

Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im **schweizerischen** Nationalpark  
Herausgegeben von der Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft  
zur wissenschaftlichen Erforschung des Nationalparks

Résultats des **recherches scientifiques entreprises au Parc National suisse**  
Publiés par la **Commission** de la **Société Helvétique** des Sciences Naturelles pour les **études**  
scientifiques au Parc National

---

Band XIII

61.

VEGETATIONSDYNAMIK IN DAUERBEOBACHTUNG

Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen  
auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark  
während der Reservatsperiode 1939 - 1965

Von B. Stüssi, Zürich

Gedruckt mit der Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur **Förderung**  
der wissenschaftlichen Forschung

Druck **Lüdin** AG Liestal 1970

Alle Abbildungen ohne Quellenangabe stammen vom Verfasser

## Vorwort

Die **vegetationskundliche Sukzessionsforschung** im schweizerischen Nationalpark dient einer doppelten Aufgabe. Einmal obliegt es ihr, die innerhalb der **Reservatsgrenzen** laufenden **Entwicklungsprozesse** in ihrer lokalen Eigenart und Mannigfaltigkeit **festzustellen**. Zugleich wird sie ihr Augenmerk auch auf die allgemeine Auswertbarkeit der **örtlichen** Befunde zu richten haben.

Die **ehemaligen Weiden** der subalpinen und alpinen Stufenebenen einen beträchtlichen Teil des heutigen Parkareals ein und verdienen schon deshalb im Rahmen der **Gebietsuntersuchung** eine besondere Aufmerksamkeit. Die heute vorgelegte Darstellung befasst sich mit den **Rasensukzessionen** auf **silikatreichem** Untergrund. Ihnen sollen demnächst die Ergebnisse über die **Rasentwicklung** der **Karbonatweiden** zur Seite gestellt werden.

Die hier besprochenen Beispiele entstammen fast **ausschliesslich** jener **grossen** Serie von Dauerflächen, die ab Sommer 1939, im Auftrag der Wissenschaftlichen **Nationalparkkommission** (damaliger Präsident: Prof. Dr. ED. HANDSCHIN, Basel) auf Anregung des Präsidenten der Botanischen Subkommission, Dr. W. LÜDI, Zürich, neu in Untersuchung genommen worden sind und seither vom Verfasser betreut werden. In einer gemeinsamen Begehung mit den Herren Dr. W. LÜDI, Dr. S. BRUNIES, Dr. J. BRAUN-BLANQUET, Prof. Dr. H. PALLMANN, Dr. E. FREY, E. CAMPBELL und D. VITAL wurden im Juli 1939 verschiedene Parkgegenden besucht und die **Kontrollwürdigkeit** einzelner Vegetationsausschnitte besprochen. Noch im gleichen Sommer, knapp vor **Beginn** des Zweiten Weltkrieges, konnte der Verfasser die definitive Anlage und botanische **Erstuntersuchung** dieser Dauerflächenserien ausführen.

Mit **Hinzukommen** der **Folgekontrollen** zeigte es sich indessen bald, dass die Entwicklung örtlich recht vielfältig und zumeist sehr langsam verläuft, so dass sichere Anhaltspunkte **über** die allgemeinen Sukzessionstendenzen nur in zeitlich ausgedehnten Beobachtungsreihen erwartet werden durften. Verhältnismässig günstige Voraussetzungen für eine erste **Übersichtssynthese** schienen die Dauerflächenbefunde von der ehemaligen Alp La **Schera** zu versprechen. **Über** das dort beobachtete **Sukzessionsgeschehen** berichtet die vorliegende Arbeit.

Auf eine besondere Darstellung der geographischen Situation des **Untersuchungsgebietes**, seiner geologischen und klimatischen Verhältnisse, wird in dieser **Spezialabhandlung** verzichtet und diesbezüglich auf die umfangreiche Gebietsliteratur hingewiesen, im besonderen auf die **einschlägigen** Abschnitte in den Werken von S. BRUNIES, J. BRAUN-BLANQUET sowie im wissenschaftlichen **Parkführer** (1966).

Die botanische Nomenklatur der Gefässpflanzen, heute wieder stärker denn je in Bewegung, stützt sich in dieser langfristigen Arbeit **vorwiegend** auf die Flora der Schweiz von SCHINZ und KELLER I und II (1923, 1914). Bezüglich einzelner Abweichungen sowie hinsichtlich der **Kryptogamenbenennungen** wird auf die im Literaturverzeichnis aufgeführten Werke verwiesen.

Für einzelne **Kryptogamenbestimmungen** bin ich den folgenden Herren zu Dank verpflichtet: Dr. E. FREY, Bern (Flechten), Dr. J. FAVRE, **Genf** (Höhere Pilze), Dr. S. BLUMER, **Wädenswil** (Parasitische Pilze), Dr. M. JÄGGLI, **Bellinzona** (Bryophyten).

Die Feldarbeiten sind mehrheitlich während meiner Sommerferien durchgeführt worden, und dankbar gedenke ich der **gelegentlichen** Mithilfe einzelner Bergkameraden. Grossen Dank schulde ich **sodann** Herrn Prof. Dr. F. MARKGRAF, der als Direktor des Instituts für Systematische **Botanik** der Universität Zürich, meinen **Sukzessionsunter-**

suchungen grösstes Verständnis entgegenbrachte, so dass ich einen guten Teil der zeitraubenden Materialauswertung neben meinen Pflichten als Oberassistent am Institut ausführen konnte. Der G. und A. CLARAZ-STIFTUNG verdanke ich ihren Beitrag an die Kosten der Druckvorbereitung bestens.

Zürich, im Sommer 1968

B. St.

## Inhaltsübersicht

	Seite
Vorwort . . . . .	3
<b>A. Untersuchungsmethode . . . . .</b>	<b>7</b>
<b>I. Deskriptive Sukzessionserfassung in Dauerflächen . . . . .</b>	<b>8</b>
<b>a) Feldmethode der Dauerflächenanalyse . . . . .</b>	<b>9</b>
<b>Etappenkontrolle</b> (Listenerhebung): Floristische Inventaraufnahme, Mengen- <b>anteile</b> der Arten (D%), Probeflächengröße. <b>Kontrolltermin</b> und Saisonaspekt	9
<b>b) Sukzessionstabelle und Auswertungsverfahren . . . . .</b>	<b>12</b>
1. Das floristische Inventar in der Kontrollreihe. Dauerinventar, <b>Wechselinven-</b> tar; Inventarfestigkeit der Beobachtungszeit. Ziffer <i>i</i> , als Mass des Artwechsels <b>(Inventardynamik) . . . . .</b>	<b>12</b>
2. Das Mengenverhältnis im Zustandsvergleich der Kontrollfolge. Artverhalten, Gruppenverhalten, Pauschalanalyse. Fraktionelle Spektren als Mittel der diagnostischen Phasensichtung . . . . .	14
3. Form und Tempo der Anteilbewegungen, beurteilt nach den Bilanzen der <b>Kontrollintervalle: Spezifische</b> Dynamik der Arten (Index <i>s</i> ), summarische oder allgemeine Flächendynamik (Index <i>v</i> ), Fraktionsdynamik (Index <i>f</i> ). Syndynamische Erfassung von Dauer- und <b>Übergangsphasen</b> , von Art- und <b>Fraktionsdominanzen . . . . .</b>	<b>17</b>
<b>II. Ausblicke auf die kausale Sukzessionsbeurteilung . . . . .</b>	<b>21</b>
a) Autogene Sukzessionsschritte und Entwicklungstendenzen. <b>Rolle</b> der Dominanz- phasen . . . . .	22
b) <b>Allogene</b> Sukzessionsschritte. Berücksichtigung der aktuellen <b>Sukzessionsum-</b> stände und ihrer zeitlichen Gestaltung . . . . .	25
<b>B. Die Sukzessionsabläufe in den Dauerflächen der Alp La Schera unter Reservatsbedin-</b> <b>gungen (Hauptabschnitt) . . . . .</b>	<b>30</b>
1. Horstschmielen-Lägerflur ( <i>Deschampsietum caespitosae</i> ), Sukzessionstabellen I und II	30
<b>Dauerfläche De 1, 1939-1965 . . . . .</b>	<b>32</b>
<b>Dauerfläche De 2, 1939-1965 . . . . .</b>	<b>63</b>
2. Lieschgras-Fettweide ( <i>Phleeto-Festucetum rubrae</i> ), Sukzessionstabellen III und IV .	92
<b>Dauerfläche PF 1, 1939-1965 . . . . .</b>	<b>92</b>
<b>Dauerfläche PF 2, 1939-1965 . . . . .</b>	<b>116</b>
3. Borstgras-Mischrasen ( <i>Festuceto-Nardetum</i> ), Sukzessionstabellen V bis VII . . . .	139
Dauerfläche FN 1, 1944-1965 . . . . .	139
Dauerfläche FN 2, 1944-1965 . . . . .	149
Dauerfläche FN 3, 1939-1964 . . . . .	161
4. Lückiger Nardetum-Rasen mit Hieracium <i>pilosella</i> , Sukzessionstabellen VIII, IX und <b>IX a . . . . .</b>	<b>176</b>
Dauerfläche PiN 1, 1939-1964 . . . . .	176
Dauerfläche PiN 2, 1944-1959, 1922-1936. . . . .	198
5. Borstgras-Rasen ( <i>Nardetum</i> ), Gruppe I, 1939-1965, Sukzessionstabeilen X bis XV.	212
<b>Dauerfläche N 1, Nardetum, zu Kontrollbeginn in Phleum-Fazies . . . . .</b>	<b>212</b>
Dauerfläche N 2, Nardetum, zu Kontrollbeginn in Ernpetrunr-Fazies . . . . .	227

Dauerfläche N 3, <i>Nardetum</i> , mit späterem <b>Bergföhren-Naheinfluss</b> . . . . .	241
Dauerfläche N 4, Nordetum, ohne direkten Föhrenkontakt . . . . .	253
Dauerfläche N 5, <i>Nardetum</i> , mit <b>Hirschwechseleinfluss</b> . . . . .	264
Dauerfläche N 6, <i>Nardetum</i> , ab 1939 in <b>Bergföhren-Überwachung</b> . . . . .	278
<b>Übersichtsauswertung</b> aus Nordetum-Serie I (N 1–N 6) . . . . .	294
6. Borstgras-Rasen (Nordetum), Gruppe <b>II</b> , 1941–1965, <b>Sukzessionstabellen XVI bis XX</b> . . . . .	324
Dauerfläche N 7, <i>Nardetum</i> , zeitweilig mit leichten Störungen . . . . .	324
Dauerfläche N 8, <i>Nardetum</i> , in <b>Bergföhrennähe</b> . . . . .	331
Dauerfläche N 9, <i>Nardetum</i> , mit vorübergehender <b>Festuca-Anreicherung</b> . . . . .	336
Dauerfläche N 10, <i>Nardetum</i> , ohne <b>Störungsspuren</b> . . . . .	343
Dauerfläche N 11, <i>Nardetum</i> , mit <b>Calluna-Einschlag</b> . . . . .	349
<b>Übersichtsauswertung</b> aus <i>Nardetum</i> -Serie II (N 7–N 11) . . . . .	356
Versuch einer <b>Phasenverkettung</b> auf Grund der örtlichen Fraktionsbewegungen in verschiedenen Dauerflächengruppen . . . . .	396
C. Zusammenfassung und generelle Schlussfolgerungen . . . . .	377
Literatur . . . . .	383

## A. UNTERSUCHUNGSMETHODE

.....	241
.....	253
.....	264
.....	278
.....	294
llen XVI	
.....	324
.....	324
.....	331
ag	336
.....	343
.....	349
.....	356
gungen in	
.....	396
.....	377
.....	383

Zur Erfassung des Phänomens örtlicher Vegetationsentwicklung wählt die **Sukzessionsforschung** zwei verschiedene Wege. Auf indirektem Weg gelangt sie über die **Untersuchung** der in einem Gebiet vorhandenen Pflanzenbestände und ihrer **standörtlichen** Anordnung (**Zonierung** usw.) zu einer Vorstellung über das Nacheinander der zeitlichen Stadienfolge und vermag auf Grund eines so gewonnenen Schemas, rückblickend die Vorgeschichte der örtlichen Pflanzenbestände oder vorausblickend deren künftige **Entwicklungsrichtung** zu beleuchten. Die direkte Methode der **Sukzessionsforschung** wendet sich hingegen an den Naturvorgang selbst und verfolgt die **Bestandesentwicklung** im unmittelbaren Erfahrungsbereich, Schritt um Schritt an Ort und Stelle.

a) Für eine Sukzessionsbeurteilung über sehr lange Zeiträume (z. B. **florengeschichtlicher Ausdehnung**) steht allein das Indirektverfahren zur Verfügung. Diese Methode hat dann **umso** grössere Erfolgsaussichten, je **genauer** dem Bearbeiter die Arten und Bestände eines Gebietes im ökologischen Verhalten bekannt sind, und er zugleich Bescheid **weiss** über Werden und Wandlung des Terrains und der lokalen **Standortstypen**.

Eine wesentliche Vertiefung gewann dieses Verfahren namentlich mit der **pflanzensoziologischen** Differenzierung der Vegetationsanalysen, sowie in Zusammenarbeit mit der bodenkundlichen Forschung, die ihrerseits wichtige Unterlagen für die theoretische Stadienverkettung zu liefern vermag. Frucht und Leitgedanke der indirekten **Sukzessionsbeurteilung** ist die Klimax-Hypothese (**CLEIENS, COWLES, WEAVER**), nach der die natürliche **Vegetationsentwicklung** unter dem beherrschenden Einfluss der regionalen und lokalen Klimaverhältnisse gebietsweise (Gebirgsstufen usw.) auf bestimmte Vegetationstypen grösster Bodenreife (Boden- und Vegetationsklimax) hinsteuert.

Nach solchen Gesichtspunkten im Schweizer Nationalpark gewonnene Ergebnisse enthalten die Arbeiten von **J. BRAUN-BLANQUET** und **H. JENNY**, 1926, **Vegetationsentwicklung** und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*), oder jene von **J. BRAUN-BLANQUET**, **H. PALLMANN** und **R. BACH**, 1954, **Vegetation und Böden** der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (**Vaccinio-Piceetalia**), welche die Verhältnisse der subalpinen Stufe des Nationalparks behandelt. Die These der alpinen Firmetum-Elynetum-Curvuletum-Sukzession in der erstgenannten Publikation hat klassische Berühmtheit erlangt. **Als** eindruckliches Beispiel der zweiten **Arbeit** sei das Schema der **Ufersukzession** am Oberlauf des Fuornbaches (Ova dal Fuorn) hervorgehoben, das die (auf etwa 500 bis 1000 Jahre geschätzte) Entwicklung vom **Pionierstadium** des *Petasitetum paradoxo* zum *Mugeto-Ericetum hylocomietosum* mit *Vaccinium myrtillus* (Erika-Bergföhrenwald mit Heidelbeer-Initialen) auf den konsolidierten älteren Uferzonen darstellt.

b) In der vorliegenden Arbeit wurde der **zweite** Weg gewählt. Die Untersuchungen **gründen** sich auf die **Direktbeobachtung** von topographisch auf lange Sicht **fixierten** Vegetationsausschnitten (**Dauerflächen**). Für derartige Beobachtungen bieten **Naturreservate** beste Voraussetzungen. In ihrem Schutzbereich darf mit einer von menschlichen Eingriffen weitgehend freien Vegetationsentwicklung gerechnet werden; ebenso lassen sich hier günstiger als anderswo zeitlich ausgedehnte Beobachtungsreihen in Aussicht nehmen.

Die Erfahrungen der Sukzessionsforschung über langfristige **Dauerflächenuntersuchungen** sind sachlich, wie methodisch, einstweilen spärlich. Unser Verfahren stand

denn auch bei **Untersuchungsbeginn** keineswegs schon fest, sondern musste **grösstenteils** im Laufe unserer Beobachtung erst entwickelt und dauernd aufs neue erprobt werden. Die hierbei massgebenden Gesichtspunkte, und die als geeignet befundene Technik der Dauerflächenanalyse und **-auswertung**, werden in diesem einleitenden Abschnitt erläutert.

## I. DESKRIPTIVE SUKZESSIONSERFASSUNG IM DAUERFLÄCHENVERFAHREN

Die **Dauerflächenmethode** hat den Vorteil, dass sie unmittelbar an das wirkliche **Entwicklungsgeschehen** in den **Pflanzenbeständen** **heranführt** und zunächst rein induktiv-beschreibend vorgehen kann. Die **zeitliche Stadienverkettung** kann sich auf die reale Grundlage **dokumentierter Folgezustände** stützen und **vermag**, frei von hypothetischen Auffassungen über **Entwicklungsursachen** und **-ziele**, zu objektiven Ergebnissen zu gelangen. Da jedoch die **Änderungsbewegungen** in **Pflanzenbeständen** unserer Erdbreite und **Höhenlage** von Natur aus zumeist **sehr langsam verlaufen** und der **Bewegungscharakter** grundsätzlich stets nur im Rückblick auf zeitlich **ausgedehnte Beobachtungsreihen** **erfassbar** wird, kann dieser methodische Pfad **verständlicherweise** viel weniger rasch zu **weitgespannten** Synthesen führen, als dies nach **dem erstatennten, rekonstruktiven** Verfahren möglich ist. In der Dauerflächenmethode müssen **die Ergebnisse** buchstäblich erdauert werden, was **Geduld** und **Beharrlichkeit** voraussetzt.

Während jene erste **Form** der Sukzessionsforschung vorwiegend auf die **grosse Stufenfolge** markantester **Hauptstadien** Ausschau hält – die Sukzession **wird in** jener Sicht oft als **Assoziationswechsel** verstanden (so LÜDI, W., 1923, p. 279) – **stösst** die **Dauerflächenanalyse** **zunächst** auf sehr unscheinbare Sukzessionsschritte. Sie begegnet sowohl langhin unveränderten **Zuständen**, als unzähligen feinen Schwankungen und kleinsten Änderungen. **Doch dürfen** gerade die elementaren Regungen bei der Kontrolle nicht vernachlässigt werden, **auch** wenn sie vielleicht zunächst gar **nicht**, oder erst in ausgedehnten **örtlichen Auswertungsreihen**, als Elemente eines **bestimmten** Zustandes oder einer **charakterisierbaren Bewegung** erkannt werden können. Eine Methode, welche die aktuellen Prozesse in **Ausrichtung** auf hypothetische **Entwicklungsziele** zum voraus sichten und final werten wollte, dürfte nicht als **objektiv** gelten.

In einer **unvoreingenommenen** Dauerflächenanalyse verdienen **somit** alle örtlichen **Vegetationserscheinungen** **Berücksichtigung** als sukzessionelles **Phänomen**, sobald sie im **Daueraspekt** eindeutig über **die normalen jahreszeitlichen Aspektzyklen** hinausreichen und **somit** die Vegetation in **vieljähriger zeitlich-syngenetischer** Sicht charakterisieren. **Ausser grosszügigen** Veränderungen **gehören** hierer **ebenso** die **Fälle vieljährig** unveränderter Beständigkeit einer Pflanzenverbindung. Das Verharren in einem Dauerzustand ist ein **wichtiger sukzessioneller Befund**, ein **Phänomen**, das seinerseits nur auf Grund **vieljährig fortgesetzter** Entwicklungs- und **Erneuerungstätigkeit** der **Bestandesglieder** **verständlich** wird.

Die grundlegende Arbeit der **deskriptiven** Sukzessionserfassung besteht **zum** ersten in der **genauen vegetationskundlichen** Analyse **der chronologisch aufeinanderfolgenden** Etappenzustände (Dauerflächenkontrolle). **Aufgabe** der **synthetischen Auswertung** der **Kontrollreihen** ist es **sodann**, zeitlich vergleichend **eine allfällig** vorhandene Gliederung im **örtlichen Sukzessionsablauf** aufzudecken und (als abschnittsweise

Beständigkeit oder Veränderung in **Artenverbindung**, Struktur, **Mengenverhältnis** usw.) zu **definieren**. In hinreichend ausgedehnten **Kontrollreihen** wird es mit Hilfe von **Sukzessionstabellen** möglich, rein **deskriptiv** bestimmte Phasen zu **unterscheiden und diagnostisch** festzulegen. Unbelastet durch theoretische Mutmassungen über nahe oder **ferne Entwicklungsziele** lassen sich die erfassten Realabläufe einmal auf zeitlich ausgeglichene **Dauerphasen und kurz-** oder langfristig wechselnde **Übergangsphasen** prüfen, und die Veränderungen objektiv auf ihre zeitliche **Bewegungsform** und **aktuelle Änderungsrichtung** hin untersuchen.

Da sich die Dauerflächenauswertung stets auf botanisch und topographisch genau **umschriebene** Vegetationsausschnitte gründet, bleibt dieses Vorgehen methodisch auch weitgehend unabhängig von den heute immer noch bestehenden Auffassungsdifferenzen über den **vegetationskundlichen** Gesellschaftsbegriff. Jedem Interpreten der **Dauerflächenbefunde** steht es frei, den in den Probebeständen nachgewiesenen **Sukzessionsabschnitten** den Rang von Assoziationen, Subassoziationen usw. (mitteleuropäischer **Schulauffassung**) oder den Rang von Soziationen (skandinavischer **Observanz**) beizumessen. Massgebend sind allein die Tatsachenbefunde über die natürlichen **Phasenabläufe**. Die Befunde der **Sukzessionsbeobachtung** vermögen aber zweifellos ihrerseits die pflanzensoziologischen Erscheinungen und **Begriffe** in der zeitlichen Dimension zu beleuchten und mitzuhelfen, die Gesellschaftseinheiten in einem realeren Licht zu beurteilen, als dies auf der Grundlage bloss statischer Vergleiche von örtlichen **Einzelzuständen** je möglich ist.

### a. Feldmethode der Dauerflächenanalyse

**Etappenkontrolle** (Listenerhebung). Dauerflächenbeobachtungen lassen sich meist nicht in Form völlig kontinuierlicher, jahraus jahrein fortgesetzter Kontrollen durchführen, sondern werden sich **praktisch** auf die Erhebung von  $\pm$  **terminfesten** Etappenzuständen, die ein oder mehrere Jahre auseinanderliegen, beschränken. Als Turnus für die Hauptkontrollen wurde bei den um 1939 begonnenen Rasenbeispielen ein Zeitabstand von fünf (4–6) Jahren in Aussicht genommen, was bei der Langsamkeit der Veränderung dieser subalpinen Vegetation genügen sollte. In Fällen mit stärkeren sukzessionellen Veränderungen liessen sich je nach Bedarf und Gelegenheit immer noch **Zwischenkontrollen** einschalten.

Für die kursorische botanische Flächenanalyse war es im Interesse der allgemeinen Auswertbarkeit angezeigt, ein Verfahren zu benützen, das sich **wo** möglich an bewährte vegetationskundliche Feldmethoden anlehnt, in unserem Fall an die im Schweizer Nationalpark gebräuchliche Methode der Assoziationserhebungen.

Selbstverständlich muss sich die Technik der Dauerflächenaufnahmen in erster **Linie** auf ihr sukzessionelles Untersuchungsziel ausrichten. Sie war insbesondere so auszubauen, dass die Flächenzustände und **-veränderungen** botanisch-vegetationskundlich möglichst differenziert erfasst **werden** können, um für die Gesamtbeurteilung des örtlichen Sukzessionsgeschehens eine tragfähige, möglichst **zahlenmässig** auswertbare Grundlage zu gewinnen. Da man bei der einzelnen Flächenkontrolle zum voraus nicht wissen kann, welche Elemente des angetroffenen Vegetationszustandes sich in der Folge **am** ehesten ändern und bei der zeitlichen **Reihenauswertung** schliesslich besonders **vergleichswichtig** werden, wird man besonders bei den ersten Aufnahmen einer **Kontrollreihe** vorsorglich stets etwas breiter ausholen **und** möglichst vielfältige **Zustandsmerk-**

male festhalten. Selbst **dann** wird es vorkommen, dass man bei überraschenden **Entwicklungswenden** nachträglich bedauert, gewisse Punkte früherer Etappen nicht genauer erfasst zu haben. Es wird kein **Allgemeinrezept** zu finden sein, da jeder **Vegetationstyp** und jede Lokalsituation in den sukzessionsbestimmenden Faktoren allerlei Besonderheiten zeigen, mit denen der Sukzessionsbeobachter **zuerst** vertraut werden muss, bis er im Dauerflächengeschehen Wesentliches von Belanglosem zu trennen vermag. Erst wenn man nach einer grösseren Zahl von Kontrollen den Charakter des sukzessionellen Entwicklungsganges näher kennengelernt hat und vielleicht eine gewisse Ausgeglichenheit im **Sukzessionsablauf** erkannt hat, **wird** sich das **Beobachtungsschema** vereinfachen **bzw.** präzisieren lassen.

Floristische Inventaraufnahme. Die Erstellung **bzw. Änderungskontrolle** der **Artenliste** bildet ein **Hauptanliegen** jeder Erhebung. Wie in den Assoziationsaufnahmen stehen bei den Dauerflächenkontrollen die Gefässpflanzen (Phanerogamen und Pteridophyten) als vegetationsgestaltende Gewächse **im Vordergrund**. Dazu kommen soweit möglich die Moose, Flechten, Pilze. Spärlich **beigemengte** kleinwüchsige Kryptogamen (wie auch die Kleintierwelt) lassen sich in Dauerflächenkontrollen der **makrophytischen** Vegetation aber nur soweit berücksichtigen, als deren Nachweis und **Zustandsbewertung** ohne sukzessionsstörende Probenentnahmen möglich ist. Denn es gilt auf jeden Fall zu vermeiden, dass der Beobachter **bewusst** oder **unbewusst** selbst zum störenden **Sukzessionsfaktor** werde! Das Feststellen der Kontinuität von Kryptogamen im Probebestand (z. B. Spuren von Moosen, Pilzmycelien) hat seine technischen Grenzen in der makroskopischen **Nachweisbarkeit** bei Feldaufnahmen.

Mengenanteile der Arten. Für die quantitative Bewertung der Arten wird in **unsern** Erhebungen das **Hauptgewicht** auf die Bestimmung ihrer **Flächenanteile** gelegt und eine möglichst genaue Einschätzung der spezifischen Flächenprojektion der **oberirdischen** Sprossorgane angestrebt. Um in der tabellarischen Reihenauswertung selbst feinste Anteilsverschiebungen verfügbar zu haben, wird die Deckung zweckmässig nach der Prozentskala bestimmt (1–100 **D%**; Anteile unter 1 **D%** sind mit dem Zeichen **+** angegeben). In Meterquadraten ( $1 \text{ dm}^2 = 1 \text{ D}\%$ ) ist bei einiger **Übung** auch in dieser Detaillierung eine rasche und exakte Anteilsbestimmung möglich.

Die Klassenschätzung der assoziationsdiagnostischen **Exkursionsmethodik** nach der bekannten 5- **bzw. 6stufigen** «*Abundanz-Dominanz-Skala*» kam im Rahmen dieser Dauerflächenuntersuchung nicht zur Anwendung, **erwies** sich aber als brauchbar bei der Behandlung von Grossflächen in Wäldern, oder in **Übersichtskontrollen** über ausgedehnte Weidegebiete. Für eingehendere **Sukzessionsanalysen** ist **sie** zu wenig differenziert. Viele bemerkenswerte Veränderungen **würden**, wie aus dieser Arbeit leicht ersichtlich, nach jenem Verfahren unerfasst bleiben. Auch gilt es **zu** beachten, dass nach der **vereinfachenden Stufenzuweisung** sich in der Reihenauswertung mitunter Fehlschlüsse über das Artverhalten **ergeben** könnten, so wenn namhafte Änderungen innerhalb einer Deckungsstufe (z. B. 55 → 70 **D%**, festgehalten als «**AD 4 → 4**») kurzerhand als **Stillstand** ausgelegt, oder umgekehrt, eine knappe Verschiebung über eine Skalengrenze hinaus (z. B. 45 **D%** → 55 **D%**, als «**AD 3 → 4**») überbewertet würden.

Im Rahmen unserer quantitativen Anteilsbestimmung wurde ausserdem eine «**Abundanzzahl**» notiert. Sie wurde ermittelt durch Auszählen oder (bei grösseren Anteilen) durch ein Abschätzen der Zahl **individuierbarer** Einzeltriebe (Halme, Schäfte, Rosetten usw.) oder geschlossener **Sprossgruppen** (Horste usw.), mit **anschliessender** Einstufung in eine **fünfteilige Abundanzskala**: «**+**» für 1–3 Individuen, die Stufen «**1–5**» je für 4–10, 11–25, 26–50, 51–100, sowie für über 100 Einzelpflanzen oder Sprosse (Lüdt, W., 1948, p. 14).

ischenden Ent-  
tappen nicht ge-  
a jeder Vegeta-  
aktoren allerlei  
ertraut werden  
zu trennen ver-  
ruakter des suk-  
ht eine gewisse  
Beobachtungs-

olle der Arten-  
aufnahmen ste-  
nd Pteridophy-  
soweit möglich  
amen (wie auch  
lytischen Vege-  
tandsbewertung  
uf jeden Fall zu  
tenden Sukzes-  
m Probestand  
n der makrosko-

1 wird in unsern  
teile gelegt und  
on der oberirdi-  
swertung selbst  
reckmässig nach  
dem Zeichen +  
g auch in dieser

ach der bekannten  
henuntersuchung  
in Grossflächen in  
gehendere Sukzes-  
n würden, wie aus  
ilt es zu beachten,  
ig mitunter Fehl-  
en innerhalb einer  
als Stillstand aus-  
us (z. B. 45 D% +

ausserdem eine  
ei grösseren An-  
Halme, Schäfte,  
. anschliessender  
die Stufen «1-5»  
en oder Sprosse

Diese Hilfszahl liefert zweifellos eine gewisse Ergänzung zu den Flächenwerten, namentlich etwa eine Stütze bei späteren Überprüfungen sprunghaft veränderter und daher vielleicht angezweifelter D%-Werte. Für eine selbständige Reihenauswertung besitzt dieses Verfahren mit seiner vereinfachenden Stufenzuweisung aber die gleichen technischen Nachteile wie die Fünferskala der Deckungswerte. Zweckmässiger für einen spätern Reihenvergleich wäre das Festhalten absoluter Abundanzzahlen. Da aber ein vollständiges Auszählen meist schon aus Zeitmangel bei der Aufnahme nicht möglich ist, oder bei vielen Arten an der Schwierigkeit einer eindeutigen Individuenbegrenzung scheitern müsste, wird man es aus praktischen Gründen bei der 5stufigen Schätzung bewenden lassen müssen. Für eine graphische Wiedergabe eignen sich die Abundanzangaben wenig (z. B. Wert 5).

Als dritte Beobachtungsgrösse der kursorischen Flächenkontrollen wurde in die Feldlisten für jede Art eine «Vitalitätsziffer» eingetragen. 3 = vegetativ und reproduktiv günstig, 2 = vegetativ in guter Verfassung, aber nicht fruktifizierend, 1 = kümmerlich (vgl. LÜDI, W., 1948, p. 14).

