Zeitschrift: Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Baselland

Band: 32 (1984)

Artikel: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Chilpen bei Diegten (Baselland)

Autor: Vogt, Walter

Kapitel: 6: Anthropogene Ersatzgesellschaften

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-676515

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: 13.07.2025

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

6 Anthropogene Ersatzgesellschaften

6.1 Tetragonolobo-Molinietum litoralis

6.1.1 Einleitung

In seiner Arbeit «Die Typen der Bromus-erectus-Wiesen des Schweizer Juras» (1954) beschreibt ZOLLER eingehend das Tetragonolobo-Molinietum litoralis als Assoziation des Mesobromion (S. 134ff.). Auf Grund seines umfangreichen Untersuchungsmaterials gliedert er die Wiesen in eine trockene Asperula-cynanchica- und in eine feuchte Tofieldia calyculata-Subassoziation. In seiner Analyse über den Einfluss von Düngung, Mahd und Beweidung auf das Mesobromion (ebenda, S. 238ff.) weist er bereits auf die Initialstadien und Schlussgesellschaften hin. Auf Grund dieser ersten Untersuchungen ging es nun darum, den Verlauf der Serie eingehender zu studieren und die einzelnen Stadien zu definieren.

6.1.2 Standort und Vorkommen

Das Hauptverbreitungsgebiet des Tetragonolobo-Molinietum litoralis liegt im Aargauer Jura. Vereinzelt finden sich Bestände im Basler, Solothurner und Berner Jura, oft fragmentarisch und mit Übergängen zu ihm nahestehenden Assoziationen des Mesobromion. Nach meinen Beobachtungen sind im Jura die *Ophrys sphecodes*-Standorte identisch mit dem Auftreten des Tetragonolobo-Mesobrometum. Es bevorzugt im allgemeinen südliche Expositionen, häufig sind jedoch auch nach West und Ost gerichtete Standorte anzutreffen. Es zeigt eine starke Bindung an tonig-mergelige Unterlage und konzentriert sich infolgedessen auf die Effingerschichten des Argovien im unteren Malm.

Im benachbarten Albisgebiet (Kanton Zürich) wird das Tetragonolobo-Mesobrometum ersetzt durch das Saturejo-Molinietum (KLÖTZLI, 1969). Vom östlich anschliessenden Randen beschrieb ZOLLER (1954b) das Thesio-bavari-Mesobrometum, das durch ganz ähnliche Standortsbedingungen gekennzeichnet ist wie das Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Ersatz-Gesellschaft ist ferner das Tetragonolobo-Mesobrometum der Schwäbischen Alb (KUHN, 1937). Ähnliche Bestände finden wir auch auf wechselfeuchten Stellen der Rhein-Alluvionen unterhalb Basel.

Die Höhenverbreitung der Gesellschaft liegt in der collin-submontanen Stufe. Nur ausnahmsweise wurde einmal ein kümmerlicher Standort auf 700m ü. M. gefunden. (Genaue Angaben über die Assoziation in ZOLLER 1954b, S. 134ff.) R. SCHMID (1972) beschreibt eine Tetragonolobo-Molinietum-Assoziation am Bürersteig. Trotz dem Auftreten von *Teucrium monta-*

num und *Carex humilis,* die normalerweise in dieser Gesellschaft fehlen, scheint uns die Zuordnung zu der von ZOLLER beschriebenen Assoziation eindeutig. Das Vorkommen dieser beiden Arten an Pionierstadien wird von SCHMID zu Recht als Einstrahlung von der benachbarten Chammerenfluh mit ihrem hohen Anteil an xerophilen Arten gedeutet.

6.1.3 Standort im Untersuchungsgebiet

Die Standorte des Tetragonolobo-Molinietum bieten im Untersuchungsgebiet sehr unterschiedliche Wachstumsbedingungen. Einerseits entstand durch tektonische Vorgänge eine vielfältige Oberflächengliederung, zum andern wechseln die hydrologischen Verhältnisse auf kurze Distanzen ganz erheblich. Quellhorizonte und Hangdruckwasser bewirken feuchte bis nasse Böden, die auch über längere Trockenzeiten feucht bleiben. Daneben finden sich trockene Kuppen, wechselfeuchte bis trockene, nach Süd und Südost geneigte Hänge sowie kleinflächige Mulden mit Staunässe. Bedingt durch die topographischen Verhältnisse bestehen wesentliche Unterschiede auch in der Insolation.

Alle diese Faktoren führten zu den heute feststellbaren Abweichungen in der Artengarnitur. Diese Unterschiede beziehen sich nicht auf die Differenzierung in die zwei Subassoziationen. Sie bestehen vielmehr innerhalb dieser beiden Ausbildungen des Tetragonolobo-Mesobrometum und gelten im wesentlichen nur für das Untersuchungsgebiet.

Folgende kurze Übersicht soll dies näher erläutern:

Südwesthang: Arten- und mengenmässig reichhaltigste Flora des ganzen Untersuchungsgebietes. Auffallend reicher Bestand an *Gymnadenia odoratissima. Ophrys sphecodes* sehr häufig.
Nur hier gedeihend: *Cirsium tuberosum* und *Globularia cordifolia.* Sehr selten: *Ophrys apifera.* Es fehlt *Ophrys fuciflora.*
In Stadium 5: *Goodyera repens.*

Westhang: Floristisch ähnlich wie der Südwesthang, jedoch ohne *Globularia cordifolia, Linum tenuifolium, Ophrys apifera, Ophrys fuciflora.*
Gut vertreten: *Ophrys insectifera.*
Teilweise dichter Pinus silvestris-Jungwuchs.

Osthang: Nur hier gedeihend: *Cephalanthera rubra, Amelanchier ovalis.* Einziger Standort mit allen 4 im Gebiet vorkommenden Ophrys-Arten, jedoch *Ophrys apifera* und *O. fuciflora* selten. *O. sphecodes* weniger häufig als in den beiden oben erwähnten Standorten, *Inula salicina* fehlt.

Plateau: *Ophrys sphecodes* fehlt, obwohl Stadien 2 und 3 vorhanden.
Weiter fehlen: *Ophrys apifera, O. fuciflora, Linum tenuifo-*

lium, Globularia elongata. Juniperus communis stark dominierend. Stadium 1 nicht mehr vorhanden, Stadien 2–4 wesentlich artenärmer als an allen andern Standorten mit gleichen Stadien.

Im Gegensatz zu den unterschiedlichen Artengarnituren in den Stadien 1–4 ist die floristische Zusammensetzung in den wiederbewaldeten Stadien 5 und 6 homogen. Wesentlich unterscheiden sich natürlich in der Artenzahl der Krautschicht die feuchte und die trockene Subassoziation.

6.1.4 Floristische Zusammensetzung

ZOLLER (1954b) differenziert das Tetragonolobo-Molinietum litoralis in eine trockene Asperula cynanchica- und eine feuchte Tofieldia calyculata-Subassoziation. Diese Trennung stimmt auch mit den Untersuchungsbefunden im Chilpen überein. Dabei ist zu erwähnen, dass infolge der geologischen und tektonischen Verhältnisse beide Subassoziationen kleinflächig und mosaikartig eng nebeneinander auftreten können. Fliessende Übergänge auf kleinstem Raum sind vor allem dann gegeben, wenn infolge der Wasserundurchlässigkeit der Unterlage Mulden stärker bewässert werden als deren Randgebiete. Dabei ist die feuchte Subassoziation in den Stadien mit mehr oder weniger offener Vegetation wenig ausgeprägt und nur noch kleinflächig vorhanden.

Es steht deshalb zu wenig Aufnahmematerial der feuchten Subassoziation zur Verfügung, und vor allem wäre es wegen der zu geringen Grösse der Aufnahmeflächen zu wenig repräsentativ ausgefallen. Für das Fehlen grossflächiger Anfangsstadien der feuchten Sukzessionsreihe seien kurz folgende Gründe angeführt.

Es ist anzunehmen, dass schon bei der Einstellung der landwirtschaftlichen Nutzung im letzten Jahrhundert die feuchte Sukzession eine dichtere Rasendecke aufwies als die trockene Variante mit ihren teilweise fast vegetationslosen Initialstadien. Vor allem gilt dies, über den Rahmen vom Chilpen hinaus, für aufgelassene Rebberge. Es gilt jedoch auch für nicht mehr bewirtschaftete, trockene Äcker und Weidegebiete. Durch Viehtritt wird die Rasendecke auf trockenen, geneigten Böden sehr viel stärker und langanhaltender gestört als auf feuchten. Durch Abbau von Mergel, der den trockenen Stadien entnommen und als Dünger oder, auch in späterer Zeit noch, als Belag für Tennböden verwendet wurde, war zudem der normale Verlauf der Sukzession noch längere Zeit gestört.

Durch den schnelleren Abbau der Streueschicht ist die Humusbildung grösser als auf den vor allem im Sommer stark austrocknenden Böden der Asperula cynanchica-Subassoziation.

Die biologische Aktivität des Bodens unter dem dichten Molinia-Rasen war damit auch zu Beginn der feuchten Sukzessionsreihe grösser als im Roh-

boden der trockenen Variante. Der Holzzuwachs im aufwachsenden Wald ist auf frischen, feuchten Böden ungleich grösser als auf den nitratarmen, wenig aktiven der trockenen Serie.

Frühzeitiger als auf dem Mergelrohboden sind auch die Keimbedingungen für Laubbäume gegeben. Zu den initialen *Pinus silvestris* und *Quercus petraea* gesellen sich sehr bald *Acer pseudoplatanus, Sorbus aria, Fagus silvatica* und in den feuchten Partien *Fraxinus excelsior.*

Es müssen demnach die Wachstumsbedingungen auf den feuchteren Böden der Effingermergel wesentlich günstiger sein als auf den trockenen. Damit erreicht die Sukzession in sehr viel kürzerer Zeit die artenärmeren Stadien 4 bis 6.

Grossflächiger sind im Untersuchungsgebiet die feuchten Stadien 4 und 5 erhalten (Molinia litoralis- und Pinus silvestris-Molinia litoralis-Stadium). Das Aufnahmematerial erlaubt hier, Beziehungen herzustellen zu der von ZOLLER (1954b) herausgearbeiteten feuchten Subassoziation des Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Ein Vergleich der Differentialarten dieser Subassoziation von ZOLLER mit denjenigen im Untersuchungsgebiet zeigt folgendes Bild:

Tofieldia calyculata, Parnassia palustris, Epipactis palustris und *Potentilla erecta* nehmen im Chilpen eine eigenartige Sonderstellung ein. Während sie ZOLLER als Differentialarten der feuchten Entwicklungsreihe verwenden konnte, besiedeln sie im Chilpen regelmässig auch die trockensten Standorte der Asperula cynanchica-Subassoziation.

So gedeiht infolge der wechselfeuchten Eigenschaften der Effingermergel nachstehende eigenartige Kombination xerophiler und hygrophiler Arten: *Anthericum ramosum, Epipactis atropurpurea, Linum tenuifolium, Asperula cynanchica, Globularia cordifolia, Globularia elongata, Potentilla verna, Bupleurum falcatum, Aster amellus, Tofieldia calyculata, Parnassia palustris, Epipactis palustris.*

In Übereinstimmung mit ZOLLER (1954b) bleiben noch die Differentialarten *Equisetum arvense* und *Orchis maculata.*

Equisetum maximum, Carex tomentosa und *Silaum silaus* sind im Gebiet zu wenig verbreitet. Sie konzentrieren sich jedoch auch hier auf feuchte bis nasse Standorte. Dagegen ist es möglich, im Pinus silvestris-Molinia-litoralis-Stadium weitere Differentialarten auszuscheiden: *Colchicum autumnale, Angelica silvestris* und *Lathyrus pratensis.* Letztere tritt auch bei ZOLLER nur in der feuchten Subassoziation auf, während die beiden ersteren in seinen Aufnahmen nicht erscheinen.

Dass bei ihm *Colchicum autumnale* und *Angelica silvestris* fehlen, erklärt sich aus der Tatsache, dass die beiden Arten erst in den Stadien der Wiederbewaldung auftreten, während das eigentliche, von ZOLLER beschriebene Tetragonolobo-Molinietum litoralis im Untersuchungsgebiet nur die Stadien 1–4 umfasst. *Colchicum autumnale* könnte im Chilpen geradezu als lokale Differentialart für das potentielle Carici remotae-Fraxinetum gelten.

Auch SCHMID (1972) erwähnt in seiner Arbeit das gemeinsame Vorkommen von Arten trockener und nasser Standorte. In offener Vegetation gedeihen dort in optimaler Ausbildung *Tofieldia calyculata* neben *Carex humilis, Asperula cynanchica, Teucrium montanum* und *Linum tenuifolium.* Diese eigenartige Artengarnitur ist für diese Subassoziation geradezu charakteristisch.

Potentilla erecta wird von ihm als indifferent bezeichnet, was auch durch den Befund im Chilpen bestätigt wird.

Eine gute Übereinstimmung der Differentialarten ergibt sich bei der trockenen Subassoziation.

Gemeinsam treten auf und gelten auch im Untersuchungsgebiet als Trennarten:

Anthericum ramosum, Potentilla verna, Linum tenuifolium, Bupleurum falcatum, Teucrium chamaedrys, Globularia elongata, Asperula cynanchica, Campanula rotundifolia, Aster amellus, Carlina vulgaris, Centaurea jacea ssp. *angustifolia.*

Zusätzlich zu diesen Spezies beschränken sich im Chilpen auf trockene Standorte: *Epipactis atropurpurea, Polygonatum officinale* und *Centaurea scabiosa.*

Epipactis atropurpurea fehlt in den Aufnahmen von ZOLLER, die beiden andern Arten kommen auch bei ihm nur in der trockenen Subassoziation vor (vgl. dazu untenstehende Tabelle).

Es ergibt sich folgender Vergleich der Differentialarten der beiden Subassoziationen:

Asperula cynanchica-Subassoziation

nur von ZOLLER (1954b) verwendet	gemeinsame Differentialarten	nur in vorliegender Arbeit verwendet
Geranium sanguineum	*Anthericum ramosum*	*Epipactis atropurpurea*
Senecio erucifolius	*Potentilla verna*	*Centaurea scabiosa*
	Sanguisorba minor	*Polygonatum officinale*
	Linum tenuifolium	
	Euphorbia cyparissias	
	Bupleurum falcatum	
	Teucrium chamaedrys	
	Globularia elongata	
	Asperula cynanchica	
	Campanula rotundifolia	
	Aster amellus	
	Carlina vulgaris	
	Centaurea jacea	
	ssp. *angustifolia*	

Tofieldia calyculata-Subassoziation

Equisetum maximum	*Equisetum arvense*	*Colchicum autumnale*
Tofieldia calyculata	*Carex tomentosa*	*Angelica silvestris*
Parnassia palustris	*Orchis maculata*	*Lathyrus pratensis*
Potentilla erecta	*Silaum silaus*	
Centaurea jacea ssp. *eu-jacea*		

Unter den «gemeinsamen Differentialarten» wurden alle Spezies aufgeführt, die in den Artenlisten übereinstimmend auftreten. Also auch diejenigen, die im Chilpen zu wenig verbreitet sind, um sie als Trennarten verwenden zu können.

Alle 11 Bromion-Verbandscharakterarten, die ZOLLER (1954b, S. 138ff.) aufführt, sind auch im Untersuchungsgebiet vertreten:

Koeleria (ciliata) cristata, Bromus erectus, Ophrys apifera, Ophrys sphecodes, Potentilla verna, Sanguisorba minor, Hippocrepis comosa, Gentiana germanica, Globularia elongata, Plantago media, Scabiosa columbaria.

Weitere Charakterarten des Mesobromion erwähnt ELLENBERG (1963, S. 601). Davon sind in unseren Aufnahmen enthalten: *Ononis spinosa,* (von ZOLLER 1954b als lokale Charakterart ausgeschieden), *Anacamptis pyramidalis, Ophrys fuciflora, Orchis militaris, Carlina acaulis, Cirsium acaulon, Euphorbia verrucosa, Gentiana ciliata, Senecio erucifolius.*

Die Zuordnung der Pflanzengesellschaft im Untersuchungsgebiet zum Tetragonolobo-Mesobrometum wird weiter eindeutig belegt sowohl durch die Artengarnitur als auch durch die gemeinsam auftretenden Assoziationscharakterarten, wie sie ZOLLER (1954b, S. 138ff.) für das Mesobrometum typicum und das Molinietum litoralis anführt.

Auf einige floristische Besonderheiten des Chilpen gegenüber der von ZOLLER (1954b) beschriebenen Assoziation sei noch kurz hingewiesen. Das Fehlen von *Tetragonolobus maritimus* ist sicher das auffallendste Merkmal. Eine Erklärung dafür würde einige Schwierigkeiten bieten. Ist sie doch in den Aufnahmen von ZOLLER (1954b) mit einer Stetigkeit von 70 bzw. 90 angegeben. Auch sind ihre nächsten Standorte nicht sehr weit vom Chilpen entfernt. Ferner fehlen *Filipendula hexapetala* und *Geranium sanguineum,* die in den andern Tetragonolobo-Mesobrometen immerhin noch mit einer Stetigkeit von 20 bzw. 40 auftreten. Nur an einer Stelle ist *Cirsium tuberosum* zu finden, die sonst zusammen mit *Filipendula hexapetala* engste Bindung an die oben erwähnte Gesellschaft aufweist. Als Besonderheit für den Chilpen muss noch das auffallend reiche Vorkommen von *Gymnadenia odoratissima* erwähnt werden, eine Art, die auch in andern Mesobrometen eher selten auftritt.

Eine weitere Bereicherung der Flora des Untersuchungsgebietes bilden *Epipactis atropurpurea, Crepis praemorsa, Hieracium piloselloides, Globularia cordifolia, Cynanchum vincetoxicum, Goodyera repens* und *Amelan-*

chier ovalis. Wohl sind diese Arten nicht selten, pflanzensoziologisch müssen sie aber doch andern Assoziationen zugeordnet werden und gehören nicht unbedingt zur Artengarnitur des Tetragonolobo-Molinietum litoralis.

