter Bryologen zusammen über die Frage, ob Moose den absolut nackten Fels besiedeln können und kommt zum Schluss:

«Die Frage scheint nie eingehend verfolgt worden zu sein.» Leider ist es mir nicht möglich, viel mehr zu sagen, als das, was die von Schroeter zitierten Mitteilungen von Pfeffer, Amann und Molendo uns lehren.

Die Pioniere unter den Moosen gehören meistens der Grimmia-Form an. Von Grimmia sessitana, G. alpestris, Schistidium alpicola wurde oft beobachtet, dass sie in so kleinen Nischen der rauhen Felsfläche sich ansiedeln, dass eine auch noch so kleine Detritusmenge anfänglich in derselben kaum Platz gefunden hätte. Das gleiche ist zu sagen von Andreaea crassinervia, die den feuchten Fels (Sickerwasserstreifen) besiedelt. Letztere Art ist ein Vertreter der Bryum-Form, also ein Rasenmoos. Auch für die Moose ist die Erstbesiedlung auf mässig feuchtem Fels sehr erleichtert, indem die Spore in der kleinsten Haarspalte einen Keimplatz finden kann. Die Nährstoffe werden vom Sickerwasser herbeigebracht, und sobald die Pflänzchen eine, wenn auch anfänglich minime Höhe erlangt haben, bleibt an den in den Haarspalten «wurzelnden» Moosräschen Detritus hängen. Dabei ist allerdings zu sagen, dass die vorher anwesende Algendecke von Gloeocapseen und Diatomeen bei der Ernährung eine grosse Rolle spielen kann. Nach meinen Beobachtungen sind aber die Detritusmengen, die in den Rasen und Polstern erwähnter Moose, und zwar auch in den kleinsten Anfängen derselben, sich finden, stets erst von denselben selber aufgefangen worden und nur zum kleinsten Teil schon vor der Ansiedlung des Mooses dagewesen; für Andreaea crassinervia braucht zum Keimen jedenfalls kein Detritus da zu sein.

Die Grimmia-Formen der trockenen Felsflächen beanspruchen meist etwas grössere Vertiefungen, doch genügen jedenfalls z. B. 1–2 mm tiefe Grübchen, aus denen etwa ein Quarzkorn herausfiel, zur Ansiedlung. Die Detritusanhäufung braucht nicht einmal so gross zu sein, dass sie mit dem unbewaffneten Auge gesehen werden kann. Tatsächlich sehen die ganz jungen Grimmia-Pölsterchen, die meistens auf trockenen Neigungs- und Zenitflächen der G. sessitana oder G. alpestris zugehören, so aus, als ob sie direkt in den Haarspalten sitzen würden. Die Rhizoiden sind ja nur wenige μ dick und daher ist gar nicht einzusehen, warum die interkristallären Spalten des Felses nicht genügen sollten. Der schwierigste Punkt ist die Beschaffung genügender Feuchtigkeit zur Zeit der Keimung. Doch ist zu bedenken, dass die Sporen dieser Arten im Spätherbst oder Vorfrühling ausgesät werden, also zu einer Zeit

keimen, wo Schmelzwasser zur Verfügung steht. Auf extrem windexponierten Zenitflächen, sowie auf extrem sonnig gelegenen Neigungsflächen keimen Moose immer nur in den aufgebrochenen Thalli der Krustenflechten oder zwischen den Lappen der Hypogymnia- und der Parmelia-Form, wo sie Nahrung, vor allem aber die vom Markgewebe der Flechte festgehaltene Feuchtigkeit und Schutz gegen den Wind finden.

Sind einmal die Schwierigkeiten der Keimung, sowie der Polster- und der Rasenbildung überwunden, so wachsen die Moosrasen und Polster rasch an, brechen dann auch in der Mitte aus, und es entstehen dann oft wandernde Ringe und Bogen, wie sie z. B. auf Abbild. 8 (Tafel VI) dargestellt sind. Auf einem Gneisblock hat sich in N.-Exp. und 60—64° Neigung die Pertusaria corallina-Ass. angesiedelt, die allerdings nur fragmentarisch ausgebildet ist. Pertusaria corallina ist nur in wenigen Thalli vorhanden, dagegen sind die Charakterarten Rhizocarpon geminatum, Lecidea cinereoatra und Andreaea petrophila vertreten, zudem deckt Biatora Kochiana, die wir als Ch_1 der Biatorella cinerea-Ass. kennen lernten, zu $^1/_4$—$^1/_3$ die Fläche. Das auffallende Moos ist Orthotrichum rupestre. Auf dem vom abfallenden Moospolster frei gewordenen, hell hervortretenden Fels siedeln sich als erste Ansiedler Lecanora polytropa, Rhizocarpon badioatrum, Physcia obscura an. Orthotrichum ist zum Teil bedeckt von Cladonia pyxidata (steril), Parmelia omphalodes und Lecidea neglecta, welch letztere besonders die Moospolster zum Absterben bringt und auf nicht ganz feuchten Moospolstern und -rasen fast konstant auftritt.

Abbild. 9 (Taf. VII) zeigt uns eine ähnliche Sukzession. Ueber eine Siedlung der Aspicilia cinerea-Ass. wandert von unten herauf, also von der Fussfläche aus, ein fast geschlossener Rasen von Rhacomitrium sudeticum ein, bedingt durch die Feuchtigkeit des Wiesengrundes, der den Block umgibt, sowie die zunehmende Beschattung, hervorgerufen durch einen östlich vom Block stehenden Bergahorn (die Siedlung ist Nr. 3 der Tabelle p. 78). Man sieht deutlich, wie der Moosrasen am Rand geschlossen vorrückt, hinten aber auch stellenweise abstirbt und aufbricht, wo dann Parmelia conspersa und Diploschistes scruposus in die Lücken treten. Benachbarte noch stärker beschattete Felsen lassen erkennen, dass nach und nach die ganze Oberfläche eines solchen Blockes mit Moosen bedeckt wird, wobei sich bald die Deckenmoose von der Hypnum-Form einstellen und die Rasenmoose wie Rhacomitrium sudeticum,

R. heterostichum und Hedwigia ciliata, sowie Grimmia ovata, G. Doniana u. a. Vertreter der Grimmia-Form verdrängen. In den Rasen von Rhacomitrium erkennt man die nie fehlende Cladonia pyxidata, zu der sich bei zunehmender Beschattung andere Cladonien gesellen, so C. furcata, C. gracilis, C. amaurocraea, C. pleurota, C. crispata etc.

Geschlossene Moosdecken haben einen starken Wechsel der biotischen Faktoren zur Folge. Es findet sich eine reiche Arthropoden-Fauna ein, die Humusbildung wird beschleunigt, Gefässpflanzen stellen sich ein, und vor allem vermögen solche Moosdecken den Wasserhaushalt zu beeinflussen. Von den Fussflächen her und von oben herunter wird Feuchtigkeit angesogen und über die ganze Felsfläche verteilt, welch letztere Tatsache besonders bei überhängenden Flächen von Wichtigkeit ist, wo sonst das an der Stirn der Felsen aus dem Boden austretende Wasser abtropft, ohne der überhängenden Fläche zugute zu kommen.