Auch diese Qualifikation liefert ein Hilfsmerkmal, das zur Kennzeichnung einzelner Sukzessionsstadien nützlich sein kann. In unserer Beispielauswertung wurde mehrmals festgestellt, dass diese Ziffern die aus den Mengenverschiebungen sichtbar gewordenen Sukzessionsbewegungen unterstreichen. Da die «Vitalität» der Arten des Stichtages aber vielfach durch Zufallsumstände bestimmt wird (Witterung, Beweidung usw.), so sind die Veränderungen oft ohne Ausdruckswert für das wesentliche sukzessionelle Geschehen. Sehr oft kommt es vor, dass die Exemplare derselben Art am Kontrolldatum in allen drei Vitalitätsstufen vertreten sind, so dass solche Zustandsangaben (Vit. 1-3) im chronologischen Reihenvergleich nur vage Schlüsse erlauben.

Besser wird man Beobachtungen über die Artvitalität, z. B. extreme Üppigkeit, auffallende Schlechtwüchsigkeit, etwa in Verbindung mit strukturellen Etappenangaben usw., in Form kurzer Notizen festhalten, da derartige Entwicklungszustände sich kaum in ein numerisches Stufenschema oder Kurvendiagramm bringen lassen.

Die Erfahrungen bei der tabellarischen Auswertung unserer Kontrollreihen haben klar bestätigt, dass die Prozentwerte der spezifischen Flächendeckung (D%) für eine numerisch-quantitative Sukzessionsanalyse die tragfähigste Grundlage darstellen und die genauesten und aufschlussreichsten Folgevergleiche (Bilanzierungen) ermöglichen.

Selbstverständlich hat man sich der grundsätzlichen Grenzen der Schätzungsgenauigkeit bewusst zu bleiben. Auch die sorgfältigsten Schätzungen der spezifischen Deckungsanteile bleiben unvermeidlich mit objektiven und subjektiven Unsicherheiten behaftet. Objektiv gilt das z. B. hinsichtlich des Entscheids über den Projektionsbetrag feinspreitiger (gras- oder zerschlitzeblättriger) Arten, im Fall gegenseitiger Projektionsüberschneidungen bei Organ-Überdachungen und -Verschränkung, hinsichtlich der Mitberücksichtigung (vielleicht nur zufällig) abgestorbener Pflanzenorgane, verschiedengradiger Beweidungseffekte, Saisonschwankungen usw., usw. Auch das subjektive Ermessensmoment wird sich, selbst bei grosser Übung, aus der elementaren Felderhebung nie ganz ausmerzen lassen. So kann immer wieder beobachtet werden, dass zwei oder mehr Listenersteller über ein und denselben Kontrollzustand zu abweichenden Schätzungswerten gelangen. Sehr im Interesse der Fehlerreduktion ist es daher, wenn längere Kontrollreihen vom gleichen Beobachter ausgeführt werden, damit wenigstens der subjektive Fehler in konstanten persönlichen Schranken bleibe.

Eine sorgfältige Konzentration auf die Deckungswerte (D%) verbürgt erhöhte Schätzungsgenauigkeit bei diesem Kontrollelement.

Bei besonders schwer zu behandelnden Flächenzuständen (z. B. Rasen in starker Beweidung) erwies es sich als vorteilhaft, Doppelkontrollen auszuführen und die Schätzung, ohne Berücksichtigung der ersten Listeneinträge, eventuell mit Unterbruch von Stunden oder Tagen zu wiederholen. Hinreichende Übung vorausgesetzt, wird man meist eine hochgradige Bestätigung der vorherigen Eintragung finden.

Eine wertvolle Kontrollsicherung ergibt sich ferner durch das seit Beobachtungsbeginn wiederholt angewandte Verfahren, vor oder nach der Einschätzung für gewisse **Artengruppen** zusammenfassend eine Pauschalschätzung durchzuführen. Diese kann sichz. B. auf **Gruppen von Arten** beziehen, die sich im nichtblühenden Zustand ähnlich sehen und deshalb in der Flächenüberschau der Mengenabschätzung schwer zu **differenzieren** sind (physiognomisch oder systematisch verwandte Formen wie **Graminiden**, Cichorieen-Rosetten, **Zwergsträucher** usw.). Beim Vergleich der durch Addition von Einzelwerten gewonnenen Summen (**Überdachungen** usw. **mitberücksichtigt**) mit den Resultaten der Pauschalschätzung ergibt sich oft eine wertvolle Präzisierung der **Listeneinträge**.

Ein sehr wichtiges objektives **Dokumentenmaterial** über die **Dauerflächenzustände**, deren Struktur und weitgehend auch über die floristische Zusammensetzung und das Mengenverhältnis, liefern exakte **photographische** Aufnahmen.

Probeflächengrösse. Die aus der Zeit vor **1939** stammenden Dauerflächen des **Parkes** sind von recht verschiedener Form und Grösse, teilweise auch vielgestaltig in der Vegetation. In den neuen Untersuchungsreihen **wurde** für die Rasenvegetation das **Meterquadrat** als Grundtyp gewählt. Einheitlichkeit in Format **und** Flächeninhalt erleichtert die Kontrolle (**1 dm<sup>2</sup> = 1 D %**) und erhöht die **Schätzungsgenauigkeit**. Jede Abweichung von einer gewohnten Flächennorm erschwert das Arbeiten und belastet die **Bewertungssicherheit**.

#### **Kontrolltermin und Saisonaspekt**

Die Sukzessionskontrolle wird die Vegetation möglichst auf dem Höhepunkt ihrer alljährlichen Entwicklung zu erfassen suchen, um konsequent dasselbe phänologische Hauptstadium als Grundlage des Tabellenvergleiches zu besitzen. Bei grösseren Terminabweichungen könnten **aspektbedingte Schwankungen** leicht in der **Listenreihe** als sukzessionelle Veränderungen interpretiert werden, die keine sind. In unsern subalpinen Rasenbeispielen treffen die in den Monaten Juli und August (Hochgebirgssommer) durchgeführten Kontrollen normalerweise den Höhepunkt der Aspektfolge. Besonderheiten, wie extrem fortgeschrittene oder verzögerte Entfaltung (früher oder später **Sommerbeginn**), lassen sich in Begleitnotizen festhalten und nötigenfalls bei der **Endauswertung** in Betracht ziehen. Herbstliche Absterbeerscheinungen können sich schon im September bei Flächenaufnahmen erschwerend bemerkbar machen. **Ahnliches gilt** bezüglich der **Wildbeweidung**, die im Spätsommer, wenn in den Hochlagen die **Äsung** knapper **wird**, oder wenn dort Schnee fällt, sich entsprechend stärker auf die subalpinen Weideplätze, also vorwiegend auf die einstigen Alpweiden konzentriert.

### **b. Sukzessionstabelle und Auswertungsverfahren**

#### **1. Das floristische Flächeninventar in der Kontrollreihe**

In der chronologischen Zusammenstellung der Etappenlisten **wird** man den erfassten Ablauf zunächst auf Präsenz und Absenz der Arten prüfen und schon bei ihrer Anordnung in der Sukzessionstabelle das chronologische Auftreten der Arten berücksichtigen. Die floristische Auswertung wird zweckmässig mit der Feststellung des **Dauerinventars** der örtlichen Beobachtungsreihe beginnen, d. h. mit dem Ausziehen jener Artengruppe, die durchwegs in allen Etappenlisten der Sukzessionstabelle enthalten ist. Damit **wird** der etappenverbindende Grundbestand nachgewiesen, die Basis, auf der auch die Ver-

änderungen im wechselnden **Inventarzusatz** (dem *Wechselinventar*) untersucht werden können.

Schon der numerische und floristische Vergleich zwischen **Dauerinventar** und **Wechselinventar** ergibt mancherlei **Anhaltspunkte** über den **Charakter** des zu prüfenden Sukzessionsablaufes, über **seine** chronologische Einheitlichkeit oder Gliederung.

Als das **ortsbeständige Kernstück** einer **Flächensukzession** liefert das **Dauerinventar** sodann auch den **wichtigsten Ausgangspunkt** für **lokale** oder regionale **Übersichtsvergleiche** zwischen verwandten oder verschiedenartigen **Dauerflächen**.

In den **gebräuchlichen Assoziationstabellen** bilden die **«konstanten»** (steten) Arten die verbindenden Glieder der **Listenzusammenstellung**. Jene **Vergleichssynthese** gründet sich auf zeitlich einmalige Erhebungen, und der dort **gewonnene Konstanznachweis** liefert an sich ein rein statisches Kriterium.

Die in **Sukzessionstabellen** aufgereihten Präsenz- (bzw. Mengen-) angaben **stützen sich dagegen auf Feststellungen der zeitlichen Fortdauer der Arten an der Beobachtungsstelle**. Tabellarische **Lückenlosigkeit** bedeutet hier chronologische Beständigkeit. **Nur äusserlich** erinnern die **Listensreihen (Etappenwerte D%)** der **Sukzessionstabellen** an die **Assoziationstabellen** mit ihren **Einzelaufnahmen** räumlich **getrennter Herkunft**.

Um **Missverständnisse** auszuschalten, wird in der **sukzessionskundlichen Listenauswertung** dieser Arbeit, das zeitliche Verbleiben einer **Art** an bestimmter Stelle (**Dauerfläche**) mit dem **unverbrauchten Begriff** der **Perduranz** belegt. Auch **Perduranzfeststellungen** setzen natürlich **eine** Mindestzahl von (**zeitlich** nicht zu weit auseinanderliegenden) **örtlichen Etappenlisten** voraus.

Die Sichtung der Sukzessionstabellen fördert meist Arten mit einem sehr abgestuften Mass des **Perdurierens** zutage. Das **Dauerinventar** umfasst die **Arten** mit vollständiger (tabellarisch **lückenloser**) **Perduranz**, in den **Sukzessionstabellen** mit **«P»** gekennzeichnet. **Alle übrigen** Arten mit **nichtperdurantem** Verhalten fallen als variabler Anteil (**«V»**) in den **Sukzessionstabellen**) unter den **Begriff** des **Wechselinventars**.

**Falls** wünschbar, und wenn **hiesu** genügend lange **Kontrollreihen** vorliegen, kann eine Unterscheidung von **z. B. fünf** **Perduranzstufen** getroffen werden, nach einem **ähnlichen** Schema, wie es der **Stetigkeitsskala** der **Assoziationsdiagnostik** zugrunde liegt.

Die **inventarielle Ausgeglichenheit** eines zu prüfenden **Sukzessionsablaufes** ist zunächst einmal von der **absoluten Zahl** der **Perduranten** der **Dauerflächentabelle abhängig**. Zusammensetzung und Umfang des **Dauerinventars** ergeben schon an sich wichtige Aufschlüsse **über** den Charakter des untersuchten **Sukzessionsablaufes**. Er ist um so unterschiedener **gekennzeichnet**, je reicher in diesem **Grundbestand** Zeigerarten bestimmter **ökologischer oder soziologischer Spezialisierung** vereinigt bleiben (**stenöbische Arten, bzw. Charakterarten bestimmter Gesellschaften**).

Für die qualitative Kennzeichnung der **wesentlichen Dauerflächenzusammensetzung** wird man **ausser den Perduranten** mit Vorteil auch die **subperduranten Arten**, d. h. jene Arten **heranziehen, die nur** einmal in der **Listensreihe** fehlen, in den Tabellen mit **«(P)»** bezeichnet. Obwohl sie **grundsätzlich zum labilen** Artbestand der Räche **zählen**, ergibt ihre **Mitberücksichtigung** im **Perduranzvergleich** oft wertvolle Ergänzungen für die Umschreibung **des sukzessionellen Grundbestandes** einer **Dauerfläche**. Nur dadurch **finden** Arten zufälliger **Einzelabsenz** oder **solche**, die wegen ihres reduzierten Zustandes (**Beweidung usw.**) der Kontrolle entgingen, die **ihnen** zukommende Beachtung. **Vgl. Perduranztabellen der Flächendiagnosen.**

Zur Charakterisierung eines **Einzelablaufes**, ebenso wie für **Übersichtsvergleiche**, bildet neben dem absoluten **Umfang** der perduranten **Artengruppe** auch das Verhältnis zwischen Dauer- und **Wechselinventar**, als die relative Inventarfestigkeit einer **Dauerfläche**, ein wichtiges Kriterium. Da das Wechselinventar meist eine sehr **unstable** Grösse ist, **oft** stark zufallsbelastet und **u.a.** abhängig von der (künstlichen) **Zeitbegrenzung** der **Beobachtungsreihe**, wird das Verhältnis, die relative Inventarfestigkeit, am besten durch eine auf das **Dauerinventar** bezogene **Prozentzahl** ausgedrückt (Wechselinventar in % des Dauerinventars). **Vgl.** Zusammenstellung Tabelle 26 und Diagramm Figur 91. Von hoher Inventarfestigkeit **wird** dann gesprochen, wenn die Prozentzahl

$\left( \frac{WI \cdot 100}{DI} \right)$  klein ist, **z.B.** in unserer Arbeit 100 % oder weniger.

Das Wechselinventar einer **Dauerfläche** kann Arten mit sukzessionell sehr verschiedenem Verhalten umfassen. Neben höchst **zufällig** auftauchenden und rasch wieder verschwindenden Arten (Temporärgästen) wird man in Tabellen ausgedehnter **Beobachtungsreihen** vielleicht Arten **ausfindig** machen, die in Beziehung zu bestimmten **Sukzessionsabschnitten** stehen, wodurch sich solche Arten ihrerseits als für die **örtliche** Phasenunterscheidung verwendbar erweisen. Doch ist es, besonders in kurzen **Kontrollreihen**, nicht leicht, die einen von den **andern** zu unterscheiden. Denn erst der Nachweis des **definitiven Ausfallens** oder **Fussfassens** einzelner Arten oder ganzer **Artengruppen** vermag den Zusammenhang mit einer **sukzessionellen Entwicklungswende** zu bestätigen und die Eignung dieser Arten für eine **schärfere** diagnostische **Phasenkennzeichnung**. Da aber die Phasengliederung als **solche** erst im **Lauf** der **Tabellenauswertung** voll erkannt werden kann, **wird** auch die Frage der **Phasengebundenheit** der Arten erst in der **Endauswertung** entschieden werden **können**. Ein **klares** zeitliches Alternieren der Arten im **Dauerflächenablauf** wird in der **Sukzessionstabelle** auch in der Anordnung der Arten ihren Niederschlag **finden**. **Vgl. Sukzessionstabellen I-XX.**

**Mass des Artenwechsels.** Aus der Summe der Ausfälle und **Neueintritte** pro **Kontrollintervall** ergibt sich ein **Mass** für die **Intensität der Inventarbewegung** (Inventardynamik) im **Bilanzabschnitt** zwischen zwei **Stichkontrollen** (**Ziffer i** unserer **Sukzessionstabellen**).

**Darnach** lässt sich die **Intensität** des Artenabtausches der einzelnen **Sukzessionsabschnitte** feststellen und so z. B. die **Inventardynamik** ruhiger Sukzessionsstadien und bewegter **Übergangsphasen** einer oder mehrerer **Dauerflächen zahlenmässig** vergleichen.

Aufschlussreich im Phasen- oder Flächenvergleich ist auch das (**oft** sehr ungleiche) Verhältnis zwischen den **Ausfallzahlen** und den Neuerwerben (negative resp. positive Ziffer i [-, i+]), womit sich **prüfen** lässt, ob und wie weit ein strukturell **erfasster Entwicklungsschritt** sich **inventarvermehrend** oder '-vermindernd auswirkte (**z.B.** Phasen struktureller Festigung, bzw. **Störungszustände**).

Selbstverständlich geht es auf dieser **Stufe der deskriptiven Analyse** zunächst nur um die formalen Zusammenhänge, ohne dass schon zwischen sukzessionell wichtigem und **zufälligem Artenwechsel** unterschieden werden könnte.

## 2. Das **Mengenverhältnis** (D %) im **Zustandsvergleich** der **Kontrollfolge**

**Artverhalten.** Die unmittelbarsten und zugleich **augenfälligsten Äusserungen** der **Dauerflächenvegetation** sind natürlich die **faziellen** Verschiebungen, bedingt durch  $\pm$  markante Änderungen des Flächenanteils einer oder mehrerer Arten. Um die **Anteilver-**

änderungen von **Einzelarten** oder **Artengruppen** im Sukzessionsablauf in einheitlicher **Weise** vergleichend besprechen **zu** können, bedarf es zunächst einer handlichen Kennzeichnung der wichtigsten Stufen und Grenzbereiche der (D%-) Anteilskala. So verdient die 50-D%-Marke in der Prozentskala eine besondere Beachtung als **wichtige Trennungslinie** im quantitativen Verhalten der Arten, die es vor allem auch im Hinblick auf eine **darauf** zu gründende Diskussion der Flächenbeherrschung zu berücksichtigen gilt. Da der Begriff Dominanz (als strukturelle oder ökologische Bestandesbeherrschung) in dieser Arbeit streng **für** die syndynamische Gleichgewichtsbeurteilung reserviert bleiben **soll**, werden hier die **hochstufigen Deckungswerte** über 50 D% (50,1 bis 100 D%) in rein **flächenmässigem Sinne** als prävalente, alle **tiefen** Werte (+bis 50 D%) als **subvalente Anteile** bezeichnet, um so der Frage der strukturellen oder ökologischen **Bestandesbeherrschung** oder **-abhängigkeit** nicht vorzugreifen.

Die kritische **Trennungslinie** (50 D%, Prävalenzschwelle), welche den **Prävalenzvom** Subvalenzbereich scheidet, findet schon in **unserer** Phasensichtung grösste Beachtung.

Im Rahmen der **Tabellenauswertung** ergab sich **sodann** das Bedürfnis, die in gewissen Dauerflächenzuständen bemerkenswert häufig registrierten kleinsten **Flächenwerte** (+ bis 2 D%) besonders zu kennzeichnen. Auch diese **parivalenten** Werte (**Tiefstwerte**) verdienen als kritische Anfangs- oder Restanteile in der Sukzessionsanalyse besondere Aufmerksamkeit.

Einheitlich werden **Anteilverschiebungen** im aufsteigenden Sinne als **Mengen-Progressionen** (Zuwachsbewegungen), im absteigenden Sinne als **Mengen-Regressionen** (**Schwundbewegungen**) bezeichnet, **wobei** diese Ausdrücke wiederum rein formal verwendet werden, ganz ohne Ausrichtung auf **irgendwelche** theoretisch erwartete Dauerstadien oder Klimaxstufen. Diese Begriffe sind dementsprechend auch nicht identisch mit «aufbauend» und «abbauend» der pflanzensoziologischen Literatur. Ferner galt es in den chronologischen Reihen der **Mengenwerte z.B.** Gleichförmigkeit in der **Änderungsbeziehung**, oder **allfällige**, als Phasenakzente wichtige Hochstände (Kulminationen) und Tiefstände (Depressionen) der spezifischen Flächenbeteiligung aufzudecken.

**Gleichförmigkeit der Bewegung.** Auch im Fall sehr ausgeglichen verlaufender **Mengenbewegungen** genügen 3 **Kontrollzeitpunkte** kaum, um den Verlauf einer **Entfaltungswelle**, eines **Schwundprozesses** usw. auch nur **einigermassen** sicher festzuhalten. In Sukzessionsbeispielen mit stark wechselnden Einwirkungen und sehr unruhigen Bewegungen bleibt selbst bei 5-6 Kontrollwerten (d.h. z. B. in 20-25 Jahren bei **5jährigen Kontrollabständen**) oft noch viel Ungewissheit über das wirkliche Verhalten. Auch hebt die Dichte der **Kontrollfolge** keineswegs über die Unsicherheiten der Beurteilung hinweg. Kurze, aber **dafür** dichte (alljährliche) Reihenkontrollen verleiten leicht zur **Überbewertung** zufälliger (z. B. wetterperiodisch bedingter) Schwankungen und dazu, sie irrtümlich **&** sukzessionelle Bewegungen hinzunehmen.

**Gruppenverhalten, Pauschalanalyse.** In artenreichen Dauerflächen müsste eine ausführliche **Einzelbesprechung** aller am Wandel beteiligten Arten zu sehr weitschweifigen **Darstellungen** führen und die **Übersichtsgewinnung** erschweren, so dass sich das Bedürfnis nach einem vereinfachenden Verfahren ergab. Für eine Sichtung liegen verschiedene Möglichkeiten einer pauschalen Behandlung **gewisser** Artengruppen zur Hand (Pauschalanalyse).

So lassen sich **z.B.** in allen strukturell nicht gar zu eintönig zusammengesetzten **Rasentypen** mindestens grasige (graminose) und krautige (herbosa) Wuchsformen (in

andern Fällen auch **Zwergsträucher**, Moose, Flechten) gruppenweise gesondert im **Sukzessionsgang** verfolgen.

Im Laufe der **Dauerflächenuntersuchung** drängte sich aber schon bald ein anderes **Gruppierungsprinzip** in den Vordergrund, das schliesslich das Verfahren der Tabellenauswertung in grundlegender Weise bestimmte. Auf dieses muss deshalb schon hier in der methodischen Einleitung, der Ergebniswiedergabe etwas vorgehend, hingewiesen werden.

Bei der Suche nach **«leitenden»** **Änderungsbewegungen** in den örtlichen **Sukzessionsabläufen** hat es sich nämlich gezeigt, dass häufig ganze Gruppen meist auch ökologisch oder soziologisch ähnlich **orientierter Arten**, in bestimmten **Sukzessionsabschnitten** oder ganzen **Kontrollabläufen gleiche** oder **doch ähnliche (analoge) Bewegungen** ausführten, während sich andere **Artengruppen** derselben Fläche wieder ebenso geschlossen phasenweise in anderer (konträrer) Richtung bewegten. Wie aus dem Hauptteil dieser Arbeit hervorgeht, sind es die markanten Bewegungen dieser sukzessionellen **Verhaltensgruppen**, auf welchen die natürliche **Phasengliederung** beruht, so dass es sich auch methodisch rechtfertigt, solche Arten mit **syndynamisch** analogem Verhalten als **natürliche Reaktionsgruppen (Bestandesfraktionen)** zusammenzufassen und in der Sukzessionsanalyse als pauschale Einheiten zu behandeln. Die Möglichkeit einer tabellarischen Aussonderung solcher **Verhaltensgruppen** erleichtert die **Übersicht** über das **Sukzessionsgeschehen** in hohem Masse. Nachdem diese **Flächenfraktionen** einmal als **wichtigste Sukzessionselemente** erkannt waren, lag es nahe, die **Phasenanalyse** der **örtlichen Sukzessionsabläufe** nach diesem (**fraktionellen**) Prinzip **auszurichten** und auch die **Sukzessionstabellen** und **Sukzessionsdiagramme** **darnach** zu gliedern. Vgl. Tab. I bis XX und Fig. 1, 5, 10, 15, 23 usw.

In der tabellarischen Auswertung lassen sich die Etappenzustände nach dem **Fraktionsverhältnis** der Pauschalanteile klar und einfach charakterisieren und ebenso bequem vergleichen (Fraktionen A, B, C usw.). In dieser Aufgliederung lässt sich die wechselnde Position der einzelnen **Verhaltensgruppen** nicht nur über die örtliche **Etappenreihe** einer **Dauerfläche** hin übersichtlich verfolgen, ganz entsprechend lassen sich auch die Verschiebungen des **Fraktionsverhältnisses** in Gruppen verwandter oder verschieden gearteter **Sukzessionsbeispiele** auf **Übereinstimmung** und **Unterschiede prüfen**.

Der Vergleich der **Fraktionsspektren** (Verhältnis der **Fraktionsanteile D%**) lässt sich zur **Übersichtsschaffung** dadurch schematisch vereinfachen, dass man an Stelle der numerischen **Angaben (D%)**, eine kurze Buchstabenformel verwendet, welche das wechselnde Mass der **Fraktionsbeteiligung** durch verschiedene Schreibung ihres Kennbuchstabens abgestuft ausdrückt, z. B. A, A, a (a); B, B, b, (b); usw.

Die weiter oben angedeutete **Skalengliederung** der **Flächenvalenzen** findet in diesen Signaturen ihre Berücksichtigung, die **Abstufung A, A, a, (a)** entspricht den **fraktionellen Flächenwerten 100–50,1 D%, 50–15,1 D%, 15–2,1 D% und 2 D% bis †**.

In den **chronologischen** Zusammenstellungen der **fraktionell differenzierten** Etappenwerte lassen sich aus den Reihen der **Zahlenspektren** oder **Buchstabenformeln** vor allem auch die natürlichen Phasen des Entwicklungsablaufes einer **Dauerfläche** rasch **und** sicher herauslesen und diagnostizieren, ebenso die Parallelitäten des **Phasenablaufes** in verwandten **Dauerflächen** klar erkennen. In **unsern** **Sukzessionsdiagrammen** sind die **Änderungen** der **Fraktionswerte** in **Kurvenform** dargestellt, was den **Bewegungsfluss** am **augenfälligsten** wiedergibt.

Sowohl ein nachhaltiges Festbleiben wie die verschiedenartigen Veränderungen des Fraktionsverhältnisses lassen sich im Reihenüberblick erkennen und entsprechend Dauerphasen und kurzfristige Übergangsstadien unterscheiden. Zudem heben sich in den fraktionell differenzierten Spektrenreihen auch die durch eine bestimmte Fraktion beherrschten Zustände als Schwerpunkte der sukzessionellen Verfestigung deutlich von jenen vielen Übergangskombinationen ab, die durch keine Art- oder Fraktionsprävalenz ausgezeichnet sind.

#### Sukzessionsbeispiel De 2 (mit starker Verschiebung des Fraktionsspektrums)

				1939	1945	1950				
				1939	1945	1950				
a) In Zahlenwerten (D%)	A	78	45	13	b) In Formeln	A	A	a		
	B	8	1	8		b	B	b		
	C	14	37,5	74,5		c	C	C		
	D	—	—	+					(d)	

### 3. Form und Tempo der Anteilbewegung, beurteilt nach den Bilanzen der Kontrollintervalle

Das Mass der Anteilveränderungen der Arten und Artengruppen zwischen den Kontrollzuständen wird beim eben dargestellten Etappenvergleich nicht erfasst, doch ist es für eine vergleichende Bewegungsbeurteilung von grossem Interesse, ausser der Richtung auch das Tempo der Anteilveränderung, d. h. das Zuwachs- bzw. Schwundmass in den verschiedenen Sukzessionsabschnitten genauer zu bestimmen. Bei mehrjährigen Kontrollabständen, besonders in Abläufen mit exogenen Störungen, wird nur mit Vorbehalt vom Jahresdurchschnitt der Intervallbilanz aus auf die eigentlichen Jahres-schritte geschlossen werden dürfen. Mit grösserer Ausgeglichenheit darf dann gerechnet werden, wenn auch der Gesamtverlauf einer längeren Kontrollreihe einen einheitlichen Kurs besass, was ebenfalls aus den Tempobestimmungen ersichtlich wird.

Jedenfalls hatte es sich gezeigt, dass die intervallweise Bilanzierung der Bewegungen der einzelnen Arten, wie der pauschalen Artengruppen (physiognomische Wuchsformgruppe, syndynamische Fraktionen usw.), für die Bewegungsbeurteilung der Phasenabläufe, trotz gewisser Vorbehalte sehr aufschlussreich ist und wertvolle Vergleichselemente liefert. Erst auf dieser Grundlage lassen sich z. B. auffällige Entfaltungsschübe und Rückschläge hinsichtlich ihrer Wucht genauer umschreiben und vergleichen, oder können die vorherrschenden Bewegungstendenzen von Arten und Artengruppen in bestimmten Sukzessionsabschnitten syndynamisch herausgearbeitet werden.

a) **Spezifische Dynamik.** Als Mass für die spezifischen Intervallbewegungen, d. h. für das Tempo des Flächenzuwachses oder -verlustes der einzelnen Art, gilt in dieser Arbeit der spezifische Flächenindex  $s$ , gewonnen aus der Differenz der Flächenanteile (D%) von zwei sich folgenden (intervallbegrenzenden) Kontrollen, reduziert auf den Jahresdurchschnitt. Der positive Zahlenwert bezeichnet den Betrag der Flächenausweitung, der negative den der Flächenverminderung jener Art, in  $dm^2$  pro  $m^2$ -Fläche und Jahr.

Bei Kenntnis des Bewegungstempos der Arten (Mittel, Extreme) über längere Sukzessionsabläufe lässt sich nicht nur der besondere Bewegungsstil und die örtliche Änderungstendenz der Einzelarten näher bestimmen, der zahlenmässige Bewegungs-

vergleich der Arten, die **Synchronisierung** ihrer Entfaltungsimpulse oder **-rückschläge** liefert wichtige Anhaltspunkte für die **Charakterisierung** der einzelnen Abschnitte des **Phasenablaufs**.

Von **grossem** Interesse für generelle Vergleiche ist auch die Kenntnis örtlich extremer Zuwachs- oder **Schwundbeträge** der Arten in **Lokalgruppen** von Flächen. Besonders möchte man die maximalen **Entfaltungsbeträge** solcher Arten kennen, die in den **Flächenbeständen** strukturell bestimmend hervortreten (Dominanzarten). Aber auch auf **Zuwachsimpulse** ökologisch wichtiger Zeigerarten wird man achten. Ihre **Kenntnis** kann wesentlich beitragen zur **Abklärung** der Ursachen einer **Entwicklungsphase**. Ebenso können die **Schwundbeträge** ökologisch empfindlicher Arten ein unmittelbares Mass sein für die Schärfe bestimmter Einflüsse.

b) Summarische oder allgemeine **Flächendynamik**. Ein sehr brauchbares Mass der Lebhaftigkeit der Gesamtveränderungen in den einzelnen Phasen einer Dauerfläche ergibt sich aus der Addition aller spezifischen **Anteilverschiebungen** (Summe der Progressions- und Regressionsbeträge) pro **Kontrollintervall** in Umrechnung auf den Jahresdurchschnitt (summarischer *Flächenindex*  $v$ ).

Mit Hilfe dieses **Bruttowertes** lassen sich bei der tabellarischen Sichtung, mindestens **grosso modo**, Abschnitte schwächerer und stärkerer Aktivität, d. h. Phasen der **Beruhigung** (z. B. Dauerphasen) und solche mit bewegtem Geschehen (z. B. Fälle des **Phasenwechsels**) auseinanderhalten. Für eine **Überblickschaffung** ergeben sich daraus interessante Anhaltspunkte über den Bewegungs**charakter** (Gleichförmigkeit, Unausgeglichenheit, hinhaltende **Beruhigungstendenzen** usw.) einzelner Sukzessionsabläufe, wie ganzer **Flächengruppen**. In Verbindung mit **andern** Feststellungen kann die Reihe der summarischen Indices einer Dauerfläche erste wichtige Anhaltspunkte über die **sukzessionell** wirksamen Triebkräfte liefern, indem z. B. ausgeglichene **Indexreihen** auf ungestört voranschreitende **Spontanentwicklung** weisen, **wogegen ruckweise** erhöhte Werte gewöhnlich Reaktionen auf akute äussere Einwirkungen darstellen.

Bei gesonderter Addition der **spezifischen** Progressions- und Regressionschritte der Arten (Summe je auf den Jahresdurchschnitt umgerechnet) gewinnt man zugleich einen **Begriff** über das **Intensitätsverhältnis** der positiven und negativen Bewegungen (Index  $v^-$ , Index  $v^+$ ). In Phasen der Bestandeslockerung überwiegt **typischerfalls** die Summe der **Schwundbeträge**, in Phasen der Verdichtung die der **Zuwachsbewegungen**. In katastrophalen **Störungen** oder erfolgreichen **Regenerationsprozessen** sind beträchtliche numerische Unterschiede **zwischen** den Komponenten zu erwarten.