6.1.5 Sonderstellung der floristischen Zusammensetzung gegenüber anderen Mesobrometen

Das Tetragonolobo-Molinietum litoralis gehört zur jurassisch-helvetischen Fazies des Mesobromion (ZOLLER 1954b). Unter den Assoziationen des Mesobromion nimmt es in bezug auf seine Artengarnitur eine Sonderstellung ein. Es vereinigt in sich xerophile und hygrophile Arten aus den trockenen und feuchten Assoziationen der jurassischen Mesobrometen. Wir finden, zumindest im Jura, in keiner Pflanzengesellschaft eine ähnliche Kombination ökologischer Gruppen auf gleichem Standort wie im Tetragonolobo-Molinietum. Wie schon mehrfach erwähnt, ist der uneinheitliche floristische Bestand bedingt durch die besonderen strukturellen und hydrologischen Eigenschaften des Bodens (s. ZOLLER 1954b, S. 145ff., in vorliegender Arbeit Kap. 6.1.6).

In der Assoziation finden sich nach den Aufnahmen von ZOLLER (1954b), ergänzt durch eigene Aufnahmen, ungefähr 35% aller Spezies, die im Teucrio-Xerobrometum und ungefähr 55%, die im Teucrio-Mesobrometum vorkommen.

Darunter figurieren die ausgesprochen wärmeliebenden und trockene Standorte «bevorzugenden» Arten *Anthericum ramosum, Ophrys apifera, Epipactis atropurpurea, Potentilla verna, Geranium sanguineum, Linum tenuifolium, Bupleurum falcatum, Cynanchum vincetoxicum, Globularia elongata, Globularia cordifolia, Thymus serpyllum, Asperula cynanchica, Scabiosa columbaria* und *Aster amellus.*

Mit dem Colchico-Mesobrometum, der frischesten Mesobromion-Assoziation im Jura, weist das Tetragonolobo-Molinietum litoralis ungefähr 45% gemeinsame Arten auf. Meso- bis hygrophile Arten im Tetragonolobo-Molinietum sind *Equisetum maximum, E. arvense, Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Carex panicea, C. tomentosa, Tofieldia calyculata, Orchis maculata, Epipactis palustris, Parnassia palustris, Silaum silaus* und *Succisa pratensis.*

Mit Ausnahme von *Equisetum maximum, E. arvense* und *Orchis maculata* treten nun alle die oben genannten xerophilen und hygrophilen Arten auf engstem Raum gemeinsam auf (vgl. Kap. 6.1.6). Im Untersuchungsgebiet Chilpen, wo diese mosaikartige Durchdringung von Pflanzen feuchter und trockener Standorte besonders augenfällig ist, mag es mit den starken tektonischen Störungen zusammenhängen. Die hydrologischen Verhältnisse der Effingermergel sind an sich schon recht kompliziert. Infolge von Quellhorizonten geringen Ausmasses liegen trockene und feuchte bis nasse Areale kleinflächig in dauerndem Wechsel nebeneinander. Der starken Wasserun-

durchlässigkeit wegen kann auch Oberflächenwasser, das sich in Mulden ansammelt, zu einer zeitweisen Vernässung des obersten Horizontes führen, ohne dass Bodenwasser stark daran beteiligt ist. Bezeichnend für die wechselfeuchten Böden der Effingermergel ist jedoch auch die Tendenz zur starken Austrocknung bei fehlenden Niederschlägen. Der Rohboden wird bei längerer Trockenheit bald einmal rissig, wodurch die Wasserverdunstung durch Poren zusätzlich verstärkt wird (vgl. ZOLLER 1954b, S. 146).

Diese gemeinsame Besiedlung eines Areales von Pflanzen sonst unterschiedlicher Standortansprüche ist eine Eigenheit aller Tetragonolobo-Molinieten. Erhebliche Schwierigkeiten ergeben sich aus dieser Tatsache sehr oft bei den pflanzensoziologischen Aufnahmen und bei der Differenzierung der Assoziation in eine trockene und feuchte Variante, da eine bestimmte Grösse des Minimalareals der Aufnahmeflächen nicht unterschritten werden kann. Diese Schwierigkeiten ergeben sich vor allem bei der Abgrenzung homogener und genügend grosser Aufnahmeflächen bei der trockenen Asperula cynanchica-Subassoziation. Es treten in dieser zahlenmässig mehr Vertreter der feuchten Variante auf als umgekehrt (vgl. Kap. 6.1.6). So finden sich in der trockenen Variante ziemlich regelmässig folgende Spezies feuchter Standorte: *Carex panicea, C. tomentosa, Tofieldia calyculata, Epipactis palustris, Parnassia palustris, Succisa pratensis, Potentilla erecta* und *Molinia coerulea* ssp. *litoralis.*

Hingegen treten auf feuchten bis nassen Böden, die nur selten austrocknen, keine ausgesprochen trockenheitsliebenden Arten auf. Vereinzelt finden sich noch einige wenige Arten mit Hauptverbreitung in der trockenen Subassoziation wie *Genista tinctoria, Peucedanum cervaria, Hippocrepis comosa* usw. Das bedeutet, dass die Krautschicht der feuchten Tofieldia-calyculata-Subassoziation in den meisten Beständen homogener zusammengesetzt ist als die trockene Asperula cynanchica-Subassoziation.

So ergibt sich in bezug auf die soziologische Struktur des Tetragonolobo-Molinietum litoralis folgendes Bild: Zwischen den zwei floristisch mehr oder weniger homogenen trockenen und feuchten Subassoziationen befindet sich eine breite Kontaktzone mit einem gemischten Bestand xerophiler, mesophiler und hygrophiler Arten, welche für die Assoziation zum mindesten ebenso charakteristisch ist wie die beiden definierten Subassoziationen selbst (vgl. ZOLLER 1954b, S. 134ff.). Im Feld nimmt diese Kontaktzone mit ihrer gemischten Artengarnitur einen wesentlichen Teil des Gesamtareals ein.

Die Forderung der Einheitlichkeit der Gesellschaft in bezug auf den floristischen, ökologischen und dynamisch-genetischen Inhalt ist in dieser Assoziation nicht durchwegs erfüllt (vgl. BRAUN-BLANQUET, 1951, S. 17ff.). Eine Trennung in zwei oder mehr Assoziationen ist nach unserer Meinung trotzdem kaum möglich. Einerseits wäre zu oft die Grösse des Minimal-Areals nicht gewährleistet, zum andern blieben in der breiten Kontaktzone der feuchten und trockenen Subassoziation die Probleme der Uneinheitlichkeit weiter bestehen, lediglich eingeschränkt auf ein etwas kleineres Areal.

6.1.6 Zur Konkurrenzkraft und ökologischen Amplitude einiger Arten des Tetragonolobo-Molinietum litoralis

Bei der Besiedlung jener Böden, auf welchen heute das Tetragonolobo-Molinietum litoralis gedeiht, spielten in bezug auf die zukünftigen Artenkombinationen verschiedene Faktoren eine wesentliche Rolle. Entscheidend war jene Bewirtschaftungsart, die vor Aufgabe der landwirtschaftlichen Nutzung zuletzt praktiziert worden war. Durch intensive Nutzung des Landes, so bei Ackerbau und Rebbau, wurden gegen Störung empfindliche Arten stärker zurückgedrängt als andere. Bei Weidebetrieb konnten sich Arten, die vom Vieh verschont wurden oder gegen Frass und Tritt wenig empfindlich waren, bereits ihren Platz sichern. Unter anderen sind dies *Pinus silvestris, Juniperus communis,* viele Gräser sowie *Carex-, Cirsium-* und *Carlina-*Arten. Bei extensiver Nutzung der oft nicht sehr ertragreichen Böden gab es jedoch auch einzelne Gebiete wie Waldränder, Borde, Ränder von Äckern und Rebbergen, auf welchen sich empfindlichere, konkurrenzschwache Arten halten konnten. Dies vor allem auch deshalb, weil anzunehmen ist, dass zumindest siedlungsferne Gebiete kaum oder gar nicht gedüngt wurden, so dass sich Arten des Flaumeichenwaldes, der submediterranen Flora und andere anzusiedeln und in die Nachbargebiete auszustrahlen vermochten. Dazu war eine langandauernde Selektion der Arten von Anfang an durch die unterschiedliche Qualität des Bodens gegeben, durch Unterschiede in Neigung und Exposition sowie durch mehr oder weniger grossen Wasser- und Tongehalt. In Verbindung mit der Konkurrenzkraft der Arten entwickelte sich auf Grund zahlreicher weiterer Faktoren das heutige Tetragonolobo-Molinietum litoralis als mehr oder weniger brachliegendes Folgestadium alter Wirtschaftsformen.

Solange die Bewirtschaftung andauert, befinden sich die Rasen in einem mehr oder weniger stabilen Gleichgewicht. Brache führt unterschiedlich schnell zu neuen Artenkombinationen. Ein entscheidender Faktor in der nun einsetzenden Sukzession stellt die Konkurrenzkraft der Arten dar. Sie bestimmt nun vor allem, welche Arten eliminiert werden und aus welchen Spezies sich die Schlussgesellschaft aufbaut.

Nach Braun-Blanquet (1951, S. 391) kann die Konkurrenzkraft aus der Stoffproduktion und aus der daraus resultierenden Raumverdrängung indirekt ermittelt werden.

Die Auswertung der soziologischen Aufnahmen der Krautschicht ergab unter anderem eine Gruppierung der Arten in Abhängigkeit ihrer ökologischen Amplitude (Tab. 29 als Beilage). Auf Grund der Aussage von Braun-Blanquet war es nun naheliegend, die Stoffproduktion dieser Arten näher zu betrachten, um zu vergleichen, ob die Zugehörigkeit zu einer bestimmten ökologischen Gruppe auch aus dieser Sicht gerechtfertigt erscheint.

Unsere Beobachtungen über Stoffproduktion und Konkurrenzkraft der einzelnen Arten erstreckten sich einerseits auf Pflanzen im Feld unter Wett-

bewerbsbedingungen und bei unterschiedlichem Nährstoffangebot. Andrerseits wurde während sieben Jahren die vegetative Entwicklung von 32 Arten aus der Krautschicht des Untersuchungsgebietes im Versuchsbeet verfolgt. Der Abstand der Pflanzen wurde hier so gewählt, dass die Sprosse sich gegenseitig nicht konkurrenzieren konnten, ausserdem war das Nährstoffangebot für alle Pflanzen gleich gross.

Messungen des Trockengewichtes wurden nicht durchgeführt, die Stoffproduktion wurde lediglich auf Grund der pflanzensoziologischen Aufnahmen und zum Teil anhand von Spross- und Blattlängen bewertet (vgl. Tab. 29 sowie Tab. 25, Kap. 7.6.3).

In bezug auf die Stoffproduktion der Individuen lässt sich nun in den ersten vier Sukzessionsstadien folgendes feststellen: Beginnend mit dem Stadium 1 nimmt die Dichte der Krautschicht bis Ende Stadium 4 kontinuierlich zu. Diese Zunahme ist einerseits bedingt durch eine steigende Individuenzahl, andererseits durch vermehrte Stoffproduktion der einzelnen Individuen. Offenbar ist diese Tendenz die Folge eines Entwicklungs- und Reifeprozesses des Bodens.

Die noch unentwickelten und unreifen Böden des Tetragonolobo-Molinietum – es sind vor allem die Sukzessionsstadien 1 bis 3 mit mehr oder weniger offener Krautschicht – sind unter anderem durch eine ausserordentliche Nährstoffarmut gekennzeichnet. Vor allem sind in diesen tonigmergeligen Rohböden die Stickstoff- und Phosphatverbindungen im Minimum enthalten (vgl. Gigon, 1967). Zudem sind bei fehlender oder nur schwach deckender Krautschicht die Bedingungen für die biologische Aktivität des Bodens äusserst ungünstig. Dies vor allem bei stärkerer Neigung in allgemein südlicher Exposition. Dementsprechend erfolgt hier der Sukzessionsverlauf bis zum geschlossenen Rasen bedeutend langsamer als auf ebenem Gelände oder in westlicher, östlicher und nördlicher Hanglage. Mit zunehmender Dichte der Vegetation erhöht sich auch langsam die Humusbildung, beginnend ab Stadium 3. Damit ändern sich auch die vorher recht ungünstigen Lebensbedingungen für die Bodenlebewesen. Extremwerte der Temperatur, der sommerlichen Austrocknung und des Bodenfrostes im Winter werden durch die Pflanzendecke erheblich gemindert, im Sommer verkrustet die Oberfläche des Bodens nicht mehr so stark. Die Mehrzahl der Faktoren, die in den Stadien 1 und 2 das Bodenleben störten oder weitgehend verhinderten, werden ausgeschaltet oder in ihrer Wirkung zumindest abgeschwächt.

Auffallend ist nun, dass die Arten der Krautschicht auf die sich stetig verbessernde Nährstoffversorgung ungleich reagieren. Während einige Arten ihre Stoffproduktion bis zum Stadium 5 um ein Vielfaches erhöhen, bleibt sie bei andern ungefähr gleich wie in den Stadien 1 und 2 mit dem geringsten Nährstoffangebot. Auf Grund ihrer unterschiedlichen Zunahme der produzierten Masse können die Arten im wesentlichen in zwei Gruppen zusammengefasst werden.

Eine erste Gruppe umfasst diejenigen Arten, die in den Stadien 1 bis 4 eine ungefähr gleichbleibend grosse Stoffproduktion aufweisen. Ihre Raumverdrängung nimmt in den dichteren, nährstoffreicheren Stadien 3 und 4 folglich nicht oder nur unbedeutend zu. Es sind dies die Arten der Globularia elongata-, der Linum catharticum- und der Rhinanthus angustifolius-Gruppe. In diese gleiche Gruppe gehören auch *Globularia cordifolia, Hieracium piloselloides* sowie alle im Gebiet vorkommenden Vertreter der Orchideen (vgl. Tab. 26).

Diese erste Gruppe umfasst demnach alle mehr oder weniger ausgeprägt stenöken Arten, die nur bis in die Stadien 3 oder 4 reichen. Im weiteren Verlauf der Sukzession unterliegen sie der zunehmend stärkeren Konkurrenz der übrigen Arten der Krautschicht sowie der nun dichter werdenden Strauch- und Baumschicht. Offensichtlich ist vor allem ein zu geringer Lichtgenuss auslesender Faktor.

In einer zweiten Gruppe sind alle jene Arten vereinigt, die bei allmählich besserer Nährstoffversorgung die Masse der Sprosse um ein Vielfaches erhöhen. Mit Ausnahme von *Gentiana ciliata* sind es die Spezies der Hippocrepis comosa-, der Buphthalmum salicifolium- und der Euphorbia-verrucosa-Gruppe sowie die ersten sechs Vertreter der Molinia-coerulea-Gruppe.

Diese Arten vermögen sich infolge ihrer grösseren Stoffproduktion und auf Grund ihrer Lebensform an die veränderten Lichtverhältnisse in der dichteren Krautschicht anzupassen. Es muss bei dieser generellen Feststellung natürlich mit berücksichtigt werden, dass der Lichtbedarf der Arten unterschiedlich gross ist und dass gewisse Arten wahrscheinlich Baumschatten besser zu ertragen vermögen als den Schatten einer dichten Krautschicht. Allgemein bestätigt sich jedoch die Regel, dass die Konkurrenzkraft einer Art ungefähr parallel zur Grösse der Stoffproduktion verläuft.

Der zu Beginn dieses Kapitels erwähnte Versuch bestätigte übrigens die Beobachtungen im Feld. Bei gleich grossem Nährstoffangebot und unter Ausschaltung der Konkurrenz zeigten auch im Versuchsbeet die in der zweiten Gruppe erwähnten Arten ein ungleich stärkeres Wachstum des Sprosses als die in der Gruppe eins aufgeführten.

Dieser Zusammenhang zwischen gleichem Nährsalzangebot und ungleich grosser Wuchsleistung erklärt auch die unheilvolle Wirkung intensiver Düngung auf die Artengarnitur der Mesobromion-Rasen. Im Tetragonolobo-Molinietum litoralis vermögen sich die stenöken Arten in den nährstoffärmeren Stadien deshalb zu behaupten, weil die potentiell konkurrenzstärkeren Pflanzen infolge Nährstoffmangels nur schlecht zu gedeihen vermögen. Diese stenöken Arten zeigen bereits bei geringem Nährstoffangebot eine fast optimale Wuchsleistung. Dadurch sind sie in den ersten Sukzessionsstadien oder in ungedüngten Rasen im Wettbewerb den andern Arten zumindest ebenbürtig. Das Verschwinden stenöker Arten ist nach den bisherigen Untersuchungen nicht als Folge einer direkten Schädigung durch den Dünger zu betrachten. Vielmehr ist es eine indirekte Wirkung infolge Licht-

entzuges durch die nun grösseren Sprosse konkurrenzstärkerer Arten. Im oben erwähnten Versuchsbeet konnten jedenfalls bei keiner der Pflanzen aus dem Tetragonolobo-Molinietum offensichtliche Schäden festgestellt werden, auch nicht bei versuchsweise sehr intensiver Düngung mit handelsüblichen Kunstdüngern.

Während mehreren Jahren wurden in weiteren Versuchen vierzehn Orchideen-Arten, darunter die vier einheimischen *Ophrys*-Arten, in Kultur gehalten und ebenfalls zum Teil stark überdüngt. Auch hier traten keine Schäden auf, obwohl das Substrat periodisch mit einem Insektizid (Diazinon) behandelt werden musste. Eine Düngerfeindlichkeit der Orchideen konnte nicht beobachtet werden.

Folgende Beobachtung liess sich bei diesen Untersuchungen im Versuchsbeet anstellen: In Kultur gehaltene Erdorchideen werden, öfters als im Freiland, von Insektenlarven befallen. Die Frassschäden in den Knollen bringen die Pflanzen zum Absterben, das heisst die Knollen beginnen zu faulen. Fast ausschliesslich werden Knollen befallen, die in einer lockeren Erdmischung gezogen werden oder im Freiland in lockerem, humosem Boden wachsen. Nur ganz selten konnten diese Schäden bei Pflanzen auf schweren, tonigen Böden beobachtet werden. Frassschäden konnten auch bei fingerförmigen Knollen *(Gymnadenia)* sowie bei *Platanthera* beobachtet werden, nie jedoch bei Rhizomen. Das könnte zum Teil auch erklären, dass Orchideen mit Rhizomen (Epipactis, Cypripedium u. a.) im Garten leichter zu kultivieren sind als Orchideen mit Knollen (*Orchis, Ophrys* usw.).