Auf feuchten Neigungs- und Stirnflächen, sowie auf übersickerten überhängenden Flächen sind immer Algen Erstbesiedler, worunter Gloeocapseen als allererste am häufigsten sind. (Es war mir leider unmöglich, auch für die Algen noch Artenbestimmungen vorzunehmen; unter Beiziehung dieser Erstbesiedler würde man vielleicht auch hier noch gewisse charakteristische Vergesellschaftungen herausfinden). Sehr bald stellen sich auf diesen Sickerwasserflächen Moose ein, vorher noch Stigonemaceen und Scytonemaceen, welche oft gemischt sind, oft auf grösseren Flächen reine Rasen bilden. Die Moose siedeln sich dann meistens in den starren Rasen der Ephebe lanata an, es sind vor allem Grimmia unicolor, Rhacomitrium sudeticum, Bryum Mühlenbeckii und die auf pag. 89 und 90 erwähnten Arten. In typischen Fällen kommt es dann zur Bildung der **Ephebe lanata-Ass.** oder der **Andreaea petrophila-Ass.,** welch letztere die erstere in schattiger Lage vertritt. Es ist ein moosreicher Verein, in welchen die Ephebe-Ass. auch übergehen kann, wenn die Feuchtigkeit regelmässiger verteilt ist oder die Belichtung (infolge Beschattung) abnimmt. Im Vergleich zu der Sukzession auf trockenem Fels verläuft diese jedenfalls viel schneller. Die reichere Zufuhr von Nährstoffen und die bessere Besiedlungsmöglichkeit wurde schon besprochen. Hervorzuheben ist, dass unter den Moosen die Rasenform weitaus vorherrscht. Die Polsterform ist nicht notwendig, sie ist eine xerophytische Form. Blattflechten treten zurück mit Ausnahme der Gyrophoren und Der-

matocarpeen. Dermatocarpon decipiens nimmt eine etwas eigene Stellung ein, man kann es in keine der erwähnten Kleinlebensformen einreihen. Es hat einen vielblättrigen Thallus, der zentrifugal rasch wächst, innen abstirbt, sich erneuert und in konzentrischen Ringen auswärts wächst, ähnlich wie z. B. Parmelia encausta es häufig tut. Die glatteren Partien der Felsoberfläche werden stets mehr von Krustenflechten, die rauhen von Ephebe und von Moosen besiedelt. Auf den Moosdecken stellen sich dann Gefässpflanzen ein, doch wollen wir den Verlauf all dieser Felsflächen-Sukzessionen später weiter verfolgen.

Die dauernd ganz überspülten Neigungs- und Stirnflächen besiedeln sich je nach dem Gefälle und der reibenden Kraft des Wassers langsam, rasch oder auch gar nicht. Damit eine Flechtenkruste entsteht, ist das Fehlen von grobem Schwemmaterial im Wasser Vorbedingung, weil die groben Gesteinskörnchen die sich bildenden Flechtenkrusten wegerodieren würden. **Die Jonaspis-suaveolens-Ass.** siedelt sich deshalb nur dort an, wo kleinere Bäche über Felsen und Blöcke strömen, die aus Quellen entspringen oder das Schuttmaterial in einem Seelein oder mehreren Tümpeln oder Bachbettkolken ablagern konnten; ferner auch dort, wo die Schmelzwässer durch Vegetation hindurchrieseln und so gefiltert werden, wie es z. B. in der Sonnigen Aar entlang des Aarbodens der Fall ist. Die Kiesel und Blöcke des Grimselseeabflusses, des Meienbachs, wo er den Totensee verlässt, ferner in den Grundwasserquellzügen des Aarbodens, sind dicht mit der Assoziation bekleidet. Eine weitere Bedingung ist der Sauerstoffreichtum des Wassers. Wo z. B. im Aarboden alte Quellwasserläufe zu Tümpeln mit zeitweise stark erwärmtem Wasser abgeschlossen wurden, da verschwindet das Jonaspidetum, die Flechtenkrusten lösen sich auf, die Scapanien sterben ab, eine gelbbraune Diatomeenschicht tritt an ihre Stelle. Ueber die Ansiedlungsart der Flechten unter dem oft rasch fliessenden Wasser kann man sich nur schwer eine Vorstellung machen, da man doch sich denken sollte, dass die ersten Anfänge der Flechtenkrusten stetsfort wieder weggespült würden. Vielleicht findet die Erstansiedlung im Spätherbst statt zur Zeit des geringsten Wasserstandes, wo das Wasser nur rieselt oder sickert. Die Sporen werden eben zu allen Zeiten gebildet und können alle Trockenzeiten ausnützen, wann sie auch eintreten. Der Beobachtung sind diese Vorgänge nicht gut zugänglich. Wie auf dem trockenen Fels ziehen die Krustenflechten auch auf dem feuchten und überspülten Fels

die glatteren Partien vor. Die Scapania-reiche Jonaspis-Ass. ist oft ein Folgeverein des typischen Jonaspidetums. Man kann sich die Subassoziation ebensogut gleichzeitig mit oder neben der Hauptassoziation, sowie auch als ihr Folgeverein entstanden denken, es kommt auf den Verlauf der topographischen Sukzession an. Alte Jonaspiskrusten können abfallen, und die rauher gewordene Felsfläche wird statt nochmals mit Flechten von Scapania-Rasen besiedelt. Diese altern aus, sie reissen ab infolge des durch Ausfüllung mit Detritus erhöhten Gewichtes oder mit dem sich bildenden Eis, werden aber mehrmals durch die gleichen Formen wieder ersetzt, bis schliesslich die Gefässpflanzen der Quellflur sich einstellen und die Vegetationsdecke höherer Ordnung sich dauernd schliesst.

Auf den trockenen Stirnflächen, überhängenden und Grotten-Flächen können sich in der Regel Moose nicht gut ansiedeln, weil sich kein Detritus sammeln kann. Ausser der Algen- und Flechtendecke stellen sich Moose nur da ein, wo sie in Ritzen und kleinen Vertiefungen einen Halt finden und sich infolge gelegentlicher Gesteinsfeuchtigkeit und grosser Luftfeuchtigkeit mineralischer oder organischer Staub niederschlägt, der als Nahrung dient. Es fallen die Flechtenkrusten stets infolge Alterns ab und erneuern sich wieder, und weil die Absonderungsprodukte des Felses nach und nach abfallen, bleibt es beim beständig offenen Anfangsverein, der meist nur fragmentarischen Charakter hat. Rinodina oreina, Caloplaca elegans und einige Eu-Caloplaca sp. sind charakteristisch für Stirnflächen und überhängende Wände in allen Expositionen, die wenig Feuchtigkeit bekommen. Acarospora chlorophana besiedelt Grottenflächen und begnügt sich mit sehr wenig Licht. Psoroma lanuginosum, das häufig über Moose wächst, kann infolge der locker krümeligen Beschaffenheit seines leprösen Thallus selber wiederum als Keimbett für Moose dienen, sowohl für Polster- wie Deckenmoose. So siedelten sich auf der Psoroma-Kruste in der Balm im Aarboden (1850 m) an: Amphidium Mougeotii, Rhabdoweisia denticulata, Mnium orthorhynchum, Brachythecium trachypodium, B. Starkei und dann weiter in dieser Moosdecke Pohlia elongata.

In der alpinen und nivalen Stufe entwickeln sich die Kryptogamen-Vereine der Felsflächen ähnlich wie unten, nur viel langsamer; geschlossene Moosdecken entstehen in der alpinen Stufe selten, in der nivalen nie. Die Biatorella testudinea- und die B. cinerea-Ass. entwickeln sich aus dem Rhizocarpetum, das meist nur noch von Rh. geographicum u. R. alpicola gebildet wird unter

Mithilfe der betreffenden Biatorella-sp. als der vereinsbildenden Art. Geschlossene Moosdecken werden in der alpinen Stufe etwa noch von Andreaea petrophila, A. alpestris, A. nivalis an feuchten, sowie von Rhacomitrium canescens und Rh. lanuginosum an trockenen Felsen gebildet. In den letztern finden sich immer viele Strauchflechten vor.

V. Der weitere Verlauf der Sukzessionen auf Fels unter Mitwirkung der Gefässpflanzen.

Die Zahl der Gefässpflanzen, die in den kleinen Vertiefungen der Felsflächen und den engen Felsspalten als Pioniere, also als echte Felspflanzen (Petrophyten) auftreten, ist eine sehr geringe. Es wurde schon betont, dass in mehr als 1—2 cm breiten Spalten nicht nur eigentliche Felspflanzen, sondern auch Wiesenpflanzen auftreten. Zudem stellen sich bald Holzpflanzen ein, die mit grossem Erfolg den auf dem Fels sich sammelnden Schutt zu festigen vermögen.