Beispiel: Index  $v$  8, zusammengesetzt aus  $v^- -3,5$  und  $v^+ +4,5$ , bedeutet, dass im betreffenden Intervall der **1-m<sup>2</sup>-Dauerfläche** pro Jahresdurchschnitt Regressionsbeträge von  $3,5 \text{ dm}^2$  (oder D%) und Progressionen von  $4,5 \text{ dm}^2$  verzeichnet worden sind, so im Falle der Verdichtung einer vorher lockeren **Flächenbesetzung**.

**Erläuterungen zu** Index  $v$ . **Theoretisch** erreicht der Indexwert  $v$  sein Maximum bei 200 (D%). Dieser Extremfall einer **Sukzessionsbewegung** wäre (bei voll besetzter Probeffläche) **dann** verwirklicht, wenn die **flächenbedeckenden** Arten einer **1-m<sup>2</sup>-Kontrollfläche** innerhalb eines Jahres vollständig **durch** andere ersetzt worden sind ( $v^- -100$  und  $v^+ +100$ ).

Ein derart **umbruchhaftes Verschiebungstempo** dürfte in perennierender Vegetation höchstens unter **ganz** besonderen **Ausnahmeverhältnissen** vorkommen (die **Einhaltung** eines gewissen **Kontrollflächen-Minimums** stets vorausgesetzt).

In unseren Rasenbeispielen sind bis jetzt als kräftigste Verschiebungen, solche mit einem Index  $v$  von rund 20 nachgewiesen. Ein Index  $v = 20$  bedeutet, dass in einer Quadratmeterfläche sich **innert** Jahresfrist  $10 \text{ dm}^2$  **vollständig** veränderten, indem z. B. die Flächenverluste der **regressi-**

ven Arten ( $v^- = -10$ ) durch die **Flächengewinne** der progressiven ( $v^+ = +10$ ) ausgeglichen wurden. Dieser Jahresdurchschnitt setzt in der Fünfjabrbilanz unserer Kontrollabstände immerhin eine **Artenauswechslung** auf der halben Probefläche ( $50 \text{ dm}^2/\text{m}^2$ ) voraus, faziell also eine recht augenfällige Veränderung.

**Fälle geringster Flächendynamik.** Mit besonderer Vorsicht sind die Zahlenwerte der niedrigsten Stufe der Flächendynamik (Index  $v$  unter 5) aufzunehmen. Denn je kleiner die summierten spezifischen **Mengenverschiebungen** sind, um so störender fallen etwaige Schätzungen ungenauigkeiten ins Gewicht. In diesem Bereich besitzt der Index  $v$  deshalb nur dann einen objektiven **Aussagewert**, wenn er sich auf **sorgfältigste** Flächenanalysen stützen kann.

Doch sind die kleinsten Mengenveränderungen ohnehin für die sukzessionelle Auswertung von relativ geringer Bedeutung, schon deshalb, weil sie auf vielerlei zufälligen Ungleichheiten der **Jahresentwicklung** der Einzelarten (**Saisonschwankungen**, Beweidung usw.) beruhen können, die im gesamten **Sukzessionsgang** unerheblich sind. So verdienen die **allerkleinsten** Indexwerte der summarischen Flächendynamik vor **allem** als Tiefstände der **Flächenbewegung** Beachtung, eignen sich aber für differenzierte spezifische Vergleiche kaum.

Selbst ziemlich ansehnliche Index- $v$ -Beträge brauchen nicht bestimmten **Sukzessionsschritten** zu entsprechen, sondern können von einem richtungslosen Oszillieren der Mengenwerte herrühren. Auch in **sukzessionell** stabilen Phasen lassen sich oft allerlei (**fraktionsinterne**) Bewegungen nachweisen, die das **einmal** mehr im «**Temperament**» der **Pflanzenverbindung** (Annuellen- bzw. **Perennen-Gesellschaften**) begründet sein mögen, das anderemal durch **Störungseinflüsse** auf Einzelarten ausgelöst werden. Ein Index  $v$  von null (= absolutes Starrbleiben des **Mengenverhältnisses im Terminvergleich**) wird auch bei genauesten Flächenanalysen kaum je zu erwarten sein.

Bei der Auswertung unserer Rasenbeispiele schien es angezeigt, die Index- $v$ -Werte unter 5 im **allgemeinen** noch als Stufe sukzessioneller Ruhe (Latenz) gelten zu lassen. Für Flächen- und **Phasenvergleiche** mag eine **skalenmässige** Gliederung der **flächendynamischen** Werte erwünscht sein. Als **Stufeneinteilung** eignet sich die Zahl fünf und das Vielfache davon. Vgl. die Diagrammfiguren. In der Einzelbesprechung wird man für die Intensitätsstufen der Flächendynamik zweckmässig auch möglichst einheitliche Bezeichnungen gebrauchen (Stufe I, II, III, usw., als ruhig, **mässig** lebhaft, lebhaft, heftig, sehr heftig usw.).

**c) Fraktionsdynamik.** Die Bewegungen der **Flächenfraktionen**, als der wichtigsten Sukzessionselemente, sind in **grossen** Zügen zwar schon aus den die Etappenwerte (D%) verbindenden Kurven der **Sukzessionsdiagramme** erkennbar. Eine genauere **zahlenmässige** Erfassung der Fraktionsbewegungen wird wiederum durch eine entsprechende **Intervallbilanzierung** möglich. Erst damit **gewinnt** man exakte Werte über die Intensität der **Entfaltungsimpulse** oder der **Schwundbewegungen**, über deren Steigerung, Maximum und Abschwächung, und mit diesen Werten wichtigste Unterlagen für eine eingehendere Beurteilung der elementaren Sukzessionstendenzen.

Als **Fraktionsindices** ( $f^A$ ,  $f^B$ ,  $f^C$  usw.) finden sich diese Tempoangaben im **Auswertungsabschnitt** unserer **Sukzessionstabellen** chronologisch aufgereiht. Ausser im Fall absoluten **Sukzessionsstillstandes** (Index  $f = 0$ ) sind die **Intervallschritte** der **Flächenfraktionen** logischerweise **progressiv** oder **regressiv** (Index  $f^+$  oder  $f^-$ ). In grösseren ausgeglichenen **Sukzessionsabschnitten** verbinden sie sich häufig zu Reihen gleichsinniger **Bewegungsrichtung**. Eine derartige Festigkeit des Kurses vermag aktuelle **Sukzessionstendenzen** in eindringlichster Form **zu** charakterisieren.

**Überhaupt** zeichnen sich die **Fraktionsbewegungen** allgemein durch einen ausgeglicheneren, viel bestimmteren **Kurs** aus, als die Bewegungen der Einzelarten. Viele **Zufälligkeiten** des **Artverhaltens** sind im Gruppenverhalten kompensiert, weshalb schon relativ geringe Ausschläge der fraktionsdynamischen Kurven als zuverlässige **Sukzessionshinweise** gelten **dürfen**. Die Erfahrung hat gezeigt, dass selbst **minime** Regungen,

z. B. zu Beginn oder im Ausklingen eines Entfaltungsimpulses, sich harmonisch in grössere Bewegungsphasen eingliedern.

Die Tatsache, dass die Arten einer Fraktion hinsichtlich ihrer Mengenveränderungen nie alle dauernd gleichsinnig reagieren, sondern dass einzelne oft vom Kurs der übrigen abweichen (fraktionsinterne Unterschiede im Artverhalten) bedingt, dass der Index  $v$  der summarischen Flächendynamik (gegründet auf jede spezifische Einzelbewegung, Index  $s$ ) zahlenmässig nicht immer genau der Summe der Indices  $f$  entspricht. Wie schon oben (unter Index  $v$ ) angedeutet, kann der Fall vorkommen, dass der Index  $v$  einer Bilanzperiode beträchtlich ist, die Fraktionsbewegungen trotzdem gering sind. Das tritt dann ein, wenn die Unruhe in einer Dauerfläche ohne sukzessionelle Verschiebung blieb. Hierfür finden sich in dieser Arbeit mehrere Beispiele.

In Verbindung mit den Etappendiagrammen liefern die fraktionsdynamischen Tabellen und Diagramme (vgl. Hauptteil) die wertvollste Grundlage für die Diskussion der örtlichen Sukzessionstendenzen sowie für eine kausale Beleuchtung der Sukzessionschritte.

d) Dynamik physiognomischer Gruppen. Ähnlich wie die Fraktionen, können, je nach Auswertungsziel, auch andersgefasste pauschale Dauerflächenelemente, z. B. physiognomische Artengruppen (Graminiden, Herbitiden, Zwergsträucher usw.) sinngemäss auf ihr intervallbezogenes Bewegungsmass hin bilanziert werden. In der vorliegenden Rasenuntersuchung ergab namentlich die Bestimmung der Graminiden-Bewegung (Index  $g$  = positiver oder negativer Änderungsschritt des Graminidenpauschals im Intervall, reduziert auf den Jahresdurchschnitt) wertvolle Einblicke in bestimmte fazielle Wandlungsprozesse der Beobachtungsflächen.

**Gesamttenzbeurteilung.** Wie die Flächenauswertungen im Hauptteil dieser Arbeit zu zeigen vermögen, vermittelt die Verbindung der verschiedenen Aspekte der syndynamischen Auswertung vielseitigen Aufschluss über das reichhaltige Sukzessionsgeschehen der Dauerflächen. Nachdem man auf Grund der spezifischen und gruppenspezifischen Etappenanteile ( $D\%$ ) und ihrer gestuften Verschiebung in der Reihe der Kontrolletappen zunächst eine klare Gliederung und Diagnostizierung der Sukzessionsabschnitte erreicht hat, gelangt man mit der Herausarbeitung der Bewegungselemente (Index  $v$ ,  $s$ ,  $f$ , Ziffer  $i$ ) darüber hinaus zur eigentlichen Erfassung des Sukzessionsflusses der Beobachtungsabläufe. Diese syndynamische Auswertung ermöglicht eine exaktere und zugleich lebendigere Charakterisierung der sukzessionellen Abschnitte, der Entfaltungsimpulse oder -rückschläge, sowie des Voranschreitens auf bestimmtem Entwicklungskurs. Mit der numerischen Erfassung ist die allgemeine Vergleichbarkeit dieser Bewegungselemente gewährleistet.

Dieses Auswertungsverfahren führt zu durchaus objektiven Ergebnissen, und es vermag, unbelastet von kausalen Mutmassungen oder bloss spekulativen Erwägungen über ein angesteuertes Entwicklungsziel, in das wirkliche Geschehen in der Dauerflächenvegetation einzudringen.

Nur eine differenzierte deskriptive Erfassung der Sukzessionszustände und Bewegungsprozesse vermag auch eine tragfähige Basis für Untersuchungen in kausaler Richtung zu liefern. Erst mit der eingehenden Beschreibung und Klarstellung der strukturellen und syndynamischen Verhältnisse in den örtlichen Sukzessionsabläufen und Einzelphasen wird der Boden hinreichend vorbereitet sein für ein geordnetes schrittweises Eindringen in die Komplexität der sukzessionsbestimmenden Faktoren, was schliesslich zum Ziel einer umfassenden Abklärung der Frage der Spontanität (Autogenie), bzw. der Fremdauslösung (Allogenie), der einzelnen Sukzessionsschübe führen könnte.

## II. AUSBLICKE AUF DIE KAUSALE SUKZESSIONSBEURTEILUNG

Auch im Rahmen einer deskriptiven **Dauerflächen- und Entwicklungsdarstellung** drängen sich fortwährend **Erklärungsversuche** auf. Das Bedürfnis zu kausalen Betrachtungen regt sich vor allem dann, wenn die Auswertung zeigt, dass die Phasengliederung, z. B. ein überraschender **Phasenwechsel**, in zeitlich engem Zusammenhang mit markanten Veränderungen der örtlichen **Begleitumstände** erfolgte, und es deshalb naheliegt, in zeitgleichen oder vorausgegangenen **Einwirkungen** die unmittelbare Ursache der erfassten Bewegung zu suchen. Auch wenn in dieser Arbeit auf kausale Fragen jeweils nur **kurz und beiläufig** eingetreten werden kann, da sie zur endgültigen Abklärung meist einer ökophysiologischen **Sonderuntersuchung** bedürften, wird man sich doch schon auf dieser Stufe der **Phasenbesprechung** mindestens **grundsätzlich** über die generellen natürlichen Triebkräfte des Sukzessionsgeschehens Rechenschaft geben müssen. Es ist deshalb nicht zu umgehen, den Erläuterungen über die Technik der **Dauerflächenuntersuchung** einige Bemerkungen über die kausale Fragestellung und Methodik **anzuschliessen**. Die hier **geäußerten** Gedanken und Ausblicke sind die Frucht einer jahrzehntelangen, auf **breiter Grundlage** durchgeführten Sukzessionsbeobachtung und **kritischen Methodenerprobung**.

Jede eingehende **Dauerflächenbeobachtung** lässt indessen meist bald erkennen, dass aus der Vielzahl der registrierten **Vegetationsveränderungen** die wenigsten auf klar greifbare **Standortsveränderungen** oder gleich auf bestimmte **Einzelfaktoren zurückgeführt** werden können. Vor allem wird man entdecken, dass die natürliche **Bodenentwicklung (Bodensukzession)**, schon ihres meist sehr langsamen Tempos wegen, selten als beherrschende Ursache elementarer Änderungsschritte **in Frage** kommt. Im **Sukzessionsgang** weniger Jahrzehnte **scheinen Substratveränderungen** ganz offensichtlich nicht jene überragende Rolle als treibende Kräfte zu spielen, die ihnen in **grossstufigen säkularen Sukzessionsreihen** (z. B. **Podsolierungsserien**) zukommen mag. Schon kürzere Einblicke in das **Dauerflächengeschehen** lassen **klar** erkennen, dass das Phänomen der **Vegetationsentwicklung** jedenfalls nicht voll erfasst würde, wenn man dieses **bloss** als passive Reaktion auf klimatisch-minerogene **Substratveränderungen** usw. verstehen wollte.

In den **engern** Bezirken der **Dauerflächenausschnitte** rücken vielmehr solche **Elementarprozesse** in den Vordergrund, die unmittelbar der **Aktivität und Produktivität** der pflanzlichen Organismen entstammen und, zunächst einmal ohne sichtbare **äussere** Ursache, in der strukturellen Ausgestaltung, in **faziellen** Veränderungen usw. der **Flächenbestände** zutage treten. In biologischer Sicht wird sich das Phänomen der **Vegetationsentwicklung** ja ohnehin niemals auf blosser **Standortssukzessionen** reduzieren lassen, sondern erscheint immer als Kette biologisch zu charakterisierender Zustände und **Zustandsänderungen**, deren **spezifischer Grundmassstab**, stets und **überall** die Organismen mit ihrer Fortpflanzung und ihrem **bestimmten** (aktiven und passiven) **ökologischen** Verhalten sind. **Pflanzengesellschaften**, mindestens jene in Form von Dichtbeständen, werden sich niemals ganz als passive Aggregate, als **blosses** Spiel **wechselnder Standortszustände** verstehen lassen.

Jedoch dürfen die Pflanzengesellschaften keineswegs als Organismen betrachtet, noch darf in den Sukzessionen eine Entwicklungsform nach Mass und Wesen des ontogenetischen Werdens, Reifens und Vergehens erwartet werden. Auch wenn Pflanzenbestände bei ungestörter Optimalentwicklung in Zusammensetzung, Struktur und Stoffhaushalt eine gewisse Selbständigkeit als

«**Lebenseinheit** höherer **Ordnung**» erreichen, bleiben sie immer ein **Organismenkollektiv** und müssen als solches stets zuerst auf das Organismenverhältnis hin untersucht werden.

Während die Entwicklung der Einzelorganismen in höchstem Masse und engsten Grenzen vom Erbgut gesteuert verläuft, wobei die auseinander hervorgehenden **Jugend- und Reifestadien** in ihrer Form und Folge nur in beschränktem Umfang durch äussere **Einflüsse** modifiziert werden **können**, fehlt dem Pflanzenbestand, als einem **Artenkollektiv**, jenes strenge ontogenetische **Leitprinzip** spezifischer Zielstrebigkeit, und die **Modifizierbarkeit** des relativ lockern Bestandesgefüges durch äussere Einflüsse ist enorm gross. Wenn vergleichsweise die **Einzelepflanze** einer Spezies morphologisch im **engbegrenzten Schwankungsbereich** zwischen Kümmerform und luxurrierender Entfaltung, zwischen hygro- und xeromorpher Gestalt usw. variiert, so gehört es zum Wesen des Pflanzenbestandes, dass er stets in seiner ganzen Struktur, in **Mengenverhältnis** und Artenzusammensetzung **usw.**, durch die wechselnden Standortverhältnisse tiefgreifend beeinflussbar bleibt. Eine Sukzessionsforschung, welche den Pflanzengesellschaften a priori den Rang von Organismen mit irreversibler Entwicklung und Reifung beimisst, wird an der Wirklichkeit vorbeigehen.

#### **α) Autogene Sukzessionschritte**

TANSLEY (1926) unterscheidet mit Recht zwischen autogenen und allogenen Triebkräften der Sukzession. Doch ginge man zu weit, diese Unterscheidung zum **Einteilungsgrund** für eine allgemeine Klassifikation der Sukzessionen zu machen. Die **Dauerflächen** zeigen immer wieder, dass die sukzessionsbestimmenden Faktoren im natürlichen Ortsablauf leicht wechseln, so dass sich selbst kürzere Kontrollreihen in dieser Hinsicht meist als heterogen erweisen. Deshalb ist es richtiger, diese Begriffe in der Sukzessionsanalyse zunächst ganz auf elementare **Entwicklungsabschnitte** zu beschränken und sie ausschliesslich auf klar definierte **Änderungsschritte** oder homogene Dauerphasen **usw.** zu beziehen. Je nachdem, ob dem Pflanzenbestand selbst entstammende Impulse das Geschehen bestimmen, oder ob von aussen kommende Wirkungen entscheidend sind, wird man folgerichtig von autogenen oder allogenen Phasen sprechen. **Übrigens** muss (besonders in Dauerzuständen) auch mit Fällen des Interferierenbestandesinterner und -externer Faktoren gerechnet werden, ohne dass daraus eine durch diese oder jene Faktorengruppe bestimmte Entwicklungsrichtung resultiert (vgl. die Fälle mit Sukzessionsstillstand).

Zur Gewinnung einer **Analysengrundlage**, jedoch nicht im Sinne einer **Sukzessions-systematik** (eine solche wäre logischerweise erst am Ende umfassender Vergleiche natürlicher Sukzessionsabläufe am Platz), sei hier eine **Übersicht** über die **Herkunftsmöglichkeiten** autogener Sukzessionsagentien versucht.

Die entwicklungsbestimmenden Wirkungen, die vom Pflanzenbestand und seinen Wachstums- und Erneuerungsprozessen ausgehen, sind im allgemeinen wenig auffällig und werden bei sukzessionellen Vegetationsbetrachtungen oft übersehen oder (in einer irrigen ontogenetischen Sukzessionsauffassung) zu Unrecht als selbstverständliche Gegebenheiten hingenommen, die keiner **weitem** Untersuchung bedürfen. Doch weil die Pflanzenbestände keine Organismen sind, ist sowohl ihre dauerhafte örtliche Existenz, **wie** die polytope Gleichförmigkeit pflanzlicher Verbindungen, keine **Selbstverständlichkeit**, sondern es wird ihre Entwicklung von Fall zu Fall von neuem zum Problem. Zudem verlaufen viele aus dem örtlichen Zusammenwirken der Arten resultierenden **Ver-**

schiebungen oft so langsam und unauffällig, dass man sie, ohne **langfristiges** bzw. **zeitraffendes** Verfahren, gar nicht als Bewegungen zu registrieren vermag. Die regulativen **Kräfte der autogenen Sukzessionsprozesse** müssen im ökologischen Verhalten der **Pflanzen** und im **besonderen** in ihrer spezifischen Aktivität gesucht werden, und nur die vom **pflanzlichen** Zusammenwirken ausgehenden Effekte sind es, die der **Bestandesentwicklung** im engeren Sinne (development) eine gewisse Selbständigkeit als biologischem **Phänomen** zu verleihen vermögen.

In ihrer ganzen Vielfalt und Reichweite vermag man die autogenen bestandes- und sukzessionsgestaltenden Kräfte der Pflanzen heute noch kaum zu überblicken. Im **Sinne** eines geordneten **Vorgehens** sollten bei **Sukzessionsanalysen** jedoch mindestens **grundsätzlich** die folgenden bestandesinternen Faktorengruppen als möglicherweise **struktur-** und sukzessionsbestimmend ins Auge gefasst werden: **a)** Einmal ist mit **der** Tatsache zu rechnen, dass die Pflanzen (**bzw.** die örtlich vorherrschenden unter **ihnen**) schon allein durch ihre körperlich-räumliche Existenz, durch die Entfaltung und **Erstarkung** ihrer ober- und unterirdischen Organe, in ganz spezifischer Weise gestaltend, festigend oder wandelnd auf das **Bestandesgefüge** zu wirken vermögen. Massivste und nachhaltigste korporelle Wirkungen auf die **Bestandesentwicklung** sind natürlich bei gedrängtem Zusammenschluss, in Dichtbeständen, zu erwarten. Daraus resultiert **nicht** nur eine dauerhafte mechanische Ortsfixierung und morphologisch bestimmte **Raumaufteilung**; untrennbar mit der **körperlichen** Entfaltung verbunden, ergeben sich in jedem **Fall** auch charakteristische Auswirkungen auf das Mikroklima des **Pflanzenbestandes**. Letzteres gilt für die mannigfaltigen Waldbestände mit den ihnen eigenen Schatten- und Luftfeuchtigkeitsverhältnissen **usw.** ebenso, wie **für** die **kleinräumigen** Verhältnisse in Rasen- und **Zwergstrauchbeständen** oder in Moospolstern. Schon durch solche mikroklimatische Effekte können die Existenz- und **Verjüngungsbedingungen** der herrschenden, wie der eingegliederten Bestandeselemente, in nachhaltiger Form bestimmt werden. Sehr strenge, unabtauschbare Bestandesbindungen werden zwar aus solchen **mikroklimatischen** Raumeffekten kaum hervorgehen, häufig aber dauerhafte **Ortsbeziehungen**. **b)** Weiter in Betracht zu ziehen, obwohl ohne eingehende **ökophysiologische** Spezialuntersuchungen schwer nachweisbar, wären die **funktionellen** Effekte in den Pflanzenbeständen, die sich aus dem Zusammenspiel der besonderen physiologischen Funktionen der Spross- und Wurzelorgane der Bestandespartner (Wasser- und **Nährstoffhaushalt**, Gasaustausch, Wirk- und Hemmstoffe **usw.**) ergeben. Auch solche Prozesse mögen **von** Fall zu Fall **für** die **Entwicklung**, Zusammensetzung und **Gleichgewichtsbildung** der Bestände von grosser Bedeutung sein und **können** unter Umständen zu besonders engen und dauerhaften **interspezifischen** Kontakten oder symbiotischen Bindungen führen. **c)** Als dritte, im **sukzessionellen** Daueraspekt sicher bedeutendste Gruppe, müssten die **postvitalen** Effekte als autogene **Stabilisations-** und **Regulationsfaktoren** in Rechnung gezogen werden. Auch in den höheren Bestandesschichten können abgestorbene Pflanzenorganestruturteile eine gestaltende Rolle spielen (stehende **Baumgerippe** und abgestorbene Kronpartien **im Naturwald**, oder vorjährige dürre Reiser und Grasblätter oder **-halme als** dauerhafte Strukturelemente in Heide- und **Steppenbeständen**). Besonders massiv und nachhaltig formen und bestimmen postvitale Produkte aber **im** Bereich der Bodenoberfläche, als **Streuauflagen** (Förna), als **Fallholzlager**, als **Rohhumusschichten** (Mär) **usw.** die **Bestandesverhältnisse** vieler Naturgesellschaften. Dazu kommt jenes organische Material, das – unter Eingreifen der Mikroorganismen des Edaphons – in den fortgeschrittenen Stufen der Zerkleinerung und des chemischen Abbaus die **tiefern Bodenschichten** charakterisiert. Der phytogene Anteil an der **Bodenbildung** reicht in den feinsten Vermischungs- und **Wandlungsprozessen** bis zum **Humus-Ton-Komplex**, so dass praktisch jeder humushaltige Boden durch einstige oder **derzei-**

tige Besiedlergenerationen mitgeprägt wird. Natürlich wäre es interessant, die sukzessionsbestimmende **Wirkung** der **spezifischen** Zerfallsprodukte jeweils über eine längere (säkulare) Phasenfolge hin nachzuweisen (**z. B.** in Rasensukzessionen auf Moor- oder Waldboden, in **Waldsukzessionen** auf Weideböden usw.).

Dominanz. Das Problem des **bestandesinternen Zusammenwirkens** gipfelt **schliesslich** in der Frage, ob und **wie** weit dessen Effekte einzeln oder in ihrer zeitlichen Summierung und **Kontinuität** zur Herausbildung und Stabilisierung **sukzessioneller** Dauerzustände führen können oder ob und wie weit dieses Zusammenwirken ganze Entwicklungsabläufe entscheidend zu beherrschen vermag, indem es auf Zusammensetzung, **Mengenverhältnis** der Arten und Bestandesgruppen und so auf die Dynamik der Einzel- und Gesamtbewegung von Einfluss ist.

Sukzessionell besonders bedeutsam ist die Frage der autogenen Herausbildung stabiler, zeitlich dauerhafter Vegetationsstrukturen, wie solche in unsern geographischen Breiten meist durch eine oder wenige Arten beherrscht sind (Dominanzbestände).

Die **Fähigkeit** zu örtlicher Dominanz wird man zum vornherein am ehesten bei **solchen** Arten erwarten dürfen, die schon gemäss ihrer spezifischen Vermehrungsweise und **Reproduktionskraft** zu Massen**wuchs** befähigt sind, d. h. dichte, ausgedehnte und dauerhafte Bestände zu formen vermögen. **Zur Dominanz** eignen sich **vor** allem auch perennierende, überdies immergrün belaubte Arten (wie **z. B.** viele waldbildende Nadelbaumarten). Wenn solche Pflanzen zudem ökologisch wenig wählerisch, vielleicht ausgesprochen euryözisch sind, werden sie sich mit ihren Massenbeständen leicht über kleinere oder **grössere** Standortsunterschiede hinwegzusetzen vermögen und können dann auf breitem Raum zur Dominanz gelangen. Mit ihrer robusten Bestandesstruktur, mit ihren im Laufe der Jahre sich häufenden Zerfallsprodukten usw., vermögen sie **gegebenenfalls** den Standort (**z. B.** mikroklimatisch, chemisch usw.) über grosse Flächen derart dauerhaft und charakteristisch, d. h. in so bestimmter Weise zu gestalten, dass das **Dominanzgefüge** einerseits **für** weitere, eventuell sehr anspruchsvolle Besiedler zum beständigen oder gar bevorzugten **Aufenthaltsort** werden kann. Umgekehrt ist es denkbar, dass ökologisch etwas anders orientierte Arten im **solchermassen** dominierten Standort nicht existieren können und während der Dauer dieses **Dominanzzustandes** von der Stelle **ausgeschlossen** bleiben. Ökologisch **hochempfindliche** (stenözische) Arten, wie manche Orchidaceen, kennen wir längst als ortsbeständige oder gar exklusive Bewohner bestimmter (autogen entstandener) Dominanzbestände, so etwa *Goodyera repens*, *Corallorrhiza trifida*, *Listera cordata* als Besiedler kompakter Moos/Nadelstreu-Schichten in Pineten, Piceeten usw., oder *Nigritella*, *Coeloglossum* oder *Chamorchis* in humosen Rasen, wobei feinst abgestimmte funktionelle Kontakte und Mykorrhiza-Beziehungen deren Existenzmöglichkeit begünstigen mögen. Andererseits sind es wiederum organische Auflageschichten und Humuseffekte, die in dieser oder jener Form das örtliche Existieren und Ausharren von obligaten **Mineralbodenpflanzen** in solchen Beständen unmöglich machen.

Falls es nun der **Dauerbeobachtung** gelingt, langfristig beständige Kombinationen zwischen flächenbeherrschenden Arten und (zahlenmässig vielleicht spärlichen) Bewohnern solcher Dominanzbestände statistisch **nachzuweisen**, so darf wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit mit  $\pm$  festen ökologischen Bindungen gerechnet werden, selbst dann, wenn die gleichen Arten gelegentlich in andern («fremden») **Pflanzenverbindungen** angetroffen werden. Mit dem Nachweis zeitlich fester **Dominanz-Abhängigkeiten** wird die Sukzessionsanalyse wertvolle Einblicke in ein **Kernphänomen**

der pflanzlichen Gesellschaftsbildung vermitteln. Auf dieser Grundlage mag es auch etwa gelingen, die ökologischen bzw. soziologischen Treue- und Konstanzbeziehungen der Arten zu gewissen Standorten oder Pflanzengesellschaften so zu differenzieren, dass a) zwischen Bindungen an bestimmte lokalökologische Verhältnisse (des Terrains, des Lokalklimas und der Hydrographie), und b) solchen an den dominierten Standort unterschieden werden kann. Zwar werden für die endgültige Klärung der diesbezüglich massgebenden Einzelfaktoren stets ökophysiologische Spezialuntersuchungen erforderlich sein. In unseren Flächenbeobachtungen begegneten wir mehrfach Fällen, in denen sich die erwähnte Beziehungsdifferenzierung deutlich abzeichnete.

In der kausalen Fragestellung ist der phasenweisen Dominanz, als möglichem autogenem Steuerungsprinzip der Bestandesentwicklung, grösste Beachtung zu schenken. Wenn überhaupt, dann werden am ehesten im Dominanzphänomen der Pflanzenbestände autogene Schubkräfte als generell richtungsweisend in Erscheinung treten. Mit der Frage, wie weit ein örtlicher Sukzessionsablauf in langer Sicht sein Gepräge von einer dominanten Pflanzenart oder Artengruppe erhält, erfährt die kausale Fragestellung jedenfalls eine wichtige Präzisierung.

Ungewiss muss bei dem vorläufig nur spärlich vorliegenden Erfahrungsmaterial über natürliche Sukzessionsabläufe die weitere Frage bleiben, ob es auch eine autogene, d. h. ohne Wandlung der Aussenbedingungen erfolgende Dominanzzerlahmung gibt, was entfernt mit dem Altern der Einzelorganismen vergleichbar wäre. Erscheinungen in der Natur, welche an ein Vorkommen spontaner Auflösungsprozesse denken lassen, kann man da und dort beobachten. Die Wandlung der Bültenscheitel in überhöhten Hochmoorbeständen, Wachstumsverminderungen in Pflanzenbeständen, wie sie etwa auf «Bodenmüdigkeit» zurückgeführt werden, sind Beispiele, die darauf hinweisen, dass auch der Frage eines autogenen Dominanzzerfalls grundsätzlich Beachtung zu schenken wäre. Doch wird dieses Phänomen nur in genauesten sukzessionellen Daueranalysen abgeklärt werden können.