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Dr. Willi Eglin, Basel, für die Bestimmung des Insektes danken. Es handelt sich in den beobachteten Fällen um *Eumerus spec.,* eine Schwebfliegenart, deren Larven vor allem Liliaceen befallen.

ZOLLER (1954b, S. 145f.) weist bei der Differenzierung des Tetragonolobo-Molinietum litoralis in eine feuchte und eine trockene Subassoziation auf die extremen edaphischen Verhältnisse der Standorte dieser Gesellschaft hin. Er zeigt, dass die xerothermen Differentialarten der Asperula cynanchica-Subassoziation um so häufiger auftreten, je tiefer im Sommer der Wassergehalt der Effingermergel absinkt. Umgekehrt ist eine Zunahme der feuchtigkeitsliebenden Differentialarten der Tofieldia calyculata-Subassoziation dort zu beobachten, wo der Boden auch im Sommer nicht allzu stark auszutrocknen vermag. Wir haben im Kapitel 6.1.5 bereits auf die Durchdringung der beiden Subassoziationen und auf die daraus resultierende Kombination xerophiler und hygrophiler Arten hingewiesen. Je nach den hydrologischen Verhältnissen des Standortes sind die beiden ökologischen Gruppen gleich stark vertreten oder es kann die eine die andere dominieren. Diese Kombination zweier ökologischer Gruppen unter gleichen Standortbedingungen ist pflanzensoziologisch eher eine Ausnahme. Einerseits vermögen danach im Tetragonolobo-Molinietum hygrophile Arten längere Trockenperioden zu überdauern, auch wenn, wie ZOLLER 1954b festgestellt hat, der Wasserver-

lust des Bodens bei starker Austrocknung grösser sein kann als im Teucrio-Mesobrometum (ZOLLER, 1954b). Andererseits vermögen sich xerophile Arten den meist feucht-kalten, tonig-mergeligen Böden anzupassen und zu überleben.

Typische Standorte für die beiden ökologischen Gruppen ausserhalb des Tetragonolobo-Molinietum sind im Jura normalerweise der Humuskarbonatboden für die wärmeliebenden und trockenheitsertragenden Arten und die Rendzina für die feuchtigkeitsliebenden Spezies. Je extremer die Eigenschaften dieser beiden Bodentypen werden, um so ausgeprägter und homogener erscheint die jeweils entsprechende ökologische Gruppe. Extremwerte ergeben sich bei den Humuskarbonatböden an sehr flachgründigen Südhängen mit intensiver Insolation über Rauracien oder Séquanien, bei der Rendzina (Argovien, Oxfordien) in schattigen Mulden mit Staunässe und Vergleyung.

Welchen edaphischen Bedingungen die beiden ökologisch unterschiedlichen Artengruppen unterliegen, möge eine kleine Gegenüberstellung der «normalen» Eigenschaften der zwei Bodentypen zeigen.

	Bodeneigenschaften	
	Humuskarbonatboden (Kalksteinrendzina) Standort mehr oder weniger xerophiler Arten, zum Beispiel Teucrio-Xerobrometum	Rendzina (Mergelrendzina) Standort mehr oder weniger hygrophiler bis mässig xerophiler Arten, zum Beispiel Tetragonolobo-Mesobrometum
Profil	meist flachgründig	meist tiefgründig
Textur		
Tongehalt	gering	sehr gross
Feinerdegehalt	gering	gross
Durchlüftung	stark	sehr gering
Luftkapazität	sehr gross	sehr gering
Wasserkapazität	gering	gross bis sehr gross
Struktur, Chemismus		
Humusgehalt	mässig bis gross	kein Humus
Krümelstruktur	gut	keine, nur Einzelkornstruktur
pH-Wert	meist um 7	stark alkalische Reaktion, über 7,5
$CaCO_3$-Gehalt an Oberfläche	gering	sehr gross

Allgemeine Eigenschaften		
Wasserhaushalt	neigt zur Austrocknung	neigt zur Vernässung
Wasserdurchlässigkeit	sehr stark	sehr gering
Wärmehaushalt	warm	kalt
Bodenfauna	reich	sehr arm
Biologische Aktivität	gut	sehr gering bis mässig

Auffallend im Untersuchungsgebiet ist nun der mengenmässig unterschiedlich grosse Anteil der Xerophyten und Hygrophyten in den trockenen und feuchten Stadien 1 bis 4. Um diesen zahlenmässig erfassen zu können, wurde auf Grund von je zehn Aufnahmen an feuchten und trockenen Standorten die Stetigkeit folgender Arten ermittelt:

Hygrophyten: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Tofieldia calyculata, Epipactis palustris, Parnassia palustris, Succisa pratensis.*

Xerophyten: *Anthericum ramosum, Epipactis atropurpurea, Linum tenuifolium, Bupleurum falcatum, Globularia elongata, Asperula cynanchica.*

Die Auswertung ergab folgendes Resultat:

	Stetigkeit in %
Xerophyten auf trockenem Standort	95
Xerophyten auf feuchtem Standort	10
Hygrophyten auf trockenem Standort	95
Hygrophyten auf feuchtem Standort	98

Dass sich die Stetigkeit der Xerophyten auf trockenem und diejenige der Hygrophyten auf feuchtem Standort im normalen Rahmen bewegen würden, war vorauszusehen. Hingegen überrascht der hohe Anteil der Hygrophyten an der Krautschicht der trockenen Standorte, ebensosehr aber auch der umgekehrt geringe Anteil der Xerophyten auf feuchtem Standort.

Im Feld äussert sich dieses unterschiedliche Verhalten so, dass alle oben erwähnten Hygrophyten auch auf trockensten Kuppen zum Beispiel neben *Globularia cordifolia* zu gedeihen vermögen. Hingegen sinkt die Individuenzahl der trockenheitsertragenden Arten auf feuchten Böden sehr rasch ab, und sie verschwinden vollständig in den feuchtesten Stadien des Untersuchungsgebietes. Aus zahlreichen ökologischen Untersuchungen mit einer grösseren Anzahl Arten aus den Trocken- und Halbtrockenrasen, vor allem auch mit *Bromus erectus,* weiss man, dass diese Arten in Reinkultur eine weit grössere Amplitude aufweisen als bei natürlicher Konkurrenz (Ellenberg, 1963, S. 626ff.).

Da sich die Pflanzen in den ersten, noch lichten Sukzessionsstadien gegenseitig nicht oder kaum konkurrenzieren, wird die Besiedlung gleicher Standorte durch verschiedene ökologische Gruppen verständlich. Dass im

weiteren Verlauf der Sukzession die Xerophyten auf feuchten Standorten früher ausscheiden als die Hygrophyten auf trockenem Areal, ist höchstwahrscheinlich auch wieder eine Funktion der Konkurrenzkraft. Die oben vermerkte Stetigkeit von 10% bedeutet den Durchschnitt aus den ersten vier Sukzessionsstadien. Nur auf die beiden ersten Stadien bezogen, wäre die Stetigkeit höher.

Die meisten der hier beteiligten Xerophyten gehören zu den stenöken Arten, sie besitzen geringe Deckungswerte und müssen daher als konkurrenzschwach gelten. Auf trockenen Standorten sind sie den Hygrophyten ebenbürtig, da sie infolge morphologischer und physiologischer Anpassung Trockenheit besser zu ertragen vermögen und daher in ihrem Wachstum weniger stark gehemmt werden als die Hygrophyten. Diesen und andern konkurrenzstärkeren Arten fehlt auf trockenen Böden vor allem das Wasser, um zur optimalen Grösse heranwachsen zu können. Ihr Deckungswert und demzufolge auch der Lichtentzug gegenüber den Konkurrenten bleiben gering.

Anders gestalten sich die Verhältnisse auf feuchten Böden. Hier gedeiht *Molinia coerulea* optimal, ihre Wuchsleistung ist um ein Vielfaches grösser als an trockenen Standorten, sie gelangt zur absoluten Dominanz (vgl. Tab. 22 und Tab. 23, Kap. 7.6.2). In dichteren Stadien unterdrückt sie sowohl die Xerophyten als auch die konkurrenzschwachen Arten unter den Hygrophyten, obwohl diese hier in ihrem physiologischen Optimalbereich leben.

6.2 Tetragonolobo-Molinietum litoralis und seine Beziehungen zum Molinio-Pinetum silvestris (Pineto-Molinietum litoralis)

Auf Grund der floristischen Zusammensetzung der Krautschicht weist ZOLLER (1954b, S. 137ff. und S. 238ff.) auf den erheblichen Verwandtschaftsgrad zwischen dem Tetragonolobo-Molinietum und dem Molinio-Pinetum hin. Vergleicht man das Sukzessionsstadium 5 des Tetragonolobo-Molinietum mit den natürlichen Föhrenwäldern (Molinio-Pinetum), so stellt man auch in der Baum- und Strauchschicht eine weitgehende Übereinstimmung fest. In beiden dominiert *Pinus silvestris* bei den Bäumen, beigemischt finden sich in beiden Assoziationen zudem *Acer pseudoplatanus, Quercus petraea, Sorbus aria, Fagus silvatica* und etwas seltener einige weitere Arten. Die Strauchschicht mit einem ebenfalls hohen Prozentsatz gemeinsamer Arten ist vertreten durch *Juniperus communis, Viburnum lantana, Ligustrum vulgare, Berberis vulgaris* und *Cornus sanguinea.*

Von den in beiden Assoziationen auftretenden Arten der Krautschicht seien nur die wichtigsten erwähnt. Es sind dies: *Calamagrostis varia, Sesleria coerulea, Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Bromus erectus, Brachypodium pinnatum, Carex montana, C. flacca, Tofieldia calyculata, Anthericum ramo-*

sum, Gymnadenia conopea, G. odoratissima, Epipactis atropurpurea, Potentilla erecta, Trifolium montanum, Lotus corniculatus, Hippocrepis comosa, Geranium sanguineum, Euphorbia cyparissias, Peucedanum cervaria, Gentiana ciliata, Teucrium chamaedrys, Prunella grandiflora, Origanum vulgare, Thymus serpyllum, Rhinanthus angustifolius, Galium verum, Succisa pratensis, Scabiosa columbaria, Aster amellus, Buphthalmum salicifolium, Crepis praemorsa, Centaurea scabiosa und *Leontodon hispidus.*

Abgesehen von der meist stark unterschiedlichen Neigung besiedeln beide Gesellschaften Böden mit gleichen oder sehr ähnlichen edaphischen Bedingungen. Entweder handelt es sich beim Boden um mehr oder weniger stark tonhaltigen Mergel oder dann um Molasse, wie beim Molinio-Pinetum am Albis bei Zürich. Immer sind jedoch Neigung zur zeitweisen Vernässung oder oberflächlich starken Austrocknung, Wasserundurchlässigkeit und geringe biologische Aktivität Hauptmerkmale des Bodens. Bei ungefähr gleicher Exposition – beide Gesellschaften bevorzugen südöstliche bis westliche Lage – wird nun dementsprechend das Territorium auch durch gleiche ökologische Gruppen besiedelt, wobei der hohe Verwandtschaftsgrad der beiden Assoziationen offensichtlich wird. Die Kombination zweier ökologischer Gruppen mit xerophilen und hygrophilen Arten wird im Kapitel 6.1.5 dargelegt.

Beim Molinio-Pinetum sind es die regressiven Eigenschaften des Bodens, welche diese Assoziation zur Dauergesellschaft werden lassen, beim Stadium 5 des Tetragonolobo-Molinietum wurde der Boden sekundär zu einem Rohboden degradiert. Während das Molinio-Pinetum als eine primäre, natürliche Waldgesellschaft angesehen wird, entstand das Tetragonolobo-Molinietum sekundär auf Böden, die zum Teil während Jahrhunderten bewirtschaftet worden waren. Auch bei extensiver Wirtschaft wird der Boden in seiner Struktur und in seinem Nährstoffgehalt wesentlich beeinflusst.

Um den Verwandtschaftsgrad der beiden Gesellschaften charakterisieren zu können, ist es notwendig, beim Tetragonolobo-Molinietum das Sukzessionsstadium 5 zum Vergleich heranzuziehen. Nur hier entspricht die Deckung durch die Baum- und Strauchschicht denjenigen Werten, wie sie im Molinio-Pinetum auftreten, während in der Krautschicht der offenen Stadien 3 und 4 noch zahlreiche lichtliebende Arten vorhanden sind, die sowohl im Stadium 5 als auch im Molinio-Pinetum nicht mehr zu konkurrieren vermögen. Vor allem gilt dies für *Ophrys sphecodes, Linum tenuifolium, Globularia elongata, Ononis spinosa, Tetragonolobus maritimus, Centaurium pulchellum* u. a. (vgl. ZOLLER, 1954 b, ETTER, 1947 a, DAFIS, 1962, ELLENBERG und KLÖTZLI, 1972).

In bezug auf die soziologische Stellung ist nach unserer Auffassung zu unterscheiden zwischen dem primären, natürlichen Molinio-Pinetum silvestris und einem sekundären, anthropogen bedingten Sukzessionsstadium des Tetragonolobo-Molinietum litoralis.

1. Das natürliche Molinio-Pinetum, eng gefasst, stockt auf steilen, instabilen Mergel- oder Molasse-Rutschhängen. Durch Quellung und Rutschung des Bodens wird auf natürliche Weise verhindert, dass an Stelle der Föhre anspruchsvollere Laubbäume zur Dominanz gelangen und das Molinio-Pinetum im Bereich der Fagetalia in ein Carici-Fagetum oder in einen Laubmischwald umwandeln mit *Quercus petraea, Sorbus aria, Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior.* Weitere Bodeneigenschaften wie Flachgründigkeit, Nässe und Austrocknung spielen dabei ebenfalls eine wichtige Rolle. Von entscheidender Bedeutung scheint jedoch die Steilheit des Hanges zu sein, die 1. eine frühere Bewirtschaftung ausschloss, 2. durch die Instabilität die Föhre als Pionier und Lichtholzart weniger stark beeinträchtigt als andere Baumarten und 3. die Bildung eines tiefgründigen Bodens verhindert.
   Ein Beispiel dazu bieten die Föhrenwälder am Albis (Dafis, 1962). Das reine Molinio-Pinetum findet sich hier nur auf flachgründigen, steilen Böden mit einer Neigung zwischen 40 und 45° (Gesellschaftseinheit I in Dafis, 1962). Wird der Boden tiefgründiger und weniger steil, Neigung zwischen 25 und 30°, dominiert zwar immer noch *Pinus silvestris,* jedoch werden *Fagus silvatica, Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* vitaler und steigen bereits in die Oberschicht auf (Gesellschaftseinheit III in Dafis, 1962). In der Krautschicht fehlen alle charakteristischen Arten des Molinio-Pinetum ; an ihre Stelle treten Arten der Buchenwälder: *Mercurialis perennis, Convallaria majalis, Euphorbia amygdaloides, Neottia nidus-avis, Paris quadrifolia, Sanicula europaea, Lilium martagon, Epipactis latifolia, Daphne mezereum, Viola silvestris* u. a.
   Ellenberg und Klötzli (1972) vereinigen verschiedene Molinio-Pineten zu einem Cephalanthero-Pinetum silvestris. Die Standorte werden charakterisiert mit «mehr oder minder stabilisierten Mergelhängen». Anscheinend stehen auch diese Assoziationen dem Carici-Fagetum näher als dem Molinio-Pinetum, was durch die Dominierenden in der Krautschicht belegt wird. Unter anderen werden aufgeführt: *Carex montana, Cephalanthera longifolia, Epipactis latifolia, Knautia silvatica, Laserpitium latifolium, Melittis melissophyllum, Prenanthes purpurea, Carex alba, Hedera helix, Rosa arvensis.* Auch hier zeichnet sich die Tendenz ab, dass bei Stabilisierung des Bodens das Molinio-Pinetum durch andere Gesellschaften abgelöst wird.

2. Sekundäres, anthropogen bedingtes Molinio-Pinetum
   Diese Gesellschaft findet sich, in der Schweiz vor allem im Jura, auf mässig geneigten bis nicht allzu steilen Hängen, also in jenem heute aufgelassenen Gelände, das zur Zeit der alten Dreifelderwirtschaft noch als Acker oder Weideland genutzt worden war. Unter der Voraussetzung, dass nur an steilen, rutschigen Hängen die Bedingungen für das Molinio-Pinetum als Dauergesellschaft gegeben sind, muss das Molinio-Pinetum auf ehe-

maligem Kulturboden als Sukzessionsstadium des Tetragonolobo-Molinietum litoralis angesehen werden. Je nach Lage und Wassergehalt des Bodens führt die Sukzession im Bereich der Buchenwälder entweder zu einer eher trockenen Gesellschaft mit *Quercus petraea, Sorbus aria, S. torminalis* und *Acer pseudoplatanus,* zu einem Carici-Fagetum oder zu einer feuchteren Gesellschaft mit *Fraxinus excelsior.*

6.3 Sukzessionsstadien

6.3.1 Methode und Probleme zur Differenzierung der Sukzessionsstadien

Zur Differenzierung der sechs Sukzessionsstadien wurden folgende Kriterien verwendet:

Differentialartengruppen der Krautschicht
Deckung und Artenzahl der Krautschicht
Differentialartengruppen der Moosschicht
Deckung der Moosschicht
Deckung und Artenzahl der Strauchschicht
Deckung, Artenzahl und Höhe der Baumschicht

Die Differentialartengruppen wurden auf Grund von 102 Vegetationsaufnahmen erarbeitet. Arten mit gleicher ökologischer Amplitude wurden nach dem Verfahren von ELLENBERG (1956) zu ökologischen Zeigergruppen zusammengefasst und nach einer für die Gruppen besonders kennzeichnenden Spezies benannt. Abundanz und Dominanz wurden, wie bei den Waldgesellschaften, nach der Methode BRAUN-BLANQUET (1951) in einer kombinierten siebenteiligen Skala geschätzt. Auch hier wurde die von ZOLLER (1954b) modifizierte Skala angewandt (vgl. Kap. 3.1).