Ueber die Oekologie der Spalten im Silikatfels hat Wetter wertvolle Einzelbeobachtungen zusammengetragen; ich verweise auf seine Arbeit (77). Lüdi hat es als erster versucht, die Sukzessionen der Felspflanzenvereine geordnet darzustellen (53 u. 54).

Meistens sind die Felsspalten feucht und bieten der Ansiedlung keine grossen Hindernisse. Mit der Breite der Spalten nimmt die Schwierigkeit der Ansiedlung auch für gelegentliche Spaltenbesiedler ab. Es ist daher ganz selbstverständlich, wenn die Besiedlung der Spalten derjenigen der Flächen bedeutend vorauseilt.

Beobachtungen aus dem jüngsten Rückzugsgebiet der Gletscher können uns am besten über dieses Verhältnis Auskunft geben.

In Arnold's (4) Arbeiten finden sich wertvolle Angaben über die Besiedlung der von Gletschern verlassenen Böden an mehreren Orten. Besonders eingehend schildert er in XXVII (p. 109—111) die Verhältnisse am Jauntalgletscher im Paznauntal. Er betont, dass die Flechten sich erst dort einstellen, wo schon eine reiche Gefässpflanzenflora vorhanden ist.

Am Unteraargletscher fand ich in den Spalten (unter 2 cm Breite) und in den kleinen Vertiefungen der Felsen im Bereich des Rückzuges (seit den 50er Jahren) folgende Gefässpflanzenflora:

Cystopteris fragilis
t Dryopteris lobata
t » Lonchitis
t » Linnaeana
Picea-, Larix- u. Pinus Cembra-Zwerge
t Juniperus comm. montana
1 Poa laxa
» alpina
1 t » nemoralis
Oxyria digyna
h 1 Rumex scutatus
h 1 Sempervivum montanum
1 Saxifraga Cotyledon
1 f Festuca rubra commutata
1 f Agrostis tenella
h 1 » rupestris
1 Salix herbacea
f » retusa
f Alnus viridis
Cerastium uniflorum
» pedunculatum
Silene rupestris
» acaulis
Rhododendron ferrugineum
1 Calluna vulgaris
Vaccinium uliginosum
h Primula hirsuta
f Saxifraga aizoides
t » Aizoon
» bryoides
» exarata
1 Cardamine resedifolia
Rosa pendulina
t h Epilobium collinum
Phyteuma hemisphaericum
Galium pumilum
Chrysanthemum alpinum
h t Achillea moschata
1 Solidago Virga-aurea
1 Hieracium intybaceum
» piliferum
» glaciale.

Auf den kompakten Felsflächen: Nur 1 Grimmia-Form (G. sessitana) und 3 Vertreter der Pertusaria-Form (Rhizocarpon geogr., Lecidea promiscens, Aspicilia mastrucata).

Dies ist die Gesamtliste. Die Arten mit (1) wurden am 25. VII 1918 als die dem Gletscher am nächsten vorkommenden notiert (0—25 m Entfernung). Die Entfernung vom Gletscher spielt als Standortsfaktor infolge der günstigen Exposition keine wichtige Rolle. Die Spalten befinden sich in mässig bis steil geneigten Flächen. Die mit (t) bezeichneten Arten besiedeln vorzugsweise die trockensten, die mit (f) die feuchtesten Spalten, die mit (h) treten häufig auf, die übrigen verhalten sich nicht besonders wählerisch.

Am Rhonegletscher wurden 1919 ähnliche Beobachtungen gemacht. Der Gletscher hatte seit 1913, in welchem Jahr er sich zum letzten Mal zurückzog, um 103 m vorgestossen[1]). Auf stark gepresstem Augengneis bei 1800 m Meereshöhe, 20 m vom Gletscherrand weg, notierte ich folgende Arten:

Dryopteris spinulosa	Poa nemoralis	Epilobium Fleischeri
» Oreopteris	Saxifraga bryoides	Achillea moschata
» Linnaeana	» Aizoon	Polytrichum alpinum
Cystopteris fragilis	» aizoides	» piliferum.

[1]) Nach Forel-Mercanton. Les variations périodiques des glaciers des Alpes suisses. Jahrbuch des S. A. C., 1910–19.

50 m weiter vom Gletscher weg zu den vorigen:

Dryopteris Lonchitis	Rumex scutatus
» lobata	Sempervivum montanum
Asplenium Trichomanes	» arachnoideum
» viride	Epilobium collinum
Larix-Zwerge	Campanula cochleariifolia.

Erst weitere 100 m weiter weg, wo fast alle gelegentlichen Felsspaltenbewohner auftraten, fand ich die Felsflächen besiedelt von Rhizocarpon geographicum, Lecidea promiscens, Caloplaca elegans, Acarospora fuscata, sowie von den Polstermoosen: Grimmia sessitana, G. alpestris, Schistidium alpicola. Die letzten zwei Flechten deuten auf die häufige Anwesenheit der Schafherden von Gletsch. In der Wölbung des Gletschertores weideten diese am 11. VII. 1919 sogar die spärliche Vegetation ab, die vom vorstossenden Gletscher allmählich zugedeckt wurde.

Die vorhin erwähnten Arten von Gefässpflanzen zeigen am besten, wie klein die Zahl der eigentlichen «Petrophyten» auf dem Silikatfels ist. Als solche wollen wir mit Oettli (60, p. 12) «alle diejenigen auf Felswänden oder Blöcken wachsenden Pflanzen bezeichnen, welche imstande sind, als erste unter ihresgleichen den Fels dauernd zu besiedeln und in Verbreitung und Bau eine mehr oder weniger ausgeprägte Abhängigkeit von dem Fels als Unterlage erkennen lassen».

Auf den sonnigen, aber meist etwas feuchten Schliffen beim Ghältersumpf (Aarboden) notierte ich in einer 3 m langen und 1–3 cm weiten Spalte folgende Vegetation:

Agrostis rupestris	Calluna vulgaris
Carex sempervirens	Rhinanthus subalpinus
» frigida	Ajuga pyramidalis
Festuca rubra commutata	Phyteuma betonicifolium
Gymnadenia conopsea	Leontodon pyrenaicus
Potentilla erecta	Chrysanthemum Leucanthemum.

Eine zweite, 4 m lange, 1—3 cm breite, schräg durch eine 60° geneigte, süd-exponierte, zeitweise über eine überrieselte Fläche sich hinziehende Spalte enthielt:

Agrostis rupestris	Sempervivum montanum
Nardus stricta	Silene rupestris
Deschampsia flexuosa	Primula hirsuta
Carex sempervirens	Phyteuma hemisphaericum
Cardamine resedifolia	Solidago Virga-aurea
Viola biflora	Leontodon pyrenaicus
Saxifraga stellaris	Chrysanthemum Leucanthemum.
Sedum alpestre	

Weil die erwähnten Spalten sehr feucht sind, bieten sie den Pflanzen nicht wesentlich andere Standortsbedingungen als der feuchte Schutt. Man kann also wohl nur diejenigen Gefässpflanzen des Silikatfelses als Petrophyten bezeichnen, die auch zeitweise trockene Felsspalten zu besiedeln vermögen und es verstehen, die Standortsbedingungen in denselben zu ihrem Vorteil zu verändern, indem sie durch überaus reiches, tiefgehendes Wurzelwerk, durch Rosettenstellung der Blätter u. a. Einrichtungen den Wasserhaushalt der Spalte zu regulieren versuchen und in Stirnflächen, in überhängenden Flächen und Grottenflächen den Humus und die Feinerde in den Spalten zusammenzuhalten vermögen.