#### b) Allogene Sukzessionsschritte

Geläufig sind jedem aufmerksamen Naturbeobachter Vegetationsveränderungen, die ganz offensichtlich auf äussere Einwirkungen hin erfolgten. Hier mag ihm die Wiederbewaldung einer Lawinenschneise, die Wiederberasung einer Erosionsböschung, dort die Begrünung einer Brandstelle oder Schlaglichtung ins Auge fallen, anderswo die Reaktion eines Rasens auf Beweidung. Hinsichtlich ihrer Herkunft können die vielfältigen Möglichkeiten externer Einwirkungen auf die Vegetationsentwicklung in folgender Gruppierung in die praktische Sukzessionsbeobachtung einbezogen werden.

a) Allgegenwärtig sind die Einflüsse des Terrains, des Lokalklimas und der hydrographischen Ortsbedingungen auf die Vegetationsentwicklung, kurz die lokalökologischen Sukzessionseinflüsse. Die Frage ihrer sukzessionsbestimmenden Rolle wird dann am dringlichsten, wenn im Rahmen dieser Aussenfaktoren schroffe (vielleicht katastrophale) Veränderungen erfolgen, so dass die örtliche Sukzession, verursacht durch die äussere Dynamik, eine vorübergehende Veränderung erfährt oder definitiv auf eine andere Bahn verwiesen wird. Gerade in der Vielgestaltigkeit der Gebirgsstandorte ist sehr häufig mit lokalökologisch bedingten (topo-allogenen) Entwicklungsverschiebungen zu rechnen. b) Reichhaltig und tiefgreifend in den Auswirkungen, doch vorläufig noch kaum umfassend und geordnet überblickbar, ist die Gruppe der tierischen Sukzessionseinflüsse. Auf breitem Raum vermögen herbivore Gross- und Kleintiere (Beweidung, Benagung usw.) die Entwicklung der Vegetationsdecke zu prägen. Mit einer eher tempo-

rären Umgestaltung und Regeneration ist in der Folge von **Eingriffen** tierischer «**Schädlinge**» zu rechnen. Mannigfache örtliche Modifikationen des Sukzessionsgeschehens ergeben sich auch in Zusammenhang mit tierischer Grab- und Bautätigkeit (Höhlen, Gänge, Baue, Aushub usw.). c) Auch *pflanzliche Einwirkungen* werden unter Umständen zu **Fremdfaktoren** des örtlichen Sukzessionsgeschehens. Dann nämlich, wenn die Einwirkungen von Pflanzen stammen, die nicht dem Probestand selbst angehören. Beispiele: **Schattend**, **Laubeinstreuung von** benachbarten oder entfernt stehenden Bäumen in eine Rasenfläche, oder das Hereinwachsen der Wurzeln oder Rhizosphäre, dann das Eingreifen von **Pilzinfektionen** in die Bestandesentwicklung usw. Mit **phytoallogenen** Umgestaltungen ist auch in Zusammenhang mit dem **Neuauftreten** adventiver Gewächse zu rechnen. d) Eine besonders reichhaltige Gruppe entwicklungsmodifizierender Faktoren entstammt der menschlichen Tätigkeit. Unmittelbar, oder auf dem Umweg über die drei **vorgenannten Faktorengruppen**, greift der Mensch seit je in seinen Lebens- und **Wirtschaftsbereichen** in die **natürliche Vegetationsentwicklung** ein. Es wäre aber irreführend, einzig die **anthropo-allogenen** Sukzessions Schritte als «**sekundäre**» Entwicklung zu bezeichnen. Selbst durchaus reine Naturfaktoren, wie etwa eine intensive örtliche Wildbeweidung, vermögen im betreffenden Rasenbestand **sekundär** eine (zoo-allogene) **Entwicklungswende** zustandezubringen, wofür in dieser Arbeit eindruckliche Beispiele vorliegen. Es ist jedenfalls besser, Rangzahlen, als das was sie sind, in rein **formaler** Weise zu verwenden, und sich im übrigen in kausalen Diskussionen der sachlich **genauern** Begriffe autogen und **allogen** zu bedienen.

In **Reservaten** sucht man im **besondern** die anthropogenen Einwirkungen auf das Naturgeschehen auszuschalten, bzw. auf ein Minimum zu beschränken. Die Dynamik im lokalen Terrain, die **Tiereinwirkungen usw.**, welche den autogenen Gang der pflanzlichen **Bestandesentwicklung** unter Umständen erheblich abzulenken und zu modifizieren vermögen, bleiben selbstverständlich unbehindert, und es ist in den **sukzessionellen** Vegetationsanalysen stets grundsätzlich damit zu rechnen. Aber auch viele anthropogene **Einflüsse** aus der Zeit vor der Reservation (**Abholzung, Brandwirkung, Beweidung**) haben mancherorts so massive und nachhaltige Vegetationsveränderungen hinterlassen, dass sie auch der heutigen Entwicklung ein **anthropo-allogenes** Gepräge verleihen, wie **z.B.** in der **düngerbeeinflussten** Vegetation.

Im Rahmen der Dauerflächenversuche wird sich die kausale **Sukzessionsbeurteilung allgemein in erster** Linie den aktuellen, zeitlich entsprechenden **Außen** einwirkungen auf die Probestände zuwenden, und **für** den unmittelbar beobachteten **Sukzessionsabschnitt** eine **Auseinanderhaltung** autogener und **allogener** Ursachen anstreben. Das setzt voraus, dass neben der Registrierung der **Vegetationsercheinungen** bei den **Dauerflächenaufnahmen** die **standörtlichen** Sukzessionsumstände eine sorgfältige Beachtung erfahren, damit **hernach** die in der **Tabellenauswertung** sichtbar werdende Phasengliederung im Spiegel der **allfällig** festgestellten Verschiebungen und Akzente der **äusseren** Bedingungen beurteilt werden kann.

Selbstverständlich kann sich der **Überblick** über den Verlauf der **Sukzessionsumstände** bei einer etappenweisen Flächenbeobachtung ebenfalls nur auf die Zustände der **Kontrolltermine** stützen. Er bleibt daher mehr oder weniger lückenhaft. Indessen gelingt es recht **häufig**, mit **grosser** Bestimmtheit auf die Verhältnisse in den **Zwischenspausen zurückzuschliessen**, da viele Einwirkungen (Erosions- und **Sedimentationseffekte**, Beweidungs- und Düngereffekte usw.) im Terrain, oder in der Vegetation in und ausserhalb der **Dauerfläche**, nachhaltige und gut ausdeutbare Spuren hinterlassen, die nicht selten auch genauer datierbar sind.

Erst bei Kenntnis der Sukzessionsumstände und ihrer chronologischen Gliederung wird man auf eine ursächliche Beurteilung registrierter **Veränderungsschritte** des **Pflanzenbestandes** eintreten **können**, wobei es sich dann zeigen mag, wie weit diese **Veränderung** als passive Reaktion auf äussere **Einflüsse** zu verstehen ist, oder (wie im **Falle** konstant gebliebener **Aussenbedingungen**) als ein autogenes Ergebnis der **Bestandesaktivität** aufgefasst werden müsste.

Angenommen, dass selbst eine ganze Gruppe von Probeflächen einheitlicher **Ausgangsvegetation im Auswertungsergebnis** einen übereinstimmenden **Änderungskurs** verrate, so **könnten wir** trotzdem ohne Kenntnis der aktuellen Begleitumstände **niemals** sicher entscheiden, ob die nachgewiesene **Sukzessionstendenz** auf einen **autogenen Entwicklungsimpuls** dieser Flächenbestände zurückgeht, oder ob die Entwicklung jener Flächen durch gleiche **Ausseneinwirkungen**, also **passiv-allogen** in diese allgemeine Richtung getrieben wurde.

Für jeden Kontrollabschnitt einer Sukzessionsbeobachtung müsste **für** dessen kausale **Beleuchtung**, mindestens in groben Zügen, darüber Klarheit gewonnen sein, ob in dieser **Zeit**

- a) die Aussenbedingungen konstant geblieben sind, oder ob
- b) mit feinsten (im Eintagsaspekt vielleicht kaum erkennbaren) *stetig gleitenden Verschiebungen* einzelner **Aussenfaktoren** zu rechnen ist, oder ob
- c) *kleinere zeitlich akzentuierte Abweichungen von den Normalbedingungen* vorkamen, oder ob
- d) *scharfe und nachhaltig wirkende Verschiebungen in den Sukzessionsumständen* stattfanden und sich in gleicher oder veränderter Richtung *wiederholten*.

Die folgenden Erläuterungen zu den ausgesonderten Typen der zeitlichen Gestaltung **der** Sukzessionsumstände mögen die Notwendigkeit ihrer methodischen Berücksichtigung noch deutlicher aufzeigen.

a) **Sukzessionsausschnitte** des **ersten** Typs (*gleichbleibende Sukzessionsbasis*) müssten **sukzessionskundlich** insofern von **grosser** Bedeutung sein, als sie die vom Bestand selbst ausgehenden **Entwicklungskräfte** zweifellos am klarsten zum Ausdruck **zu** bringen vermögen. Vorausgesetzt, dass der betreffende Standort überhaupt **besiedlungsgünstig** ist, wäre unter konstant bleibenden Bedingungen am ehesten **eine Bestandesentwicklung** zu erwarten, die **ausschliesslich** ihren eigenen **Entwicklungsgesetzen** gehorcht und in hinreichenden Zeiträumen zur Bildung von Dichtbeständen, bestandesinternen **Ausgleichsprozessen** sowie zu einer strukturellen Gleichgewichtsbildung dauerhaften Gepräges führen könnte.

Indessen werden absolut konstante Sukzessionsumstände in der Natur – im Gegensatz zur künstlich geschaffenen Experimentalsituation – vermutlich nur selten oder kurzfristig anzutreffen sein. Angenähert dürfte eine Gleichförmigkeit der **äussern** Bedingungen jedoch häufig verwirklicht sein. Auf Felsflächen **schwerverwitterbarer** Gesteine mit allmählicher **Bildung** einer geschlossenen Vegetationsdecke und entsprechender **Humusakkumulation**, als autogener Leistung der pflanzlichen Pioniere (Flechten, Moose, Phanerogamen), vollziehen sich **Entwicklungsschritte** von diesem Typ. Mit edaphisch stabiler Sukzessionsbasis wäre (mindestens theoretisch) auch in Phasen der **Bestandesentwicklung** auf bereits vollausgereiften Klimaxböden zu rechnen.

b) Soweit schon ersichtlich, dürfte der **Fall** einer *Sukzession auf allmählich (gleitend) ändernder Basis*, sowohl in kürzeren wie längeren **Beobachtungsabläufen**, sehr häufig sein. **Stetige** terraindynamische Wandlungen in Verbindung mit der Erosionstätigkeit auf

schwach geneigtem Gelände, langsame atmosphärisch bedingte Auswaschungs- oder **Auslaugungsprozesse** im Bodensubstrat, feinste Sedimentation aus Luft, Schnee und Sickerwasser **usw.**, sind im Gebirge verbreitete **Erscheinungen**, und es ist anzunehmen, dass durch sie, in Zeiträumen von Jahrzehnten und Jahrhunderten, sich die örtlichen **Sukzessionsbedingungen** auf vielen Standorten entscheidend wandeln, – ohne dass dieses Geschehen im Eintagsaspekt vielleicht überhaupt bemerkt wird. Ähnliches mag auch hinsichtlich vieler nachhaltiger **Tiereinflüsse** gelten, wie beispielsweise im Zusammenhang mit dem An- oder **Abtransport** von organischem oder mineralischem Feinmaterial durch Ameisen. Auch bei mancherlei **Fremdeinflüssen** von Pflanzen, z. B. einer **wachstumsbedingten** Zunahme von **Baumschatten** auf Versuchsf lächen, ist mit dieser **Veränderungsform** zu rechnen.

Gerade in unauffällig langsam abgelenkten **Sukzessionsphasen** wird aber das **Aus-einanderhalten** bestandesinterner und -externer Faktoren, und des beiderseits **lang-samen** Wirkens, oft besonders schwierig sein, d. h. auf jeden Fall erst auf Grund langfristiger Beobachtungsreihen **möglich** werden.

c) Auch Fälle, in welchen die Sukzessionsumstände am Beobachtungsort **nur für** kurze Zeit und wenig tiefgreifend aus ihrer Konstanz (oder aus **ihrem** stetigen Gleiten) abweichen, wodurch die örtliche Vegetationsentwicklung vorübergehend aus ihrem eingeschlagenen Kurs abgebracht wird, scheinen in der Natur sehr häufig vorzukommen. Mit dieser Möglichkeit muss besonders in belebten Sukzessionsbewegungen gerechnet werden. Sowohl kleinere **terraindynamische** Veränderungen, wie vor allem **Witterungs-anomalien** (z. B. mit leichten **örtlichen** Dürre- oder Vernassungseffekten usw.), **spielen** an Gebirgsstandorten eine wichtige Rolle. Ebenso **können** kurzfristige Tiereingriffe (Lokalbeweidung, Insektenschäden **usw.**) temporäre Abweichungen und Akzente in den Normalverlauf der Ausseneinflüsse bringen und in der Vegetation leichtere «Störungen» hervorrufen. **Sukzessionskundlich** können vorübergehende Abweichungen von besonderem Interesse sein. Auf wiederhergestellter Sukzessionsbasis sichtbar werdende Regenerationsprozesse können **wertvolle** Anhaltspunkte über die Erneuerungsfähigkeit eines Bestandes oder über die Zähigkeit eines registrierten **Entwicklungskurses** liefern (**vgl. Hauptabschnitt**). Bestauswertbare **Sukzessionsabschnitte** dieser Art **würden** beispielsweise dann vorliegen, wenn nur ein einziger oder wenige gut erkennbare Aussenfaktoren kurzfristig ändern, so dass sich in der betreffenden Dauerfläche, ohne Eingreifen des Beobachters, ein gut **durchschaubares** Naturexperiment vollzieht.

d) Besonders gross **wird** die Unruhe im Zusammenspiel der standörtlichen **Aussen-faktoren**, wenn sich die Existenz- und **Entwicklungsbedingungen** eines Probebestandes im Beobachtungsverlauf einmal oder gar mehrmals ändern, wobei **tiefgreifende** Verschiebungen **im äussern Faktorenkomplex** den bisherigen **Entwicklungskurs** zu einer & ruckartigen Ablenkung zwingen. Relativ aufschlussreiche Situationen werden sich dann ergeben, wenn sich die **Bedingungsveränderung** in klarer Form, z. B. schlagartig, vollzieht (einmaliger Erosionseffekt, **Lawinenüberführung**, Murgang, Brand, **Radikalbe-weidung** usw.), die Vegetationsentwicklung aber **auf neuer** Basis wiederbeginnen und sich einige Zeit ruhig fortsetzen kann.

Schwieriger wird die **Beurteilungsmöglichkeit** jedoch dann sein, wenn sich tiefgreifende **Störungskrisen** überstürzen und in wechselnder Form wiederholen, so dass die **Zwischenphasen** mit ruhiger Entwicklung nur **kurz** sind oder ganz ausfallen (turbulente **Sukzessionsumstände**, z. B. im Uferbereich **reissender** Wildbäche mit Abtragung und **Überführung**).

**Anschliessend** an diese schematische Übersicht der hauptsächlichen Formen und Möglichkeiten allogener Sukzessionsgestaltung müsste endlich noch jener **Extremfall**

rhungs- oder Aus-  
uft, Schnee und  
ist anzunehmen,  
sich die örtlichen  
– ohne dass dieses  
nliches mag auch  
e im Zusammen-  
hem Feinmaterial  
z. B. einer wachst-  
t mit dieser Ver-

rd aber das Aus-  
idererseits lang-  
: auf Grund lang-

utungsort nur für  
n stetigen Gleiten)  
ehend aus ihrem  
fig vorzukommen.  
gungen gerechnet  
illem Witterungs-  
ten usw.), spielen  
tliche Tiereingriffe  
nd Akzente in den  
tere «Störungen»  
ingen von beson-  
chtbar werdende  
die Erneuerungs-  
ntwicklungskurses  
dieser Art würden  
kennbare Aussen-  
che, ohne Eingrei-  
ieht.

örtlichen Aussen-  
es Probebestandes  
tiefgreifende Ver-  
skurs zu einer +  
werden sich dann  
schlagartig, voll-  
rand, Radikalbe-  
iederbeginnen

vonn sich tiefgrei-  
nolen, so dass die  
sfallen (*turbulente*  
t Abtragung und

hen Formen und  
ener Extremfall

grundsätzliche Berücksichtigung finden, bei dem die örtlichen **Sukzessionsumstände** im Beobachtungsverlauf dauernd **so** ungünstig **bleiben**, **dass sich daselbst** auch in langen Zeiträumen überhaupt **keine geschlossene Vegetationsdecke** zu bilden vermag, die Entwicklung also nie über den **Pionierstand** isolierter Horste und Polster hinaus gelangt und niemals zu Bildung dauerhafter und ausgeglichener Dichtbestände führen kann. Besonders häufig **wird** man diesen Fall in hochalpin-nivalen Gebirgslagen, so an **wasser-** oder winderodierten **Standorten**, auf lange schneebeckten oder **frostgequälten** Böden antreffen, ebenso an Steilwänden und auf beweglichen Schutthalden. Selbst **fragmentarische Entwicklungsanläufe** auf **sukzessionsfeindlichen** Standorten versprechen aber interessante Einblicke in das Wechselspiel zwischen pflanzlichen **Besiedlungskräften** und den Lokalfaktoren. Auch extreme **Tiereinflüsse** (auf stark begangenen Wildwechsellinien, in Suhlen, Scharrplätzen, Aushubstellen von Höhlen) können bewirken, dass die **Vegetationsentwicklung** örtlich fragmentarisch bleibt. Beispiele anthropogener **Entwicklungsbehinderung** gibt es mit Annäherung an den menschlichen Lebens- und **Siedlungsbereich** (Wege, Plätze, Mauern usw.) in unübersehbarer Zahl, und sie fehlen auch in **Naturreservaten** nicht.

**Abschliessend** sei nochmals betont, dass die getroffene formale **Sichtung** möglicher **Sukzessionsumstände** lediglich ein Hilfsschema für eine kausale Betrachtung .erfasster **Sukzessionsschritte** liefern soll, also keineswegs als Grundlage einer **Sukzessionssystematik** gedacht ist. Auch in diesem methodischen Kapitel mag sichtbar geworden sein, dass den Aussenumständen der **Bestandesentwicklung** zwar in jedem Fall **grösste** Beachtung zu schenken ist, dass sie aber auch stets den Charakter des Akzidentellen aufweisen. Jede sukzessionskundliche **Untersuchungsmethode** muss eben stets überall der Tatsache Rechnung tragen, **dass** die Pflanzenbestände von Natur aus leicht und vielfältig modifizierbare Lebenseinheiten darstellen, **und** dass selbst der **ungestörtesten Bestandesentwicklung** – in grundlegendem Gegensatz zur **Organismenentwicklung** – das feste Rückgrat einer zentral gesteuerten Ontogenie fehlt, wobei allfällige Gesetzmässigkeiten autogener **Bestandesentwicklung** immer nur als das Produkt eines Organismenkollektivs verstanden werden könnten.

## B. Hauptabschnitt

### DIE SUKZESSIONSABLÄUFE IN DEN DAUERFLÄCHEN AUF ALP LA SCHERA

#### 1. Die Horstschmielen-Lägerflur (*Deschampsietum caespitosae*) unter Reservatsbedingungen

Dauerflächenbeobachtung De 1 und De 2, 1939–1965

##### Bemerkungen über die Lokalverhältnisse vor Beginn der Sukzessionskontrolle

a) Zeit vor der Reservation (**Viehepoche**). Die **Lägerfluren** besetzen **zweifellos** das **am stärksten** durch den einstigen Alpbetrieb **beeinflusste** Gelände, so dass hier bis in die Zeit der **Sukzessionskontrolle** hinein mit Nachwirkungen aller Art zu rechnen ist.

An der **Stelle** der heutigen Unterkunftshütte La Schera stand vor der **Parkgründung** (und **noch** im ersten Jahrfünft der Reservationszeit) ein hölzerner Viehstall und einige Schritte südöstlich von diesem ein steinernes Sennhüttchen (Landeskarte 169.450/811.050). Vgl. **Abb. 164** in J. BRAUN-BLANQUET 1928, p. 298, nach **Photographie** von W. HELLER aus dem Jahr 1919.

Eine **Wasserzuleitung**, deren einstiger Verlauf als Grabenspur im Gelände erkennbar blieb, führte vom kleinen **Quellbach** der **grossen** Ostmulde der Alp zu diesem Hüttchen herab. An dessen **Südecke** befand sich eine **Brunnenstelle**, von der bis vor kurzem (**in situ**) die Reste einer hölzernen **Wasserrinne** zeugten. Die **Geländemulde** unterhalb von diesem Gebäude, ein geeigneter Sammel-, Melk- und **Nächtigungsplatz** für das Alpvieh (**«Läger»**), besitzt einen relativ **gründigen** Baden, der in der Epoche der **Viehhaltung** – also viele Jahrhunderte lang – stark durch den Alpbetrieb beeinflusst war. Das geschah zweifellos in ähnlicher Form, wie es heute noch auf wenig fortschrittlich **geführten** Alpbetrieben zu beobachten ist. Zu der **starken Trittwirkung**, die bei feuchter Witterung zu einem Durchkneten der **Feinerde** führte, kam eine ausgiebige **Düngeranhäufung**. Es ist deshalb anzunehmen, dass die ganze Mulde, in der unsere Läger-Dauerflächen zur Anlage kamen, während der Viehepoche von ausgeprägt **düngerliebenden** (nitrophilen) Gewächsen besiedelt war.

Ein noch stärkere **Düngerbeeinflussung** mag das Terrain unmittelbar unterhalb des einstigen **Alpstalles** erfahren haben, doch kam jene **Lägerflurstelle** wegen der anthropogenen Störungen (**Parkpfad, Touristenplätze, Abwasserausläufe**) für eine **Sukzessionskontrolle** zum vornherein nicht in Frage.

Die mechanische **Strapazierung** durch die **Hufe** der Weidetiere (Rinder, Schafe) mit Tritt-, Schürf- und **Scharrwirkungen** hat zweifellos in weiten Teilen der Lägermulde keine vollständig **geschlossene und ausgeglichene** Besiedlung aufkommen lassen, so dass es in der Bewirtschaftungs-**epoche** nur zu **fleckenförmigen** und **mosaikartigen Verdichtungen** gekommen sein mag. Die Unausgeglichenheit der **Berasung** ist noch für das **5. Jahr** der Reservation dokumentiert. Sie kennzeichnete **auch** die **Lägerbezirke**, in welchen nun die Flächen De 1 und De 2 liegen (**Abb. 9**, Mittelgrund, Photo W. HELLER, Ende Juli 1919).

Hydrographisch stellt sich das Lägerzentrum, dank der **Muldenlage** (**Auffangbecken** für Schmelz- und Regenwasser) und bei der natürlichen **Retentionsfähigkeit** des Verrukano-Moränen-**untergrundes** etwas günstiger als viele Partien des übrigen, vorwiegend trockenen Alpgeländes. Abgesehen von **einzelnen kleinern Sumpfstellen** der Alp, beherbergen derartige **Muldensohlen** die feuchtesten Weidegründe und kontrastieren **am stärksten** zu jenen **zahlreichen** Buckel- und

Böschungspartien, in denen der Rasen in trockenen Sommern früh vergilbt und oft nachhaltig unter Dürrewirkungen leidet (vgl. PiN 1 und PiN 2). Zu einer eigentlichen Staunässe kommt es von Natur aus in der Lägermulde nirgends, ebenso fehlen hier quellige Stellen. Hingegen ist nicht zu bezweifeln, dass der Muldensektor im Sickerbereich des einstigen Hüttenbrunnens ehemals eine zusätzliche Bewässerung **erfuhr**. Es darf angenommen werden, dass dies für die **Vorläufervegetation** von De 1 und jener von De 2 gilt.

**b) Reservatszeit vor Kontrollbeginn.** Die Reservation (seit dem Jahr 1914) brachte in verschiedener Hinsicht eine Wende in die äusseren Sukzessionsbedingungen. Mit Einstellung der Viehauftriebe hörte die Allgemeinbeweidung der Alp auf. Im Läger selbst fielen die starken örtlichen Düngerwirkungen und die künstlichen Wasserzuschüsse weg, ebenso die starken mechanischen Störungen der Substrat- und Vegetationsentwicklung durch Tritt usw. Das Terrain konnte sich verfestigen, der Oberboden sich unbehindert entwickeln. Die Rückkehr zur Natur war damit aber nur teilweise vollzogen, denn noch enthielt der Lägerboden reichlich Düngestoffe, welche die nun vor sich gehende Schonungsentwicklung der Vegetation weiterhin beeinflussen konnten. Wie unsere ersten Kontrollen der Lägerflur-Zusammensetzung um 1939 deutlich verriet, waren die Dungstoffreserven der Viehzeit auch damals, d. h. um die Mitte des dritten Schonungsjahrzehntes, immer noch stark vegetationsprägend, also keineswegs erloschen (vgl. die Aufnahmen der Flächen De 1 und De 2 und Umgebung 1939).

Aus der Frühzeit dieses **Reservationsabschnittes** liegen leider keine **Vegetationsuntersuchungen** vor, **weshalb** auch keine detaillierten **Stadienvergleiche** möglich sind. Zahlreichen Hinweisen ist zu entnehmen, dass das Läger La Schera bis in die **20er** Jahre hinein noch reichlich Düngerzeiger höchsten Grades beherbergte, so besonders *Chenopodium bonus-henricus*. Diese Pflanze, im **Engadin** als **Spinatersatz** bekannt, kam **nach freundlichen** Angaben der Familie Grass, II **Fuorn**, auf La **Schera** ausgiebig var. Der **Alpenampfer** dagegen scheint nie besonders **häufig** gewesen zu sein. BRUNIES (1906, Flora des Ofengebietes) hat *Rumex alpinus* von der Alp La Schera selbst für die Viehzeit nicht erwähnt, sondern nennt «*Buffalora* 2030 m» als höchstes Vorkommen der Art. Eine Angabe in der Bündner Flora (Lieferung 2, 1933) «ein Stock unterhalb der Scherahütte 2092 m (B.-B.)» deutet darauf hin, dass dieser extreme Dungbodenbewohner in der frühen **Reservationszeit** auch an fettester **Lägerstelle** **nur** spärlich vorhanden war.

Ein **Zustandsvergleich** der Jahre 1919 und 1939 **anhand** von **photographischen** Aufnahmen ergibt, als Bilanz dieser **zwei Reservatsjahrzehnte** vor dem **Kontrollbeginn**, jedenfalls ein sehr beachtliches Aufwachsen sowie eine Verdichtung des von Beweidung und Tritt befreiten **Lägerflurrasens**, wobei die geschonte Vegetation zugleich **deutlich** ausgeglichener wurde. **Auch** hinsichtlich der **Wildbeweidung** ist für diese letzten Jahrzehnte vor Kontrollbeginn nur mit unbedeutenden Störungen der Lägerflurentwicklung **zu rechnen**, da der Bestand **herbivoren Wildes** damals noch bescheiden war. Um das im Gebiet vorhandene **Gems-** und **Rehwild** sowie die erst spärlich vertretenen **Hirsche** vermehrt nach dieser **Alpweide** **zu locken**, wurden selbst noch nach 1939 in **Lägernähe** künstliche **Leckstellen** eingerichtet (**Parkwächter**). Die **Murmeltierfamilien**, welche sich in der frühen **Reservatsepoche** auf Alp La Schera niedergelassen haben, **erstellten** ihre Baue in den über dem Läger **gelegenen Weidemulden**. In der **Lägerflur** selbst wurden um 1939 nur unbedeutende **Grabversuche** bemerkt.

Ausblick auf die künftigen Sukzessionsumstände **bei Kontrollbeginn**. Aus dieser **Rückblicksbilanz**, und aus dem **Ausgangszustand** 1939, konnten **sich** bezüglich der örtlichen **Weitergestaltung** der Verhältnisse prospektiv nur vage Vermutungen ergeben. Hinsichtlich der **lokalökologischen** Faktoren sprach nichts dagegen, dass sich diese unter weiterhin **ungestörten** Bedingungen **konstant** verhalten würden. Naheliegend war es aber, im edaphischen Sektor mit einer langsam gleitenden **Verschiebung** der **Sukzessionsumstände** **zu rechnen** (Vermagerung). Möglicherweise konnte **ein** allmählicher **Düngerschwund** in **erhöhtem** Masse **sukzessionsbestimmend** werden. Auf **allfällige** Verschiebungen in der Präsens und in den **Flächenanteilen edaphischer Zeigerarten** war jedenfalls **genauestens** **zu achten**.

Alle Wahrnehmungen **über Konstanz** oder **Wandlung** der **Sukzessionsumstände** werden im Anschluss an die **syndynamische** Beurteilung der einzelnen **Sukzessionsphasen** **zur** Sprache kommen.

## Dauerfläche De 1, 1939–1965. Sukzessionstabelle I

(Ausgangsvegetation 1939: *Deschampsietum caespitosae*-Lägerflur).

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

Dauerinventar. Die chronologische Listentabelle überrascht durch einen recht beträchtlichen Wechsel, verrät aber zugleich, dass die Etappenfolge der **26jährigen Beobachtungsspanne** durch einen kontinuierlichen **Artengrundgehalt** verbunden blieb. **Diese Durchgängigkeiten** seien als erstes näher untersucht.

Von den 1939–1965 notierten 29 Gefässpflanzen blieben deren 8 in der ganzen **Listenreihe** beständig (P in der Tabelle). Das **Wechselinventar** der **Kontrollfolge** war mit 21 Arten (**262,5%**) also mehr als doppelt so umfangreich als das Dauerinventar. Die Artenzahl der **Einzelstappen** war ungleich und **vergrösserte** sich von minimal 10 (8 + 2) Arten um 1939 auf maximal 24 (8 + 16) Arten um 1965.

Was aber dem untersuchten Ablauf sein eigenes Gepräge und eine feste Grundlinie gibt, **ist** die ökologisch bzw. soziologisch charakteristische **Orientierung** der Arten des **Dauerinventars**, vor allem das Ausharren  $\pm$  **düngerliebender** Lägerpflanzen. Das **Fraktionsspektrum** des (um die subperduranten Arten erweiterten) **Dauerinventars** s.l. gliedert sich wie folgt:

A) Die Lägerflur-Fraktion war mit  $\pm$  streng nitrophilen bzw. leicht hygrophilen Arten vertreten. Perdurante: *Deschampsia*, *Aconitum*, *Ranunculus repens*; **Subperdurante**: *Chenopodium bonus-henricus*, *Agrostis alba*.

B) Die Arten der Fraktion B, *Phleum alpinum* (pdt.) und *Poa pratensis* (spd.) entstammen den Fettmatten der Berglagen (*Phleto-Trisetetum*), einer Gesellschaft, die in unserer Höhe um 2100 m allerdings nur noch fragmentarisch entwickelt ist.