Weitere soziologische Aufnahmen der Stadien 1 bis 4 in den Gebieten Hessenberg und Nettenberg N Effingen (Fricktal) wurden zu vergleichenden Studien herangezogen. Sie bestätigen die Befunde im Untersuchungsgebiet Chilpen. Es ist ebenfalls das kleinflächige Mosaik verschiedener, nebeneinanderliegender Stadien festzustellen. Mit Ausnahme von *Tetragonolobus maritimus* (im Chilpen nicht vorhanden), das in den Stadien 2 bis 5 auftritt, stimmen Artengarnitur und Differentialartengruppen mit denjenigen im Chilpen überein.

Vor allem der Frage des Verschwindens stenöker Arten galt die Begehung fast aller im Aargauer und Basler Jura noch vorhandenen und bereits verschwundenen Tetragonolobo-Mesobrometen. Als Zeigerarten für das Vorhandensein und den Zustand des Tetragonolobo-Molinietum litoralis dienten *Tofieldia calyculata, Ophrys sphecodes, O. insectifera, Rhinanthus*

angustifolius, Cirsium tuberosum, Centaurium pulchellum, Gymnadenia odoratissima, Linum tenuifolium, Globularia elongata und *Tetragonolobus maritimus.* Alle diese Arten weisen für die Stadien mit mehr oder weniger offener Krautvegetation einen grossen soziologischen Zeigerwert auf. Dabei zeigt im untersuchten Raum nur *Ophrys sphecodes* engste Bindung an das Tetragonolobo-Molinietum litoralis. In geringem Masse gilt es noch für *Filipendula hexapetala* und *Cirsium tuberosum,* die mit geringer Stetigkeit auch noch im Colchico-Mesobrometum erscheinen. Die übrigen Arten treten regelmässig auch in den andern Assoziationen des Bromion-Verbandes auf.

Der Befund stimmt auf allen untersuchten Standorten der Assoziation mit den Resultaten im Chilpen überein. Immer ist das Verschwinden dieser stenöken Arten dort festzustellen, wo intensive anthropogene Einflüsse oder aufwachsender Wald die synökologische Struktur grundlegend verändern. Bei 51 Aufnahmen konnten nur zweimal *Ophrys sphecodes* festgestellt werden, die sich auf regelmässig gemähten Wiesen noch kümmerlich zu halten vermochten. Bei beiden handelt es sich, trotz Düngung, um magere Wiesen auf Effingerschichten. Die eine befindet sich «Uf der Höhi» NE Densbüren, auf feuchter, tonig-lehmiger Unterlage stockend, die zweite im Raume «Ankenmatt» W Mahren, in südlicher Exposition und trocken.

Zur Differenzierung der Stadien müssen folgende Bemerkungen vorausgeschickt werden:

- Bei der Trennung pflanzensoziologischer Einheiten können im Gelände nie absolute Grenzen festgelegt werden. Kontaktzonen und fliessende Übergänge zwingen den Pflanzensoziologen zu mehr oder weniger willkürlicher Abtrennung zweier Gesellschaftseinheiten.

Eine der Folgen davon ist, dass je nach Verlauf der Grenze die Zahl der Arten bei den Aufnahmen innerhalb einer Gesellschaft mehr oder weniger grossen Schwankungen unterworfen ist.

- Gleiche Schwierigkeiten gelten für die Differenzierung von Sukzessionsstadien.

Für die Artenzahl und Deckung der Krautschicht im Untersuchungsgebiet ergeben sich daraus in einzelnen Stadien oft beträchtliche Schwankungen. So kann zum Beispiel auf dem artenärmeren Plateau und am Osthang die Artenzahl dem Durchschnitt von Stadium 1 entsprechen, während die Aufnahme auf Grund der Deckung dem Stadium 3 zugeordnet werden musste. Für die 6 Stadien ergeben sich folgende Werte:

Stadium	1	2	3	4	5	6
Zahl der Arten	18–29	33–46	32–51	29– 51	19– 47	8–20
Deckung der Krautschicht (%)	3– 8	20–70	50–90	60–100	70–100	5–95

Obwohl die mittleren Werte für den Verlauf der Sukzession ein recht charakteristisches Bild ergeben (vgl. Tabelle 11, Kap. 6.5.1), sind zwischen den einzelnen Aufnahmen eines Stadiums doch beträchtliche Schwankungen

festzustellen. Die Gründe dafür werden, ausser den oben erwähnten, im Kapitel 6.1.3 erläutert.

Wegen der unterschiedlichen Artengarnitur bei verschiedener Exposition hätte man nun konsequenterweise die Aufnahmen eines jeden topographisch einheitlichen Gebietes zu einer eigenen Vegetationstabelle zusammenstellen müssen. Eine grössere Einheitlichkeit der Aufnahmen wäre damit gewährleistet gewesen.

Aus zwei Gründen konnte dieses Verfahren im Untersuchungsgebiet nicht angewendet werden:

- An keinem Standort sind alle 6 Stadien vereinigt.
- Je nach Standort (Exposition) sind einzelne Stadien in nur wenigen, kleinflächigen Arealen vorhanden, so dass zu wenig Aufnahmematerial zur Verfügung stand.

6.3.2 Differentialartengruppen (vgl. Tab. 29)

Differentialarten der Krautschicht

Im Rohboden und im Pionierstadium konstante Arten (ab Stadium 1). Konstant nur in mehr oder weniger offener Krautvegetation (Stadien 1 und 2).

Globularia elongata-Gruppe:
Globularia elongata, Linum tenuifolium, Centaurium pulchellum.

Konstant bis in den geschlossenen Rasen (Stadien 1–4)
Linum catharticum-Gruppe:
Linum catharticum, Polygala amarella, Asperula cynanchica, Euphrasia rostkoviana, Gentiana germanica, Scabiosa columbaria.

Konstant bis in den Föhrenwald (Stadien 1–5)
Hippocrepis comosa-Gruppe:
Hippocrepis comosa, Sanguisorba minor, Campanula rotundifolia, Prunella grandiflora, Festuca ovina, Bupleurum falcatum.

In mehr oder weniger offener Krautvegetation konstante Arten (ab Stadium 2)

Konstant nur in Rasenvegetation (Stadien 2–4)
Rhinanthus angustifolius-Gruppe:
Rhinanthus angustifolius, Gymnadenia odoratissima, Tofieldia cavyculata, Carex caryophyllea, Ophrys insectifera.

Konstant bis in den Föhrenwald (Stadien 2–5)
Buphthalmum salicifolium-Gruppe:
Buphthalmum salicifolium, Gymnadenia conopea, Leontodon hispidus, Succisa pratensis, Epipactis palustris, Koeleria cristata, Parnassia palustris, Lotus corniculatus, Gentiana ciliata.

In mehr oder weniger geschlossenem Rasen konstante Arten (ab Stadium 3)

Konstant bis in den Föhrenwald (Stadien 3–5)

Euphorbia verrucosa-Gruppe:

Euphorbia verrucosa, Pimpinella saxifraga, Centaurea scabiosa, Crepis praemorsa, Aster amellus, Genista tinctoria, Briza media, Trifolium montanum, Platanthera bifolia, Carlina acaulis, Carlina vulgaris, Plantago media, Cirsium acaulon.

In aufwachsendem Laubwald konstante Arten (Stadium 6)

Hedera helix-Gruppe:

Hedera helix, Fragaria vesca, Cephalanthera damasonium, Mercurialis perennis, Sanicula europaea, Prenanthes purpurea, Viola silvestris, Rubus spec., Lonicera xylosteum, Viburnum opulus.

Differentialarten der Moosschicht

In mehr oder weniger offener Krautvegetation konstante Arten. Konstant bis in den geschlossenen Rasen (Stadien 2–4)

Ctenidium molluscum-Gruppe:

Ctenidium molluscum, Ditrichum flexicaule, Rhytidium rugosum, Tortella tortuosa.

Diese Artengruppe verhält sich ökologisch sehr ähnlich wie die Rhinanthus angustifolius-Gruppe unter den Kräutern.

In mehr oder weniger geschlossenem Rasen bis in den aufwachsenden Laubwald konstante Arten (Stadien 3–6)

Scleropodium purum-Gruppe:

Scleropodium purum, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Dicranum undulatum, Pleurozium schreberi, Fissidens taxifolius, Dicranum scoparium.

In aufwachsendem Laubwald konstante Arten (Stadium 6)

Thuidium tamariscifolium-Gruppe:

Thuidium tamariscifolium, Eurhynchium striatum.

6.4 Trockene Asperula cynanchica-Subassoziation

6.4.1 Sekundäres Initialstadium, Stadium 1

6.4.1.1 Floristische Zusammensetzung

Bei 9 Aufnahmen (Tab. 29) beträgt die durchschnittliche Artenzahl der Krautschicht 21, bei den einzelnen Aufnahmen schwankt sie zwischen 18 und 29. Die Deckung der Krautschicht reicht von 3% bis zu 8% und beträgt im

	Chilpen			Hessenberg		
Höhenlage (m)	530	530	530	510	510	510
Exposition	SW	SW	SW	SSW	SSW	SSW
Neigung (°)	45	50	50	25	30	40
Deckung der Krautschicht (%)	5	5	5	5	5	5
Globularia elongata	-	+	-			-
Linum tenuifolium	-	-	-	-	-	-
Centaurium pulchellum		-	-			
Epipactis atropurpurea	-	-	-	-	-	
Linum catharticum	-	-	-	-		
Polygala amarella	-	-	-			-
Asperula cynanchica	-	-	-		-	
Euphrasia rostkoviana	-	+	-		-	-
Gentiana germanica	-	+	-	-		
Scabiosa columbaria	-	-	-		-	
Hippocrepis comosa	+	+	+	-		
Sanguisorba minor		+	-	+	-	-
Campanula rotundifolia	-	+	+	-		-
Prunella grandiflora	-	-	-			
Festuca ovina		-	-	-		
Bubleurum falcatum	-	-	-		-	
Molinia coerulea ssp.litoralis	-	+	-	+		
Carex flacca	+	+	-		-	-
Carex montana		+	-			
Bromus erectus	+	+	-	+	+	+
Anthericum ramosum	-		-	-	-	-
Teurium chamaedrys	+	+		+	+	+
Viola hirta	-					
Potentilla verna				-		-
Buphthalmum salicifolium				-		
Salvia pratensis					-	

Tab. 2: Aufnahmebeispiele aus dem sekundären Initialstadium im Tetragonolobo-Molinietum litoralis, trockene *Asperula cynanchica*-Subassoziation

Mittel 5%. Eine Baumschicht fehlt in den Aufnahmeflächen, randlich stehende *Pinus silvestris* wurden hingegen häufig notiert, ebenso deren Keimpflanzen in der Krautschicht. Die Strauchschicht fehlt ebenfalls. Als Keim- und Jungpflanzen treten folgende Straucharten auf: *Juniperus communis, Frangula alnus, Viburnum lantana, Cotoneaster tomentosa.*

Vergleichsaufnahmen in einem weiteren Tetragonolobo-Molinietum litoralis auf dem Hessenberg (Fricktal, AG) ergeben folgendes Bild (Tab. 2): Bei gleichen durchschnittlichen Deckungswerten der Krautschicht liegt die durchschnittliche Zahl der Arten unter derjenigen im Chilpen. Sie beträgt dort, bei allerdings nur 3 Aufnahmen, 12 gegenüber 21 im Chilpen. Ein Umstand, der wohl darauf zurückzuführen ist, dass im ersteren grössere initiale Stadien vorhanden sind, so dass die Einstrahlung aus benachbarten, dichter besiedelten Flächen wesentlich geringer ist. Um die Einheitlichkeit der Aufnahmen zu wahren, konnte auch im Chilpen eine bestimmte minimale Grösse der Aufnahmefläche nicht unterschritten werden. Infolgedessen mussten oft Übergänge zum Stadium 2 in die Aufnahmeflächen miteinbezogen werden.

Wie aus der Tabelle 2 hervorgeht, stimmt die Artengarnitur in den beiden Tetragonolobo-Molinieten weitgehend überein. Eine Abweichung in den Aufnahmen vom Hessenberg gegenüber denjenigen im Chilpen besteht lediglich in der Homogenität der einzelnen Aufnahmeflächen.

Das sekundäre Initialstadium ist floristisch durch drei Differentialartengruppen charakterisiert:

Globularia elongata-, Linum catharticum- und Hippocrepis comosa-Gruppe. Gegenüber dem Stadium 2 wird es abgegrenzt durch die Rhinanthus angustifolius- und durch die Buphthalmum salicifolium-Gruppe. Ausserdem wird es gegenüber 2 abgetrennt durch vier ausserhalb dieser beiden Gruppen auftretende Arten, die ebenfalls erst im Stadium 2 einsetzen: *Hieracium piloselloides, Ophrys sphecodes, Peucedanum cervaria* und *Potentilla erecta* (vgl. Tab. 29).

Die Zusammensetzung der Artengarnitur, welche das sekundäre Initialstadium besiedelt, wird vor allem durch drei Faktoren bestimmt:

- Sekundäre Initialstadien, die im heutigen Zeitpunkt durch den Menschen nur unwesentlich beeinflusst werden, finden sich nur noch an relativ steilen und allgemein nach Süden exponierten Hängen. Dadurch wird ein Mikroklima für xerophile Arten geschaffen. Der Boden und die bodennahen Luftschichten erwärmen sich relativ rasch. Im Winter schmilzt der Schnee sehr viel schneller weg als in der Umgebung, im Sommer wird die Austrocknung der oberen Bodenschichten stark begünstigt.
- Dadurch, dass der Boden in diesem Stadium im Winter meist aper ist – nach unseren Beobachtungen vermag sich der Schnee nur an wenigen Tagen zu halten –, tritt Bodenfrost mit Bildung von Kammeis sehr häufig auf (vgl. Kap. 6.4.1.2). Solange die Vegetationsdecke eine bestimmte Dichte nicht überschreitet und dadurch die Kammeisbildung verhindert,

vermögen sich nur jene Pflanzen zu halten, deren Wurzeln bereits im ersten Winter nach der Keimung genügend tief reichen. Andernfalls werden sie durch die Frostwirkung aus dem Boden herausgehoben und trocknen aus.

- Die hydrologischen Verhältnisse der Effingermergel werden als wechselfeucht bezeichnet. Das heisst, der Boden neigt zur Vernässung, trocknet aber andrerseits auch sehr stark aus. Für den Wasserhaushalt der Pflanzen spielen der hohe Tongehalt und das geringe Porenvolumen eine weitere wichtige Rolle. Beide Faktoren bewirken eine Vergrösserung der Bodensaugkräfte, so dass die Saugkraft der Wurzeln sehr oft zu gering ist, um alles Kapillarwasser aufnehmen zu können. Der Boden ist dadurch, trotz noch vorhandenem Wasser, für die Pflanzen physiologisch trocken (vgl. MÜLLER, 1969, S. 34ff., ZOLLER, 1954b, S. 145ff.).
  Weiter wechseln die hydrologischen Verhältnisse auch räumlich gesehen auf engstem Raume. Nahe nebeneinander finden sich trockene Standorte auf Kuppen, kleinen Wällen oder grösseren, tektonisch bedingten Erhöhungen und Quellhorizonte mit feuchten Arealen und wasserzügige Senken.

Aus diesen mikroklimatischen und edaphischen Gegebenheiten wird nun auch die floristische Zusammensetzung des Initialstadiums, eine Mischung aus xerophilen und hygrophilen Arten, verständlich. Daneben nimmt eine dritte Gruppe indifferenter Arten an der Erstbesiedelung teil. Diese Zusammensetzung der Artengarnitur gilt übrigens für alle Sukzessionsstadien 1 bis 5 der trockenen Asperula cynanchica-Subassoziation, nicht nur für das sekundäre Initialstadium. Ausgenommen davon sind alle feuchten Standorte der Tofieldia calyculata-Subassoziation. Hier fehlen die trockenheitsliebenden Spezies. Die Aufnahmen dieser Areale zeigen eine in bezug auf die Bodenansprüche homogene, aber artenarme Gesellschaft. Zu den mehr oder weniger xerophilen Arten, die im Initialstadium auftreten, zählen aus den drei oben erwähnten Differentialartengruppen die folgenden:

Globularia elongata, Linum tenuifolium, Asperula cynanchica, Scabiosa columbaria und *Bupleurum falcatum.* Dazu kommen vier weitere, ebenfalls wärmeliebende Arten, die nicht in eine der drei Artengruppen eingegliedert werden konnten:

Epipactis atropurpurea, Anthericum ramosum, Teucrium chamaedrys und *Bromus erectus.*

Von jenen Arten, die auf Grund der wechselfeuchten und zur Vernässung neigenden Eigenschaften des Bodens auch in der trockenen Asperula cynanchica-Subassoziation des Tetragonolobo-Molinietum vorkommen, sind im Stadium 1 folgende Spezies vertreten:

Centaurium pulchellum, Parnassia palustris, Gentiana ciliata, Succisa pratensis, Molinia coerulea ssp. *litoralis* und *Carex flacca.*

Weitere Arten, die im sekundären Initialstadium mit hoher Stetigkeit auftreten, sind in bezug auf Boden und Temperatur mehr oder weniger indiffe-

rent: *Linum catharticum, Polygala amarella, Euphrasia rostkoviana, Gentiana germanica* ssp. *eu-germanica, Hippocrepis comosa, Sanguisorba minor, Campanula rotundifolia, Prunella grandiflora, Festuca ovina,* ssp. *vulgaris* und *Carex montana.*

Eigentliche Mergelrohboden-Pioniere fehlen, obwohl für die Erstbesiedlung karbonatreicher, trockenwarmer Standorte Arten wie *Linum tenuifolium, Asperula cynanchica, Anthericum ramosum, Teucrium chamaedrys, Epipactis atropurpurea, Bupleurum falcatum* und *Hippocrepis comosa* doch sehr charakteristisch sind.

Die ökologische Amplitude der Differentialarten reicht bei der Globularia elongata-Gruppe bis zum Beginn des dritten Stadiums. Bis Ende Stadium 4, also bis zur vollständigen Deckung der Krautschicht, reicht die Linum catharticum-Gruppe, bis Ende Stadium 5 die Hippocrepis comosa-Gruppe.