Wetter hat für eine bestimmte Zahl von «Petrophyten» ihre ökologischen Eigentümlichkeiten zusammengestellt und für gewisse Arten, wie z. B. Silene excapa, S. acaulis, Minuartia sedoides Einzelbesiedlungsfolgen erwähnt, die er als «Sukzessionen» bezeichnet. Eine Gesetzmässigkeit in diesen Besiedlungsfolgen besteht nicht, man trifft alle Möglichkeiten, unter denen die Erstbesiedler voneinander zu profitieren suchen. Häufig sind Besiedlungsfolgen, die von spaltenbewohnenden Moosen und Polsterpflanzen ausgehen (vergl. Wetter, 77, p. 118—122).

Liste der Arten, die in der obern subalpinen und der alpinen Stufe des Grimselgebietes als Felspflanzen auftreten.

P_2 m B	Cystopteris fragilis [1])	P_2	Juncus trifidus
m B	Dryopteris Lonchitis	P_2 a	Luzula spicata
	» Linnaeana	P_2 a	Lloydia serotina
P_1 * m	Asplenium septentrionale		Salix herbacea
P_1 * m	» Trichomanes	m	Rumex scutatus
P_1 m	» viride	P_2 *	Silene rupestris
P_1 *	Polypodium vulgare [1])	P_2 *	» acaulis
B	Juniperus comm. montana	P_2 *	» excapa
m B	Pinus montana prostrata	P_2 B a	Arenaria ciliata
*	Agrostis rupestris		Cerastium uniflorum
P_2 a	Poa laxa	a	» pedunculatum
P_2	Koeleria hirsuta [2])	P_2 *	Minuartia sedoides
P_2 a	Festuca intercedens	P_2 a	Ranunculus glacialis
P_1 * m	» varia	P_2	Cardamine resedifolia
*	Carex curvula	P_1 a	Draba dubia
* B	» sempervirens	P_1 a	» fladnizensis

[1]) Die Farne steigen oft sehr hoch. So fanden sich Cysopt. fr. und Dryopteris Linn. bei 2850 m in SW-Exp. am Ewigschneehorn, Polypodium vulgare 2780 m hoch in O-Exp. am Zinkenstock.

[2]) Nur in der Maienwand.

	Sedum alpestre
P_2 *	Sempervivum montanum
P_1 m	» tectorum
P_1 *	» arachnoideum
a	Saxifraga oppositifolia
P_1 * m	» Cotyledon
P_1 *m B	» Aizoon
P_2 *m B	» aizoides
P_1 B	» asp. elongata
P_2 *	» asp. bryoides
	» exarata
	» Seguieri
*	» stellaris
P_2 a	Potentilla frigida
a	Sieversia reptans
P_2 m	Epilobium collinum
P_1 B	Bupleurum stellatum
* B	Loiseleuria procumbens
B	Arctostaphylos Uva-Ursi
*m B	Vaccinium uliginosum
m B	» Vitis-idaea
*m B	» Myrtillus
P_2 *	Primula hirsuta
P_1 a	Androsace multiflora
*m B	Thymus Serpyllum
P_2 B	Veronica fruticans
	Phyteuma hemisphaericum
P_2 a	Erigeron uniflorus
P_2 m B	Antennaria dioeca
	Achillea moschata
P_2 a	Artemisia laxa
P_2 a	» Genipi
P_2 m	Campanula cochleariifolia [3]
	Hieracium glanduliferum.

Die mit * beschreibt Wetter als charakteristische Petrophyten. Es lassen sich unterscheiden:

1. Obligate Petrophyten; solche, die den Fels als Standort vorziehen und nur ausnahmsweise andere Standorte besiedeln. Man kann sie auch als Ch_1 der **Primula hirsuta-Ass.** (vergl. p. 76) bezeichnen. Sie besiedeln vorzugsweise schmale Spalten (—2 cm) und kleine Vertiefungen (P_1).

2. Fakultative Petrophyten; solche, die fast ebenso häufig den Schutt besiedeln (P_2 = Ch_2 der Primula hirsuta-Ass.), aber an den Felsstandorten meistens dominieren.

3. Gelegentliche Petrophyten, die nur gelegentlich den Fels besiedeln. Es wurden nur diejenigen in der Liste aufgenommen, die beim Vegetationsschluss kräftig mitwirken.

Die Arten mit a charakterisieren das alpin-nivale Höhenglied **(Androsace multiflora-Subass.)**, diejenigen mit m das montan-subalpine Höhenglied (= **Asplenium septentrionale-Subass.**). Im Stauseengebiet fehlen in der Rhodoretum- und Nardetumstufe die Pflanzen unter a und m fast gänzlich, es dominieren ausser denjenigen Arten, die in allen Höhenstufen vorkommen, die mit B bezeichneten. Zudem haben eine Anzahl Arten in der Höhenstufe der **Bupleurum stellatum-Subass.** die obere Grenze ihres häufigeren Vorkommens erreicht, sie sind mit m B bezeichnet.

Bevor wir den Sukzessionsverlauf auf den verschiedenen Ausgangsstandorten zu betrachten beginnen, müssen wir noch der Be-

[3]) Deutet auf Kalkgehalt.

deutung der Neigung der Felsflächen für das Zustandekommen einer geschlossenen Vegetationsdecke unsere Aufmerksamkeit schenken. Für den Weiterverlauf der Sukzessionen über das Stadium der geschlossenen Moos- und Flechtendecke hinaus kommen nur noch Zenit- und Neigungsflächen in Betracht.

Je nach der Oberflächenbeschaffenheit und der Feuchtigkeit braucht es eine grössere oder geringere Neigung, damit sich auf dem Fels die Vegetation schliesst. Es wäre also nicht zweckmässig, nach bestimmten Neigungsgraden die Felsflächen einteilen zu wollen, vielmehr scheint folgende Einteilung unserm Zweck am besten zu entsprechen:

1. Neigung schwach: Auf absolut spaltenlosem Fels können sich geschlossene Vereine ansiedeln. Eine Mitwirkung von Spaltenpflanzen ist nicht nötig.

2. Neigung mässig: Geschlossene Gefässpflanzenvereine stellen sich ein unter Mithilfe der Spaltenverankerer. Als solche sollen diejenigen Pflanzen gemeint sein, die mit ihren oberirdischen Teilen sich so über die Felsfläche verbreiten, dass sie der übrigen Vegetation einen festen Halt geben können. Es sind meistens Holzpflanzen, die in wirksamer Weise als Verankerer den Vegetationsschluss beschleunigen: Pinus montana, Juniperus comm. montana, Alnus viridis, die Vaccinien, Loiseleuria etc. Im Kleinen wirken Rosettenpflanzen, so Saxifraga Cotyledon, ferner auch die Polsterpflanzen Silene excapa, S. acaulis u. a., die zudem ähnlich wie Moospolster anderen Gefässpflanzen als Keimbett dienen können.

3. Neigung steil: Auch mit Hilfe der Verankerer sind geschlossene Vereine unmöglich; wie auf Stirnflächen geht die Sukzession nicht über den offenen Verein hinaus. Die Spalten, Vertiefungen und Felsbänder tragen freilich oft kleine, geschlossene Vegetationsinseln, aber die grösseren, spaltenlosen Flächen bleiben ewig nur von einer Moos- und Flechtendecke besiedelt.