C) Eine weniger bestimmte **ökologische** Spezialisierung bekunden die vorwiegend trivialen Weidepflanzen der Festumturn-Fraktion. Dieses Element war im Dauerinventar von De 1 in viel geringerer **Artenzahl** vertreten als in der Vergleichsfläche De 2. Auch sei vermerkt, dass De 1 besonders einige der **nitrophilsten** Arten dieser Fraktion beherbergte. Perdurante Arten C: *Achillea millefolium*, *Ranunculus acer*, *Alchemilla vulgaris*, *Carum carvi*; **subperdurant**: *Festuca rubra*, *Veronica serpyllifolia*.

**Im Perduranzvergleich** mit De 2 (Tabelle 2, p. 64) zeigt sich, dass die **beiden Lägerbestände** im dauerhaften **Grundstock** stark übereinstimmen. Sieben der acht in De 1 **perduranten** Arten (aus allen drei Fraktionen) gehören auch in De 2 zum Dauerinventar 1939/1965. Diese **Gemeinsamkeiten** bilden eine wichtige Grundlage der vergleichenden Auswertung dieses **Flächenpaares**.

Als sukzessionelle **Differenzialarten** von De 1 (gegenüber De 2) heben sich aus dem Tabellenvergleich *Ranunculus repens*, *Chenopodium b.-h.* (spd.) und *Agrostis alba* (spd.) heraus. (*Agrostis alba* und das nitrophile *Chenopodium* fehlten in De 2 ganz; *Ranunculus repens* war dort nur zeitweise vertreten.) Umgekehrt fehlte in De 1 eine umfangreiche **Gruppe** gewöhnlichster Weidearten der Fraktion C, die in De 2 dem Dauerinventar angehörten.

Im Mengenverhältnis der Listentabelle von De 1 sind nur wenig von 1939 bis 1965 **geltende Beständigkeiten** zu erkennen. Zwar blieb *Deschampsia* stets das flächenmässig wichtigste Element, **besass** aber nur in der ersten Zeit die absolute **Flächenvor-**

herrschaft (Minimalstand 30 D% 1955). Im übrigen hielten laut **Kontrollreihe** nur *Alchemilla vulgaris* und *Achillea millefolium* einen **durchgehend** nennenswerten Flächenanteil (1–8 bzw. 10 D%) **aufrecht**. **Faziell** stärker hervortretende andere **Beimischungen** fanden sich erst ab 1950.

Als ein auf seine Weise höchst **mengenfestes** Element bemerkt man in der **Sukzessions**tabelle eine **Gruppe** von Arten, die 1939–1965 **unverändert** auf tiefsten **Flächen**anteilen verblieben. Solche **Arten**, die mit ihrem reduzierten **Mengenanteil** sozusagen dauernd hart vor dem Erlöschen stehen **oder** auf geringsten **Besiedlungsanfängen** **zurückbleiben**, verkörpern mit ihrem **Grenzverhalten** unter Umständen bemerkenswerte **Indikatoren** der ökologisch-strukturellen Verhältnisse eines Sukzessionsabschnittes, so mindestens **dann**, **wenn** es sich um in irgendeiner Hinsicht **stenözische** Arten handelt. In dieser Rolle von **Dauerparivalenten** befanden sich in De 1, 1939–1965, die Lägerarten (Fraktion A) *Ranunculus repens* (stets +) und *Aconitum napellus* (+ bis 1,5 D%) sowie (spd., je +) *Chenopodium b.-h.* und *Agrostis alba*. Dagegen fällt auf, dass in De 1 keine Arten der Fraktion B und C **parivalent** ausharrten, **was** sowohl den erfassten **Sukzessionsablauf**, wie die **Verhaltensgruppen** selbst, **kennzeichnet**.

**Phasen.** In der **chronologischen Aufreihung** verbinden sich die unterschiedlichen **Mengenwerte** (D%) der meisten Arten **zu** zügigen **Bewegungsabläufen** mit teils unterschiedenen **Richtungsänderungen**, Hoch- und Tiefständen usw. Nach den **Bewegungsakzenten einzelner** Arten oder **Artengruppen** lassen sich im Gesamttablauf De 1, 1939 bis 1965, bestimmte Abschnitte von verschiedenem Gewicht (Phasen und **darin fazielle Unterabschnitte**) **auseinanderhalten**. Bei dem **mässigen Umfang** des Inventars in De 1 bleibt das **Zusammenspiel** im Ablauf gut **überblickbar**.

**Überragt** wird hier das Geschehen **durch** die imposanten **Mengenverschiebungen** zweier Arten, von *Deschampsia caespitosa*, der **wichtigsten** Lägergraminee (Fraktion A), und von *Festuca rubra*, dem Hauptgras der Mischweidefraktion (C). Schon der Wechsel der markanten Hoch- und Tiefstände der **beiden** Arten gliedert den **Gesamt**tablauf in zwei **Hauptabschnitte**. Die **Tabellendurchsicht** **fördert** **ausserdem** zahlreiche **geringere Mengenveränderungen** zutage, die mit jenen **auffälligsten Bewegungen** ± synchron zusammengingen und so die diagnostische **Phasenerfassung unterstützen**. Das Vergehen bei der **Tabellenauswertung** (**Artverhalten**, Phasenanalyse) sei in diesem ersten **Auswertungsbeispiel** etwas **ausführlicher** besprochen.

A) **Zuerst** ein Blick auf die **phasenformenden Mengenverschiebungen** von *Deschampsia caespitosa* (chronologische Folge ihrer 6 **Etappenwerte** 1939, 1945, 1950, 1955, 1959, 1965: 98.95.47.30.40.40 D%). Aus der Zahlenreihe wird ersichtlich, dass **der früheste Beobachtungsabschnitt** (Kontrolle 1939, 1945) **durch** ausgesprochen **höchste Flächenanteile** der **Horstschniele** geprägt ist. Wie lange diese hochgradige Prävalenz über 90 D% schon vor 1939 bestand, und wann genau sie nachher (**zwischen** 1945 und 1950) **zusammenbrach**, geht aus der **Tabelle nicht** hervor. **Phase I**, *Deschampsietum*-Phase.

Die dritte Kontrolle (Sommer 1950) hält einen Rückgang auf knapp die Hälfte des **Vorwertes** fest. Seither blieb (Phase II) der *Deschampsia*-**Wert** unter 50 D%, **d.h.** im **Subvalenzbereich** (Durchschnitt der **Kontrollwerte** 1950–1965 39,3 D%).

Nach den **feinern Bewegungen** dieser **Spezies** lässt sich **Phase II** noch unterteilen. **Kontrolle** 1955 (30 D%) weist auf ein **Ausklingen** der vorausgegangenen scharfen *Deschampsia*-**Regression** (**Teilphase II<sup>1</sup>** im Intervall 1950/1955). Kontrolle 1959 hält eine leichte **Wiedererstarkung** auf 40 D% fest, die bis 1965 anhielt. **Mit** dem **1955er** Wert als

## I Sukzessionstabelle der Dauerfläche De 1 1939-1965

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	92	100	100	
A) <i>Deschampsia caespitosa</i>	D% 98	95	47	30	40	40	P
<i>Aconitum napellus</i>	1,5	1	1	+	1	+	P
<i>Chenopodium b.-henricus</i>	+	+	+	+	+	—	(P)
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Agrostis alba</i>	—	+	+	+	+	+	(P)
B) <i>Phleum alpinum</i>	1	+	+	1	2	2,5	P
<i>Poa pratensis</i>	—	+	2	3	2,5	1,5	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	—	+	3	15	28	40	(P)
<i>Agrostis tenuis</i>	+	—	—	—	—	1,5	
<i>Achillea millefolium</i>	1	1	15	10	8	5	P
<i>Ranunculus acer</i>	+	+	11	10	9	5	P
<i>Alchemilla vulgaris</i>	1	1,5	8	5	5	6	P
<i>Carum carvi</i>	+	+	+	2,5	+	1	P
<i>Veronica serpyllifolia</i>	—	1	6	2,5	+	2	(P)
<i>Trifolium repens</i>	—	—	6	10	3	2	
<i>Cerastium caespitosum</i>	—	—	1	1	+	+	
<i>Sagina saginoides</i>	—	—	+	1	1	4,5	
<i>Leontodon hispidus</i>	—	—	+	—	—	—	
<i>Euphrasia drosocalyx</i>	—	—	+	—	—	—	
<i>Anthyllis alpestris</i>	—	—	+	+	—	—	
<i>Leontodon autumnalis</i>	—	—	—	+	—	+	
<i>Galium pumilum</i>	—	—	—	1	1	1	
<i>Cirsium acaule</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Taraxacum officinale</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Trifolium badium</i>	—	—	—	—	+	+	
<i>Trifolium pratense</i>	—	—	—	—	+	+	
<i>Gentiana engadinensis</i>	—	—	—	—	+	+	
<i>Lotus corniculatus</i>	—	—	—	—	—	+	
D) <i>Crepis aurea</i>	—	—	—	—	+	[+]	
K) <i>Brachythecium spec.</i>	—	—	+	—	—	—	
<i>Bovista nigrescens</i>	—	—	—	—	—	+	

## De 1, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1939	1945	1950	1955	1959	1965	P	V
Total 1939-1965: 29	10	13	19	21	23	24	8	21
Fraktionsanteile: A) 5	4 +1	5	5	5	5 -1	4	3	2
B) 2	1 +1	2	2	2	2	2	1	1
C) 21	5 -1	6 +6	12 -2	14 +3	15 +3	18	4	17
D) 1	0 +2	0	0 +4	0 +1	1 -1	0	0	1
Inventardynamik (Ziffer i)	5	6	6	6	5			

965	Perdurante (subperd.) Arten
100	
40	P
+	P
—	(P)
+	P
+	(P)
2,5	P
1,5	(P)
40	(P)
1,5	
5	P
5	P
6	P
1	P
2	(P)
2	
+	
4,5	
—	
—	
+	
1	
+	
+	
+	
+	
+	
+	
+	
+	
+	
[+]	
—	
+	

1, Auswertung der Mengenverhältnisse						
I) <i>Etappenzustände</i>	1939	1945	1950	1955	1959	1965
Nach <b>Fraktionsanteilen</b> (D%, Pauschalbeträge)						
<i>Deschampsietum</i> -Fraktion	99,5	96	48	30	41	40
<i>Phleetum</i> -Fraktion	1	+	2	4	4,5	4
<i>Festucetum</i> -Fraktion	2	3,5	50	58	55	68
<i>Nardetum</i> -Fraktion	—	—	—	—	+	—
<b>Fraktionsformeln</b>	A (b) (c)	A c	A (b) C	A b C	A b C (d)	A b C
Nach <b>Wuchsformen</b> (D%, Pauschalbeträge)						
<b>Graminiden</b>	99	95	52	49	72,5	85,5
<b>Herbiden</b>	3,5	4,5	48	43	28	26,5
Moose, Flechten	—	—	+	—	—	+
II) <i>Intervallbewegung</i>	1939/45	1945/50	1950/55	1955/59	1959/65	
Allgemeine Flachendynamik (Index v)						
<b>Regressionsbetrag</b> (v <sup>-</sup> )	1,1	19,3	10,6	10,4	5,3	
<b>Progressionsbetrag</b> (v <sup>+</sup> )	-0,8	-9,6	-6,1	-4,1	-1,7	
	+0,3	+9,7	+4,5	+6,3	+3,6	
Fraktionsdynamik (Index f)						
<i>Deschampsietum</i> -Fraktion f <sup>A</sup>	-0,6	-9,6	-3,6	+2,8	-0,1	
<i>Phleetum</i> -Fraktion f <sup>B</sup>	-0,2	+0,4	+0,4	+0,1	-0,1	
<i>Festucetum</i> -Fraktion f <sup>C</sup>	+0,3	+9,3	+1,6	-0,8	+2,3	
<i>Nardetum</i> -Fraktion f <sup>D</sup>				+	—	
De I, Phasenbezeichnung	1939	1945	1950	1955	1959	1965
	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>	II <sup>4</sup>
	<b>Deschampsietum-Phase</b> . . . . .		<b>Festuceto-Deschampsietum-Phase</b> . . . . .			
			<i>Achillea-Fazies</i>	<i>Trifol. repens-Fazies</i>	<i>graminose Fazies</i>	<b>Fazies mit Sagina</b>

965	P	V
24	8	21
4	3	2
2	1	1
18	4	17
0	0	1

Anmerkung zu **Sukzessionstabelle I**

Lokalsituation De I: 9-m<sup>2</sup>-Quadrat, 2090 m. In grosser Geländemulde des SW orientierten Berghanges gelegen. Flächenterrain leicht **höckrig**, uneben, Neigung 9–15°, Exposition W. Humusboden schwarzbraun, krümelig (mit Regenwürmern), **pH** um 6. Sondierte **Bodenmächtigkeit** zwischen den Horsten etwa 16 cm (9–20 cm). Untergrund silikatreiche Moräne mit wenig Dolomitgerölle. Weder Staunässe noch besondere **Rieselwasserwirkung**. Freier Windzutritt. Gesicherte Winterschneebedeckung. **Schneemächtigkeit am 6. April 1955** (dem Vergleichstag vor Beginn der intensiven **Frühlingsschmelze**): 110 cm. Vegetationsbeginn, wie in ganzer **Flächenserie**, allgemein kaum je vor Anfang Juni. Am Vergleichstag einer Vorfrühlingskontrolle (8. Juni

1957) war De 1 erst seit kurzem schneefrei und noch ohne Begrünung, Beginn der Winterschneebedeckung (wie für alle folgenden Flächen zutreffend): Oktober-November.

Die «Bodenmächtigkeit» wurde durch sorgfältiges Sondieren mit einem dünnen Aluminiumstift an 20–30 Punkten der Fläche ermittelt. Die Zahlen ergeben eine Vorstellung über die Tiefe der obersten Feinerdeschicht.

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: 7. August 1939; 28. Juli 1945; 7. August 1950; 28. Juli/3. August 1955; 8. August 1959; 20. August 1965. Alle Aufnahmen von B. Srüssi.

Minimum und **Wendepunkt** lässt sich die Phase **II**, auf *Deschampsia* bezogen, in die Abschnitte des **gemässigten** Rückganges ( $II^1$ , 1950–1955), des Tiefstandes  $II^2$ , 1955) und der **Wiedererstarkung** ( $II^{3-4}$ , 1959–1965) zerlegen.

Die **übrigen Lägerarten** (*Chenopodium*, *Agrostis alba* und *Ranunculus repens*) waren so schwach vertreten, dass man bei ihnen kaum quantitative Regungen von **phasendiagnostischer Bedeutung** erwartet. Um so bemerkenswerter ist, dass **z.B.** *Aconitum napellus* (1,5 . 1 . 1 . + . 1 . + D%) selbst in den niedrigen Zahlenwerten eine gewisse Verhaltensanalogie zu *Deschampsia* bekundet.

Übrigens zeigt das Beispiel De 1 auch, dass sich Gemeinsamkeiten im **Gruppenverhalten** grundsätzlich nicht nur in quantitativen Parallelitäten **äussern**. *Aconitum* und auch *Chenopodium* erinnern selbst in ihren **Vitalitätsziffern** an die **grossen Deschampsia-Bewegungen** (Vit. 2–3 . 2 . 1 . 1 . 2 . 1, bzw. 2–3 . 2 . 1 . 1 . 2–3 . →). Solche Details wird man aber für die **syndynamische** Gruppen- und Phasenausscheidung nur mit Vorsicht verwenden, **zumal** sich **darin** ebenso gut bloes temporäre Witterungseffekte **widerspiegeln** können, die **sukzessionell** belanglos sind.

B) Auch das spärlich vertretene **Fettmatten**-Element verrät in seinen geringen **Mengenverschiebungen** bestimmte Eigenheiten. Im anfänglichen **Absinken** der Deckungswerte von *Phleum alpinum* (1 . + . + . 1 . 2 . 2,5 D%) mag man eine gewisse Gleichläufigkeit mit der **Deschampsia-Bewegung** erkennen. Schon während des *Deschampsia*-Rückganges beginnt aber eine **Mengensteigerung** ( $II^{2-4}$ ).

Auch bei *Poa pratensis* (— . + . 2 . 3 . 2,5 . 1,5 D%) lag das Schwergewicht auf Phase **II**. Diese Art, erst 1945 spärlich in der Fläche **festgestellt**, befand sich schon während des grossen *Deschampsia*-Rückschlages in einem deutlichen Aufstieg, Sie erreichte um 1955 eine leichte Kulmination.

In der **Pauschalreihe** der Phleum-Fraktion, gewonnen durch Addition der zeitgleichen *Poa*- und *Phleum*-Werte (1 . + . 2 . 4 . 4,5 . 4 D%) kommt die Betonung der Phase **II** und damit die Besonderheit der **Fraktionsbewegung** am deutlichsten zum Ausdruck.

C) *Festuca rubra* (— . + . 3 . 15 . 28 . 40 D%) wurde wie *Poa pratensis* erst 1945 spärlich in der Fläche gefunden. Der **Rotschwingel** erweiterte seinen Anteil **sodann** in einem sehr ausgeglichenen kräftigen Anstieg, **wodurch** er schon in Kontrolle 1955 neben *Deschampsia* die zweitstärkste Art **wurde** und besonders dem letzten Zeitabschnitt um 1959–1965 ( $II^{3-4}$ , **graminose** Fasies) ein stark **festucoses** Gepräge verlieh. Die Selbständigkeit dieses **Verhaltenstyps** steht **ebenfalls** ausser Zweifel; in der *Festuca*-Reihe gelangt eine geradezu eigenwillige Bewegung **zum** Ausdruck.

Hingegen fehlen der **Festuca-Progression** in **De 1** **phasenbegrenzende** Wendepunkte. Der Aufstieg begann **zur** Zeit der eben einsetzenden **Deschampsia-Regression** als **deut-**

liche Konträrbewegung zu dieser; der progressive Festuca-Kurs setzte sich aber auch nach der *Deschampsia-Depression* von 1955 unbeirrt fort. Fig. 2, p. 48.

Einzelne fraktionell mit Festuca rubra vereinigte Dikotylen scheinen auf den ersten Blick im Flächenverhalten nur wenig mit dieser **Hauptart** übereinzustimmen. Ihre Zusammenziehung und Verbindung mit Festuca rechtfertigt sich in De I wie in **andern Sukzessionsbeispielen** vor allem dadurch, dass die z.T. kräftigen Progressionen der Dikotylen weitgehend gleichzeitig mit derjenigen von Festuca rubra (in De I im Intervall 1945/1950) einsetzten und dann  $\pm$  längere Zeit wie jene fort dauerten.

Während jedoch die Festuca-Expansion nur langsam anließ und z.B. in De I bis zum vorläufigen Kontrollabschluss fortschritt, stiessen viele Festucetum-Dikotylen  $\pm$  zeitlich gestaffelt auf erhöhte Werte vor und glitten teils noch während der Festuca-Progression von diesen Kulminationen zurück.

Wie auch die übrigen Flächenbeispiele bestätigen, ist eine gewisse interne Unausgeglichenheit und Elastizität für die Festucetum-Fraktion bezeichnend. Im **Pauschalwert** äussert sie jedoch stets eine bemerkenswerte Geschlossenheit des Gruppenverhaltens und **grosse** Bewegungsausgeglichenheit.

Die Staffelung der Dikotylen-Schübe mit den oft auffällig zusammentreffenden Kulminationen einzelner Arten liefert Anhaltspunkte für eine Unterteilung der durch Festuca charakterisierten Phase, ohne aber deren **innern** Zusammenhang zu beeinträchtigen. *Festuceto-Deschampsietum*-Phase (Phase II<sup>1-4</sup>)

Die kräftigste Dikotylen-Expansion erfolgte gleich zu Beginn der Phase II im **Kontrollintervall** des Deschampsia-Zusammenbruchs 1945–1950, so dass De I laut Tabelle um 1950 den stärksten herbosen Flächenaspekt der ganzen **Beobachtungszeit** aufwies (bei 52% Dikotylenanteil). Mehrere Arten, so *Aclillea millefolium* (1.1.15.10.8.5 D%), *Ranunculus acer* (+.+.11.10.9.5 D%) sowie *Alchemilla vulgaris* (1.1.5.8.5.5.6 D%) und *Veronica serpyllifolia* (0.1.6.2.5.+.2 D%) standen zu jenem Zeitpunkt auf ihrer spezifischen Kulmination (II<sup>1</sup>, *Aclillea-Fazies*, um 1950).

Die darauf folgende Kontrolle (1955) erfasste ein Stadium, in welchem Festuca rubra schon einen kräftigen Anteil aufwies (15 D%), wogegen mehrere Festucetum-Dikotylen bereits leicht zurückgefallen sind. Jetzt waren *Trifolium repens* (—.--.6.10.3.2 D%) und *Carum carvi* (+.+.+.2.5.+.1 D%) auf eine Kulmination gelangt (II<sup>2</sup>, *Trifolium repens-Fazies* um 1955).

Das Intervall 1955/1959 stand vollständig im Zeichen der Dikotylen-Rückgänge und der **weitem** Verstärkung des Festuca rubra-Anteils (15–28 D%) sowie einer deutlichen Deschampsia-Erholung von 30 auf 40 D% (II<sup>3</sup>, graminöse Fazies). Der Gräseranteil, vor allem jener von Festuca rubra, verstärkte sich bis 1965 weiterhin, doch erhöhten 1960/1965 auch einige Dikotylen der Fraktion C wieder ihre Werte, am auffälligsten die vordem parivalente *Sagina saginoides* (—.—.+.1.1.4,5 D%).

Floristische Phasenkontraste. Die Phasengliederung wird in dieser Arbeit grundsätzlich auf das Zusammentreffen der **Mengenverschiebungen** der Arten und **Artengruppen** gegründet. Nicht immer sind faziequantitative Veränderungen von floristischen **Inventarverschiebungen** begleitet. Letztere sind allgemein viel stärker zufallsbeherrscht und folgen oft mit zeitlicher Verzögerung auf einen strukturellen **Phasenwechsel**. Im lockeren **Kontrollturnus** ist die genaue Datierung der Ausfälle und **Neueingänge** aber ohnehin etwas erschwert, und entsprechend die Beurteilung der Zusammenhänge mit dem Gesamtverlauf.

In Tabelle De I, 1939–1965, sind einige Inventarveränderungen schon deshalb besonders bemerkenswert, als sie nicht vereinzelt, sondern gruppenweise erfolgten. Der scharfe **Übergang** von der Deschampsia-Extremphase zur *Festuceto-Deschampsietum*-Phase 1945/1950 ist durch sechs Neueingänge floristisch gekennzeichnet. Der Einstrom blieb auch in der Folge stärker als der Ausfall, so dass sich das **Listeninventar** von 1939 bis 1950/1955 verdoppelte (10 → 19 bzw. **21** Arten), und bis 1965 auf 24 Arten erhöhte.

Als **phasendifferenzierend** für die *Festuceto-Deschampsietum*-Phase (gegenüber der *Deschampsietum*-Phase) erwiesen sich *Trifolium repens*, *Cerastium caespitosum* und *Sagina saginoides* (je ab Kontrolle 1950 registriert), sowie *Galium pumilum*, *Cirsium acaule*, *Taraxacum officinale* (je ab Kontrolle 1955), und *Trifolium pratense*, *Trifolium badium*, *Gentiana engadinensis* (je ab 1959). Durch diesen tabellarischen Unterschied stehen sich die **beiden** Phasen in De I im Sinne der Assoziationsdiagnostik mindestens als zwei besondere **Subassoziationen** gegenüber.

Es fällt auf, dass der Neuerwerb der Phase II (vgl. Tab. I) vorwiegend aus Arten der **Festucetum-Fraktion** (C) bestand, die **Inventarvergrößerung** ganz auf das Konto dieses Bestandeselementes ging.

Eine Ausnahme macht *Crepis aurea*, die nach ihrem Verhalten in andern **Dauerflächen** der **Nardetum-Fraktion** (D) zugeteilt wird. Da aber diese Art in De I nur 1959 registriert wurde und 1965 wieder verschwunden war, also noch keine Gewähr für ein sicheres Fussfassen besteht, ist diesem Auftreten kein besonderes (phasendifferenzierendes) Gewicht beizumessen.

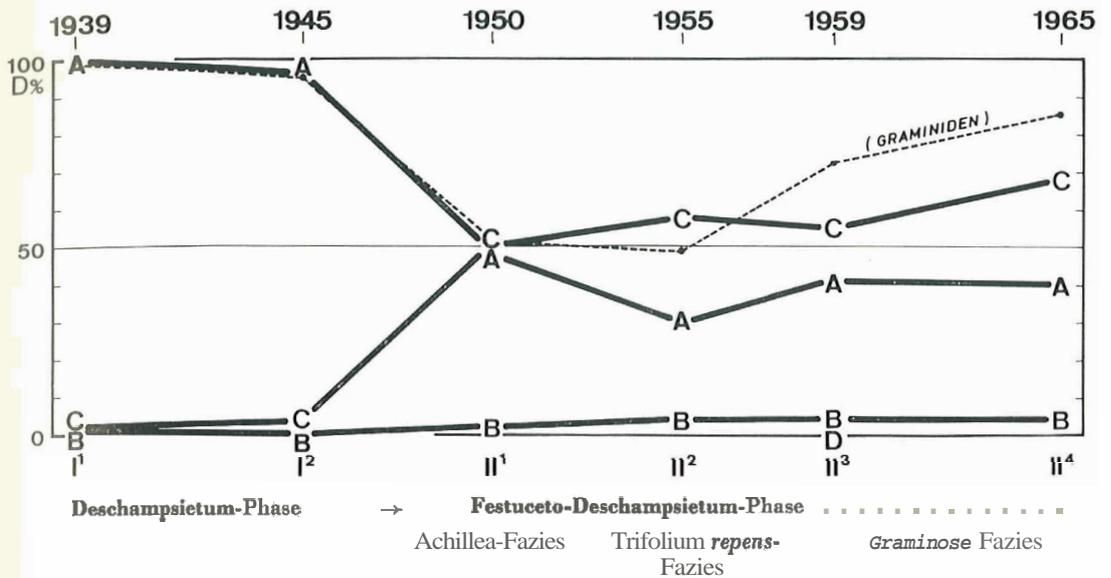
Der grossen Gruppe der Neueingänge stehen in Tabelle De I keine Abgänge von gleichem Ausmass gegenüber. Der geringe Verlust während der Phase I (*Agrostis tenuis*) hat, schon seiner Vereinzellung wegen, wenig Aussagewert; zudem tauchte die Art später (Kontrolle 1965) erneut in der Fläche auf. Auch das Verschwinden von *Chenopodium b.-henricus* (**Absenz 1965!**) wird erst dann einen sicher **phasendifferenzierenden** Wert bekommen, wenn diese nitrophilste Flächenart im künftigen **Kontrollverlauf** definitiv fehlen wird.

Auf den Gesamttablauf bezogen, kann somit **nicht** von einem eigentlichen **Inventarwechsel** gesprochen werden; es blieb einstweilen bei einer Inventarerweiterung, wenn auch die Gewichtsverlagerung nach der Festucetum-Fraktion hin unverkennbar angedeutet ist. Es wäre aber voreilig, **darin** die Vorzeichen eines baldigen **Erlöschens** der Fraktionen A und B, und einer Entmischung etwa **zugunsten** einer ausschliesslichen Vorherrschaft der Fraktion C, erkennen zu wollen. Denn sollte z. B. die Mehrheit der C-Arten künftig aus **irgendeinem** Anlass wieder ausfallen, so gliche die übrige floristische Zusammensetzung noch immer jener der Lägerflur von Anno 1939.

Auch in dieser Sicht bestätigt das relativ geringe Dauerinventar von 8 Arten seine Bedeutung als phasenverbindendes Fundament in De I, 1939–1965. Und da die Kontrollperiode durch künstliche Termine begrenzt ist, kann dieser Ausschnitt theoretisch auch ein Teil eines viel **ausgedehnteren** Kontinuums sein, dessen Anfang und Ende nicht erfasst ist.

Schon in dieser formalen **Tabellenauswertung** rücken somit die Phasen (da faziell und floristisch relativ einheitlich) als wichtigste natürliche Sukzessionsabschnitte der künstlich begrenzten Beobachtungsreihe in den Vordergrund. Auf diese Grundabschnitte wird sich auch die strukturelle und syndynamische Detailbetrachtung im zweiten Teil der Dauerflächenauswertung beziehen. Erst mit Beziehbarkeit auf eine klar definierte **Phasenfolge** lassen sich die an sich «unbewegten» Zustände der Einzeletappe rückblickend **im** realen Fluss des natürlichen **Bewegungsablaufes** betrachten.

Fig. 1 Sukzessionsdiagramm De 1 1939-1965



## b) Phasenstruktur und Syndynamik in De 1, 1939-1965

I<sup>1</sup>, Deschampsietum caespitosae-Phase, Zustand 1939 Abb. 3

Der physiognomische Eindruck der Erstkontrolle 1939, damals noch ohne die Anhaltspunkte einer Stabilitätsbilanzierung gewonnen, war der einer ausgeglichenen, unter den bisherigen Reservatsbedingungen hochgradig gefestigten Bestandesstruktur.

Aus den Feldnotizen seien folgende Einzelheiten herausgegriffen. A) Die Horstschmiele *Deschampsia caespitosa* (98 D%) besetzte den ganzen Lägerabschnitt in dichtem Stand. Der Zusammenschluss der mächtigen Büelten (Tussocks, von etwa 60 bis 70 cm Durchmesser) war so eng, dass zwischen ihnen kaum Standraum zu finden war. Die Horstbasen, verfestigt durch die steifen Scheidenbüschel (Strohtuniken), erhoben ihre feste Scheitelpartie bis etwa 30 cm über die allgemeine Bodenfläche. (Gesamthöhe des Bestandes etwa 80 cm.) Die Läger-Hochstauden *Aconitum napellus* (Blauer Eisenhut) wuchs in kleinern Gruppen oder Einzelsprossen zerstreut und besetzte nur 1-2 D% (De 2, 1939, 8 D%). Ihre Stängel überragten das Niveau der *Deschampsia*-Rispen nur teilweise, standen aber am Kontrolltag in voller Blüte. Spärlicher und nicht durchwegs auf voller Vitalität waren *Chenopodium b.-henricus* und *Ranunculus repens*. B) *Phleum alpinum* war die einzige Graminee, die neben *Deschampsia* überhaupt im Flächenaspekt zu bemerken war (1 D%, Abundanz 1). C) *Agrostis tenuis* war sehr spärlich (Abundanz +); *Festuca rubra* fehlte.

Die herbosen Arten, besonders die *Festucetum*-Dikotylen (pauschal 2-3 D%), traten schon deshalb wenig hervor, weil sie vorzugsweise die Bodensohle zwischen den Horsten besiedelten und durch die ausladenden Schmiehlenblätter überdacht wurden (*Ranun-*

*culus repens*, *Alchemilla vulgaris*)\*. Als Besiedler der Horstkuppen wurden 1939 nur vereinzelte Sprosse von *Achillea millefolium* vermerkt.