Noch konkurrenzstärker und offenbar noch mehr Schatten ertragend sind 6 Spezies, die in allen 6 Sukzessionsstadien auftreten: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Carex flacca, C. montana, Bromus erectus, Anthericum ramosum, Teucrium chamaedrys.* In der Vitalität ist die Mehrzahl der im Stadium 4 noch auftretenden Arten stark bis sehr stark reduziert.

Zur Illustration des oft lebensfeindlichen Milieus sei als extremes Beispiel ein blühendes Exemplar von *Peucedanum cervaria* erwähnt. Statt einer normalen Sprosshöhe von ungefähr 70 bis 100 cm wies diese Pflanze eine solche von 5 cm auf. Entsprechend reduziert waren Blätter und Blütenstand ausgebildet (s. Abb. 7).

Es wurde bereits erwähnt, dass seit längerer Zeit bestehende, relativ unbeeinflusste sekundäre Initialstadien nur noch an stark geneigten Hängen in südlicher Exposition zu finden sind. Unter anderen Bedingungen ist die Sukzession längst weiter fortgeschritten. Diese Feststellung gilt sowohl für das nähere Untersuchungsgebiet Chilpen als auch für die übrigen Tetragonolobo-Molinieten im Raume des Basler und Aargauer Juras. Weitere Initialstadien sind dort noch vorhanden, wo durch neuere wirtschaftliche Massnahmen (Wegbau usw.) die Vegetation wieder zerstört wurde oder wo sie sich bei starker Besucherzahl infolge menschlichen Trittes nicht weiter entwickeln kann. Ein Gang durchs Gelände zeigt jedenfalls, dass nur noch vereinzelt Initialstadien anzutreffen sind, die seit längerer Zeit keinem intensiven menschlichen Einfluss mehr unterliegen. Ob dieser Zeitpunkt – das Ende jeglicher Bewirtschaftung – bei diesen Stadien in jene Epoche zurückreicht, wo auf Effingermergeln Rebberge aufgelassen, Acker- und Weidebetrieb sowie Mergelabbau eingestellt wurden, ist schwer zu entscheiden. Wenn dem so wäre, würde das bedeuten, dass diese initialen Stadien ein Alter zwischen ungefähr 50 und 80 Jahren aufweisen könnten.

6.4.1.2 Ökologie

Wie in anderem Zusammenhang erwähnt, handelt es sich beim Boden im Stadium 1 um eine initiale Rendzina. Über einer kompakten, tonig-mergeli-

gen Unterlage liegt eine wenig mächtige Schicht Feinerde mit Einzelkornstruktur. Der Übergang der beiden Horizonte vollzieht sich allmählich, ohne sichtbare Grenze. Das Porenvolumen ist vor allem bei Nässe sehr gering, ändert sich jedoch auch bei Austrocknung kaum, weil dann die oberste Schicht zu einer harten, bald einmal rissigen Kruste zusammenbackt. In nassem Zustand verwandelt sich dieser skelettreiche Boden in eine quelligplastische Masse, die bei stärkerer Neigung stark erodiert wird, was eine Besiedlung erschwert. Das erklärt auch, dass initiale Stadien vor allem bei stärkerer Neigung über einen längeren Zeitraum hinweg erhalten bleiben. Nur Pflanzen mit frühzeitig tiefgreifendem Wurzelwerk vermögen der Erosion standzuhalten. Dazu gesellt sich im Winter ein weiteres lebensfeindliches Element, der Bodenfrost. Bei aperem Boden gefriert in Strahlungsnächten der nicht durch Vegetation bedeckte oberste Horizont. Die Wirkung des Frostes ist dabei wesentlich anders als beim Boden mit einer mehr oder weniger dichten Pflanzendecke. Im Extremfall, bei ausgeprägtem Frostwechsel-Wetter mit Tagestemperaturen über dem Gefrierpunkt und nächtlichem Frost, kommt es dabei zur Bildung von Kammeis (vgl. MÜLLER, 1969). Gruppen und einzelne Büschel faseriger Eisnadeln «wachsen» aus dem Boden heraus und heben die oberste Erdschicht vom Boden ab. Dabei entsteht ein bis zu 10 cm hohes, lockeres Gefüge aus Eis und Bodenteilchen mit zahlreichen kleineren und grösseren Hohlräumen. Beim Gefrierprozess werden Wurzeln zerrissen und ganze Pflanzen blossgelegt, wie man es vom «Auswintern» des Getreides her kennt. Flachwurzelnde Arten und junge Pflanzen, deren Wurzelwerk nach den ersten Vegetationsperioden noch zu wenig tiefgreifend ist, werden durch diesen Prozess vernichtet, und zwar sowohl durch Frostwirkung als auch durch Austrocknung der nun freiliegenden Wurzeln.

Dass der Anteil an Pflanzen trockener Standorte in diesem offenen Stadium recht gross ist, kann nicht verwundern, sind doch die sich ansiedelnden Pflanzen recht oft extremen mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt. So kann zum Beispiel der Boden im Sommer, bei südlicher Exposition und ohne schützende Pflanzendecke, recht stark austrocknen. Gefördert wird diese Tendenz noch dadurch, dass der Boden keine Krümelstruktur, sondern Einzelkornstruktur aufweist. Beim Austrocknen wird er bald einmal rissig, so dass die Wasserverdunstung infolge Kapillarwirkung noch intensiver einsetzt (vgl. ZOLLER, 1954b, S. 146).

Treten zur Trockenheit noch hohe Bodentemperaturen hinzu – Temperaturmessungen in verschiedenen Tiefen und unterschiedlichen Stadien sind nachstehend in Tabelle 3 zusammengefasst –, so besteht die Wahrscheinlichkeit, dass viele Keimpflanzen austrocknen und zugrunde gehen.

Dass die Neigung des Bodens, seine Exposition und potentielle Trockenheit für die verzögerte Besiedlung des Stadiums 1 von ausschlaggebender Bedeutung sein müssen, ist im Chilpen deutlich zu erkennen. Angrenzend an das Stadium 1 mit Neigungen, die durchwegs grösser sind als ungefähr 25°, hat sich das nächstdichtere Stadium 2 überall dort entwickelt, wo der Boden

Tiefe in cm:	0,5	1	5	10	4 unter *Festuca ovina* - Horst
Temperaturen in °C	50°, 50° 51°, 55° 59°	40°, 40° 42°, 42° 42°	30°, 35° 36° 38°, 38°	30°, 30° 30°, 31° 31°	45°, 46° 46°, 46° 46°

Tab. 3: Bodentemperaturen im Stadium 1 vom 27. Juli 1971 um 14 h. Exposition SW, Neigung zwischen 30° und 40°. Lufttemperatur um 13.30 h 32,5°C, 1,70 m über Boden gemessen.
In jeder Tiefe wurden 10–15 Werte gemessen, gleichmässig verteilt auf die gesamte untersuchte Fläche. Es sind der untere und obere Extremwert sowie drei mittlere Werte aufgeführt. Gemessen wurde mit Quecksilber-Tauchrohrthermometern und mit Bimetall-Bodenthermometern.
Der einfacheren Vergleichsmöglichkeit wegen sind anschliessend auch die Temperaturmessungen in den Stadien 2–4 angeführt. Alle Messungen stammen vom gleichen Südwesthang wie diejenigen in Tab. 3. Wesentlich ist jedoch die Neigung in diesen drei Stadien. Die Messungen wurden an sonnigen Standorten durchgeführt. Baumschatten wurde gemieden.

eine schwächere Neigung aufweist oder in eine weniger zur Austrocknung neigende Nordwest-Exposition übergeht. In ebener Lage oder bei geringeren Neigungen als ungefähr 25° ist die Sukzession überall weiter fortgeschritten. Bodenbedeckung durch die Vegetation unter 30% sind in diesem Falle nur noch an stark begangenen Orten vorhanden.

Im Sommer können im Stadium 1 extrem hohe Bodentemperaturen auftreten. Obwohl der Boden normalerweise eine geringe Wärmeleitfähigkeit aufweist – möglicherweise ändert sie sich bei oberflächlicher Zerbröckelung

Tiefe in cm:	1	5	10
Stadium 2	38°, 38° 38°, 40°	31°, 32° 33°, 34°	28°, 28° 29°, 29°
Stadium 3	24°, 25° 25°, 28°	23°, 24° 24°, 24°	21°, 21° 21°, 22°
Stadium 4	23°, 24° 25°, 26°	21°, 21° 22°, 22°	20°, 20° 21°, 21°

Tab. 4: Bodentemperaturen in den Sukzessionsstadien 2 bis 4. Messungen vom 27. Juli 1971 zwischen 13.30 h und 14.30 h. Temperaturangaben in °C. Lufttemperatur siehe Tab. 3. Es sind der untere und obere Extremwert sowie zwei mittlere Werte aufgeführt.

während längerer Trockenperioden – treten in Tiefen bis zu 5 cm Temperaturen auf, die an jene Werte heranreichen, die in skelettreichen und sich stark erwärmenden Humuskarbonatböden in extremer Lage gemessen werden.

In jeder Tiefe wurden 10–15 Werte gemessen, gleichmässig verteilt auf die gesamte untersuchte Fläche. Es sind der untere und obere Extremwert sowie drei mittlere Werte aufgeführt.

Gemessen wurde mit Quecksilber-Tauchrohrthermometern und mit Bimetall-Bodenthermometern.

Der einfacheren Vergleichsmöglichkeit wegen sind anschliessend auch die Temperaturmessungen in den Stadien 2–4 angeführt. Alle Messungen stammen vom gleichen Südwesthang wie diejenigen in Tab. 3. Wesentlich geringer ist jedoch die Neigung in diesen drei Stadien. Die Messungen wurden an sonnigen Standorten durchgeführt, Baumschatten wurde gemieden.

Zwischen den Stadien 3 und 4 mit mehr oder weniger geschlossener Vegetationsdecke treten keine wesentlichen Temperaturdifferenzen mehr auf, während im Stadium 2 bis zu Tiefen um 5 cm die Werte doch noch wesentlich höher liegen, jedoch deutlich unter denjenigen im Stadium 1.

Wie die während einiger Jahre sporadisch durchgeführten Messungen zeigten, sind die winterlichen Bodentemperaturen in den ersten vier Stadien wesentlich ausgeglichener. Trotzdem können im Stadium 1 und im beginnenden Stadium 2 bei Frostwetter, aperem Boden und nur spärlich deckender Krautschicht gelegentlich Temperaturen auftreten, welche Wurzeln und Knollen von *Ophrys sphecodes* zu schädigen vermögen (vgl. Kap. 7.2.5.1).

Tiefe in cm	1	5	10
Stadium 1	-3° , -3°	-2.5°, -2.5°	-2° , -2°
	-4° , -4°	-2.5°, -3°	-2° , -2°
Stadium 2	0° , 0°	0.5°, 0°	1° , 0°
	-0.5°, -1°	0° , -0.5°	0° , -0.5°
Stadium 3	1° , 1°	1° , 1°	1.5°, 1.5°
	0.5°, 0°	0.5°, 0°	1° , 0.5°
Stadium 4	2.5°, 2°	2° , 1°	2° , 1.5°
	1° , 0.5°	0.5°, 0°	1.5°, 1°

Tab. 5: Bodentemperaturen in den Stadien 1 bis 4 vom 14. Dezember 1968, Messungen zwischen 14 und 15 h. Lufttemperatur -2,5°C, 1,70 m über Boden. Boden ohne Schneebedeckung, Himmel bedeckt. Die Temperaturmessungen wurden an den gleichen Standorten und mit gleicher Methodik durchgeführt wie in Tab. 3 angegeben.

Tiefe in cm	1	5	10	20
Stadium 1	0°	0°	1°	1°
Stadium 2	0°	0.5°	1°	1°
Stadium 3	0.5°	1.5°	1.5°	2°
Stadium 4	0.5°	1.5°	1.5°	2°
Stadium 5	1.5°	2°	3°	3°

Tab. 6: Bodentemperaturen in den Stadien 1 bis 5 vom 31. Dezember 1968 um 16 h. Boden mit 5–10 cm Schnee bedeckt. Boden im Stadium 1 oberflächlich gefroren, in den übrigen Stadien nicht gefroren. Lufttemperatur -5°C, 1,70 m über Boden. Die folgenden Temperaturangaben sind Mittelwerte aus je vier Messungen.

Abb. 6: Sekundäres Initialstadium am Südwesthang. Nach links und nach unten ist das Gelände weniger steil, die Krautschicht geht über in das Stadium 2.

Abb. 7: Die «Grösse» der blühenden *Peucedanum cervaria* illustriert deutlich die extremen Lebensbedingungen, denen die Pflanzen im Stadium 1 teilweise unterliegen. Die Pflanze erreicht bei optimalen Bedingungen eine Höhe bis zu 150 cm.

Im etwas dichter bewachsenen Stadium 2 und im Stadium 3, den Standorten von *Ophrys sphecodes,* treten schädigende Temperaturen, wenn überhaupt, wohl nur ausnahmsweise auf; denn solange der Gefrierprozess im Boden andauert, bleibt durch Wärmeabgabe des gefrierenden Wassers die Temperatur konstant um 0°C. Infolge geringer Wärmeleitfähigkeit dauert der Gefrierprozess, je nach Tiefe der Lufttemperatur, ausserordentlich lange an, so dass tiefere Bodentemperaturen erst im Verlaufe recht strenger und langer Frostperioden auftreten.

Bei Schneebedeckung sind nur unwesentliche Differenzen der Bodentemperaturen festzustellen. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Stadien wie auch in verschiedenen Tiefen sind gering.

Bei Vergleichsmessungen in einem Teucrio-Mesobrometum wurden am 30. Dezember 1968 mittlere Temperaturwerte ermittelt, die etwas höher liegen als im Tetragonolobo-Molinietum. Bei einer Schneebedeckung von 10 cm und ähnlicher Neigung und Exposition wie im Chilpen schwankten die Temperaturen in den Tiefen von 1 cm bis zu 20 cm zwischen 1 und 4°C.

6.4.2 Globularia elongata-Hieracium piloselloides-Stadium, Stadium 2

6.4.2.1 Floristische Zusammensetzung

Bei 18 Aufnahmen beträgt die durchschnittliche Artenzahl in der Krautschicht 39, in den einzelnen Aufnahmen schwankt sie zwischen 33 und 46. Die Deckung der Krautschicht weist relativ grosse Schwankungen auf. Sie reicht von 20% bis 70% und beträgt im Mittel ungefähr 60%. Die Ursache dieser unterschiedlichen Deckungswerte innerhalb des gleichen Sukzessionsstadiums ist durch die Exposition der Aufnahmeflächen, durch deren Lage im Gelände sowie durch den wechselnden Wassergehalt des Bodens gegeben.

An sonnigen, eher trockenen Standorten vermögen sich die lichtliebenden Arten, die unter anderen das zweite Stadium kennzeichnen, auch bei relativ dichter Krautschicht noch zu behaupten. Die Krautschicht ist in diesem Stadium noch niedrig, da die in späteren Stadien stark konkurrenzierenden Arten nur reduziert gedeihen. Deshalb ist ein minimaler Lichtgenuss auch für lichtbedürftige, stenöke Arten gewährleistet. So erreicht zum Beispiel *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* – eine potentiell konkurrenzstarke Art – eine durchschnittliche Blattlänge von nur 15 bis 20 cm, ihr durchschnittlicher Deckungswert liegt unterhalb 10%.

Liegt die Aufnahmefläche in bezug auf die Insolation ungünstiger oder im Baumschatten, so ändert sich die Artengarnitur rasch, auch wenn der Deckungswert der Krautschicht unterhalb von 50% liegt. Infolge des allgemein geringeren Lichtgenusses der Pflanzen setzen heliophile Arten in diesem Fall bereits bei weniger dichter Krautschicht aus als an sonnigen Standorten.

Das Stadium 2 ist gegenüber 1 floristisch gekennzeichnet durch das Auftreten dreier neuer Differentialartengruppen. In der Krautschicht sind es die Rhinanthus angustifolius- und die Buphthalmum salicifolium-Gruppe. Bei den Moosen tritt die Ctenidium molluscum-Gruppe auf mit *Ctenidium molluscum, Ditrichum flexicaule, Rhytidium rugosum* und *Tortella tortuosa. Ctenidium molluscum* erreicht beträchtliche Deckungswerte bis zu 30%, während *Tortella tortuosa* bei einer Stetigkeit von 27 nur in kleinflächigen Polstern gedeiht. Abgetrennt gegen das Stadium 3 wird es durch das Fehlen der Euphorbia verrucosa-Gruppe, deren 13 Arten jedoch bereits auch in den dichteren Partien des Stadiums 2 auftreten. Eine weitere Abgrenzung ist gegeben durch die Globularia elongata-Gruppe, deren Arten *Globularia elongata, Linum tenuifolium* und *Centaurium pulchellum* im Stadium 3 aussetzen.

Nicht in den Differentialartengruppen enthalten sind folgende Spezies, die im Stadium 2 erstmals auftreten: *Globularia cordifolia, Hieracium piloselloides, Ophrys sphecodes, Peucedanum cervaria* und *Potentilla erecta. Globularia cordifolia* und *Hieracium piloselloides* sind im Untersuchungsgebiet die einzigen stenöken Arten, die eng nur an das Stadium 2 gebunden

Tab. 7

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	525	530	510	510
Exposition	SW	SW	SSW	SSW
Neigung (°)	5	20	15	10
Deckung Strauchschicht	3	-	-	-
Deckung Krautschicht (%)	60	60	25	30
Deckung Moosschicht (%)	1	3	1	-
Molinia coerulea ssp. litoralis	1	2	1	1
Festuca ovina	+	+	+	-
Bromus erectus	1	1	+	+
Carex flacca	1	2	+	+
Carex montana	1	1	+	+
Tofieldia calyculata	1	+	-	-
Anthericum ramosum	-	-	-	-
Ophrys muscifera	-	-	-	
Ophrys sphecodes	-	+	-	-
Gymnadenia conopea	-	-	-	
Gymnadenia odoratissima	-	-		-
Epipactis atropurpurea	-	-		-
Epipactis palustris	-	-		-
Parnassia palustris	+	+	-	
Potentilla erecta	1	2	+	-
Sanguisorba minor	-	-	-	
Lotus corniculatus	+	+	+	+
Tetragonolobus maritimus			1	+
Hippocrepis comosa	+	1	+	+
Linum catharticum	-	-	-	-
Linum tenuifolium	+	-	-	-
Polygala amarella	-	-	-	-
Polygala vulgaris		-	-	-
Euphorbia verrucosa	-		-	-
Bupleurum falcatum	-	-	-	-
Peucedanum cervaria	-	-	+	+
Gentiana germanica	+	-	-	-
Prunella grandiflora	1	2	1	+
Euphrasia rostkoviana	+	+	-	-
Rhinanthus angustifolius	+	+	-	-

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	525	530	510	510
Exposition	SW	SW	SSW	SSW
Neigung (°)	5	20	15	10
Deckung Strauchschicht	3	-	-	-
Deckung Krautschicht (%)	60	60	25	30
Deckung Moosschicht (%)	1	3	1	-
Globularia elongata	+	-	-	-
Asperula cynanchica	+	-	-	-
Succisa pratensis	1	2	-	-
Scabiosa columbaria	+	-		-
Buphthalmum salicifolium	+	-		-
Leontodon hispidus	+	-		-
Hieracium piloselloides	+	-		-

Tab. 7: Aufnahmebeispiele aus dem Stadium 2 des Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Es sind je zwei Aufnahmen aus den Gebieten Chilpen und Hessenberg aufgeführt.

sind, während die ökologische Amplitude bei allen andern Arten oder Artengruppen weiter reicht und mehrere Stadien umfasst.