Bei der Auswirkung dieser drei Neigungsgrade sind folgende Hauptfaktoren von Bedeutung:

a) Höhenlage. Je höher der Standort, um so geringer die Zahl der verankernden Holzpflanzen, um so geringer auch ihre Dimensionen, die bedingt sind von den klimatischen Faktoren, welch letztere auch direkt die Ansiedluug hemmen, indem die aufbauenden Kräfte (Wärme, chemische Bodentätigkeit) nach oben abnehmen, die abbauenden (Winderosion, Spaltenfrost) zunehmen.

b) Gesteinsbeschaffenheit. Je rauher der Fels, um so grösser darf die Neigung sein. Der Spaltenreichtum beschleunigt den Vegetationsschluss. Die Gegensätze zwischen dem dickbankigen Protogin und den schiefrigen Gesteinen sind gross.

c) Grad der Feuchtigkeit. Je feuchter die Oberfläche, um so grösser die Stoffproduktion und Nahrungszufuhr, um so rascher der Vegetationsschluss; doch können umgekehrt auch um so leichter ganze Vegetationskomplexe abrutschen, die nicht genügend verankert sind.

A. Die Sukzessionen in der alpinen Stufe.

a) Auf Zenitflächen sahen wir das Gyrophoretum entstehen, das in der nivalen Stufe gleichzeitig Schlussverein ist. In der Curvuletumstufe, zum Teil auch in der Nardetumstufe entwickelt es sich zum Curvuletum. In den Felsspalten selber siedelt sich Carex curvula als Petrophyt an, mit ihm besonders häufig Agrostis rupestris. Die zahllosen Rundhöcker tragen in den Spalten und Vertiefungen stets folgende Arten, die sich nach dem mittleren Häufigkeitgrad folgendermassen einordnen lassen:

Agrostis rupestris	Avena versicolor
Carex curvula	Vaccinium Vitis idaea
Vaccinium uliginosum	Juniperus comm. montana
Phyteuma hemisphaericum	Carex sempervirens
Primula hirsuta	Juncus trifidus
Leontodon pyrenaicus	Silene acaulis
Erigeron uniflorus	» rupestris
Festuca intercedens	Sedum alpestre
» Halleri	Sempervivum montanum.

Diese Arten können als konstante gelten. Gelegentlich treten noch auf:

Anthoxanthum odoratum	Ligusticum simplex
Agrostis alpina	Campanula Scheuchzeri
Minuartia verna	Chrysanthemum alpinum
Arenaria ciliata	Hieracium glanduliferum
Sibbaldia procumbens	» glaciale.

Lüdi bezeichnet diesen Verein als «Agrostidetum rupestris» und stellt ihn zum Semperviretum als Nebenassoziation, worin ich ihm beipflichte.

Das Fortschreiten dieses Vereins zum Vegetationsschluss wird aber wesentlich unterstützt durch das schon vorhandene Gyrophoretum. Die mangelhaft festigende Kraft der **Agrostis rupestris-**

Subass. würde Mühe haben, bei der starken abbauenden Kraft der Winderosion den Vegetationsschluss auf der ganzen Zenitfläche der vielen Rundhöcker herbeizuführen, wenn das Gyrophoretum nicht demselben Vorschub leisten würde.

Auf den Rundhöckern zwischen Kessiturm und Bärenegg, am Nordabhang der Zinkenstöcke, wurden im August 1919 folgende Beobachtungen gesammelt. Zwischen 2100 und 2500 m sind dort eine Menge von Rundhöckern mit den verschiedensten Stadien der Sukzessionen: **Gyrophoretum → Curvuletum** oder **Gyrophoretum → Loiseleurietum** bedeckt.

Im Rasen der Gyrophoren fangen sich die herbeigewehten Bruchstücke der Cetrarien, Cladonien und Alectorien. Im Juni 1919 beobachtete ich auf einer Pfingstexkursion, wie die Schneedecke überall von diesen Thallusfragmenten übersät war. Die Zenitflächen der Rundhöcker aber sind früh oder fast immer schneefrei, die Gelegenheit dieser Ansiedlungsart dauert also längere Zeit. Mit den Strauchflechten treffen auch Moose ein.

Beispiel: Rundhöcker nördlich vom Kl. Siedelhorn, 2250 m, Windecke. Im Gyrophoretum haben sich angesiedelt:

2 Cetraria cucullata	1 Alectoria bicolor
1 » nivalis	1 Cladonia uncialis
1 » islandica crispa	1 » silvatica
4 Alectoria lanata	1 Rhacomitrium canescens
4 » ochroleuca	1 » lanuginosum.
2 » nigricans	

Im Strauchflechtenrasen fängt sich mineralischer und organischer Staub; derselbe wird vom Regen eingeschwemmt, das Gyrophoretum stirbt langsam ab. Im Rasen der Strauchflechten keimen Gefässpflanzen, vor allem Carex curvula, aber auch andere der auf p. 128 erwähnten Arten. Von Carex curvula, oft auch andern Arten, wurde beobachtet, dass die Samen nicht immer ganz auf den Grund des Strauchflechtenrasens fallen und infolgedessen die Scheidenbasis des Carexhorstes einige cm über der Gesteinsfläche sich befindet. Der Wurzelschopf wächst dann locker durch das Gezweig des Alectorietums, und erst durch Ansiedlung von Laub- und Lebermoosen wird die Vegetationsdecke dicht. Unter den Laubmoosen sind die beiden Rhacomitrien, Dicranum congestum, D. albicans, Conostomum boreale, Rhytidium rugosum, Pterygynandrum filiforme die häufigsten; von Lebermoosen beobachtete ich mehrfach Sphenolobus minutus, Lophozia quinquedentata, Pleuroschisma tricrenatum,

Ptilidium ciliare und Gymnomitrium corallioides am Rand der Horste von Carex curvula (vergl. p. 45, Nr. 3, u. p. 51, Nr. 16).

Gelegentlich können solche Ansiedlungen auf Flächen, so lange sie noch nirgends mit den Spaltenpflanzen verfestigt sind, vom Wind als Ganzes wie abgehobene Pelzkappen weggetragen werden; und die ganze Sukzession muss nochmals mit dem Rhizocarpetum beginnen, wenn nicht unterdessen von den Spalten aus die Vegetationsdecke sich schliesst. Da die meisten Rundhöcker aus dem Curvuletum oder Loiseleurietum hervorragen, kann sich auch der Schlussverein rings an den Felsflächen emporschieben und zuletzt auf dessen Kuppe sich schliessen, wobei natürlich diese biotische Sukzession durch das Mitwirken der topographischen Sukzession (Akkumulation zwischen den Rundhöckern) beschleunigt wird. Besonders leicht treibt Loiseleuria sein Spalier über die Felsflächen vor; in seinem Geäst stellt sich eine Moosdecke ein mit Gefässpflanzen, so z. B. Leontodon pyrenaicus, Hieracium glanduliferum, H. glaciale, Phyteuma hemisphaericum, Campanula barbata, Carex curvula etc. Mit dem Pickel lassen sich bis 1 m^2 grosse Vegetationsteppiche abheben, die auf den Fels hinaufwuchsen, ohne sich irgendwie in Spalten verankern zu können.

Beim Kampf zwischen Curvuletum und Loiseleurietum wird ersteres auf spaltenreichem, letzteres auf spaltenarmem Fels in der Nardetumstufe den Sieg davontragen; in der untern Curvuletumstufe kommt dagegen Loiseleuria nicht auf, sie schmiegt sich in einzelnen Exemplaren in die Vertiefungen und am Rand der Zenitflächen an, und das Curvuletum bleibt so lange aus, bis der Fels vom Spaltenfrost zermürbt ist.

b) Wenn wir bis jetzt von Zenitflächen sprachen, so sind darunter die unzähligen Rundhöcker, zum Teil in ihrem ganzen Umfange zu verstehen. Die Neigungsflächen, welche die Biatorella-Assoziationen als Anfangsverein tragen, sind meistens so steil, dass die Sukzession beim Anfangsverein stehen bleibt, bis ein neuer topographischer Zyklus einsetzt. Insbesondere ist im Gebiet des Bankgranits und der dickbankigen Gneise der Fels so spaltenarm, dass ein Vegetationsschluss auch bei mässiger Neigung lange Zeit nicht zustande kommt. Auf schwach geneigtem Fels wird der Anfangsverein meistens mit Schutt zugedeckt, vom Schutt ausgehend beginnt eine neue Sukzession.