Mit dieser Artenverbindung kennzeichnete sich die Etappe 1939 synökologisch unverfälscht als Lägerbestand. Sie enthielt keine Elemente, die nicht typischerweise in den Viehlägern oder in fetten Weiderasen vorkommen. Gleiches gilt für die **Flächenumgebung**, wo im Anschluss an die Aufnahme, als ganz spärlich, noch (A) *Urtica dioeca*, *Potentilla anserina* sowie (B) *Trisetum flavescens* notiert wurden. Für spätere **Rückvergleiche** nützlich könnte auch die negative Feststellung werden, dass der Lägerbezirk De 1 keinerlei magerkeitszeigende Arten (z. B. Vertreter der *Nardetum*-Weide) enthielt, ebenso, dass alle Baum- und Straucharten des Bergföhren- und Lärchen-Arvenwaldes der Höhenstufe fehlten.

#### Dominanz- und Stabilitätsbeurteilung des Sukzessionsstandes 1939

Am Zustand 1939 fällt das extreme Vorherrschen von *Deschampsia* (98 D %) auf, ebenso die Artenarmut. Die Aufnahmeliste (9 m<sup>2</sup>) enthielt nicht nur die kleinste Artenzahl der hier besprochenen Probestellen, alle 9 Arten ausser *Deschampsia* standen zugleich auf Tiefstwerten (unter 2 D %). Der Lägerflurausschnitt verkörperte nahezu einen *Deschampsia*-Reinbestand!

Entsprach diese auf die Spitze getriebene **Verschiedenheit** der Deckungsanteile, dieses Prä/Parvivaleanzverhältnis (Höchstwert von *Deschampsia* / Tiefstwerte aller übrigen Arten), wie auch die Artenarmut in De 1, um 1939 nur einem momentanen und  $\pm$  zufälligen Zustand, oder **waren** sie das Endergebnis einer interspezifischen Auseinandersetzung und eines Ausgleichs, der in dieser bestimmten Form einen  $\pm$  dauerhaften **Gleichgewichtszustand** erreicht hatte? Diese Fragen wären von der einmaligen **Etappenaufnahme** 1939 aus nicht eindeutig zu entscheiden gewesen. Eine gewisse Vermutung auf Beständigkeit ergab sich zwar aus der Tatsache, dass diese Vegetation nun schon seit fast drei Jahrzehnten unter Reservation stand und somit hinreichend Gelegenheit hatte, sich ungestört zu entwickeln. Auch die Grösse der Horste, die starke Bestandesverdichtung und hochgradige strukturelle Verfestigung liessen **darauf** schliessen.

In gleicher Richtung wies auch die Tatsache, dass ähnliche Verdichtungseffekte und reduzierte **Flächeninventare**, als Ergebnis vorausgegangener Rasenschonung (**Weideauffassung**), 1939 in zahlreichen Fällen erfasst worden sind (PF-Serie, N-Serien).

Gleichgültig jedoch, ob man die Struktur des Quasi-Reinbestandes als kurzfristigen oder dauerhaften Zustand auffasste, drängte sich ausserdem die grundsätzliche **Frage** nach den Ursachen dieses hochgespannten Gegensatzes im Mengenverhältnis auf.

In vereinfachender, rein autökologischer Sicht hätte man vielleicht zur Annahme gelangen können, dass *Deschampsia* überhaupt die einzige Art der Fläche war, welche damals an dieser Stelle optimale Lebensbedingungen genoss, während die **Standortsverhältnisse** (Bodensubstrat, Feuchtigkeit usw.) für alle übrigen Arten so ungünstig waren, dass diese deshalb zu einem kümmerlichen Dasein mit geringen Sprosszahlen und kleinsten Deckungswerten verurteilt blieben. In dieser Auffassung würde das extrem ungleiche Mengenverhältnis ganz einfach das spezifisch stark verschiedene Ansprechen der Arten auf die lokalökologischen Bedingungen **widerspiegeln**. Im weiteren **Sukzes-**

\* Da die Projektionsüberschneidungen bei der D%-Schätzung der Einzelarten nicht in **Abzug** gebracht werden, kann die Summe der spezifischen Werte in **einzelnen Etappenlisten** bisweilen den Betrag von 100 D% übersteigen.

sionsverlauf wäre, bei Annahme dieser isolierten **Standortabhängigkeit**, schon bei der **geringsten** Veränderung der Bedingungen (Witterungsschwankungen usiv.), teils eine **Mengenverstärkung** der einen, teils ein gänzlicher Ausfall der andern schwach vertretenen **Begleitarten** zu erwarten gewesen – ganz unabhängig vom herrschenden **Artenbestand**.

So einfach sind die Zusammenhänge jedoch sicher nicht. In allen Fällen kompakter **pflanzlicher** Bestandesverdichtung **ist** mit massiven Wirkungen der **herrschenden** Formen auf die eingegliederten Elemente zu rechnen. Alle beteiligten Arten werden **darin** mindestens in **ihrer** räumlichen Verteilung und Entfaltung beeinflusst, in extremen Fällen aber können schwächere Formen aus dem Bestand verdrängt, bzw. am Eintritt verhindert werden. Gerade der Anblick der Horstflur De 1, 1939, musste zur Vorstellung führen, dass die Bestandesverdichtung in der vorgängigen Reservatszeit, der ständig stärker werdende Horstzusammenschluss, mehr und mehr eine mengen- und **wuchsortregulierende** Wirkung auf die Mitbesiedler von *Deschampsia* gehabt haben musste, so dass der geschlossene Horstbestand (als Dominanzgerüst) wohl schon seit Jahren das Gefüge und Mengenverhältnis der Artenverbindung entscheidend beeinflusst haben wird. Denn nur für die wenigsten der (1939) eingegliederten Läger- und Weidepflanzen dürfte jener Lägerstandort für eine stärkere Entfaltung wirklich nicht genügt haben. Ganz im Gegenteil steht nach wie vor ausser Frage, dass der um 1939 (ebenso wie heute) noch nährstoffreiche Lägerboden in De 1 sehr vielen an- oder abwesenden Arten eine beträchtliche Flächenentfaltung erlaubt hätte, –falls ihnen genügend freie Siedlungsfläche zur Verfügung gestanden hätte! Nach den Erfahrungen über die ökologischen Ansprüche und das sukzessionelle Verhalten der fraglichen Arten **lassen** sich z. B. die tiefen Flächenwerte von 1939, mindestens der Fraktionsarten B (*Phleum alpinum*) oder C (*Agrostis tenuis*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acer*, *Alchemilla vulgaris*, *Carum carvi*), unmöglich aus einer edaphischen Standortungunst erklären. Allen diesen (und noch andern) Arten hätte jener **Lägerboden** in De 1, damals wie heute, vorzüglich zugesagt. Ihre Bestandesanteile sind offensichtlich durch die *Deschampsia*-Dominanz eingeschränkt worden. Nicht in gleichem Masse mag das für einige Arten der Fraktion A gelten, so für *Chenopodium* b. h. und am wenigsten für die kräftige und konkurrenztüchtige Hochstaude *Aconitum napellus*. Diesen **beiden** ökologisch stärker spezialisierten (strenger nitrophilen) Arten haben die damaligen Substratverhältnisse vermutlich schon nicht mehr zu einer vollen Entfaltung hingereicht. Kaum substratbedingt sind hingegen die geringen Anteile von *Agrostis alba* und *Ranunculus repens* **gewesen**, auch diesen Arten aus Fraktion A fehlte es offensichtlich an Wuchsraum in den engen **Horstzwischenräumen**.

Es ist nicht leicht zu erkennen, welche Wirkungen im einzelnen von der *Deschampsia*-Dominanz ausgingen. Für die meisten betroffenen Arten war schon die rein **mechanisch-räumliche** Bedrängung durch die strunkartig kompakten und zugleich gedrängt stehenden Schmielenhorste entscheidend, die Sperrwirkung des Mantels ihrer starr abstehenden oder herabgeschlagenen toten Blätter **usw.** Mit dazu kamen andere, mit der gestaltlichen Entfaltung des Horstgefüges zusammenhängende Einflüsse auf das **Mikroklima** des Gesamtbestandes. Weniger augenfällig, aber grundsätzlich doch in Betracht **zu** ziehen, wären überdies die vom lebenden Schmielenbestand und seinen physiologischen Funktionen (**Wurzeltätigkeit**, Mykorrhiza usw.) sowie die von den Zersetzungsprodukten des toten Pflanzenmaterials ausgehenden stofflich-chemischen Wirkungen, welche dieser oder jener an sich standortgemässen Pflanze das Keimen, Fussfassen und die Entfaltung erschwert oder verunmöglicht haben konnten. In erster Linie fehlte es im verdichteten Horstbestand aber sicher an Raum.

Nach solchen Überlegungen musste man schon 1939, nach Vorliegen der ersten Einzelaufnahme der *Deschampsietum*-Phase De 1, zur Auffassung kommen, dass deren hochgespannte Mengenproportion (Prä/Parvivalenz-Konstellation) in höchstem Masse die Auswirkung der aktiven ökologischen *Deschampsia*-Dominanz war. Die flächenmässig wie im Vertikalprofil völlig strukturbeherrschende *Deschampsia* war unter den ungestörten Reservatsbedingungen und mit der maximalen Verdichtung offensichtlich zu einem wichtigen sukzessionellen Stabilisator und Regulator der örtlichen Pflanzenverbindung geworden (ebenso sicher für die hier nicht untersuchte Kleintierwelt im Blättermulm und im Regenwurm-Humus). Die Rolle der *Deschampsia*-Dominanz musste in der Sukzessionsbeobachtung fortan mit besonderer Aufmerksamkeit verfolgt werden.

Da nun *Deschampsia* als euryözische Art weder auf Schwankungen im Feuchtigkeitsregime noch auf solche des Düngergehaltes besonders empfindlich ist, durfte damals mit etwelcher Wahrscheinlichkeit damit gerechnet werden, dass die Horstschmiele ihre Dominanzstellung über Jahrzehnte hin behaupten würde. Ebenso war rückblickend anzunehmen, dass die strukturelle Verfestigung schon viele Jahre vor 1939 erreicht worden war, und mit ihr die Monotonie des Quasi-Reinbestandes.

Bei Vorliegen einer einzigen Etappenbeobachtung bleiben jedoch Stabilitäts- und Gleichgewichtsbeurteilungen ganz allgemein unsicher. Erst Dauerkontrollen liefern hierfür die konkreten Unterlagen. Denn falls in einem Vegetationsausschnitt wirklich eine Dominanzlage erreicht war, so würde diese zu verschiedenen Zeitpunkten, und auch verschiedenenorts, analoge Effekte zeitigen. Vor allem konnten im Dauerflächenexperiment allfällige leichtere oder stärkere Störungen dieses Dominanzgerüsts und allfällig darauf folgende Bestandesreaktionen sehr aufschlussreich werden. So fragte es sich, ob schon Lockerungen der herrschenden Struktur genügten, um bei räumlich beengten Arten Expansionen auszulösen, und ob bei völliger Ungestörtheit über viele Jahre hin auch die Inventar- und Mengenverhältnisse sukzessionell gleichbleiben würden, was die stabilisierende Rolle der *Deschampsia*-Dominanz erst richtig bestätigen könnte.

## I<sup>2</sup>, *Deschampsietum*-Phase De 1, Zustand 1945

Die Kontrolle nach sechs Jahren fand die Lägervegetation in De 1 und Umgebung in unveränderter Form und Frische vor. Äussere Spuren dies- oder vorjähriger Wildeinflüsse waren nicht zu erkennen, obwohl bei dem inzwischen stark angewachsenen (Hirsch-)Wildbestand gelegentliche Wechsel durch die Fläche unvermeidlich vorgekommen sein mussten. Der Horstschluss war vollständig geblieben, die Flächenphysiognomie stimmte noch ganz mit Abb. 3 (1939) überein! Die genauere Flächenuntersuchung bestätigte in höchstem Masse das stabile Fortdauern der wesentlichen strukturellen Verhältnisse. Die Abweichungen vom früheren Zustand waren so gering, dass man damals (ohne Kenntnis des Art- und Gruppenverhaltens aus längeren Beobachtungsreihen) geneigt gewesen wäre, sie kurzerhand & «normale» Schwankungen der Einzeljahre hinzunehmen. Vgl. u.

A) *Deschampsia* stand auf derselben Höhe ihrer Entfaltung und Vitalität wie 1939. Die für spätere Vergleiche wünschbare Auszählung der Horste ergab 45 Horste für die 9-m<sup>2</sup>-Fläche. (Dieselbe Zahl darf bei dem langsamen Horstwachstum auch für 1939 angenommen werden.)

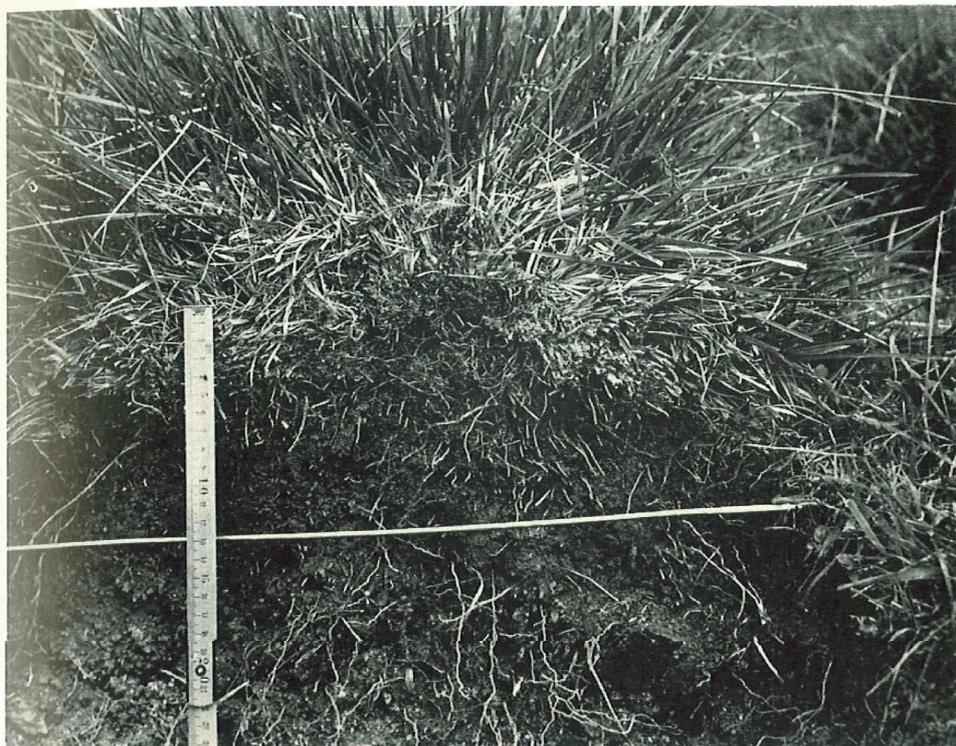


Abb. 1. Vertikalschnitt durch einen unbeweideten Horst von *Deschampsia caespitosa*, bei Dauerfläche De 1, phot. 6. August 1954.

Der liegende Metallstab markiert die allgemeine Bodenoberfläche der Lagerflur. Der Horstkern, ausser aus lebenden Wurzeln, hauptsächlich aus einer braunen faserigen Watte von toten Wurzeln und Blattscheiden bestehend, reicht zentral bis gegen diese Markierung hinunter (Stelle der einstigen Horst-Initiale) und verbreitert sich nach oben (Höhe etwa 13 cm). Im umgebenden Horstmantel humose Mineralerde bis etwa 10 cm, ein Aufstau, der sich in Zusammenhang mit dem Horstwachstum und den Trittwirkungen (Vieh, Wild) in den Sohlenpartien zwischen den Horsten ergab. Von früherer Bodendurchknetung im einstigen Viehläger zeugt auch das Holzkohle-Stück (*Larix*) im Untergrund. Der gekrümelte Humusboden beherbergt Regenwürmer.

Für den Einzelhorst ergibt sich daraus ein durchschnittlicher Flächenanteil von 20 dm<sup>2</sup>, eine Flächenprojektion, die im Bereich der Horstbasen (Horsthals) natürlich geringer, im Niveau der ausladenden und ineinandergreifenden Blätter und Halme bedeutend grösser war.

*Aconitum* hatte seinen Anteil verringert. Am Rückgang und am geringen Blütenansatz mochte die Sommertrockenheit 1945 schuld sein, ebenso an der Vitalitätsverringern bei *Chenopodium b.-henricus* und *Ranunculus repens*.

*Agrostis alba*, 1945 neu in der Liste, besass wenige Halme (Abd. †, Vit. 3) in einer der wohl bodenfeuchtesten Partien (links oben). Die Art war vermutlich aus nächster Nachbarschaft immigriert, wo sie in einer Strukturabweichung (alter Horst neben Stein) schon 1939 in einer stärkeren Gruppe siedelte. Gesamthaft hatte die Lager-

fraktion (A) ihren hohen Stand und Anteil auch 1945 bewahrt, floristisch (*Agrostis alba*) sogar erweitert.

B) Unbedeutend waren die Änderungen auch im Phleeturm-Sektor. Der Rückgang von Phleurn von 1 auf  $< 1 D\%$  mochte teils auf Verdrängung durch *Deschampsia*, teils auf Wildäsung beruhen. *Poa pratensis* (Abd. 1) dürfte im Zusammenhang mit leichten **Wildstörungen** Eingang gefunden haben.

C) Als Graminee der Mischweide-Fraktion wurde 1945 neu in De 1 *Festuca rubra* in spärlichen Exemplaren (Abd. 1, Vit. 3) festgestellt, an einer Stelle (Ecke rechts unten) mit leicht gestörter Horststruktur. *Agrostis tenuis* wuchs 1945 nur noch ausserhalb der Probefläche, dort ziemlich reichlich in einer Lücke zwischen den Horsten.

Bei den schwach **beigemischten** Gramineen (*Agrostis alba*, *Agrostis tenuis*, *Poa pratensis*) scheinen **feldinterne Kleindislokationen** häufig vorzukommen. Zugleich bestätigte die Kontrolle 1945 die Bevorzugung der **Horstzwischenräume**, wogegen sich die kompakten Scheitelpartien der *Deschampsia*-Horste, selbst für die ausläuferbildenden Gräser, weiterhin **als** ausgesprochen **schwerbesiedelbar** oder unzugänglich erwiesen.

**Ähnliches** gilt auch für die wenigen Weide-Dikotylen, die sich, wie schon 1939 bemerkt, auch 1945 (mit nun 5 Arten und pauschal knapp  $4 D\%$ ) hauptsächlich auf die Sohle der Horstzwischenräume beschränkten. An solchen Stellen hatte auch *Alchemilla vulgaris* ihren Flächenanteil etwas **vergrössert**, ebendort war *Veronica serpyllifolia* ( $1 D\%$ , Abd. 1) neu aufgegangen. In diesen  $\pm$  feucht-schattigen Nischen zeigten alle Weide-Dikotylen gutes Gedeihen (Vit. 3). Auf den Horstkuppen wurden, ausser *Achillea* (schon 1939), nun 1945 vereinzelt *Ranunculus acer* sowie die Fettmatten-Gräser *Phleum alpinum* und *Poa pratensis* bemerkt.

#### Stabilitätsbeurteilung der *Deschampsietum*-Phase De 1 in der Bilanz 1939/1945

Mit Hinzukommen der Kontrolle 1945 (vgl. Tab. I) wurde in De 1 die syndynamische **Bilanzierung** eines vollen Intervalls der *Deschampsia*-Vorherrschaft möglich.

Allgemeine **Flächendynamik**. Der sehr niedrige Flächenindex ( $v 1,1$ ) weist auf eine äusserst geringe **Gesamtveränderung\***. Es sei vorweggenommen, dass dieser Indexwert nicht nur der tiefste dieser **Dauerfläche** blieb, sondern zu den niedrigsten unserer ganzen Serie **gehört: Zahlenmässiger** Ausdruck hochgradiger Sukzessionsruhe. Schon diese Feststellung zeigt, dass der Quasi-Reinbestand von *Deschampsia* in der **Ungestörtheit** jener **Reservatsjahre** fähig war, seine Struktur unverändert **zu** erhalten. Dadurch unterscheidet er sich grundsätzlich von künstlichen Reinbeständen (z. B. einartigen Kulturen), die ohne Pflege bekanntlich recht kurzlebig sind und, der **Natur** überlassen, in wenigen Jahren **«verwildern»**. Das extreme **Anteilverhältnis (Prä/Parvivallenz)** hatte sich in De 1 von 1939 bis 1945 zu behaupten vermocht, während sechs **Erneuerungsperioden** der **grossen Blattschöpfe** von *Deschampsia*, während ebenso vielen **Jahreszyklen** der beigemischten Arten, alles bei **witterungsmässig** keineswegs genau gleichen Jahresabläufen.

Fraktionsdynamik (vgl. methodische Einleitung, p. 19). Die um sechs Jahre auseinanderliegenden **Etappenspektren** der *Deschampsietum*-Dominanzphase De 1 unter-

\* Index  $v$  = Summe der spezifischen **Anteilverschiebungen**, im **Jahresdurchschnitt**. Vgl. p. 18.

scheiden sich auch **fraktionell** fast gar nicht, d. h. sie bestätigen kurz und klar das **Weiterbestehen** der extremen **Überlegenheit** der Läger-Fraktion (bzw. von *Deschampsia*).

	1939	1945	1939	1945	
<i>Deschampsietum</i> -Fraktion	99,5	96 D%	A	A	(blieb prävalent)
<i>Phleietum</i> -Fraktion	1	→ +	(b)	→ (b)	
Festucetum-Fraktion	2	3,5	(c)	c	

Unter Einbezug der später anschliessenden **Kontrollreihe** und der Erfahrungen über das Art- und Fraktionsverhalten gelingt es (rückblickend), selbst die ganz leichten Verschiebungen innerhalb dieser Phase zu interpretieren. Denn nach ihrem Charakter lassen sich die **minimem** Rückgänge bei A und B, sowie die geringe Zunahme der Fraktion C, zwanglos als ganz schwache **Anlaufbewegungen** zu den später markanter zutage tretenden **Änderungsprozessen** verstehen.

Von jenen besser greifbaren Vorgängen aus lassen sich auch die Ursachen dieser **alten** Anzeichen beleuchten.

**Wildeinflüsse** (Beweidung, Tritt und Düngung) waren stellenweise in der **weitem Flächenumgebung** schon seit Kontrolle 1939 kräftig wirksam geworden, und solche waren es, welche später auch die Dauerfläche De 1 auffällig veränderten. Trotz des Fehlens frischer **Beweidungsspuren** am Kontrolltermin 1945 müssen jene feineren Verschiebungen 1939/1945 im Rückblick bereits als Reaktion auf zeitweise (vielleicht vor-sommerliche) **Wildeinflüsse** aufgefasst werden. Die damals nur schwach angedeuteten Fraktionsbewegungen verraten in der Form ihres Zusammenspiels eine unverkennbare Ähnlichkeit zu allen andern Fällen beweidungsbedingter Strukturänderung (**Alt-rasen-Beweidung**).

Natürlich waren diese Wildstörungen in De 1 vor 1945 sukzessionell **unerheblich** geblieben. Sie hatten die Lägerflurstruktur und die *Deschampsia*-Dominanz nicht eigentlich erschüttert. Vor allem besteht auch heute kein Zweifel, dass mit **Verschwinden** der Beweidungseinflüsse jene kleinen Abweichungen der Struktur wieder voll regenerierbar gewesen wären.

Das **Bilanzresultat** 1939/1945 dieses Lägerflur-Ausschnittes weist auf einen zur Hauptsache autogenen **Stationärzustand**, stabilisiert durch die beharrliche *Deschampsia*-Dominanz. Bei gleichbleibenden Lokalbedingungen, d. h. solange sich der Standort für die (euryözische) *Deschampsia* nicht sehr tiefgreifend verschlechterte, oder bis eine andere noch **konkurrenzkräftigere** Form eindringen und *Deschampsia* verdrängen **würde** (z. B. Baumarten), hatte diese Dominanz wohl grösste Aussicht auf Weiterbestand.

Bemerkenswert ist ferner, dass die fast unmerkliche Lockerung der *Deschampsia*-Dominanz 1939–1945 im Zusammenhang mit den Wildbesuchen doch schon **inventarische Bewegungen** mit sich gebracht hat. Der bilanzierte Artenzuwachs ( $i+ : i- = +4 : -1$ ) weist zugleich auf das Bestehen eines örtlichen Immigrationsdruckes hin. Andererseits lässt die relativ geringe Zahl der Eintritte erkennen, dass die noch sehr kompakte Bestandesstruktur 1939–1945 der Immigration einen starken Widerstand geboten haben muss. Darüber kann man sich im heutigen Rückblick eine ziemlich genaue Vorstellung machen, wenn man berücksichtigt, wie der Fläche 1945 noch viele Arten fehlten, die entweder schon damals auf gleichem Lägerboden nebenan wuchsen, oder wenige Jahre später auch in der Fläche selbst zu Dauerbesiedlern **wurden** und so oder so ihre Standortsgemässheit unter Beweis stellten. Allermindest mit einem Dutzend **von**

Gebietsarten ist zu rechnen, die in der dichten Horstflur der *Deschampsietum*-Phase von De 1, 1939–1945, in erster Linie aus strukturellen Gründen keinen Eingang fanden. Vgl. Tab. 1.

Tabelle 1  
Gegensätze der Lägerflur-Phasen in De 1, vor und während der Wildbeweidung

	Phase I <i>Deschampsia</i> - Dominanz		Phase II mit Wildbeweidung	
	1939	1945	1950–1965	
			D% Mittel aus 4 (3) Ktr.	P (P) Perdurant über 4 (3) Ktr.
<b>1. Fester Artenbestand beider Phasen</b>				
A) <i>Deschampsia caespitosa</i>	98	95	39,3	P
<i>Aconitum napellus</i>	1,5	1	1	P
<i>Chenopodium b. henricus</i>	+	+	(+)	(P)
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+	P
B) <i>Phleum alpinum</i>	1	+	1,5	P
C) <i>Alchemilla vulgaris</i>	1	1,5	6	P
<i>Achillea millefolium</i>	1	1	9,5	P
<i>Carum carvi</i>	+	+	0,9	P
<b>2. Unbeständige Arten der Dominanzphase</b>				
A) <i>Agrostis alba</i>	—	+	+	P
B) <i>Poa pratensis</i>	—	+	2,3	P
C) <i>Festuca rubra</i>	—	+	21,5	P
<i>Agrostis tenuis</i>	+	—	(+)	
<i>Veronica serpyllifolia</i>	—	1	2,6	P
<b>3. Der Dominanzphasefehlende Arten</b>				
C) <i>Trifolium repens</i>	—	—	5,3	P
<i>Sagina saginoides</i>	—	—	1,6	P
<i>Cerastium caespitosum</i>	—	—	0,5	P
<i>Galium pumilum</i>	—	—	0,8	(P)
<i>Taraxacum officinalis</i>	—	—	+	(P)
<i>Cirsium acaule</i>	—	—	+	(P)
<i>Anthyllis alpestris</i>	—	—	+	(P)
<i>Leontodon autumnalis</i>	—	—	+	
<i>Trifolium badium</i>	—	—	+	
<i>Trifolium pratense</i>	—	—	+	
<i>Gentiana engadinensis</i>	—	—	+	

impsturn-Phase  
n Eingang fanden.

II, Festuceto-Deschampsietum-Phase, beweidete Lägerflur De 1

II<sup>1</sup>, Achillea-Fazies, Zustand 1950 Abb. 2 und 4

lbeweidung

Phase II  
mit Wildbeweidung

1950-1965

D% P (P)  
Mittel Perdurant  
aus 4 über 4  
(3) Ktr. (3) Ktr.

39,3	P
1	P
(+)	(P)
+	P
1,5	P
6	P
9,5	P
0,9	P
+	P
2,3	P
21,5	P
(+)	P
2,6	P
5,3	P
1,6	P
0,5	P
0,8	(P)
+	
+	

Laut Sukzessionstabelle hat sich der Lägerflurbestand De 1 im Intervall 1945/1950 tiefgreifend gewandelt (Phasenwechsel zum Festuceto-Deschampsietum). Die Vegetation bot 1950 physiognomisch in und ausserhalb der Probestfläche ein überraschend verändertes Bild (Abb. 4). An Stelle des hohen, üppigen Schmielenbestandes breitete sich ein kurzrasiger Weideteppich aus. Die kleinhöckrige Oberfläche war geformt von der herdenartig gedrängten Schar der meist kahlbeweideten und abgeflachten Horstbasen, zwischen denen nur noch wenige Kümmertriebe von *Aconitum* hervorragten. In der ganzen Lägerzone waren nur wenige Einzelhorste von *Deschampsia* intakt geblieben (so oben rechts in der Probestfläche, wo der Horstbestand in Nachbarschaft eines fuss-hohen Steinblockes etwelchen Schutz vor Äsung und Tritt genoss).

Wie periphere Lägerbezirke und andere Teile der Alp schon 10 und mehr Jahre zuvor, war nun auch diese zentrale und üppigste Lägerpartie Ende der vierziger Jahre zur Dauerweide geworden.

Die Voraussetzungen für die sukzessionelle Beurteilung lagen insofern günstig, als die Veränderung in unverkennbarer Weise durch äussere (zoogene) Einflüsse ausgelöst worden war, so dass der zu diskutierende Wandlungsschritt einem Experiment mit ± bestimmter Faktorenänderung entsprach. Nicht die geringsten Anhaltspunkte wiesen darauf hin, dass die plötzliche Wandlung das Ergebnis eines spontanen (autogenen) Bestandeszerfalls war, oder auf eine Zerstörungswirkung abbauender Arten des Bestandes zurückging. Als neuer Faktor war in die örtlichen Sukzessionsumstände die scharfe Hirschbeweidung getreten.



Abb. 2. De 1, 7. August 1950: Ausschnitt aus der unter scharfer Wildbeweidung umgeformten Horstflur. Horstreste südseits (rechts) mit Austrocknungsschäden.

Einzelheiten der Veränderung:

A) Von den fünf Arten der Lägerfraktion ist einzig die dominante *Deschampsia* zurückgefallen, diese aber auf die Hälfte ihres Vorwertes. Der Rückgang beruhte teils auf radikaler **Abweidung** der Blätter und Halme bis auf die Horstbasen, teils auf einem Absterben einzelner Horstpartien oder ganzer Horste durch (vermutlich fröhsommerliche) **Beweidung** und nachherige Austrocknung.

Horstzahlen: Von den 45 Horsten der Schonungsphase (Kontrolle 1945) waren um 1950 noch etwa 36 Horstbasen erkennbar, darunter 8 abgestorbene. Die Zerstörung musste schon vor Jahren eingesetzt haben. Alle Horstreste waren stark mit andern Arten durchsetzt.

Aconitum, *Chenopodium b.-henricus*, *Ranunculus repens*, *Agrostis alba* hatten ihre geringen Flächenanteile zu behaupten vermocht. Sie hatten **Beweidung** und Tritt dank ihrer **Erneuerungskraft** relativ gut überstanden. Jedoch schien die strukturelle **Rasengestaltung** beim Zerfall der *Deschampsia*-Dominanz diesen Arten der Fraktion A keine Ausweitungsmöglichkeiten gebracht zu haben.

B) Unter den Arten der **Phleum-Fraktion** hatte *Poa pratensis* an Fläche gewonnen, dank ihrer unterirdischen Ausläufer hatte sie sich trotz der Rasenstrapazierung zu vermehren vermocht. *Phleum* hingegen schien durch die scharfe Beweidung in seiner Vermehrung behindert.