Neben den im Stadium 1 bereits erwähnten hygrophilen Arten erscheinen im Stadium 2, auch in der trockenen Asperula cynanchica-Subassoziation: *Tofieldia calyculata, Epipactis palustris, Succisa pratensis.* Dabei zeigen alle normales Wachstum mit Ausnahme von *Succisa pratensis,* deren Sprosshöhe etwas geringer ist als in den Stadien 3 und 4, in bezug auf die Ausbildung der Blattrosetten jedoch ebenfalls optimales Gedeihen zeigt. Den bedeutendsten Anteil an der dichter werdenden Krautschicht haben, neben der bereits erwähnten *Succisa pratensis: Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Carex flacca, Carex montana, Bromus erectus, Hippocrepis comosa, Prunella grandiflora, Festuca ovina, Potentilla erecta, Lotus corniculatus* und *Parnassia palustris.*

Ophrys sphecodes tritt im beginnenden Stadium 2 erstmals auf, während der Keimphase ausschliesslich im Schutze anderer Pflanzen gedeihend (vgl. Kap. 7.4).

Erstmals treten im Stadium 2 Sträucher auf: *Juniperus communis* und – auf Grund der geringen Höhe ebenfalls zur Strauchschicht zählend – *Pinus silvestris.* An verschiedenen Standorten, so vor allem in Südwest-Exposition, weisen diese verkrüppelt wachsenden Föhren ein recht bedeutendes Alter auf. *Berberis vulgaris* und *Frangula alnus* gesellen sich gegen Ende des Stadi-

ums 2 ebenfalls zur Strauchschicht, während sie im Stadium 1 nur als kümmerliche Pflänzchen zu gedeihen vermögen.

Für den Sukzessionsverlauf ist es übrigens diagnostisch nicht unerheblich, dass im Schutze der Krautschicht bereits Samen von folgenden Laubbäumen zu keimen vermögen: *Sorbus aria, Acer pseudoplatanus, Quercus petraea* und bereits *Fagus silvativa.* Allerdings gedeihen sie nur kümmerlich.

6.4.2.2 Ökologie

Der Boden ist bis an die Oberfläche skelettreich, weiterhin ohne Krümelstruktur und ohne Humusanlagerung. Sein pH-Wert liegt um 7,5. Infolge der teilweise geringen Bedeckung kann er auch im Stadium 2, ähnlich wie im Initialstadium, im Sommer stark austrocknen. Im Winter ist immer noch Bildung von Kammeis möglich. Beide Faktoren tragen erheblich dazu bei, dass der Verlauf der Sukzession verlangsamt wird, so dass im Untersuchungsgebiet immer noch Standorte des Stadiums 2 vorhanden sind, wenn auch nicht mehr in bedeutendem Ausmass. Es vermag sich vor allem dort noch zu halten, wo eine gewisse Neigung des Bodens und starke menschliche Beeinflussung durch Tritt eine dichtere Besiedlung erschweren.

Abb. 8: Stadium 2 am Südwesthang im Sommer.

Abb. 9: Stadien 2 (rechts) und 3 (links) mit markierten *Ophrys sphecodes*. Die Aufnahme zeigt einen Ausschnitt aus der Dauerfläche 2 (vgl. Kap. 7.6.4).

6.4.3 Ophrys sphecodes-Scleropodium purum-Stadium, Stadium 3

6.4.3.1 Floristische Zusammensetzung

Die Artenzahl der Krautschicht liegt im Stadium 3 etwas höher als im vorhergehenden Stadium. Bei 13 Aufnahmen schwankt sie zwischen 32 und 51 und beträgt im Durchschnitt 43. Ihre Deckung liegt zwischen 50% und 90%, im Mittel bei ungefähr 80%.

Die Moosschicht setzt sich aus 11 bodenbewohnenden Arten zusammen mit einer mittleren Deckung von 10%–15%.

9 Straucharten, vier davon regelmässig vorkommend, weisen eine durchschnittliche Deckung von ungefähr 10% auf. Eine eigentliche Baumschicht fehlt, hingegen tritt *Pinus silvestris* wie im Stadium 2 in der Strauchschicht regelmässig auf.

Gegenüber dem Stadium 2 wird das dritte Sukzessionsstadium durch die 13 Arten umfassende Euphorbia verrucosa-Gruppe floristisch getrennt. Entsprechend der Kontinuität einer Sukzession treten diese Arten bereits Ende Stadium 2 auf, ihre ökologische Amplitude reicht bis Ende des Pinus silvestris-Molinia litoralis-Stadiums. Diagnostisch wichtig aus dieser Artengruppe, zugleich auch mit hoher Stetigkeit auftretend, sind die folgenden:

Euphorbia verrucosa, Pimpinella saxifraga, Centaurea scabiosa, Crepis praemorsa, Aster amellus, Genista tinctoria, Trifolium montanum und *Plantago media.* Eine weitere Differenzierung gegenüber den beiden vorhergehenden Stadien ist durch die Globularia elongata-Gruppe möglich. Ihre drei Arten, die bereits erwähnte sowie *Linum tenuifolium* und *Centaurium pulchellum* setzen im beginnenden Stadium 3 aus. *Linum tenuifolium* kann zwar in lichteren Partien des dritten Stadiums noch optimal gedeihen, ihre Stetigkeit nimmt jedoch in der dichter werdenden Krautschicht rasch ab.

Die Trennung gegenüber dem folgenden vierten Stadium ist nur durch zwei Arten gegeben: *Ophrys sphecodes* und *Epipactis atropurpurea.* Der differentialdiagnostische Wert der beiden Arten, vor allem von *Ophrys sphecodes,* ist jedoch so evident, dass eine Trennung in zwei Sukzessionsstadien gerechtfertigt erscheint. *Ophrys sphecodes* reagiert mit ihrer wintergrünen Blattrosette sehr empfindlich auf den verminderten Lichtgenuss im Stadium 4, verursacht durch die zunehmende Dichte der Streueschicht (vgl. Kap. 7.3.4). Im Tetragonolobo-Molinietum litoralis kann sie daher ausnahmsweise auch als Einzelart zur Trennung zweier Sukzessions-Stadien herangezogen werden.

Die Deckung der meisten Arten der Krautschicht ändert sich gegenüber dem Stadium 2 kaum, ihre Artmächtigkeit wurde in den Aufnahmen meist mit +, das heisst mit einer Deckung bis zu 5% notiert. An der zunehmend grösseren Dichte der Krautschicht, im Stadium 4 die grössten Werte erreichend, sind vornehmlich folgende Arten beteiligt: *Prunella grandiflora, Succisa pratensis, Carex flacca, C. montana* und vor allem *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* und *Brachypodium pinnatum.* Sieben Moose treten im Stadium 3 neu auf, es sind die Arten der Scleropodium purum-Gruppe, mit grösserer Stetigkeit vorerst nur *Scleropodium purum* und *Hylocomium splendens.*

Die Arten- und Individuenzahl nimmt auch in der Strauchschicht zu. Regelmässig treten im Stadium 3 auf: *Juniperus communis, Frangula alnus, Viburnum lantana, Ligustrum vulgare.* Die übrigen fünf Arten erscheinen vorerst nur sporadisch. Die Strauchschicht wird zusammen mit *Juniperus* dominiert von zum Teil nur sehr schlecht gedeihenden *Pinus silvestris.*

Die Tabelle 8 veranschaulicht die Übereinstimmung der Artenkombination der Krautschicht des Untersuchungsgebietes mit dem entsprechenden Stadium eines weiteren Tetragonolobo-Mesobrometum im Aargauer Jura.

6.4.3.2 Ökologie

Die dichtere Bodenbedeckung durch die Vegetation wirkt nun immer mehr temperaturausgleichend. Kammeisbildung konnte im Stadium 3 nicht mehr beobachtet werden. Abgesehen von sehr extremen Trockenperioden sinkt auch der Wassergehalt des obersten Bodenhorizontes nicht mehr so stark ab wie in den beiden vorhergehenden Stadien. Eine geringe Feuchtig-

Tab. 8

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	530	540	515	515
Exposition	WSW	W	S	SSW
Neigung (°)	20	35	2	5
Deckung der Krautschicht (%)	90	90	60	90
Molinia coerulea ssp. litoralis	3	3	1	4
Festuca ovina	+	+	+	-
Bromus erectus	1	1	+	1
Carex flacca	1	2	1	+
Carex montana	2	2	1	2
Tofieldia calyculata	+		-	-
Anthericum ramosum	+		-	1
Ophrys insectifera	-	-	-	-
Ophrys sphecodes	-	+	-	-
Gymnadenia conopea	-	+	-	-
Gymnadenia odoratissima	-	-	-	
Epipactis palustris	-	-		
Epipactis atropurpurea	-	-	-	-
Parnassia palustris	+	+		-
Potentilla erecta	1	1	-	1
Sanguisorba minor	+	+	-	-
Genista tinctoria		+	+	+
Trifolium montanum	-	-		-
Lotus corniculatus	1	+	-	-
Tetragonolobus maritimus			-	+
Hippocrepis comosa	+	+	+	-
Linum tenuifolium	-		-	
Euphorbia verrucosa	+		-	+
Bupleurum falcatum	+	+	-	+
Peucedanum cervaria	2	+	-	1
Pimpinella saxifraga	+	+	-	+
Teucrium chamaedrys	+	+	+	+
Prunella grandiflora	2	2	2	1
Rhinanthus angustifolius	+		-	-
Asperula cynanchica	+	+	-	-
Succisa pratensis	+	1		+
Aster amellus	+	-	-	+

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	530	540	515	515
Exposition	WSW	W	S	SSW
Neigung (°)	20	35	2	5
Deckung der Krautschicht (%)	90	90	60	90
Buphthalmum salicifolium	+	+	-	+
Cirsium tuberosum		-	+	+
Centaurea scabiosa	+	-		
Cantaurea Jacea ssp. angustifolia		-	-	-
Crepis praemorsa	+	-		

Tab. 8: Aufnahmebeispiele der wichtigsten Arten aus dem Stadium 3 des Tetragonolobo-Molinietum litoralis.

Abb. 10: Stadium 3 im Herbst. Trockene Subassoziation mit wenig niedrigen Sprossen von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*.

keit bleibt im Schatten der Pflanzendecke normalerweise erhalten. Dadurch sind oberflächlich wurzelnde Arten der Austrocknung weniger stark ausgesetzt als in den Stadien 1 und 2. Die Streueschicht im Stadium 3 aus unzersetzten, vorjährigen Pflanzenteilen ist locker und bedeckt den Boden zu einem nur geringen Prozentsatz. In der Regel ist eine dünne Rohhumusauflage bis zu einem Zentimeter Mächtigkeit aus noch unvollständig zersetzten Pflanzenresten vorhanden. Oft ist sie von Pilzmyzel durchwachsen. Ein Mullhorizont fehlt. Der Übergangshorizont ist durch beginnende Einlagerung von Humusstoffen bis in eine Tiefe von ein bis drei Zentimetern etwas dunkler gefärbt und lockerer als die nach unten anschliessende, graugelbliche Mineralerde aus Effingermergeln. Der pH-Wert der Rohhumusauflage und des Übergangshorizontes liegt um 7,5. In diesem Stadium der Bodenentwicklung wurden erstmals Regenwürmer festgestellt.

Abb. 11: Stadium 3 mit blühenden *Rhinanthus angustifolius.*

Abb. 12: Die Aufnahme aus dem Jahre 1972 zeigt den Verlauf der Sukzession in einem lokal eng begrenzten Gebiet. Der Durchmesser des Trichters (ehemalige Maschinengewehrstellung) beträgt ungefähr zwei Meter, ausgegraben wurde er zwischen 1940 und 1950 am Südwesthang.
Die steile, nach Südwest geneigte Trichterwand links befindet sich nach rund 25 Jahren immer noch im sekundären Initialstadium. Das Stadium 2 in der Mitte des Trichters geht rechts an der nach Norden geneigten Trichterwand in das Stadium 3 über. Dem unteren Bildrand entlang verläuft ein Fussweg.

6.4.4 Molinia litoralis-Stadium, Stadium 4

6.4.4.1 Floristische Zusammensetzung

Die Artenzahl der Krautschicht im Stadium 4 bleibt gegenüber derjenigen des dritten Stadiums konstant. Sie schwankt in den einzelnen Aufnahmen ebenfalls zwischen 32 und 51 und liegt im Durchschnitt bei 43.

Die Deckung beträgt in der Regel 100%, bei 22 Aufnahmen wurde dieser Wert 15mal notiert, niedrigere Werte kommen gelegentlich vor.

Während bei den vorangehenden Stadien eine Baumschicht fehlt – randlich stehende Bäume wurden nicht als eigentliche Baumschicht notiert –, tritt sie nun im Stadium 4 erstmals auf. Das heisst, bei fortschreitender, ungestörter Wiederbewaldung bleibt das Stadium 4 bei lichtem Baumbestand noch längere Zeit erhalten. Bei der Hälfte der Aufnahmeflächen ist eine

Abb. 13: Die Aufnahme zeigt einen Ausschnitt aus dem Südwesthang. Trockene Sukzessionsstadien 3 und 4 mit mosaikartiger Verteilung bilden hier die Krautschicht.

Baumschicht mit Deckungswerten bis zu 50% vorhanden. Die Zahl der Straucharten erhöht sich gegenüber dem Stadium 3 um acht auf deren 17, fünf davon sind bestandesbildend. Ihre durchschnittliche Deckung beträgt nunmehr 20%. Die Zahl der Moosarten bleibt gleich wie im vorhergehenden Stadium, ihre Deckung ist zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen und in diesen selbst recht uneinheitlich, im gesamten aber ebenfalls höher als im Stadium 3. Den von ZOLLER (1954b, S. 141) beschriebenen 20 Aufnahmen des Tetragonolobo-Molinietum litoralis entsprechen die Sukzessionsstadien 3 und 4 unserer Untersuchung. In der Asperula cynanchica-Subassoziation schwankt die Artenzahl in seinen Aufnahmen zwischen 20 und 43, sie beträgt im Mittel 37. Sie liegt demnach im jurassischen Bereich etwas tiefer als im Einzel-Untersuchungsgebiet Chilpen mit 43 Arten.

Die Differenzierung des vierten Sukzessionsstadiums gegenüber dem Stadium 3 erfolgt durch die oben erwähnten *Ophrys sphecodes* und *Epipactis atropurpurea,* erwähnt wurde auch bereits deren diagnostischer Wert. *Brachypodium pinnatum* und *Rosa arvensis* können, mit weniger genauer Abgrenzung, ebenfalls als Differentialarten herangezogen werden. *Brachypodium pinnatum* erscheint bereits in Aufnahmeflächen, die zum Stadium 4 überleiten, und besiedelt in der Folge die Stadien 4 bis 6 mit einer Stetigkeit um 100 und mit zunehmendem Deckungswert.

Abb. 14: Stadium 4 bei Vegetationsbeginn im Frühjahr. Der Boden ist dicht bedeckt mit einer Streueschicht. Diese besteht vor allem aus den Sprossen von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Weiter sind wesentlich daran beteiligt: *Brachypodium pinnatum, Carex flacca* und *C. montana*.

Neben *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* ist *Brachypodium pinnatum* massgeblich an der dichter werdenden, schlecht abbaubaren Streueschicht und damit am Lichtentzug für wintergrüne Orchideen beteiligt. Mit *Rosa arvensis,* die in der Mitte des Stadiums 4 einsetzt, taucht bereits eine jener Arten auf, welche im Stadium 6 den Übergang zum Carici-Fagetum andeuten.

Ende Stadium 4 setzen zwei Artengruppen der Krautschicht aus, die Linum catharticum- und die Rhinanthus angustifolius-Gruppe. Zusammen mit der Ctenidium molluscum-Gruppe der Moose, welche ebenfalls gegen Ende Stadium 4 aussetzt, wird dieses floristisch gegenüber dem folgenden fünften Stadium getrennt.

In den beiden Artengruppen, welche das Stadium 4 gegenüber 5 abgrenzen, sind durchwegs heliophile Arten vertreten. *Linum catharticum, Polygala amarella, Asperula cynanchica, Euphrasia rostkoviana, Gentiana germanica* und *Scabiosa columbaria* sind bis Ende des Stadiums in der Krautschicht vertreten, auch dann noch, wenn *Pinus silvestris* bereits einen lockeren Bestand bildet. Etwas empfindlicher auf den verminderten Lichtgenuss reagieren dagegen die Arten der Rhinanthus angustifolius-Gruppe. Ihr Existenzminimum beginnt, sobald ein vorerst nur lichter Baumbestand eine

Abb. 15: Sommeraspekt im Stadium 4. Die Krautschicht besteht an dieser lokal feuchten Stelle zum grössten Teil aus *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Zum Zeitpunkt der Aufnahme (Mitte Juli) dominieren noch die Blätter von *Molinia,* Stengel sind kaum sichtbar.

bestimmte Dichte überschritten hat. Grob geschätzt liegt dieser Wert zwischen ungefähr 20% und 30% Deckung, sofern die Strauchschicht ebenfalls nur sehr locker ist.