Einzig im Gebiet der kristallinen Schiefer, wo der Fels treppenartig abwittert und sich reichlich Spalten vorfinden, stellen sich

rasenförmige Uebergangsvereine ein, in südlicher Exposition ist es die **Carex sempervirens-Ass.** In extremer Nordexposition befinden sich in dieser Höhenstufe nur Schutthalden und Firnfelder.

Beispiel: In den Felswänden zwischen dem vordern und hintern Triftgletscher oberhalb des «Pavillon Dollfuss» steht ein dünnplattiger Gneis an. In den westlich exponierten, 65—70° steilen Wänden sind Nischen und Treppen entstanden, die folgenden Verein tragen (2700 m ü. M.):

4 Carex sempervirens	2 Carex curvula
2 Agrostis alpina	2 Avena versicolor
2 » rupestris	2 Trifolium alpinum

alle übrigen vereinzelt:

Juniperus comm. montana	Androsace multiflora
Poa laxa	Vacc. uliginosum
» alpina	» Vitis idaea
Festuca Halleri	Gentiana Kochiana
Luzula spicata	» nivalis
Juncus trifidus	Pedicularis Kerneri
Cardamine resedifolia	Euphrasia minima
Saxifraga bryoides	Achillea moschata
Alchemilla alpina	Chrysanth. alpinum
Empetrum nigrum	Leontodon pyrenaicus
Primula hirsuta	Homogyne alpina

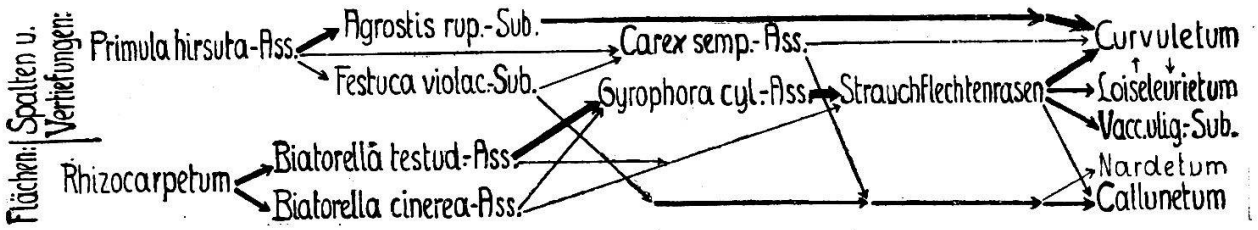
Es ist eine junge Siedlung der Carex sempervirens-Ass. Eine reifere Siedlung ist in Nr. 9, p. 55 dargestellt. Die artenreichsten Siedlungen des ganzen Gebiets gehören diesem Verein an, der aber sonst meistens auf Schutthalden auftritt. In der Nardetumstufe siedelt sich auch Calluna an, die in unserem Gebiet (Aartal!) ausserordentlich hoch steigt (vergl. p. 43 u. 53). Mit zunehmender Akkumulation von Schutt, Erde und Humus stellen sich dann auf den Felsstufen die Rasenbildner des Nardetums ein. Nardus verdrängt Calluna, und das Nardetum gleicht mit seiner dichten Rasendecke, die Humus und Erde fest bindet, die Stufen und Absätze aus. Calluna-Gesträuch, Bänder von Festuca violacea und von Carex sempervirens deuten oft noch darauf, dass unter dem Nardetum eine gestufte Neigungsfläche begraben liegt (vergl. Nr. 17, p. 43/53).

Oft geht die Entwicklung zum Nardetum auch über die **Festuca violacea-Subass.**, wie sie durch Nr. 10, p. 55 dargestellt ist, doch liegt dieses einzige Beispiel ausserhalb unseres engern Untersuchungsgebietes.

In den grösseren Felsvertiefungen zwischen den Rundhöckern sammelt sich Schutt, auf dem die Schneetälchenvegetation sich einstellt, die wir später berücksichtigen wollen.

Das Verhältnis zwischen Loiseleurietum und Curvuletum wurde schon mehrfach erörtert. Die beiden Assoziationen treten auch auf Schutt in gegenseitigen Kampf, der in der Mitte der Nardetumstufe am unentschiedensten ist. Nach der Curvuletumstufe hin ist das Loiseleurietum immer ausgesprochener Vorstadium zum Curvuletum. Nach der Rhodoretumstufe hin, also in tieferen Lagen, geht das Curvuletum, das nach der Tiefe zu immer mehr zum Uebergangsverein wird, in das Loiseleurietum als Schlussverein über. Eine Entwicklung des Loiseleurietums zum Nardetum ist nur auf Schutt möglich und auch hier selten. Bei zunehmender Verarmung des Bodens gehen beide stellenweise in eine Flechtenmatte über, ein Cladina-reiches Alectorietum mit Cladina silvatica, Cetraria cucullata, C. nivalis und C. islandica. Solche Flechtenrasen werden aber vom Winde herausgerissen, der Rohhumus wird von den Atmosphärilien weggewaschen, der Hauptschlussverein regeneriert sich. Dieses Regenerationsphänomen werden wir in der subalpinen Stufe noch häufiger antreffen (vergl. hierüber Sernander 74, p. 780).

Schema (1) der Sukzessionen auf Fels in der alpinen Stufe.



NB.: Für alle Schemata gilt folgendes: Es wurden so viel als möglich die Namen angewendet, die auf -etum endigen. Sub. = Subassoziation. Die Häufigkeit der Sukzessionsbahnen wurde durch die Dicke der Striche angedeutet. Sukzessionen, die nur durch Veränderung der nicht biotischen Faktoren möglich sind, werden durch punktierte Linien bezeichnet. Im obern Teil des Schemas sind die Assoziationen und Sukzessionen enthalten, die in der obern Höhenstufe auftreten, im untern Teil des Schemas sind diejenigen der untern (respektive untersten) Höhenstufe aufgeführt. Die Höhenlage ist durch den betreffenden Schlussverein angedeutet.

B. Die Sukzessionen in der subalpinen Stufe.

Da die Gefässpflanzenvereine nur über der Waldgrenze studiert wurden, sprechen wir im folgenden mehr nur von der Rhodoretumstufe. Immerhin liegt der Aarboden zwischen den «Bielen» und dem Aargletscher unterhalb der theoretischen Waldgrenze, die wir für diese eigenartige Vegetationsinsel zwischen 1950 und 2000 m angenommen haben (vergl. p. 34).

Die Rundhöcker im Aarboden, die Riegel der «Bielen», des «Nollen», zwischen der «Spitallamm» und dem «Rätrichsboden», an der «Gerstenegg» und bei der «Stockstege» zeigen die Stadien des Vegetationsschlusses in allen Variationen, ebenso der Gelmerkragen.

a) Auf den Zenitflächen herrscht als Anfangsverein noch das Gyrophoretum, allerdings an günstiger gelegenen Stellen (weniger Nebel und Wind) stark modifiziert durch das häufige Auftreten von Parmelien, unter denen P. encausta und P. saxatilis panniformis dominieren, auch P. stygia ist häufiger als in der alpinen Stufe; P. conspersa und P. saxatilis sind seltener, sie gehören in die eigentliche Nadelwaldstufe. Infolge der günstigen klimatischen Verhältnisse sind die Thalli der Blattflechten grösser, dicker und wachsen rascher. Das **Alectorietum** stellt sich bald ein, dadurch modifiziert, dass die Cladonien häufiger sind.