C) Das imposanteste aktive Ereignis war die Entfaltung der Festucetum-Fraktion. Sechs Dikotylen hatten mit Herausbildung dieser **Achillea-Fazies** (trotz aller **Beweidungseinflüsse**) beträchtlich an Ausdehnung gewonnen. Es waren vorwiegend Rhizom- und Ausläuferpflanzen, wie das neu immigrierte *Trifolium repens* oder *Achillea*,

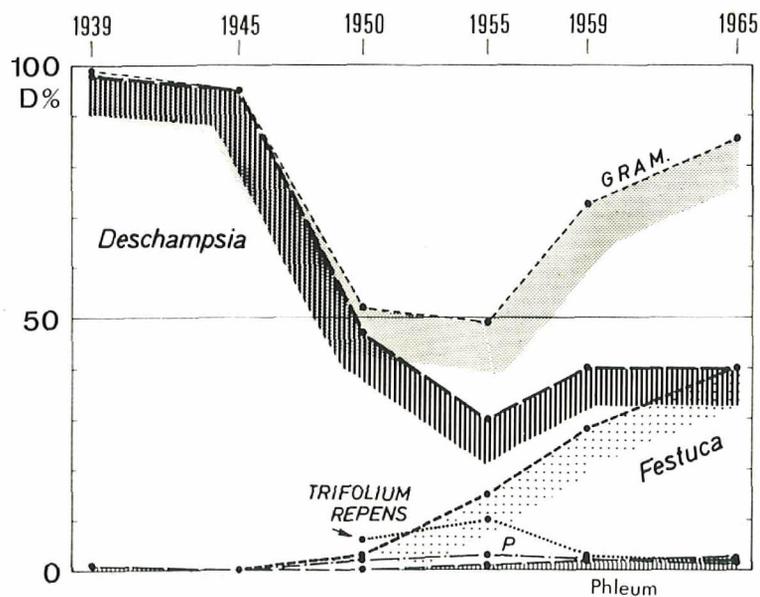


Fig. 2  
Spezielle Verhaltensvergleiche (D%) strukturell wichtiger Arten der Lägerfurflache De 1, 1939 bis 1965. P = *Poa pratensis*.

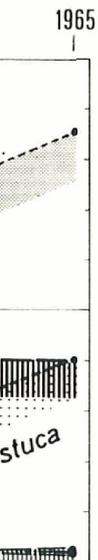
ante *Deschampsia*  
gang beruhte teils  
ien, teils auf einem  
tlich fröhsommer-

1945) waren um 1950  
örung musste schon  
n durchsetzt.

s alba hatten ihre  
ng und Tritt dank  
strukturelle Rasen-  
i der Fraktion A

Fläche gewonnen,  
ipazierung zu ver-  
ung in seiner Ver-

stucetum-Fraktion.  
s (trotz aller Be-  
i vorwiegend Rhi-  
ens oder *Achillea*,



urfläche De 1, 1939

■ *Ranunculus acer*, *Alchemilla vulgaris*, *Veronica serpyllifolia*, ferner eine kleinwüchsige Annuelle (*Euphrasia drosocalyx*), zwei Rosettenpflanzen (*Leontodon hispidus*, *Anthyllis alpestris*), ein muscoider Hemikryptophyt (*Sagina saginoides*).

Strukturell das Auffälligste am neuen Zustand war die enorme Vertikalreduktion des Rasenprofils von rund 80 cm auf etwa 1–2 cm an extremen Stellen (Tiefbeweidung), beruhend auf Schaft- und Stengelverkürzungen der beweideten und regenerierten Pflanzen. Carum z. B. hatte seine wenigen Kümmerdolden dicht an der Oberfläche des Kurzrasenteppichs entwickelt.

Die herbosen Arten dieser Weidefraktion, zusammen mit den auf Bodenniveau hinunter beweideten, büstenförmigen *Deschampsia*-Resten waren es, welche den niedrigen Kurzweide-Teppich formten und ein wichtiges Strukturelement darstellten (47% Pauschaldeckung). Diese in unserem Zusammenhang wiederholt zu nennenden Weide-Dikotylen der *Festucetum*-Fraktion («Weideunkräuter») prägten das feinblättrige Muster dieser Achillea-Fazies De 1, 1950. Ausser der tief beweideten *Deschampsia* (47 D%) besaßen die Gräser damals äusserst bescheidene Anteile, so die kurz- und basalblättrigen Arten *Festuca* und *Poa pratensis* (mit 3 bzw. 2 D%).

In keiner spätern Etappe der Beweidungsphase wurde in De 1 ein ebenso hoher Herbidienanteil erreicht, dessen Pauschalwert (48 D%) 1950 dem der Graminiden (52 D%) nahezu die Waage hielt.



Fig. 3

Allgemeine Flächendynamik (Index v, Veränderungstempo) in der Lägerflur-Sukzession De 1, 1939–1965.

Nach stabiler *Deschampsia*-Dominanz 1939–1945 (Index v 1,1) erfuhr De 1, 1945–1950, in Zusammenhang mit radikaler Hirschbeweidung eine umbruchgleiche Veränderung (Index v 19,3). Unter Fortgang der Wildbeweidung konsolidierte sich 1950–1965 die Weidestruktur, wobei sich die Flächendynamik allmählich beruhigte (Index v 10,6 . 10,4 . 5,3).

## Syndynamik im Übergangintervall 1945/1950

Allgemeine Flächendynamik. Erst in der numerischen Auswertung kommt die Wucht des Umwandlungsprozesses voll zum Ausdruck. Nach unserem Flächenvergleich wurde hier mit Index  $v$  19,3 ein Rekordwert erreicht. Fig. 3. Die positiven und negativen Einzelschritte hielten sich im Fünfjahreffekt 1945/1950 die Waage, d.h. die Ausfälle waren durch Erneuerungsprozesse wettgemacht (Total der Verlustbeträge 48 D%, der Gewinne 48,5 D%).

Das entspricht einem sehr starken Wandel, denn diese Zahlen bedeuten, dass von 1945 bis 1950 auf der halben Dauerfläche die Artenbedeckung wechselte. Auf das Jahresmittel reduziert ergibt das den oben genannten Index der summarischen Flächendynamik von 19,3 ( $v^-$  9,6,  $v^+$  9,7), was einer jährlichen Umbesetzung eines Flächenzehntels gleichkommt. Das ist mindestens in den perennierenden Rasenbeständen unserer Vergleichsserie ein überaus rasches Wandlungstempo. In Fortsetzung dieses Änderungsstils konnte der Bestand theoretisch schon nach weiteren 5 Jahren vollständig verwandelt sein.

An dieser Erschütterung des Mengenverhältnisses ist weiter beachtenswert, dass sie unvermittelt auf eine Phase höchster Sukzessionsruhe bzw. auf ein Intervall minimaler Flächendynamik gefolgt ist. Fig. 3. Dieses plötzliche Aufschnellen zeugt sowohl von der Schärfe des Eingriffs, wie von einer enormen Reaktionsfähigkeit der sich erneuernden Vegetation.

Fraktionssschritte 1945/1950. Das eigentliche Sukzessionsgeschehen im schroffen Phasenwechsel lässt sich erst aus dem Zusammenspiel der Fraktions- (und Art-) Bewegungen erkennen.

Die Arten zeigten bei der Umwandlung der *Deschampsietum*-Phase in die Kurzweide (*Achillea*-Fazies 1950) teils Rückgänge, teils Expansionen. Die einen mochten durch die Beweidungseingriffe direkt beschädigt, andere auf irgendeiner Weise zu vermehrter Entwicklungstätigkeit angeregt worden sein. Zweifellos sind mit der Zerstörung der *Deschampsia*-Dominanz auch strukturell ganz neue Siedlungsbedingungen entstanden, wobei mindestens für einzelne bisher räumlich beengte Arten freiere Entfaltungsmöglichkeiten entstanden waren.

Bemerkenswert ist das phasenweise einheitliche Reagieren der Artengruppen, wie es in den Fraktionsbewegungen zum Ausdruck kommt und aus dem allgemeinen Sukzessionsdiagramm (Etappenspektren), bzw. noch eindrücklicher aus jenem der Fraktionsdynamik, hervorgeht. Fig. 1 und 4.

In beiden Darstellungsformen fallen die jähen und in ihrer Richtung verschiedenen Fraktionsbewegungen A und C auf, d.h. der scharfe Rückschlag der Lägerfraktion (A) und die mächtige Expansion der Weidefraktion (C). Die *Phleetum*-Fraktion B dagegen erfuhr zu gleicher Zeit nur eine geringe Belegung.

Stabilitätsbeurteilung De 1, 1950 (*Achillea*-Fazies der Beweidungsphase). Die *Deschampsia*-Dominanz war 1950 gebrochen. Eine veränderte Vegetation mit neuer Struktur lag vor. War nun schon ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht, oder war die Entwicklung durch die Beweidung erst eigentlich in Fluss geraten? Diese Fragen waren auf Grund dieser einen Kontrolltabelle des neuen Zustandes nicht leicht zu entscheiden.

Der Mengenwert von *Deschampsia* war auf 47 D% (das Fraktionspauschal A auf 48 D%) gesunken. Die Fraktion C hatte sich, vorwiegend aus herbosen Elementen, bis 1950 so stark entwickelt, dass sie nun an der Prävalenzschwelle (50 D%) stand. In

wenigen Jahren, während und nach der scharfen *Deschampsia*-Beweidung, ist sie invasionsartig in die Lägerflur eingebrochen und hat das Flächenmuster wesentlich umgestaltet. Noch hatte sich kein neuer Dominanzzustand herausgebildet, höchstens ein unentschiedenes **A/C-Balanceverhältnis**.

Fraktionspektrum 1950:	A	48 D%
	(b)	2 D%
	C	50 D%

Ein künftiges Weiterlaufen der bisherigen **Fraktionsbewegungen** würde theoretisch zu einem **Obenaufschwingen** der Fraktion C führen, gleiche Sukzessionsumstände (**Dauerbeweidung** usw.) vorausgesetzt.

Auch das Fraktionsinventar C war 1945–1950 von 6 auf 12 Arten gestiegen, wogegen die übrigen Fraktionen (A und B) ihren früheren Artenbestand bewahrten.

Da die neu immigrierten Arten vor allem beweidungsresistente, jedoch hinsichtlich der **Bodenansprüche** wenig spezialisierte **Festucetum-Elemente** waren, lässt sich ihr Fussfassen nicht als Zeichen einer edaphischen Wandlung (Vermagerungstendenz) interpretieren, sondern höchstens als Folge des vergrößerten Aufnahmevermögens der neuen Phasenstruktur. Wie für deren Entstehung blieb auch für deren Weiterbestand offenbar der Faktor Beweidung entscheidend. Das hiess aber, dass im Fall künftiger grösserer Ungestörtheit (Beweidungspause) der Rückweg zur spontanen Wiederherstellung der Descliamusia-Vorherrschaft immer noch offen war. Die ehemals **vorherrschende** *Deschampsia* lag (mit 47 D%) nur knapp unter der kritischen **Prävalenzschwelle**, und da klare Vermagerungszeichen nicht vorhanden waren und die **Wildbeweidung** eine gewisse Düngung mit sich brachte, würde *Deschampsia* ihre Position vermutlich zurückgewinnen.

Ungewiss blieben also vor allem die künftigen wirksamen äusseren **Sukzessionsumstände**. Der Faktor «**Beweidung**» konnte gleich bleiben oder noch zunehmen, und so oder so würde er von entscheidendem Einfluss auf den realen Sukzessionsablauf sein.

## II<sup>2</sup>, *Trifolium repens*-Fazies, beweidete Lägerflur-Phase, Zustand 1955 Abb. 5

Rasenstruktur. *Deschampsia* war weiter zurückgegangen (47 → 30 D%). Mit Ausnahme weniger Gruppen in der oberen Quadrathälfte waren die einst hochragenden Horstscheitel unter der fortdauernden Beweidung, **Trittwirkung** usw. im übrigen Rasenteppich aufgegangen, sozusagen **darin** versunken.

Der Rasen hatte sich in den verflossenen 5 Jahren noch **ausgeprägter** zur **Kurzweidestruktur** gewandelt, auch war er stellenweise etwas blössig geworden (Gesamtdeckung 92 D%). Trotz des abermaligen Schmielen-Rückganges war er graminos geblieben, durch die **Anreicherung** von *Festuca rubra* (15 D%) aber auffällig feingrasig geworden (Feldnotiz). Der Dikotylen-Anteil hatte sich leicht verringert (auf pauschal 43 D%). Neben *Achillea* und *Ranunculus acer* (10 D%) stand jetzt der Weissklee *Trifolium repens* (10 D%) auf seinem Höhepunkt der Kontrollperiode. Die Kriechtriebe und Rhizome der Dikotylen durchsetzten ziemlich ausgeglichen den dichten **Rotschwingelteppich**.

Beweidungszustand: In den Kontrollen 1955 (28. Juli und 3. August) zeigten 75% der Probestfläche **Tiefäsung** (**gamma-Äsung**), nur die restlichen 25% trugen **noch** ± intakte *Deschampsia*-Horste und lialmigen **Hochrasen**, Blätter und **Rispen** jedoch z. T. mit **alpha-(Spitzen)-Äsung**\*. Beweidung: Hirsch (frische Losung), bisweilen Murmeltiere (gelegentliche Beobachtung). Beweidet waren vor **allem** die **tiefern** Bezirke der schwach geneigten Fläche. (Vordergrund Abb. 5.)

\* Über die **Formen** der Rasenbeweidung  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  usw. vgl. p. 101 (PF, Anmerkung zu Fig. 11).

Syndynamik bei Herausbildung der *Trifolium repens*-Fazies (1950/1955)

Nach seiner physiognomischen Ausgeglichenheit zu **schliessen**, schien der **Kurzweiderasen** jetzt eine gewisse **Ausgewogenheit** erlangt zu haben. War damit ein **neues** und dauerhaftes Gleichgewichtsstadium erreicht?

Die allgemeine Flächendynamik im jüngsten Intervall hatte sich zwar gegenüber dem Katastrophen-Intervall (1945/1950) nur wenig verringert, sie war immer noch beträchtlich (Index  $v + 10,6$ ).

Falls dies einem Dauerzustand entsprach, dann nur in der Weise, dass bei  $\pm$  ausgeglichener Flächenmuster weiterhin eine bedeutende strukturelle Unruhe erhalten blieb. **Wenn** man berücksichtigt, dass sich der Rasen ununterbrochen unter starkem **Wildeinfluss** (**Beweidung**, Tritt-, Schürfeffekte, Dünger) und zugleich in dauernder Regeneration befand, erscheint der **Indexwert  $v$**  keineswegs als hoch: Ausdruck der zoogenen Einflüsse, die hier zum Dauerfaktor geworden waren.

Auch nach dem Fraktionsspektrum 1955 schien sich eine deutliche Dominanzlage herausgebildet zu haben, da nun Fraktion C absolut überwog. Das neue Spektrum fügte sich an eine Entwicklung, die damals seit zehn Jahren unverändert in demselben Kurs verlief, so dass hier eine klare Bewegung zu Tage tritt.

1945		1950		1955		1945		1950		1955
96		48		30		A		A		A
+	→	2	→	4		(b)	→	(b)	→	b
3,5		50		58		c		C		C

In Verbindung mit der relativ ausgeglichenen Flächenstruktur der nun vorliegenden *Trifolium*-Kurzweide liess sich der jüngste **Entwicklungsschritt** tatsächlich als ein Einlenken in einen nachhaltigen Dauerzustand mit Dominanz der Fraktion C auffassen. War dieser Zustand (Dauer-Kurzweide) schon ganz erreicht, oder würde sich der **Festucetum-Anteil** noch verstärken?

Selbstverständlich war eine derartige **Festucetum-Dominanz** mit einem ganz **andern** Massstab zu beurteilen, als die Dominanz des 1939/1945 erfassten **Deschampsia-Quasi-reinbestandes**. Unter so starken **Beweidungseinflüssen** würde höchstens ein zoogen geprägtes und daher  $\pm$  instabiles **Dominanzsystem** entstehen können, in welchem voraussichtlich kaum je nur eine einzige (**z. B.** besonders **weideresistente** und zugleich **expansionskräftige**) **Art** zur **Alleinherrschaft** gelangen konnte.

Bei Fortdauer der weidebedingten Störungen auf die pflanzlichen Ausgleichsprozesse war höchstens mit einer **gruppenweisen** Vorherrschaft besonders **weideresistenter** Arten zu rechnen. Unter den C-Arten war **Festuca rubra** um 1955 **zwar** an die Spitze gerückt (15 D%), in Fortsetzung ihrer bisherigen Zunahme konnte sie künftig noch stärker in den Vordergrund gelangen. Vielleicht würde das **Anteilverhältnis** bei gleichmässig weitergehender **Beweidung** in **ähnlicher** Form fortbestehen. Ungewiss war auch, ob im jetzigen **Kurzweidezustand** schon eine floristische Sättigung erreicht war, oder ob sich die **Artenliste** der Fläche noch **weiter** vermehren werde.

Für den Fall aber, dass die **Wildbeweidung** hier plötzlich ganz oder teilweise aufhören sollte, blieb auch 1955 immer noch Aussicht auf Regenerationen der Fraktionen A und B, die einstweilen noch mit voller **Artenliste** in der Fläche De I standen.

II<sup>3</sup>, Beweidete Lägerflur, graminose Fazies 1959 Abb. 6 (1960)

Flächenstruktur. Gleich der erste Blick über die Kontrollfläche verriet, dass sich diese in der Zwischenzeit abermals beträchtlich gewandelt hatte. A) *Deschampsia* war, nach vieljährigem Rückgang und langem Tiefstand, neuerdings wiedererstartet. Abgesehen vom frischeren Gesamtaspekt des Rasens mit seinen teils wieder kräftig aufgewachsenen und ausladenden Horsten (obere Flächenhälfte), ergab die sorgfältige Kontrolle des Deckungswertes eine eindeutige Anteilvermehrung gegenüber 1955 (30 → 40 D%). Eindrücklich wird die Flächenveränderung auch im Vergleich der photographischen Aufnahme mit jenen der Kontrollen 1950 und 1955 (Abb. 4–6).

Auch der äussere Anlass dieser neuesten Veränderung war offenkundig. Die gutwüchsigen (etwas feuchtern) Sommer der letzten Jahre waren für *Deschampsia* in doppelter Weise förderlich gewesen. Zu den witterungsbedingten Wachstumsimpulsen kam eine gewisse Schonung zufolge verminderter Beweidungsfrequenz. Das Hirschwild fand in jenen Jahren überall reichlich Futter. Damit glichen die Entwicklungsbedingungen in der Lägerflur von De 1 wieder stärker jenen zur Zeit der Weideruhe 1939–1945, so dass es hier im Zeichen verminderter Hirschbeweidung neuerdings zu einer teilweisen «Weideauffassung» gekommen war.

Auch *Aconitum* hatte seine Vitalität wieder verbessert, seinen Flächenanteil auf 1 D% gebracht. *Chenopodium*, *Ranunculus repens* und *Agrostis alba* besaßen nach wie vor minimale Flächenwerte (*Chenopodium* bei Vitalitätsverbesserung).

B) Bei *Poa pratensis* fiel ein kleiner Rückgang auf, bei *Phleum* eine leichte Vermehrung des Anteils.

C) Ausser der *Deschampsia*-Erstarkung beruhte die Veränderung der Flächenphysiognomie zu einem guten Teil auf den Anteilverschiebungen innerhalb der *Festucetum*-Fraktion. Vor allem hervorzuheben ist die erneute Vermehrung des *Festuca*-Anteils (1955/1959 15 → 28 D%), das Expansionsmass von *Festuca* hatte sich gegenüber dem Vorintervall noch gesteigert (Index s + 2,4 → + 3,25). Der wieder stärker von *Deschampsia* beherrschte Lägerflurrasen zeigte zugleich eine starke Verfilzung seines Gefüges durch den Rotschwengel. Die Kurzweidepartien, wie die wiederaufgewachsenen Schmielenhorste, waren hochgradig vom feinen Rasenfilz dieser Art durchsetzt. Die Weide-Dikotylen der Fraktion C (mit flachen Spreiten, Rosetten usw.) hatten dagegen beträchtlich an Fläche verloren (43 → 27 D%).

Stabilitätsbeurteilung 1959. Die allgemeine Flächendynamik war fast genau auf der Höhe des Vorintervalles geblieben (Index v 1950/1955: 10,6; 1955/1959: 10,4), auf einem Wert also, wie er nach den vorläufigen Erfahrungen für Beweidungsphasen bezeichnend ist. Im Indexwert des jüngsten Intervalls ist selbstverständlich der Betrag der plötzlichen *Deschampsia*-Progression mitenthalten. Klammert man diesen aus, so ergibt sich für die restlichen Arten der Fläche der Eindruck einer entschiedenen Mässigung der Anteilverschiebungen (Index v 7,9), was wohl als Zeichen einer allgemeinen Beruhigung und Stabilisierung des Rasengefüges ausgelegt werden darf.

Über die wesentlichen Züge in der Fraktionsdynamik vergleiche man das Diagramm von Fig. 4. Entgegen den gehegten Erwartungen auf Fortgang der scharfen Wildbeweidung mit der Möglichkeit zur Prüfung einer gleichmässig stark wildgeprägten Rasenentwicklung hatte dieser sukzessionsmodifizierende Faktor im verflossenen Intervall erheblich an Bedeutung verloren. Dieses Intervall 1955/1959 lieferte dafür in De 1 ein Phänomen, das die strukturbestimmende Kraft von *Deschampsia* deutlich ins Licht rückte: Nach vieljährigen katastrophalen Rückgängen, die mehr und mehr mit dem völligen Zerfall des Lägerflurgefüges rechnen liessen, war die Fraktion A nun wieder-

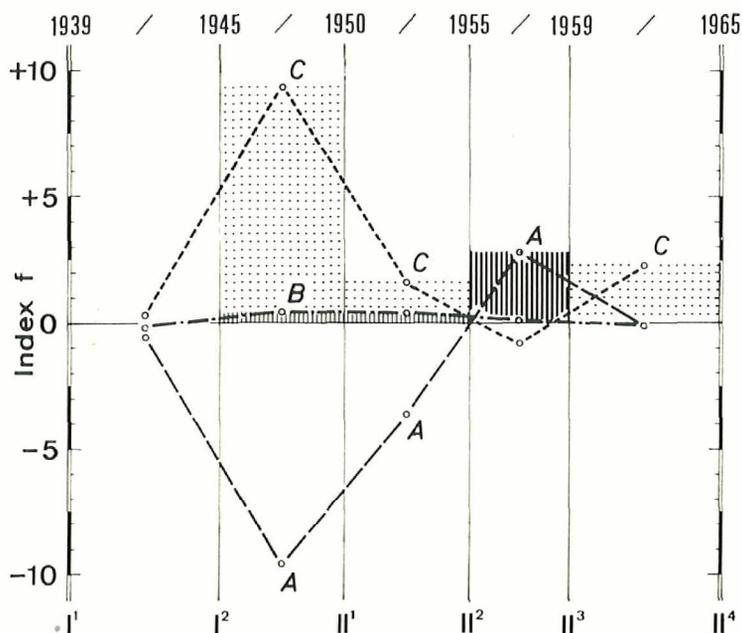


Fig. 4  
Fraktionsdynamisches Diagramm (Index  $f^A, B, C$ ) der Lägerflur-Sukzession De 1, 1939-1965  
(kräftigere Progressionsschübe sind durch entsprechende Rasterung hervorgehoben).

erstarkt, und hatte die ehemals herrschende *Deschampsia* sich an diesem Standort als regenerationsfähig erwiesen. Im Falle hinreichender Beweidungsverminderung schien einer künftigen Wiederherstellung der früheren Dominanzverhältnisse nichts im Wege zu stehen. Auch floristisch war das Fraktionsinventar A immer noch vollständig in der Dauerfläche vorhanden. Der Realablauf lieferte eine Bestätigung der These einer hochgradigen Regenerationsfähigkeit der Lägerflurstruktur. Auch die Fraktion B hatte sich behauptet und stand mindestens so kräftig wie ehemals in der Fläche. Für die Fraktion C hat die Bilanz 1955/1959 hingegen erstmals in dieser Kontrollreihe eine leichte Rückwärtsbewegung nachgewiesen. In der ganzen Artenschar dieser Weidefraktion war einzig noch *Festuca rubra* progressiv geblieben, und zwar in einer Masse, das als spezifische Ausnahme um so mehr Beachtung verdient. Die C-Dikotylen hingegen waren dabei teils stationär geblieben, vorwiegend aber regressiv geworden, und zwar nun auch *Ranunculus acer* und *Achillea millefolium*.

Es ist schwer zu entscheiden, wie weit diese fraktionsinterne Gewichtsverlagerung im Sektor C durch Witterung und Weideschonung und die damit verbundene Strukturverdichtung zustande kam, oder wie weit sie möglicherweise mit gleichzeitigen edaphischen Veränderungen in Zusammenhang stand. Symptome über eine Substratvermagerung lagen in De 1 auch jetzt (1959) nicht vor. Das leichte Nachlassen der Beweidungsintensität hat im ausgesprochenen Maße *Festuca rubra* und *Deschampsia caespitosa* begünstigt. Die gemeinsamen Fortschritte dieser Hauptgräser (Fraktion C und A) bedingten eine kräftige Graminisierung des Rasenbestandes (Gram. 49 → 72,5 D%).

Index  $g = +5,9$ ), als das physiognomisch auffälligste Resultat der **Flächenumwandlung**. In engem Zusammenhang damit verminderte sich der herbose Flächenanteil, so dass der ganze **Entwicklungsschritt** in erster Linie als **schonungsbedingter** Effekt einer spontanen Strukturregeneration aufzufassen ist. In dieser Auffassung war auch künftig im Falle einer Fortdauer stark gemässigter Wildeinflüsse (oder gänzlicher Schonung) vor allem mit weiteren Erstarkungen von *Deschampsia* zu rechnen, wobei sich mit deren zunehmenden Verdichtung die Entfaltungsaussichten für *Festuca* eher verschlechtern würden.

**II<sup>4</sup>, Festuceto-Deschampsietum-Phase, graminose Fazies, mit Beimischung von *Sagina saginoides*, 1965 Abb. 7**

**Flächenstruktur.** Kontrolle 1965 verriet sogleich deutlich, dass der **Lägerflur**-ausschnitt wieder stärker **beweidet** war, und dass die vorgängige **Beweidungsverminderung**, welche die *Deschampsia*-Wiedererstarkung um 1959 mit sich gebracht hatte, ein vorübergehendes Ereignis war. Trotzdem hatte sich die Horststruktur besonders in der oberen Flächenhälfte behauptet, wo *Deschampsia* (Vit. 3) selbst jetzt noch eine ungebrochene Regeuerationsfähigkeit bezeugte. Einer der Horste (fester Scheitel 20 cm hoch) war, abgesehen von einem einblättrigen Trieb von *Ranunculus acer*, unbesiedelt. Die meisten noch erkennbaren Horste zeigten **halbhohe** (beta-) oder **Rispen-(alpha)-Beweidung**. Zahlreiche Horstreste waren aufgelöst und durchwachsen, deshalb nicht mehr individuierbar. *Aconitum* hatte sich, wenn auch kümmerlich (Vit. 1) in der Fläche behauptet (17 sterile Sprosse, viele unter 5 cm, grösster 21 cm hoch).

Grosse Teile der mosaikartig unausgeglichene Fläche waren kurzrasig. Stark beweidet erschienen Phleum und *Poa pratensis*; *Festuca rubra* (Vit. 2-3) hatte ziemlich reichlich Halme entwickelt. Im **Kurzweideteppich** waren einzelne Dikotylen etwas zurückgefallen (*Achillea*, *Ranunculus acer*, *Trifolium repens*); andere (*Veronica serpyllifolia*  $\rightarrow 2$ , *Carum*  $\rightarrow 1$ , besonders die muscoide *Sagina saginoides*  $1 \rightarrow 4,5$ ) hatten sich vermehrt. Das herbose Flächenelement hat 1959/1965 insgesamt schwach zugenommen, besonders in den kurzrasigen Partien. Bemerkenswert ist, dass graminicole C-Arten, wie *Veronica chamaedrys* und *Campanula scheuchzeri*, in De I bis jetzt nicht aufgefunden werden konnten.

Die strukturellen Verhältnisse 1965 deuten gesamthaft auf eine gegenüber 1959 wieder verschärfte zoogene Beeinflussung. Eindeutige Zeichen einer durchgreifenden Vermagerung fehlen selbst jetzt. Möglich, dass die **Mengenrückgänge** von *Ranunculus acer* und *Trifolium repens* sowie das **Verschwinden** von *Chenopodium* b.-h. mit einer gewissen Substratwandlung zusammenhängen; zwingend ist dieser Schluss aber nicht. Sicher hat sich auch die **Bedrängung** im vermehrt von *Festuca* verfilzten Weiderasen nachteilig auf diese Arten ausgewirkt. Mehrere leicht nitrophile Arten der Fraktion C haben ihre Anteile sogar etwas vergrössert.

**Syndynamik 1959/1965**

Die Kurve der allgemeinen Flächendynamik von De I (Fig. 3) war 1959/1965 trotz vermehrter Beweidung erheblich zurückgefallen, das strukturelle Geschehen hat sich insgesamt beruhigt. Der Index  $v$  (5,3) war seit der Bilanz 1939/1945 hier nie mehr so tief. Dieser Befund spräche für eine gewisse Verfestigung der **Beweidungsstruktur**.

1965

C

II<sup>4</sup>

n De I, 1939-1965  
(gehoben).

sem Standort als  
minderung schien  
e nichts im Wege  
vollständig in der  
These einer hoch-  
reaktion B hatte  
Fläche. Für die  
Kontrollreihe eine  
har dieser Weide-  
r in einem Masse,  
Dikotylen hin-  
iv geworden, und

wichtsverlagerung  
undene Struktur-  
zeitigen edaphi-  
eine Substratver-  
lassen der Bewei-  
schampsia caesp-  
raktion C und A)  
n. 49  $\rightarrow$  72,5 D%,

Die Fraktionen A und B sind auf ihren Anteilen (40 D% respektive 4 D%) stationär geblieben. Die *Festucetum*-Fraktion C hat, nach schwachem Rückgang, erneut wieder zugenommen (Fig. 1 und 4). Das geschah in Gestalt einer faziellen Wandlung, hauptsächlich bewirkt durch den unentwegt kräftigen Vormarsch von *Festuca rubra* (spezifischer Index s +2,0). Alle Flächenpartien, verschiedener Gestalt und Beweidungstiefe, zeigten eine vermehrte *Festuca*-Verfilzung.

Im wieder hochgradig (zu 85,5 D%) graminosen Rasen stehen sich jetzt (1965) *Deschampsia* und *Festuca rubra*, die Hauptgräser der Fraktionen A und C, mit je 40 D% gegenüber. Nach dem bisherigen Verhalten ist es nicht ausgeschlossen, dass *Deschampsia* ihre Position auch in Zukunft noch lange behaupten wird. Andererseits besteht für *Festuca rubra*, nach ihrem bisherigen Aufwärtkurs zu schliessen, in Phasen mässiger bis stärkerer *Deschampsia*-Beweidung Aussicht auf eine Positionsverbesserung. Sie würde vermutlich auf Kosten der *Festucetum*-Dikotylen-Anteile geschehen.