Die Arten dieser Gruppe erreichen demzufolge nur selten das Ende des Stadiums 4. *Rhinanthus angustifolius, Gymnadenia odoratissima, Tofieldia calyculata, Carex caryophyllea* und *Ophrys muscifera* sind die Vertreter dieser lichtliebenden Gruppe. *Centaurea jacea* ssp. *angustifolia, Thymus serpyllum, Ophrys fuciflora, O. apifera, Anacamptis pyramidalis* sowie einige weitere Vertreter der Orchideen weisen die gleich starke Schattenunverträglichkeit auf. Sie treten jedoch im Untersuchungsgebiet entweder gar nicht oder dann nur sporadisch auf und fehlen daher in den Artengruppen der Vegetationstabelle.

Molinia coerulea ssp. *litoralis* erreicht nun ihre höchsten Deckungswerte. Die durchschnittliche Blattlänge beträgt an feuchteren Standorten ungefähr 70 bis 80 cm, die Sprosshöhe um 150 cm, an trockeneren Standorten liegen die Werte um ungefähr 20 bis 30 cm tiefer. Überall dominiert sie jedoch die Krautschicht, ihr mittlerer Deckungswert beträgt in den meisten Fällen 50% und mehr. *Carex montana* zeigt ebenfalls eine erhöhte Vitalität, während

Abb. 16: Stadium 4 im Herbst. Das Bild wird beherrscht durch die gelbbraunen Stengel von *Molinia*. Im Hintergrund ist das Stadium 5 sichtbar.

C. flacca gegenüber dem Stadium 3 mengenmässig bereits niedrigere Werte aufweist.

In der Moosschicht bekunden *Ctenidium molluscum, Ditrichum flexicaule, Tortella tortuosa* und *Rhytidium rugosum* ungefähr die gleichen ökologischen Ansprüche wie die Rhinanthus angustifolius-Gruppe in der Krautschicht. Auch sie erreichen das Ende des Stadiums nicht, an ihrer Stelle treten nun vermehrt *Scleropodium purum, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Dicranum undulatum* und *Pleurozium schreberi* auf. Zusammen mit den weniger häufigen *Fissidens taxifolius* und *Dicranum scoparium* bilden sie den Hauptbestand der Moosschicht.

Wie bereits erwähnt, zeigt sich im Stadium 4 in einigen Aufnahmeflächen erstmals eine Baumschicht. *Pinus silvestris* ist Hauptbaumart, *Sorbus aria* ist nur ganz vereinzelt beigemischt. Zunehmende Bestandesdichte zeichnet sich bei *Sorbus* jedoch auf Grund vieler niedriger, zur Strauch- und Krautschicht zählender Exemplare ab. In diesen beiden Schichten tritt sie in allen Aufnahmeflächen auf und dokumentiert dadurch, dass sie bei ungestörtem Wachstum bald einmal einen wesentlichen Raum in der Baumschicht beanspruchen wird. Das gleiche gilt auch für den Jungwuchs von *Quercus petraea*

und *Fagus silvatica,* während *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* erst sporadisch vorkommen. Der Beginn der Sukzession zum Mischwald ist deutlich erkennbar.

In der Strauchschicht ist *Juniperus communis* stark vertreten. Zusammen mit *Berberis vulgaris, Frangula alnus, Ligustrum vulgare* und *Viburnum lantana* bildet er den Hauptbestand. Ab Mitte des Stadiums tritt *Rosa arvensis,* Differentialart des Carici-Fagetum, regelmässig auf.

6.4.4.2 Ökologie

Die Dichte der Streueschicht nimmt gegenüber dem Stadium 3 erheblich zu, in der Regel zeigt sie einen Deckungswert zwischen 70 und 100%. Oft ist sie mit einer mehr oder weniger hohen Moosschicht locker verflochten. Der Rohhumus weist eine Mächtigkeit von durchschnittlich ein bis vier Zentimetern auf. Auch in der untersten Schicht der Rohhumusauflage sind die Pflanzenreste noch unvollständig abgebaut, so dass ein eigentlicher Mullhorizont noch nicht feststellbar ist. Pilzmyzel ist meist reichlich vorhanden. Es durchzieht öfters auch die obersten Schichten des Übergangshorizontes. Dieser ist bis in eine Tiefe von sechs bis acht Zentimetern lockerer und dunkler gefärbt als die nach unten anschliessende gelbliche, lehmige Mineralerde. Der pH-Wert der Rohhumusauflage und des Übergangshorizontes liegt bei ungefähr 7,5.

6.4.5 Pinus silvestris-Molinia litoralis-Stadium, Stadium 5

6.4.5.1 Floristische Zusammensetzung

Die Artenzahl der Krautschicht hat in den Stadien 3 und 4 ihren höchsten Wert erreicht, bei zunehmender Dichte des Baumbestandes sinkt sie nun in den folgenden Stadien ab. Bei 14 Aufnahmen schwankt sie im Stadium 5 in den einzelnen Aufnahmeflächen zwischen 19 und 47 und beträgt im Mittel noch 31. Die Dichte der Krautschicht erreicht im Durchschnitt noch ungefähr 80%. Drei Arten sind in der Baumschicht vertreten, sie decken mit durchschnittlich 30%. Die Zahl der Sträucher steigt weiter, sie beträgt nunmehr 19 mit einer Deckung von 25%. Die letztere ist gegenüber dem Stadium 4 ebenfalls erhöht. An der Moosschicht mit 25% mittlerer Deckung sind im wesentlichen noch 7 Arten beteiligt.

Die Differenzierung gegenüber dem Stadium 4 erfolgt durch zwei Artengruppen der Krautschicht sowie durch die Ctenidium molluscum-Gruppe der Moose. Die sechs Arten der Linum catharticum-Gruppe setzen ziemlich einheitlich Ende Stadium 4 aus und trennen es damit floristisch recht deut-

lich gegenüber dem Stadium 5. Etwas enger ist die ökologische Amplitude der fünf Arten der Rhinanthus angustifolius-Gruppe. Sie finden sich noch in etwa 60% der Aufnahmeflächen im Stadium 4, sind jedoch bereits verschwunden, bevor sich der Übergang zum nächstfolgenden Stadium 5 abzeichnet.

Die gleiche ökologische Amplitude wie die Rhinanthus angustifolius-Gruppe, ab Stadium 2 bis gegen Ende Stadium 4, weisen die vier Moose der Ctenidium molluscum-Gruppe auf. *Ctenidium molluscum* selbst erscheint zwar wieder in den Wäldern, dann jedoch meist auf Steinen wachsend.

Gegenüber dem Stadium 6 erfolgt eine deutliche Trennung durch drei Artengruppen mit zusammen 28 Arten. Es sind dies die Hippocrepis comosa-, die Buphthalmum salicifolium- und die Euphorbia verrucosa-Gruppe. In diesen drei Gruppen ist die Mehrzahl jener Arten vertreten, deren ökologische Amplitude von den offenen Stadien des Tetragonolobo-Molinietum bis in das Molinio-Pinetum reicht (vgl. auch ZOLLER, 1954b, S. 238ff.). Es sind demgemäss diejenigen Arten, die sowohl das eigentliche Tetragonolobo-Molinietum als auch das erste Stadium der Wiederbewaldung durch *Pinus silvestris* besiedeln. Führt die Sukzession weiter zum Laubmischwald, setzen auch sie aus. Damit ändert sich grundlegend die Krautschicht, da nun an ihre Stelle Buchenwaldarten treten. Die wichtigsten Vertreter der drei oben erwähnten Artengruppen, die durchwegs mit hoher Stetigkeit auftreten und Ende Stadium 5 aussetzen, sind die folgenden:

Hippocrepis comosa, Sanguisorba minor, Campanula rotundifolia, Prunella grandiflora, Festuca ovina, Bupleurum falcatum. Dadurch, dass diese sechs Spezies bereits im sekundären Initialstadium, Stadium 1, auftreten, zeigen sie ihre grosse Anpassungsfähigkeit an die oft recht unterschiedlichen Standortbedingungen. Ab Stadium 2 kommen vor: *Buphthalmum salicifolium, Gymnadenia conopea, Leontodon hispidus, Succisa pratensis, Epipactis palustris, Koeleria cristata, Parnassia palustris, Lotus corniculatus.* Die dritte Artengruppe, gegen Ende des zweiten Stadiums auftretend, umfasst unter anderen: *Euphorbia verrucosa, Pimpinella saxifraga, Centaurea scabiosa, Crepis praemorsa, Aster amellus, Genista tinctoria, Trifolium montanum, Carlina vulgaris.* In ihrer Ökologie verhalten sich *Peucedanum cervaria* und *Potentilla erecta* ganz ähnlich wie die Arten der Buphthalmum salicifolium-Gruppe, sie finden sich jedoch auch noch in einigen Aufnahmeflächen des beginnenden sechsten Stadiums. Die vegetative Vitalität von *Brachypodium pinnatum* ist gegenüber dem Stadium 4 erhöht, die Blattlänge und die Zahl der Sprosse nimmt zu, damit auch ihr Deckungswert. Umgekehrt verhält sich *Molinia coerulea* ssp. *litoralis.* Zwar dominiert sie immer noch sehr deutlich in der Krautschicht, gegenüber dem Stadium 4 ist jedoch sehr oft eine Abnahme der Dominanz und Abundanz festzustellen.

An der Moosschicht sind *Ctenidium molluscum, Ditrichum flexicaule, Rhytidium rugosum* und *Tortella tortuosa* nicht mehr beteiligt. Sie setzt sich nun vorwiegend aus folgenden Arten zusammen: *Scleropodium purum, Hy-*

Abb. 17: Im Hintergrund Stadium 5, relativ scharf abgegrenzt gegenüber dem Stadium 4 (vgl. Abb. 18).

locomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Dicranum undulatum und *Pleurozium schreberi.* Eine Baumschicht mit einer mittleren Höhe zwischen 8 und 10 m ist nun stets vorhanden. *Pinus silvestris* ist immer noch dominant. *Sorbus aria* und *Quercus petraea* sind gegen Ende des Stadiums beigemischt. *Pinus silvestris* ist zwar auch im Stadium 6 immer noch Hauptbaumart, im Stadium 5 ist jedoch bereits deutlich erkennbar, dass sie als lichtliebende Art bei fortschreitender Sukzession zum Laubmischwald nach und nach unterdrückt wird. In der Strauchschicht ist diese Tendenz deutlich sichtbar. In ihr ist *Pinus silvestris* in den Stadien 2 bis 4 fast ausschliesslich bestandesbildend. In wenigen Aufnahmen tritt im Stadium 4 *Sorbus aria* hinzu. Im Stadium 5 ändert sich das Mischungsverhältnis zugunsten der letzteren. *Sorbus aria* ist nun bestandesbildend, *Pinus* tritt noch in der Hälfte der Aufnahmen auf und verschwindet im Stadium 6 in der Strauchschicht vollständig. Die gleiche Tendenz zeigt sich auch bei den kleineren, zur Krautschicht zählenden Exemplaren. Als Sämling kommt *Pinus silvestris* im Stadium 6 in jenen Beständen noch regelmässig vor, in welchen sie in der Baumschicht noch dominiert. Steigt der Anteil an Laubbäumen, *Fagus silvatica, Sorbus aria, Quercus petraea* und *Acer pseudoplatanus,* weiter an, sinkt die

Abb. 18: Stadium 5. Eingestreut sind Areale, die in ihrer Ökologie und in der Krautschicht dem Stadium 4 entsprechen.

Lichtintensität am Boden ab und *Pinus silvestris* ist als Sämling nicht mehr konkurrenzfähig.

Zu den fünf bestandesbildenden Arten der Strauchschicht, die schon im Stadium 4 regelmässig vorkamen und dort bereits erwähnt wurden, treten gegen Ende des fünften Stadiums *Cornus sanguinea, Crataegus monogyna, C. oxyacantha, Prunus spinosa* immer stetiger und in zunehmender Individuenzahl auf. Dass der Lichtgenuss für *Juniperus communis* immer noch genügend gross ist, zeigt sich an ihrer dominierenden Stellung in der Strauchschicht, kleinflächig ist sie öfters fast alleinige Art. Ihr Habitus jedoch hat gewechselt, säulenförmig strebt sie nun meistens in die höhere Strauchschicht, im Gegensatz zu den meist breitausladenden Exemplaren in den offenen Stadien.

6.4.5.2 Ökologie

Die Streueschicht besteht immer noch zum grössten Teil aus abgestorbenen Pflanzen der Krautschicht, der Anteil der Blätter von Laubbäumen ist

noch gering. Die Rohhumusauflage von ungefähr vier bis sechs Zentimetern Mächtigkeit weist einen etwas tieferen pH-Wert auf als im Stadium 4. Er liegt jetzt bei ungefähr 7. Beide Schichten sind reichlich mit Pilzmyzel durchwachsen, ebenso der bis in eine Tiefe von zehn bis zwölf Zentimetern reichende Übergangshorizont. Nach unten setzt sich das Bodenprofil fort mit der noch unverwitterten grauen, lehmigen Mineralerde. In den obersten Schichten des Übergangshorizontes ist teilweise beginnende Krümelstruktur erkennbar.

6.4.6 Pinus-Quercus-Lonicera xylosteum-Stadium, Stadium 6

6.4.6.1 Floristische Zusammensetzung

Infolge des immer dichter werdenden Baumbestandes, in welchem nun verschiedene Laubbaumarten mehr und mehr an Bedeutung zunehmen, sinkt die Artenzahl der Krautschicht rasch ab. Bei 18 Aufnahmen schwankt sie zwischen 8 und 20 und beträgt im Durchschnitt noch 13. Sie liegt demnach deutlich tiefer als im Stadium 5 mit immer noch 31 Arten. Grösste Unterschiede weist innerhalb und zwischen den einzelnen Standorten die Deckung der Krautschicht auf. Sie reicht von 5% bis zu 95% und liegt im Mittel bei ungefähr 40%. Ihre Dichte beträgt damit noch etwa die Hälfte gegenüber derjenigen im Stadium 5. Die mittlere Höhe der Bäume, die Zahl der Arten und ihre Deckung nehmen gegenüber dem Stadium 5 wesentlich zu. Waren es im Stadium 5 noch drei Arten mit einer durchschnittlichen Deckung von ungefähr 30%, so sind nun 13 Arten am Baumbestand beteiligt, welche den Boden zu ungefähr 65%–70% decken.

Die Artenzahl der Strauchschicht bleibt gleich wie im Stadium 5, ihre Deckung nimmt jedoch noch einmal zu und erreicht damit im Stadium 6 ihren höchsten Wert von ungefähr 35%. Im Verlauf der weiteren Sukzession reduziert sich ihre Dichte, sie weist im Carici-Fagetum des Untersuchungsgebietes durchschnittlich noch einen Wert von ungefähr 10% auf.

Vier Artengruppen trennen das Stadium 6 floristisch vom Stadium 5. Drei davon, es sind die letzten Differential-Artengruppen des eigentlichen Tetragonolobo-Molinietum litoralis, scheiden Ende Stadium 5 aus. Es sind dies die Hippocrepis comosa-Gruppe, die Buphthalmum salicifolium- und die Euphorbia verrucosa-Gruppe. *Peucedanum cervaria, Potentilla erecta, Viola hirta, Knautia silvatica, Galium verum, G. mollugo* und *Stachys officinalis* sind weitere Spezies, die Ende Stadium 5 ihre ökologische Grenze erreichen.

Damit tritt in der soziologischen Struktur der Krautschicht ein wesentlicher Wechsel ein. Mit dem Ausscheiden der drei oben erwähnten Artengruppen verschwinden im beginnenden Stadium 6 alle Arten, die zur Differenzierung der Sukzessionsstadien 1 bis 5 herangezogen werden konnten, also alle jene Spezies, die nur in einer mehr oder weniger offenen Vegetation zu gedei-

hen vermögen. Sie werden abgelöst durch Arten, deren Hauptverbreitung im Laub- oder Laubmischwald liegt. Demzufolge treten sie erst im Stadium 6 auf und trennen es damit ebenfalls vom Stadium 5. Aus dieser Hedera helix-Gruppe (s. Tab. 29) gehören *Mercurialis perennis, Prenanthes purpurea* und *Sanicula europaea* zu den Verbandscharakterarten des Fagion silvaticae; *Viola silvestris* ist Ordnungscharakterart der Fagetalia silvaticae und *Cephalanthera damasonium* ist Charakterart des Carici-Fagetum. Weitere Ordnungs- und Verbandscharakterarten der Buchenwälder, innerhalb der Artengruppe nicht aufgeführt, treten in den Stadien 5 und 6 öfters auf: *Neottia nidus-avis, Festuca gigantea, Epilobium montanum, Asperula odorata, Paris quadrifolia, Phyteuma spicatum, Polygonatum multiflorum, Bromus benekeni, Asarum europaeum* und andere. Dichte und Vitalität von *Molinia coerulea,* ssp. *litoralis* nehmen weiterhin ab, öfters deckt sie noch zwischen 5 und 10% oder erscheint in einzelnen Aufnahmeflächen überhaupt nicht mehr. Noch rascher verschwindet der heliophile *Bromus erectus,* vereinzelt finden sich noch sterile Horste. Ausser für die drei oben erwähnten Artengruppen ist mit Beginn des Stadiums 6 für weitere lichtliebende Spezies das Existenzminimum der Lichtintensität erreicht: *Peucedanum cervaria, Potentilla erecta, Viola hirta, Polygala vulgaris, Galium verum* und *Stachys officinalis.*

Eine weitere Differenzierungsmöglichkeit gegenüber dem vorhergehenden Stadium ergibt sich durch das Auftreten zweier weiterer Moosarten, *Thuidium tamariscifolium* und *Eurhynchium striatum.* Es sind Vertreter typischer Waldbodenmoose. Ihr Erscheinen gibt, ebenso wie viele Arten der Krautschicht, Hinweise auf die veränderten ökologischen Bedingungen, vor allem des Lichtes und des obersten Bodenhorizontes.