Auf den grossen, 300 m langen Rundhöckern bei den Ghältern (Aarboden) kann beispielsweise die Sukzession vom Parmelia-reichen Gyrophoretum, das stellenweise erst noch mit dem Rhizocarpetum beginnt, bis zum Callunetum verfolgt werden. Das Rhizocarpetum geht stellenweise über in eine typische Aspicilia cinerea-Asssoziation und dann erst in einen Rhacomitrium-Cladonia-Rasen; die letztern bestehen aus Cladonia rangiferina, C. silvatica, C. uncialis, C. pyxidata, C. bellidiflora, C. coccifera, C. pleurota, C. crispata, C. verticillata, alle eingebettet in die Rasen von Rhacomitrium canescens und Polytrichum piliferum. An andern Stellen finden sich im Rasen von Polytrichum piliferum und zwischen den Pölsterchen der Grimmien Sempervivum montanum, Silene rupestris, Sedum alpestre ein. Von den Spalten aus streckt sich Juniperus montana über die Felsfläche vor, teilweise die Rhacomitrium-Cladonia-Rasen durchwachsend, teilweise ertötend, wodurch Humus entsteht. Aus der grossen Sanderebene wird mineralischer Staub herbeigeweht, der sich in den Flechten- und Moosrasen fängt. Vaccinium uliginosum, V. Vitis idaea, Loiseleuria, Empetrum, vor allem aber Calluna, stellen

sich ein; das Callunetum folgt also sofort, die Sukzession **Rhizocarpetum → Aspicilia cinerea-Ass. → Gyrophoretum → Rhacomitrium-Cladonia-Rasen → Callunetum** ist an ihrem Schluss angelangt. Im Callunetum findet man noch: Arnica montana, Deschampsia flexuosa, Astrantia minor. Stellenweise wird der von Anfang an extrem saure und nährstoffarme Trockentorf so arm, dass auch das anspruchslose Callunetum ausstirbt; es siedeln sich zunächst Cladonien an und Krustenflechten, wie Biatora granulosa, B. uliginosa, Lecidea limosa, L. alpestris. Der Trockentorf springt auf, wird rissig, Weidetiere zerstampfen ihn, der Regen wascht ihn aus, der Wind führt ihn zum Teil weg und dafür neuen Mineralstaub herbei. Der Sauerstoffzutritt bedingt Vermoderung, auf dem Moder stellen sich zunächst Moose ein: Lophozia confertifolia, Dicranum scoparium, und später regeneriert sich das Callunetum wieder (vergl. p. 32 u. 132).

Auf dem Rundhöcker ist zum Teil auch Schutt abgelagert, auf dem die Entwicklung eine ganz andere ist; sie führt zum Rhodoretum und Vaccinietum.

Auf den Rundhöckern der angrenzenden Abhänge tritt stellenweise die Arve (Pinus Cembra) in den Felsspalten auf. Ihre Kronen spenden Schatten, ihr Wurzelwerk vermag den Boden auf dem Fels etwas zu durchlüften, das Callunetum weicht dem Vaccinietum oder den Rasen von Calamagrostis villosa, die eine reichere Stoffproduktion aufweisen und mehr Ansprüche machen.

b) Auf den Neigungsflächen, die sonnig exponiert und schwach bis mässig geneigt sind, verläuft die Sukzession, wie sie oben geschildert wurde. Sobald die Exposition weniger sonnig oder das Gestein stellenweise feucht ist, ändert sich die Entwicklung.

Beispiel: Auf den «Bielen», 1830—50 m, ziehen sish langgezogene Rippen zur Sanderebene des Aarbodens hinunter. Neigung 28°, W-Exp. Eine solche zeigt folgende Sukzessionsstadien nebeneinander, die man sich sehr wohl auch als aufeinander folgend denken kann:

Auf dem Rhizocarpetum mit viel Lecidea confluens, L. tenebrosa, L. lapicida, L. promiscens, siedeln sich ohne Zwischenstadium von Blattflechten Moose an: Grimmia sessitana, G. alpestris, G. Doniana, Rhacomitrium sudeticum und R. canescens. Die Grimmia-Form und die Rasen der Rhacomitrien (auch Dryptodon patens ist häufig) werden zum Keimbett von: Sempervivum montanum, Sedum alpestre, Agrostis rupestris, Silene rupestris (keine Spalten!). Auf 8 cm Humus

mit zugewehter Feinerde sitzt auf dem spaltenlosen Fels ein Rasen mit folgender Zusammensetzung:

3 Nardus stricta	1 Gentiana purpurea
4 Anthoxanthum odoratum	1 Euphrasia minima
2 Agrostis rupestris	3 Leontodon pyrenaicus
1 Molinia coerulea	2 Cladonia rangiferina
1 Carex sempervirens	1 » silvatica
1 » pallescens	2 Cetraria islandica

zwischen den Nardushorsten:

2 Lophozia confertifolia	1 Marsupella sparsifolia.

Nach oben stossen die Rasen zusammen. Da auf dem Riegel der Bielen infolge ungünstiger lokalklimatischer Verhältnisse (noch Haslitalklima!) der Schnee lange liegen bleibt, sickert das Wasser durch die moosreiche Vegetation des Riegels langsam nach unten ab. Unter diesen Einflüssen zeigt sich dann folgende Entwicklung: In der Rizocarpetumkruste, die in die Nähe solcher Sickerwasserstreifen zu liegen kommt, stellt sich ein Mischbestand der Aspicilia cinerea- und der Ephebe lanata-Ass. ein; auf demselben wachsen hygrophile Moosrasen von Gymnomitrium alpinum, Marsupella sphacelata u. a. M. Diese setzen schon einen Torf ab, auf dem sich Psora demissa, Cladonia pyxidata, C. pleurota, C. coccifera, C. bellidiflora ansiedeln. Gymnocolea inflata und Trichophorum caespitosum bilden Rasen (Trichophoretum!), auf denen sich weiterhin Leucobryum glaucum, Sphagnum compactum und S. acutifolium einfinden. Vaccinium uliginosum, Calluna, Loiseleuria und Empetrum durchdringen mit ihrem Wurzelwerk den zähen Trichophoretumtorf, und wo stellenweise durch Austrocknung die Bedingungen verändert worden sind, so dass das Trichophoretum unmöglich wird, entsteht ein Cladina-reiches Empetreto-Loiseleurietum[1]), in dem sich Lycopodium clavatum häufig einfindet. Während also auf dem «Ghälterhubel» das Callunetum Schlussverein ist und in den benachbarten Schutthalden der Sonnigen Aar bis zu 2150 m Meereshöhe das Rhodoretum die Sukzession beendigt, deuten die ausgedehnten Empetreto-Loiseleurieta auf den nur 2,5 km entfernten «Bielen» in 1850 m Meereshöhe das verschlechterte Lokalklima an. In der Sonnigen Aar findet man unterhalb der Höhenlinie von 2300 m kein Loiseleurietum; dieses wird durch das Callunetum ersetzt.

---

[1]) Das will heissen: keine ausgesprochene Assoziation von Empetrum oder von Loiseleuria.

Anderwärts kann die Sukzession, wie sie oben durch ein Beispiel geschildert wurde, auch zur **Hylocomium-reichen Vaccinium uliginosum-Subass.** (= Hylocomieto-Vaccinietum uliginosi) als Schlussverein führen.