Die Artenzahl in der Baumschicht steigt erheblich an. *Pinus silvestris* herrscht zwar meist noch vor, doch treten nun regelmässig und mit steigender Individuenzahl weitere Arten dazu. *Sorbus aria* ist wesentlich häufiger anzutreffen als im Stadium fünf, auch *Quercus petraea, Acer pseudoplatanus, Sorbus torminalis* und *Acer campestre,* letztere vor allem in der Strauch- und Krautschicht, nehmen im Stadium 6 einen zunehmend breiteren Raum ein. Vor allem aber breitet sich nun *Fagus silvatica* mehr und mehr aus und bestimmt dadurch den Übergang zu einem Fagetum s. 1., der Dauergesellschaft im submontanen Bereich des Untersuchungsgebietes.

Weitere Baumarten wie *Prunus avium, Juglans regia, Pyrus communis, Pyrus malus* deuten mit den bereits erwähnten Arten *Sorbus torminalis* und *Acer campestre* an, dass die weitere Sukzession hauptsächlich in Richtung eines Carici-Fagetum verlaufen wird.

Damit stimmt auch die artenreiche Strauchschicht überein, die im Stadium 6 22 Spezies aufweist, eine Reichhaltigkeit, wie sie im Bereich der Fagetalia einzig im Carici-Fagetum zu verzeichnen ist. Von den 22 Arten sind 12 bestandesbildend: *Berberis vulgaris, Ligustrum vulgare, Cornus sanguinea, Crataegus monogyna, Rosa arvensis, Viburnun opulus, Frangula alnus,*

Viburnum lantana, Crataegus oxyacantha, Lonicera xylosteum, Prunus spinosa, Rubus spec. Die ersten sechs der hier aufgeführten Arten sind zugleich Differentialarten des Carici-Fagetum (vgl. MOOR 1952). *Juniperus communis,* welcher die Strauchschicht bis Ende Stadium 5 dominiert, wird nun mehr und mehr zurückgedrängt. Er tritt bei dichtem Laubbaumbestand nurmehr in kümmerlichen Exemplaren auf und verschwindet schliesslich ganz.

6.4.6.2 Ökologie

Auch in diesem Stadium ist der Boden flachgründig; Humusauflage und Übergangshorizont weisen in den untersuchten Profilen eine Mächtigkeit von fünfzehn bis zwanzig Zentimetern auf. Statt der Durchschnittswerte sei hier ein einzelnes Profil wiedergegeben:

Die Streueschicht besteht im Stadium 6 zum grössten Teil aus den Blättern der Laubbäume, vor allem der Eiche. Der Anteil der Krautschicht nimmt stetig ab.

Es folgt eine Rohhumusauflage mit einem pH-Wert zwischen 6,5 und 7.

Dieser Rohhumus geht ohne sichtbare Grenze über in eine Humusschicht mit einem pH-Wert von 5. Beide Humusschichten sind ohne wesentlichen Skelettanteil und feinerdereich. Zusammen weisen sie eine Mächtigkeit zwischen acht und zwölf Zentimetern auf. In trockenem Zustand ist die Humusschicht sehr feinkrümelig.

Mehr oder weniger scharf gegen die Humusauflage abgegrenzt folgt nach unten der Übergangshorizont. Es ist ein gelber, bröckelig zerfallender, stark toniger Mergel mit einer Teilchengrösse um fünf Millimeter. Nach unten wird er weicher und bindiger. Die Mächtigkeit beträgt zwölf Zentimeter, sein pH-Wert liegt bei 4,5.

Es folgt eine graue, schmierige Lehmschicht mit Einzelkornstruktur. Der pH-Wert an ihrer Obergrenze liegt bei ungefähr 5.

6.5 Feuchte Tofieldia calyculata-Subassoziation

6.5.1 Floristische Zusammensetzung der Stadien 5 und 6

Wie im Kapitel 6.1.4 bereits erwähnt, sind grössere Flächen der feuchten Stadien 1–4 nicht mehr vorhanden, eine Besprechung erübrigt sich deshalb.

Mit Vegetationsaufnahmen aus dem restlichen Stadium 4 und aus dem Stadium 5 war eine Differenzierung in eine feuchte Tofieldia calyculata- und in eine trockene Asperula cynanchica-Subassoziation jedoch möglich. Die Differentialarten der beiden Gesellschaften sind aus Tabelle 9 ersichtlich.

Aufnahme-Nr. aus Tab. 29:	21	13	14	15	19	12	26	27	32	33	53	29	36	40	63	35	49	50	51	52	44	45	55	57	58	59	30	48								
Nrn. der Feldaufnahme, in Tab. 29 nicht enthalten																													126	13	112	129	128	115	117	103
Globularia elongata	-	-	+	-	-	+	-	+			-	-																								
Linum tenuifolium	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-																										
Epipactis atropurpurea	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-																
Asperula cynanchica	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+		+	-	-	+	-	+	-	-	-	-		-									
Anthericum ramosum	-	-	-	-	-		+	+	+	+	+	-	-	-	+		+	+	-	-		2	+	-	-	-										
Hippocrepis comosa	+	+	+	1	2	+	+	+	+	+	+	-	1	+	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+								
Bupleurum falcatum	-	-	-	-	-		+	+	+	+	+	-	+	-		+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+										
Teucrium chamaedrys				-	-	-	+	+	+	+	1	+	-	-		+	1	-		+	+	-		-		+										
Centaurea scabiosa							+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	1	-	+	+	-	+		-								
Aster amellus								+	+	+	+		+	-	-	-	+	-	+	-		-	-	-	-											
Tofieldia calyculata	1	-	1	+	1	+	+	-	+	+	-		-	+	1			-	-		-	-					+	+		+		-	-	-		
Epipactis palustris	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-		-	+	-	+	-	-	-	+		-		-	+	1	+	-	-		-	-	
Parnassia palustris	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	-	-	+	+	-	-	-	-	-		-	-		+		+			-			-	
Potentilla erecta	1	+	1	2	2	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	1	2	2	1	1	1	+	1	1	1	1	+	+	1	+	-	+		+	+	-
Colchicum autumnale																											-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Orchis maculata																										-		-	+	-	-			-	-	-
Lathyrus pratensis																											-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Angelica silvestris																												-	-	-	+	-	-	-	-	-
Equisetum arvense																											-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Arten der trockenen Subass.

indifferente Arten

Arten der feuchten Subass.

Tab. 9: Vegetationsaufnahmen aus den Sukzessionsstadien 4 und 5. Die Tabelle 9 zeigt eine Zusammenstellung lokaler Differentialarten der trockenen Asperula cynanchica- und der feuchten Tofieldia calyculata-Subassoziation des Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Die vier Arten der Tabellenmitte verhalten sich im Untersuchungsgebiet indifferent, obwohl sie normalerweise Bewohner feuchter Standorte sind.

Tab. 10

Nr der Aufnahme	13	112	126	129	128	117	133	115	103
Deckung Baumschicht (%)		25	10	30	30	20	50	50	50
Deckung Strauchschicht (%)		3	10		5		5	10	10
Deckung Krautschicht (%)	100	95	100	100	100	100	95	100	80
Deckung Moosschicht (%)	15		1		3				
Bäume									
Pinus silvestris		2	1	3	3	2	3	3	2
Sorbus aria				+				+	-
Quercus petraea					-				+
Alnus incana					-				
Fagus silvatica							-		
Picea abies							-	+	1
Salix caprea								-	
Sorbus torminalis									-
Acer pseudoplatanus									-
Fraxinus excelsior									+
Juglans regia									-
Sträucher									
Salix caprea	-		-						
Prunus spinosa	-	-							
Corylus avellana		-		-	+				
Juniperus communis		+							
Frangula alnus	-	-	-					-	+
Viburnum lantana		-	-		-			-	+
Ligustrum vulgare		-	-		-		-	-	+
Crataegus monogyna		-						-	
Viburnum opulus		-	-						-
Rosa arvensis					+		-		-
Lonicera xylosteum						-	+		+
Hedera helix								+	-
Crataegus oxyacantha									+
Daphne mezereum									-

Nr der Aufnahme	13	112	126	129	128	117	133	115	103
Deckung Baumschicht (%)		25	10	30	30	20	50	50	50
Deckung Strauchschicht (%)		3	10		5		5	10	10
Deckung Krautschicht (%)	100	95	100	100	100	100	95	100	80
Deckung Moosschicht (%)	15		1		3				
Differentialarten gegenüber der Asperula cynanchica-Subassoziation									
Equisetum arvense	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Colchicum autumnale	-	+	-	-	-	-	-	-	1
Orchis maculata	-	-	+	-		-	-	-	-
Lathyrus pratensis	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Angelica silvestris	-	+	-	-	-	1		-	-
Arten in mehr oder weniger offener Krautvegetation									
Prunella grandiflora	-								
Calamagrostis varia	+								
Carex panicea	-	+							
Tofieldia calyculata	+								
Gymnadenia conopea	-	-							
Parnassia palustris			+						
Lotus corniculatus	+		+						
Hippocrepis comosa	+								
Vicia cracca	-	+							
Euphorbia verrucosa	-	+	-	-					
Galium verum		+							
Succisa pratensis	1								
Leontodon hispidus	-	-							
Epipactis palustris	+	-	1	-					
Trifolium medium		1	-		-				
Aufkommende Fagetalia- und Fagion-Charakterarten									
Bromus benekeni		-	-			+	+	+	-
Neottia nidus-avis						-		-	-
Cephalanthera longifolia							-		
Euphorbia amygdaloides						+		+	

Nr der Aufnahme	13	112	126	129	128	117	133	115	103
Deckung Baumschicht (%)		25	10	30	30	20	50	50	50
Deckung Strauchschicht (%)		3	10		5		5	10	10
Deckung Krautschicht (%)	100	95	100	100	100	100	95	100	80
Deckung Moosschicht (%)	15		1		3				
Mercurialis perennis							+	+	+
Lamium galeobdolon									-
Phyteuma spicatum								-	-
Viola silvestris							-	+	
Asarum europaeum						-			
Pulmonaria officinalis var.obscura								+	
Daphne mezereum									-
Moose									
Ctenidium molluscum	+								
Dicranum undulatum	-		-						
Pleurozium schreberi	-				-				-
Rhythidiadelphus triquetrus	+	-	+	-	+	-	+	+	-
Scleropodium purum	-	-	+	-	+	-	+		-
Hylocomium splendens	2	-	+	-	+				-
Thuidium tamariscifolium			+	-	+				
Fissidens taxifolius			-	-	-		-	-	
Eurhynchium striatum			-						
Mnium cuspidatum						-	-		
Mnium undulatum						-			
Begleiter									
Molinia coerulea ssp. litoralis	4	3	4	5	5	3	2	3	3
Brachypodium pinnatum	-	3	2	2	3	3	5	3	2
Carex flacca	1	2	3	1	+	2	1	+	1
Carex montana	1	2	1	3	2	3	3	2	1
Potentilla erecta	+	-	1	1		1	-	+	-
Ranunculus nemorosus	-	-				-		-	-
Knautia silvatica	+	+	+	-	1	+		2	-

Weitere Arten, meistens nur in einer Aufnahme vorhanden:

Koeleria cristata, Dactylis glomerata, Poa pratensis, Poa trivialis, Festuca arundinacea, Festuca ovina, Geum urbanum, Ononis repens, Trifolium montanum, Vicia sepium, Polygala amarella, Silaum silaus, Peucedanum cervaria, Galium mollugo, Platanthera chlorantha, Cirsium palustre, Heracleum sphondylium, Genista tinctoria.

Tab.10: Vegetationsaufnahmen aus dem feuchten Sukzessionsstadium 5, übergehend in das Stadium 6.

Die Aufnahmen der Stadien 5 und 6 sind in der Tabelle 10 zusammengefasst.

Artenarmut der Krautschicht kennzeichnet die beiden Stadien. Bei neun Aufnahmen schwankt die Artenzahl zwischen 10 und 32 und beträgt im Durchschnitt 20.

Während in der Baumschicht in den beiden ersten Aufnahmen einzig *Pinus silvestris* auftritt, steigt ihre Anzahl in den folgenden Aufnahmen sukzessive an und beträgt in der letzten 8 Baumarten.

Juniperus communis als lichtliebende Art der Strauchschicht kommt nur noch in einer Aufnahme vor, bei dichterer Baumbedeckung fällt sie aus. Dagegen treten dann im beginnenden Laubmischwald bereits schattenertragende Arten auf wie *Rosa arvensis, Lonicera xylosteum* und *Daphne mezereum.*

Die Krautschicht wird beherrscht durch *Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Brachypodium pinnatum, Carex flacca* und *Carex montana.* Das gleiche Bild zeigt sich übrigens auch in der trockenen Subassoziation.

Aus der Artengarnitur lässt sich der Übergang vom lichteren Stadium 5 zum schattigeren Stadium 6 deutlich erkennen.

In der Tab. 11 ist am Schluss die Zahl der stenöken, schützenswerten Arten angegeben, die in den einzelnen Sukzessionsstadien des Tetragonolobo-Molinietum litoralis auftreten. Die genannte Zahl betrifft folgende, nach unserer Auffassung besonders schützenswerte Arten:

Ophrys sphecodes
Ophrys insectifera
Ophrys fuciflora
Ophrys apifera
Gymnadenia conopea
Gymnadenia odoratissima
Epipactis palustris
Orchis militaris
Platanthera bifolia
Filipendula hexapetala
Genista tinctoria
Tetragonolobus maritimus
Linum tenuifolium
Polygala vulgaris
Centaurium pulchellum
Gentiana germanica
Gentiana ciliata
Globularia elongata

Tab. 11: Zusammenstellung einiger Daten der Sukzessionsstadien.

Stadien		Sekundäres Initial-stadium	Globularia elongata-Hieracium piloselloi-des-Stadium	Ophrys sphecodes-Scleropodium purum - Stadium	Molinia litoralis-Stadium	Pinus silvestris-Molinia litoralis-Stadium	Pinus-Quercus Lonicera-Xylosteum-Stadium
Nr.		1	2	3	4	5	6
Anzahl Aufnahmen		9	18	13	22	14	18
Bäume:	Anzahl Arten				2	3	13
	Durchschn. Deckung in %				15	30	65
	Durchschn. Höhe (m)				7	8	15
Sträucher:	Anzahl Arten als Sämling in Krautschicht	4	8				
	Anzahl Arten in Strauchschicht		1	9	17	19	22
	Durchschn. Deckung in %		5	10	20	25	35
Krautschicht:	Anzahl Arten je Aufnahmefläche	18 - 29	33 - 46	32 - 51	29 - 51	22 - 47	8 - 20
	Durchschn. Artenzahl	21	39	43	43	31	13
	Deckung in den einzelnen Aufnahmeflächen	3 - 8	20 - 70	50 - 90	60 - 100	70 - 100	5 - 95
	Durchschn. Deckung in %	5	60	80	95	25	10
Moose:	Anzahl Arten je Aufnahmefläche	1	2 - 5	3 - 8	4 - 10	2 - 7	4 - 8
	Durchschn. Deckung in %	0	7	11	16	18	8
Anzahl stenöker, schützenswerter Arten		5	17	29	14	5	3

Platanthera chlorantha
Anacamptis pyramidalis
Cephalanthera rubra
Cephalanthera longifolia
Tofieldia calyculata
Anthericum ramosum
Globularia cordifolia
Aster amellus
Inula salicina
Buphthalmum salicifolium
Cirsium tuberosum
Crepis praemorsa

6.6 Der Verlauf der Sukzession und ihre Endstadien

In der Baumschicht, die im Stadium 4 einsetzt, dominiert bis ins Stadium 6 die Lichtholzart *Pinus silvestris* (vgl. Tab. 29). Ab Stadium 5 nehmen Individuenzahl und Dichte von zehn Laubholzarten des Fagion silvaticae ständig zu.

Bei den Jungpflanzen der Bäume dominiert ebenfalls *Pinus silvestris* bis ins Stadium 5, im Stadium 6 setzt sie infolge Lichtmangels aus. An ihre Stelle treten Jungpflanzen von Laubholzarten des Fagion silvaticae. Das bedeutet, dass sich das sekundäre Molinio-Pinetum im weiteren Verlauf der Sukzession zu einem Laubmischwald entwickelt.

In der Strauchschicht steigen Artenzahl und Dichte vom Stadium 1 bis zum Stadium 6 kontinuierlich an. Sie erreicht in diesem letzten Stadium mit 22 Arten und einer durchschnittlichen Deckung von 35% ihr Maximum. Damit ist sie mit der Strauchschicht des Carici-Fagetum im Schweizer Jura identisch (vgl. Moor, 1952).

In der Krautschicht steigen Deckungswert und Artenzahl bis zu einem Maximum im Stadium 4. Die ersten Differentialartengruppen mit heliophilen Arten setzen bereits Ende Stadium 3 aus; Ende Stadium 5 sind alle verschwunden. An ihre Stelle treten Arten des Buchenwaldes. Sie bilden, zusammen mit einigen Spezies mit breiter ökologischer Amplitude, die Krautschicht des Stadiums 6.

Eine erste Gruppe von Moosen mehr oder weniger offener, lichter Standorte besiedelt die Stadien 2 bis 4. Arten mit geringerem Lichtbedürfnis schliessen sich im Verlauf des Stadiums 3 an. Am Ende der Sukzession kommen Waldbodenmoose hinzu.

Die strukturellen und soziologischen Veränderungen des anthropogen entstandenen Tetragonolobo-Molinietum litoralis lassen eindeutig erkennen, dass die Sukzession zu einer Assoziation der Fagetalia silvaticae führt. Je nach den Eigenschaften des Bodens und seiner Exposition kann eine der folgenden Assoziationen Schlussgesellschaft des Tetragonolobo-Molinietum litoralis sein:

1. Boden flachgründig, skelettreich, stark wasserdurchlässig, trocken, geringe Humusanlagerung, Südlage:	Fagus-Pinus-Quercus-Mischwald Querco-Lithospermetum (verarmt)
2. Boden mässig trocken, tiefgründiger als in 1, Mullhorizont meist gut ausgebildet, Südlage:	Carici-Fagetum
3. Boden frisch bis feucht, lehmig, an wasserzügigen Standorten oder entlang von Bächen, meist nur fragmentarisch ausgebildet:	Carici-Fraxinetum Aceri-Fraxinetum
4. Boden feucht bis stark feucht, im Untergrund meist Vergleyung, tiefgründig, lehmig, feuchtes Lokalklima in Nordlage:	Circaeo-Abietetum