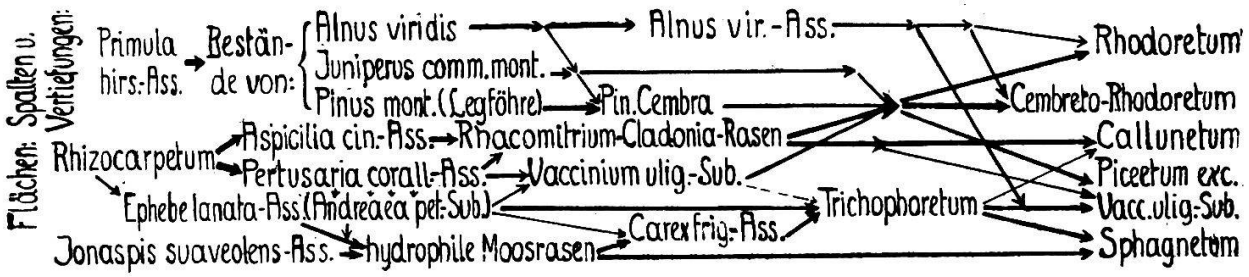
Während Pinus montana im Unteraartal nur vereinzelt vorkommt, überzieht sie im Haslital zwischen Handegg und Spitallamm in zahllosen Exemplaren die vielen rundgehobelten Sporne und Rippen. Die **Legföhre** und die **Grünerle,** letztere vorzugsweise in nördlicher Exposition und auf überrieselten Felsen, beschleunigen den Vegetationsschluss in erheblichem Masse. Ihr weithin kriechendes Geäst bietet den übrigen Gefässpflanzen Halt. Wenn sich um ihren Stamm Erde und Humus angehäuft haben, wagen sich auch die Wurzeln zum Teil aus den Felsspalten heraus und helfen zur Verfestigung des Bodens. Viele Alneten, so z. B. beidseitig des Trübtenbaches im Unteraartal, hängen förmlich, in den Felsspalten verankert, an beinahe steil zu nennenden Schliffwänden; so wurde an dieser Stelle auf 45° geneigten Absonderungsflächen ein mehrere 100 m² grosses Grünerlengebüsch beobachtet, mit Agrostis tenella, Hochstauden und Zwerggesträuch als Unterwuchs. Löst sich einmal eine grössere Felsmasse in einem solchen Alnetum oder Alnus-Hochstauden-Komplex, so reisst sie die Vegetationsdecke auf weite Strecken mit sich. Auch grosse Grundlawinen können oft solche mit Alnus verankerte Vegetationskomplexe wegreissen, im allgemeinen gleiten sie aber über die federnde Rutschbahn der hängenden Erlenäste hinunter, ohne die Vegetation zu zerstören. Schutt wird oft in erheblichem Masse angesammelt, und in der Nadelwaldstufe siedeln sich im Grünerlengebüsch schöne Fichtenbestände an. Dies sind auch die einzigen Standorte, wo Rhododendron ferrugineum auf Fels bestandbildend auftritt.

c) Auf dem extrem feuchten bis nassen, überrieselten Fels, der als Anfangsverein die **Jonaspis suaveolens-Ass.** trägt, siedeln sich oft, wenn eine mässige Vertrocknung einsetzt, welche die Entstehung von Scapaniarasen nicht zulässt, schwellende Polster von hydrophilen Moosen an. Oft sitzen die Sphagna direkt dem Fels auf, so S. cymbifolium und S. acutifolium, meistens beginnt die Sukzession aber mit Lebermoosen, so z. B. mit Nardia scalaris, Diplophyllum taxifolium, Marsupella sphacelata u. a., setzt sich fort mit Bryumformen der Quellfluren: Bryum ventricosum, B. Duvalii etc. Deckenmoose stellen sich ein: Pagiothecium striatellum, P. Roeseanum. Im nunmehr folgenden Sphagnetum wachsen

die Vaccinien, Calluna, Empetrum. Meistens kommen dann aber solche Bestände unter die Herrschaft des Alnetums, im andern Fall bleibt das **Sphagnetum** oder die **Sphagnum-reiche Vaccinium uliginosum-Subass.** (= Sphagneto-Vaccinietum uliginosi) als Schlussverein.

Bleibt der Wasserhaushalt der gleiche, so stellt sich in der Scapania-reichen Jonaspis-Ass. die Assoziation von Carex frigida ein, was aber nur unter einer erheblichen Schuttansammlung stattfindet, die durch Weiden oder auch wieder durch die Grünerle gefördert wird.

Infolge des vermehrten Auftretens der Holzgewächse und der rascheren Anfüllung der Felsspalten mit Humus und Erde ist die Zahl der Möglichkeiten in der Besiedlungsfolge schon eine beträchtliche. Das folgende Schema (2) soll den Verlauf der häufigsten Sukzessionen in der (obern) subalpinen Stufe darstellen:



Anhangsweise möge noch erwähnt sein, dass stellenweise im Aarboden (Ghälterhubel) und am Gelmersee auf den Rundhöckern in der Rhacomitrium-Ass. eine grasreiche Wiese entsteht, in der Festuca rubra commutata vorerst dominiert und aus der sich dann ein sehr armes Nardetum entwickelt. Es ist diese sekundäre Sukzession durch die häufige Anwesenheit von Weidetieren bedingt.

Werfen wir einen Rückblick auf die Entwicklung der Felsvegetation, so zeigt sich, dass anfänglich auf einer jeden topographischen Einheit zwei voneinander unabhängige Sukzessionen nebeneinander einhergehen. Solange die Gefässpflanzendecke eine ganz offene ist, also nur die Spalten und vereinzelten Vertiefungen von Gefässpflanzen besiedelt sind, bestehen zwischen der Vegetation der Spalten und der Vertiefungen einerseits und derjenigen der spaltenlosen Flächen anderseits gar keine oder nur sehr lockere Korrelationen. Höhenlage und Exposition sind die einzigen Faktoren, die in gleichem Masse einwirken. Mit zunehmendem Vegetationsschluss wächst der gegenseitige Einfluss der Spalten- und der Flächenvegetation, die Entwicklung der zwei erwähnten Sukzes-

sionen konvergiert immer mehr, bis schliesslich mit dem vollständigen Schluss der Gefässpflanzendecke die Sukzession einheitlich verläuft (vergl. p. 128—30). Zwei anfänglich unabhängige, sehr ungleiche Standorte sind durch die biotische Sukzession zu einem einheitlichen Standort geworden.

Wollten wir die Besiedlung der Felsstandorte in einem einheitlich zusammengefassten Schema darstellen, so ergäbe sich eine Sukzession von Assoziationskomplexen. Dabei müssen wir uns aber bewusst sein, dass es sich nicht um Sukzessionen von Assoziationen kurzweg handelt, sondern um Sukzessionen der Vegetation auf topographisch einheitlichen Standorten. Solche Schemata würden aber weniger übersichtlich sein als das obige. Einzig für die einfachen Verhältnisse, wie sie etwa für die Rundhöcker der alpinen Stufe (die topographische Begrenzung und die floristisch-physiognomische decken sich in diesem Falle fast völlig) beschrieben wurden, lassen sich in ein einfaches Schema fassen: Agrostis rupestris - Biatorella testudinea - Komp. → Carex curvula - Gyrophora cylindrica - Komp. → Carex curvula - Alectoria-Komp. → Carex curvula - Ass.

8. Kapitel. Sukzessionen auf Schutt.

Ueber die Oekologie der Schutt- und Geröllpflanzen sind schon verschiedene bedeutende Arbeiten geliefert worden, ich verweise besonders auf Hess (41), Schroeter (72) und Braun (19). Lüdi (53/54) hat die Sukzessionen unter allgemeinen Gesichtspunkten für das Lauterbrunnental geschildert, seine Arbeit kann als grundlegend betrachtet werden, weshalb ich mich etwas kürzer fassen kann, als es bei der Besprechung der Sukzessionen auf Fels geschah. Da die Alluvionen in den zukünftigen Stauseeböden im Mittelpunkt unseres Interesses stehen, sollen die Sukzessionen auf den Sanderebenen die eingehendste Besprechung erfahren.

I. Klassifikation der Schuttstandorte.

Die Einteilung nach der Korngrösse ist in der Profiltafel XI enthalten; eine weitergehende Einteilung hätte nur dann einen Wert, wenn man nach den Methoden der mechanischen Bodenanalyse (vergl. Raman, 65, p. 284 u. ff.) systematische Untersuchungen machen würde.

Die folgende Einteilung enthält auch die für die einzelnen Standorte charakteristischen Assoziationen oder Arten; sie soll nicht all-