Ohne von Anzeichen einer Substratvermagerung begleitet zu sein, hat 1959–1965 diese Dauerfläche De 1 abermals eine interessante Strukturwandlung vollzogen, deren Ausgang in den Einzelheiten noch nicht vorauszusehen ist.

Immerhin wäre es denkbar, dass die graminose *Festucetum*-Wildweide (zwischen restlichen *Deschampsia*-Horsten) im Falle einer künftigen Substratverarmung nach und nach *Nardetum*-Elemente aufnimmt und sich die Entwicklung von De 1 in Richtung *Nardetum* wendet, wie sie z. B. heute in De 2 bereits im Gang ist. In Fläche De 1 mit ihrer etwas mässiger beweideten und stärker mit *Deschampsia* besetzten Lägerflurweide würde sich diese Wende aber voraussichtlich nicht nur langsamer, sondern auch in einer stärker graminosen Variante als in De 2 vollziehen.

Jedes entschiedene Nachlassen der Beweidung wird, wie aus den Reaktionen 1955/1959 zu schliessen, in De 1 auch in Zukunft auf lange hinaus zu Wiedererstarkungen von *Deschampsia caespitosa* führen. Mit solchen wird selbst noch in Stadien fortgeschrittener Vermagerung zu rechnen sein; auch bei mässiger Beweidung werden sich Reste noch lange erhalten. Einen Beweis für die enorm zähe Standortsbehauptung der *Deschampsia caespitosa* liefert z. B. ein alter, aber kräftiger Horst am Rand eines nun seit über 50 Jahren trockenen Wässergrabens an einer südexponierten Weideböschung von La Schera (über Dauerfläche PF 2).

respektive 4 D%)  
lichem Rückgang,  
alt einer faziellen  
Vormarsch von  
chiedener Gestalt

sich jetzt (1965)  
1 C, mit je 40 D%  
dass *Deschampsia*  
rseits besteht für  
Phasen mässiger  
verbesserung. Sie  
iehen.

n, hat 1959–1965  
g vollzogen, deren

dweide (zwischen  
armung nach und  
De 1 in Richtung  
Fläche De 1 mit  
en Lägerflurweide  
dern auch in einer

Reaktionen 1955/  
edererstarkungen  
n Stadien fortge-  
lung werden sich  
tsbehauptung der  
a Rand eines nun  
a Weideböschung

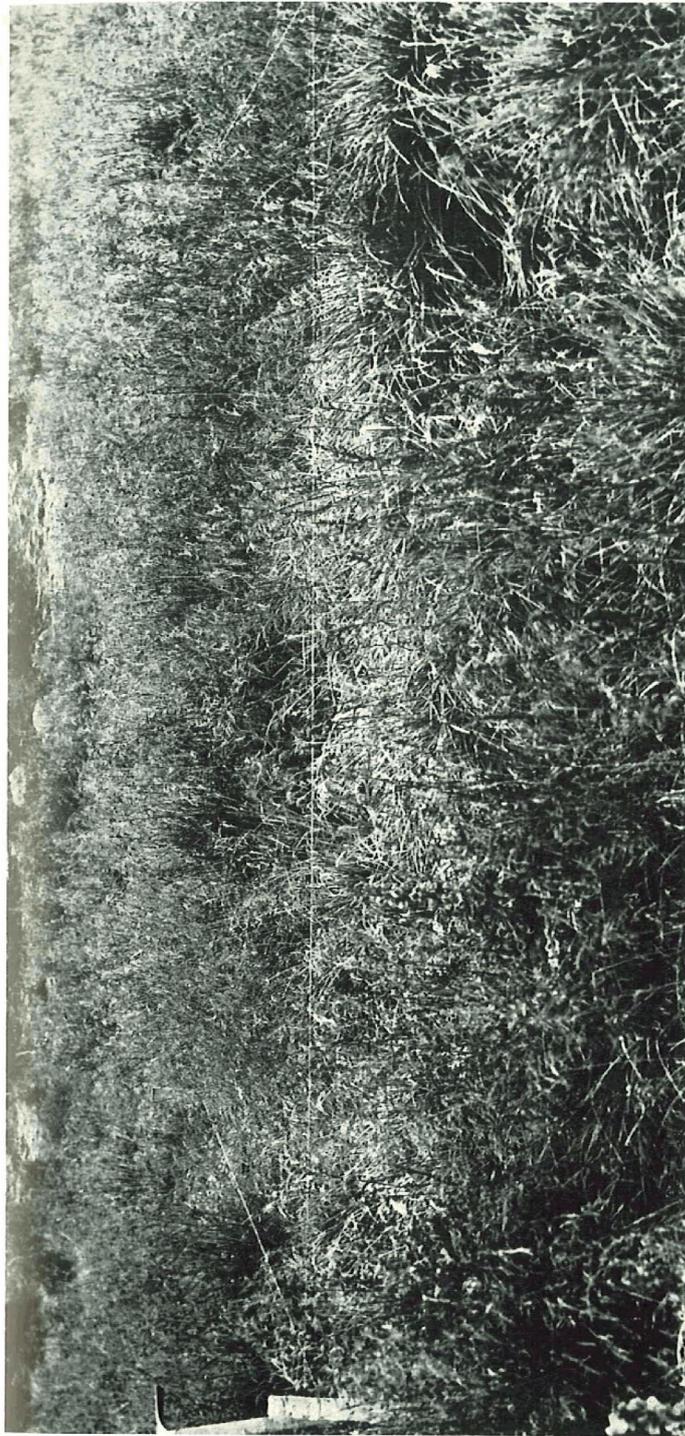


Abb. 3. De 1, 7. August 1939: *Deschampsietum*-Phase (I), mit extremer Flächenbedeckung von *Deschampsia caespitosa* (98 D%) und geringster Beimischung anderer Arten. (Rasen in morgendlichem Reif.

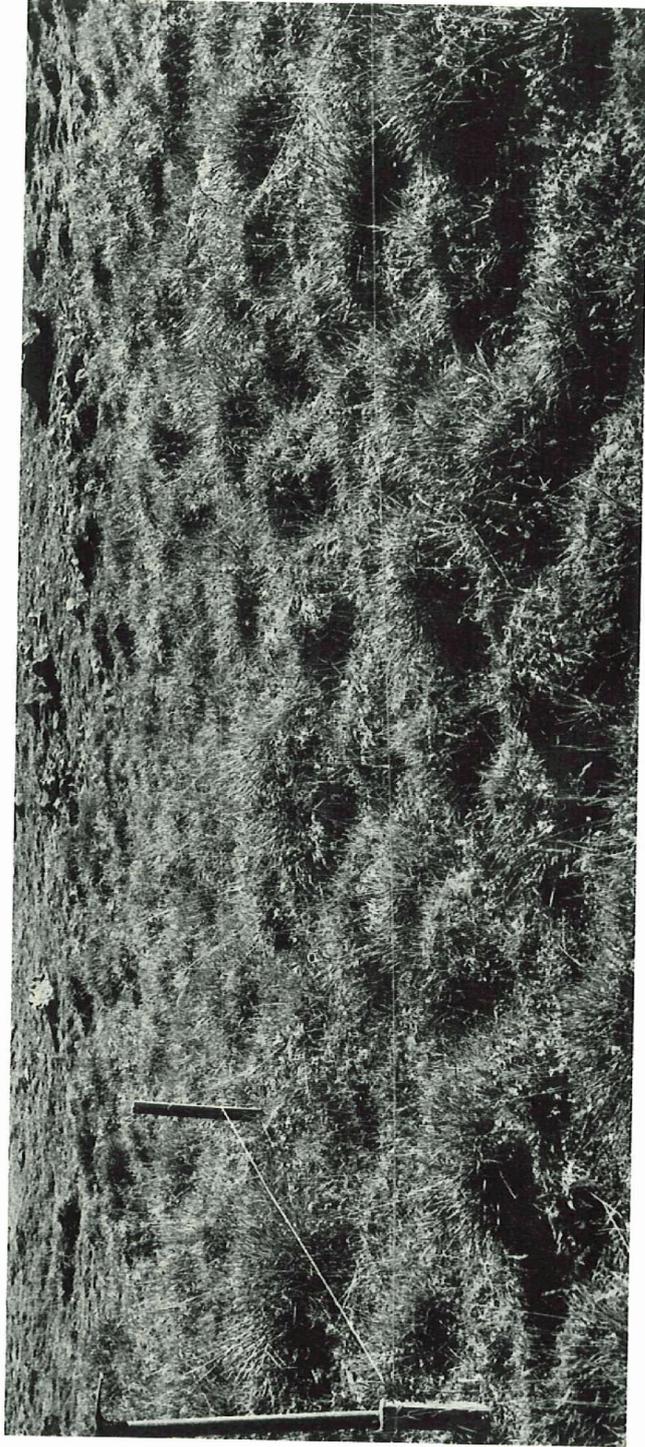


Abb. 4. De 1, 7. August 1950: *Festuceto-Deschampsietum*-Phase, *Achillea*-Fazies (II<sup>1</sup>). Stadium intensiver Hirsch-Beweidung. *Deschampsia*-Horste kurzgeäst, teils abgestorben.

Abb. 4. De 1, 7. August 1950: *Festuceto-Deschampsietum*-Phase, *Achillea*-Fazies (II'), Stadium intensiver Hirsch-Beweidung. *Deschampsia*-Horste kurzgeäst, teils abgestorben.



Abb. 5. De 1, 25. Juli 1955: Fortdauer der Struktur mit starkem Beweidungseinfluss. *Trifolium repens* 10 D%.

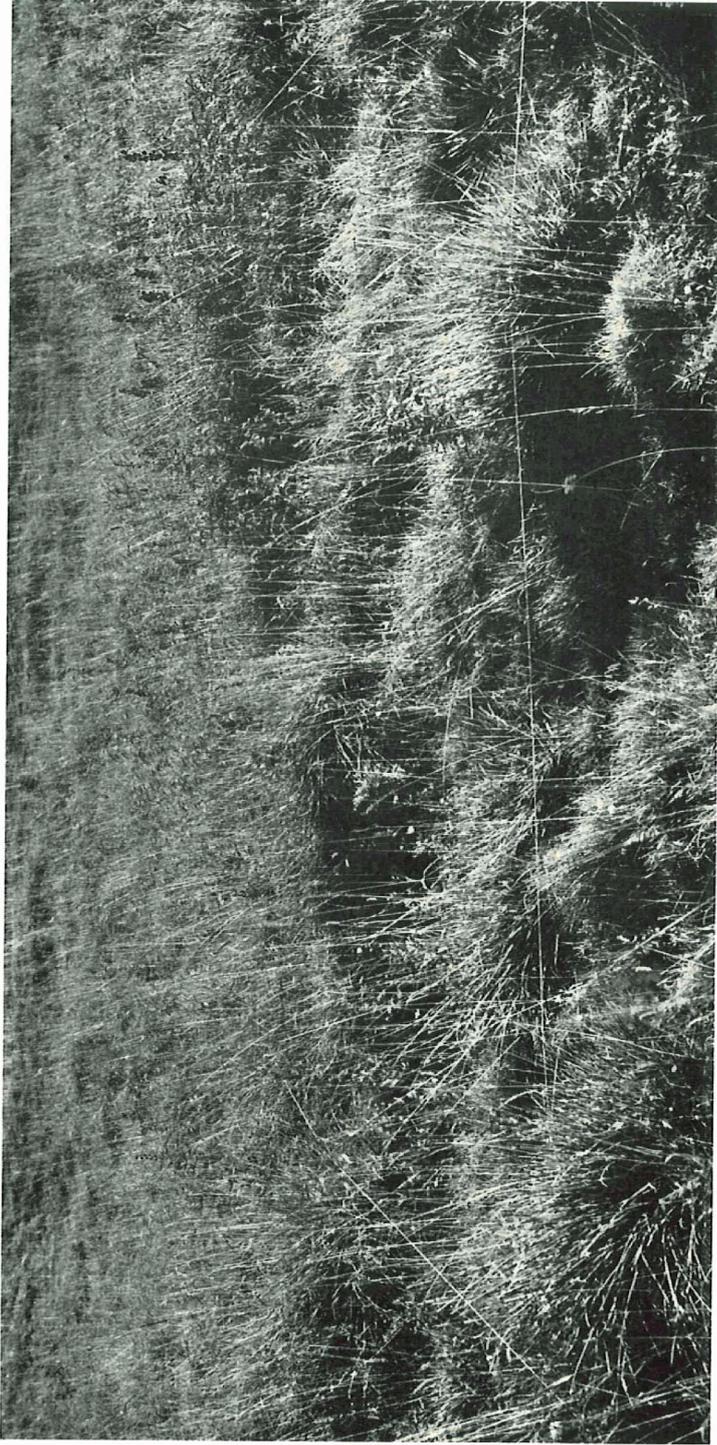


Abb. 6. De I. 27. August 1960: Graminose Fazies der *Festuceto-Deschampsietum*-Phase II<sup>3</sup>. Teilweise Wiedererstarbung der Schmielen-Horste bei gemäßigten Wildeinfüssen. Vermehrung von *Festuca rubra*.

Abb.  
Phas  
stati

Abb. 8  
Kurze

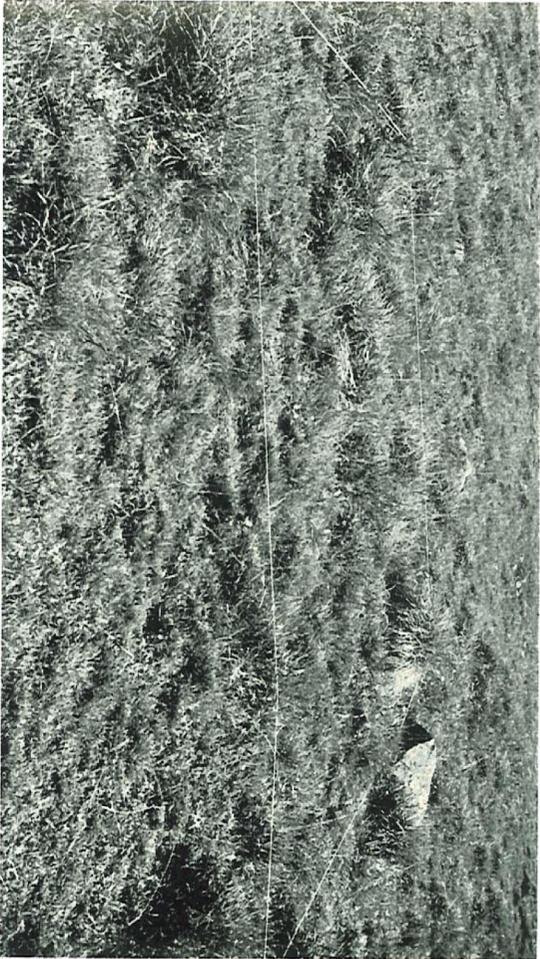


Abb. 7. De 1, 19. August 1965: Fortdauer der graminosen Fazies der *Festuceto-Deschampsietum*-Phase (II<sup>1</sup>). Bei wieder verstärkter Wildbeweidung 1959/1965 ist der Anteil von *Deschampsia* stationär geblieben, jener von *Festuca rubra* angewachsen. Im Kurzweideteppich *Sagina saginoides*.

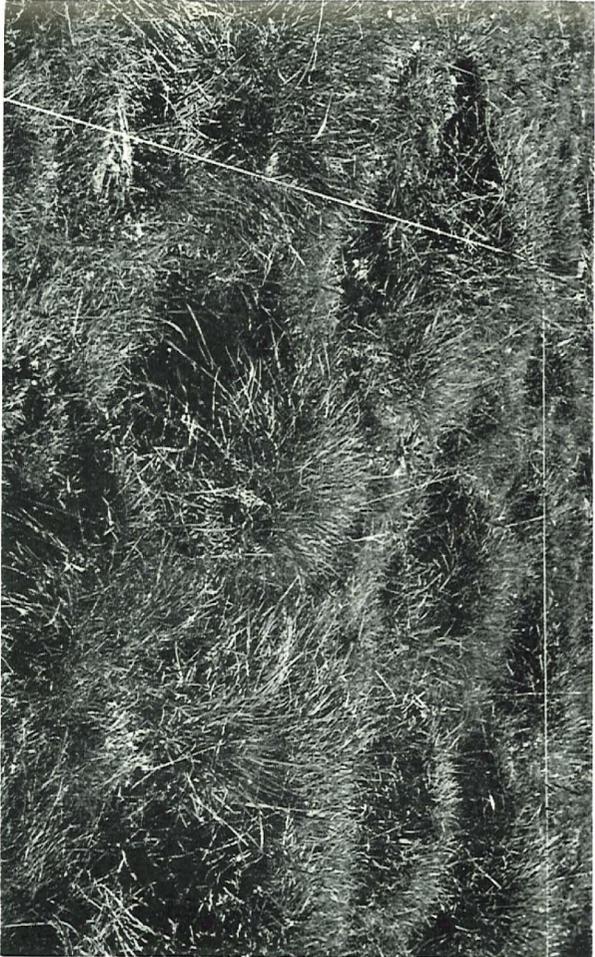


Abb. 8. De 1, 19. August 1965: Detailansicht mit beweideten *Deschampsia*-Horsten, dazwischen Kurzweide.

Abb. 6. De 1, 27. August 1960: Graminose Fazies der *Festuceto-Deschampsietum*-Phase II<sup>3</sup>. Teilweise Wiedererstarkung der Schmielen-Horste bei gemässigten Wildeinflüssen. Vermehrung von *Festuca rubra*.



Abb. 8. Die Lägerflur im 6. Sommer der Reservation, phot. W. Heller, Ende Juli 1919: Schonungsrasen mit unregelmässiger Kolonien-Entfaltung von *Chenopodium bonus-henricus* (Vordergrund), *Aconitum napellus* und *Deschampsia caespitosa*. In Stallnähe *Urtica dioica* und *Phleum alpinum*.



Abb. 10. Gleiche Ansicht wie in Abb. 9, phot. B. Stüssi, 17. August 1960 (47. Reservationsjahr): *Deschampsia caespitosa*-Lägerflur, von Wild (Hirsch, Murmeltier) durchweidet. Vordergrund: Mensch- und wildbeeinflusste Trittrasen.

## Dauerfläche De 2, 1939–1965. Sukzessionstabelle II

(Ausgangsvegetation 1939: *Deschampsietum caespitosae*-Lägerflur)

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

Dauerinventar. Wie die Gesamtliste mit 41 Arten (gegenüber 28 in De 1), so war auch das Dauerinventar mit 13 perduranten Arten (gegen 8 Arten in De 1) in dieser zweiten Lägerflur-Sukzession 1939–1965 umfangreicher.

Auch das Wechselinventar von De 2 war mit 22 Arten (absolut) etwas grösser, im Verhältnis zum starken Dauerinventar (215,4%) jedoch geringer als in De 1 (dort 21 Arten, 262,5%). Die **Minimalliste** (in Kontrolle 1939) enthält 14 (13 + 1), die **Maximalliste** (in Kontrolle 1965) 40 (13 + 27) Arten.

Im Fraktionsspektrum des Dauerinventars De 2 fällt die grosse Beteiligung der **Festucetum-Arten** auf: 10 vollperdurante Arten (in De 1: 4), nebst 5 subperduranten Arten (in De 1: 2). Das Lägerflur-Element war in De 2 nur mit *Deschampsia* und *Aconitum* perdurant vertreten (De 1: 4 perdurante bzw. 2 subperdurante Arten); das **Phleetum** gleichermaßen mit 2 Arten.

Die *Deschampsietum*-Fraktion (A) war somit in De 2 kaum halb so stark, die **Festucetum-Fraktion** (C) dagegen **zweieinhalbmal** so stark am Dauerinventar beteiligt als in De 1. Das inventarielle Schwergewicht lag hier somit überwiegend auf der Gruppe C. Ebenso fehlt dem Gesamttafel De 2 die charakteristische Leitspur der Lägerkombination, welche den Ablauf in De 1 auszeichnet.

Die stattliche Liste der **Festucetum-Arten** enthält vor allem dikotyle **Weidekräuter** und nur zwei Gräser (*Festuca rubra* und *Agrostis tenuis*), was schon auf das relativ herbe Gepräge des Sukzessionsablaufes hindeutet (vgl. Tab. 2, p. 64).

Im Mengenverhältnis von De 2 sind nur wenige 1939–1965 durchgehende Züge zu erkennen. Eine durchwegs faziell tonangebende oder gar prävalente Art fehlte. *Deschampsia* verlor hier früh ihre Vorrangstellung (Minimalanteil 1959 3 D%). Schwankend verhielten sich auch die Flächenwerte der **Phleetum-Arten** und der grossen Mehrzahl der **Festucetum-Arten**, so dass es schwer ist, in der **Listenreihe** eine den wechselvollen Gesamttafel ± gleichförmig durchziehende fazielle **Grundverbindung** nachzuweisen. Nur eine kleine Gruppe von **Festucetum-Arten**, mit *Festuca* und *Agrostis* (**Tabellenminimum** je 3 D%) sowie *Achillea* (5 D% als Minimum) schien mit einem etwas beständigeren Pauschalwert am Flächenmuster beteiligt gewesen zu sein.

Diese Rasenfraktion (**Festucetum**) war auch mit drei **Dauer-Parvivalenten** quantitativ gleichbleibend vertreten (*Alchemilla vulgaris*, *Carum carvi*, *Veronica chamaedrys*). Als leicht nitrophile oder **graminicole** Arten weisen auch sie bereits auf einen **strukturell-ökologisch konstanten** Zug der **26jährigen** Kontrollzeit dieser Dauerfläche, als Zeiger eines Zustandes, der diesen Arten «gerade noch» zum spärlichen Ausharren hinreichte. Die **Deschampsietum-** und **Phleetum-Fraktion** waren in De 2 nicht mit **dauerparvivalenten** Arten vertreten (De 1 besass nur **Tiefstwert-Arten** dieser Fraktionen A und B), was ebenfalls darauf hinweist, dass die **beiden** Lägerflursukzessionen De 1 und De 2 auf etwas verschiedene Weise verliefen.

**Phasensichtung.** Der abwechslungsreiche Sukzessionsablauf in De 2 lässt neben den Verschiedenheiten viele Analogien zu De 1 erkennen, so dass die formale **Phasensichtung** ständig zu Vergleichen anregte.

A) *Deschampsietum*-Fraktion. Die stärksten Veränderungen erlitt *Deschampsia caespitosa* (70 . 40 . 12 . 4 . 3 . 5 D%), deren **Flächenwert** namentlich in der ersten **Kon-**



7. Juli 1919: *Schohenricus* (Vordergrund) und *Phleum*



Reservationsjahr):  
let. Vordergrund:

Tabelle 2

Perduranzvergleich zwischen den Probeflächen De 1 und De 2

De 1, 1939–1965		De 2, 1939–1965	
A) <i>Deschampsia caespitosa</i>	P	<i>Deschampsia caespitosa</i>	P
<i>Aconitum napellus</i>	P	<i>Aconitum napellus</i>	P
<i>Chenopodium b.-henricus</i>	(P)		
<i>Ranunculus repens</i>	P		
<i>Agrostis alba</i>	(P)		
B) <i>Phleum alpinum</i>	P	<i>Phleum alpinum</i>	P
<i>Poa pratensis</i>	(P)	<i>Poa pratensis</i>	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	(P)	<i>Festuca rubra</i>	P
<i>Ranunculus acer</i>	P	<i>Ranunculus acer</i>	P
<i>Alchemilla vulgaris</i>		<i>Alchemilla vulgaris</i>	P
<i>Carum carvi</i>		<i>Carum carvi</i>	P
<i>Achillea millefolium</i>		<i>Achillea millefolium</i>	P
<i>Veronica serpyllifolia</i>	(P)	<i>Veronica serpyllifolia</i>	(P)
		<i>Agrostis tenuis</i>	P
		<i>Veronica chamaedrys</i>	P
		<i>Campanula scheuchzeri</i>	P
		<i>Taraxacum officinale</i>	P
		<i>Trifolium repens</i>	P
		<i>Trifolium thalii</i>	(P)
		<i>Trifolium pratense</i>	(P)
		<i>Leontodon hispidus</i>	(P)
		<i>Cerastium caespitosum</i>	(P)

trollhälfte stark zurückfiel. Die Horstschmiere besass bei Kontrollbeginn 1939 in De 2 eine geringere Prävalenz als in De 1 (98 D%). Die Regression dieser Art verlief in De 2 zeitlich gedehnter und führte tiefer.

Für die Phasengliederung bietet das Zurückgleiten keine weiteren Anhaltspunkte. Nach dem Absinken der Flächenwerte unter die 50-D %-Grenze lassen sich ein Stadium der Prävalenz, eine Zeit des Niedergangs (etwa 1944–1950) und darauf eine Zeit des Tiefstandes (1955–1965) ausscheiden. Die Epoche der *Deschampsia*-Prävalenz (bis etwa 1944) sei als Phase I (*Deschampsietum*-Phase) bezeichnet.

Ziemlich gleichsinnig mit *Deschampsia* sanken die Mengenwerte der zweitwichtigsten Lägerart der Fläche, *Aconitum napellus* zurück (8.5.1.+.+.+.D%). Ebenso fügt sich das Erlöschen von *Ranunculus repens* ins Gesamtbild des Fraktionsniedergangs (+.+.+.+.+.D%).

B) *Phleum*-Fraktion. Die Kontrollwerte von *Phleum alpinum* (8.10.5.2.1,5.1 D%) entsprechen einer selbständigen Wellenbewegung, mit kurzem Ansteigen und leichter Kulmination um 1945 (10 D%), sowie gedehntem Abgleiten hin 1965.

*Poa pratensis* zeigt Analogie zu vorgenannter Art (−.8.4.1,5.+.+.D%); ihr 1945er Gipfel kam jedoch unvermittelter zustande.

Die gemeinsame Kulmination dieser Phleeturm-Gräser (Pauschal 18 D %) setzt einen markanten Akzent in den *Deschampsia-Niedergang* und gibt jenem kurzen Abschnitt (um 1945) das Gepräge. Phase II, *Phleeto-Festucetum-Phase*.

C) *Festucetum*-Fraktion. Auch in dieser Probefläche war Festuca rubra (3.12.25.35.45.45 D%) das Element, das wie in De 1 im unruhigen *Mengenwechsel* der *Gesamtfraktion* den einheitlichsten, vorwiegend progressiven Kurs einhielt. In den 20 Jahren bis 1959 stieg die *Art* von einem unbedeutenden *Anfangswert* bis nahe an die Prävalenz-Schwelle auf und ist auch heute die flächenstärkste Art. Für die *Phasengliederung* bietet die Festuca-Progression wenig Anhaltspunkte, in *umso* reicherem Mass wieder die Festucetum-Dikotylen.

Doch zunächst noch einige Bemerkungen zum Verhalten der *Festucetum-Graminee* *Agrostis tenuis* (4.10.6.3.4.3 D%). In dieser Probefläche erinnert das Verhalten *dieser* Spezies besonders stark an jenes der Phleeturm-Gräser; so traf beispielsweise ihre tabellarische Kulmination (1945) ebenfalls in die Phleeturm-Phase. Diese und ähnliche *Übereinstimmungen* in andere Flächen verleiteten bei der ersten Materialsichtung dazu, die Art zur Phleeturm-Fraktion (B) zu stellen.

In der Verhaltensbeurteilung auf breiterer Basis zeigte es sich jedoch, dass *Agrostis tenuis*, syndynamisch elastisch und oft schwer zu fassen, richtiger der *Festucetum-Fraktion* zugeteilt wird. Auch im vorliegenden Beispiel ist ihr Abweichen vom *Geamtverhalten* der *Festucetum-Fraktion* unbedeutend. Fasst man in diesem Sinne die *Mengenwerte* von Festuca und *Agrostis* durch Addition zusammen, so formen die Summenwerte eine bemerkenswert ausgeglichene Progressionsbewegung, die durch die kleinen Rückfälle von *Agrostis* nicht gestört wird (Pauschalwerte 7.22.31.38.49.48 D%).

Auch in De 2 beteiligten sich die Festucetum-Dikotylen vor allem an den späteren Flächenzuständen.

Eine schwache Dikotylen-Regung (*Veronica chamaedrys-Kulmination*) ist schon während des *grossen Deschampsia-Schwundes* angedeutet, zu einer Zeit, als auch Festucetum-Gramineen kräftig vorrückten.

Im folgenden Intervall (1945–1950) *vergrösserten* besonders *Achillea* und *Trifolium repens* ihre Anteile, später auch *Ranunculus acer* (1.3.6.8.15.12 D%). Mit Festuca zusammen besetzten diese 3 Dikotylen 1950–1965 stets über 60 D%, Phase III, *Festucetum-Phase*.

	1950	1955	1959	1965
<i>Festuca rubra</i>	25	35	45	45
<i>Achillea millefolium</i>	14	16	15	10
<i>Trifolium repens</i>	18	25	14	4
<i>Ranunculus acer</i>	6	8	15	12
Summe	63	84	89	71 D%

#### Gliederung der Phase III:

III<sup>1</sup>. Der erste, durch Kontrolltappe 1950 *repräsentierte* *Unterabschnitt* der *Festucetum-Phase* ist, ausser durch die erstmalig stark *erhöhten* Anteile von Festuca, durch eine beträchtliche Beteiligung von *Trifolium repens* und *Achillea* gekennzeichnet. Angedeutet sind zu jener Zeit auch Kulminationen der nitrophilen *Veronica serpyllifolia* (1950) und *Taraxacum officinale* (1945, 1950).

## II Sukzessionstabelle der Dauerfläche De 2, 1939-1965

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung(D%)	100	100	99	99	100	100	
A) <i>Deschampsia caespitosa</i>	D% 70	40	12	4	3	5	P
<i>Aconitum napellus</i>	8	5	1	+	+	+	P
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	—	+	—	—	
B) <i>Phleum alpinum</i>	8	10	5	2	1,5	1	P
<i>Poa pratensis</i>	—	8	4	1,5	+	+	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	3	12	25	35	45	45	P
<i>Agrostis tenuis</i>	4	10	6	3	4	3	P
<i>Briza media</i>	—	—	—	—	—	+	
<i>Taraxacum officinale</i>	1	3	3	1,5	+	1,5	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	1,5	1	+	+	1,5	P
<i>Achillea millefolium</i>	5	7	14	16	15	10	P
<i>Trifolium repens</i>	+	+	18	25	14	4	P
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	+	1,5	+	4	P
<i>Alchemilla vulgaris</i>	+	+	+	1	+	1	P
<i>Ranunculus acer</i>	1	3	6	8	15	12	P
<i>Carum carvi</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Veronica serpyllifolia</i>	—	+	1,5	+	+	1	(P)
<i>Trifolium badium</i>	—	+	+	—	—	+	
<i>Trifolium pratense</i>	—	1	+	1	+	+	(P)
<i>Cerastium caespitosum</i>	—	+	+	+	+	+	(P)
<i>Trifolium thalii</i>	—	+	+	+	+	+	(P)
<i>Leontodon hispidus</i>	—	+	+	+	+	+	(P)
<i>Lotus corniculatus</i>	—	—	+	+	+	0,5	
<i>Cerastium arvense</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Sagina saginoides</i>	—	—	—	+	+	6	
<i>Gentiana nivalis</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Gentiana engadinensis</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Galium pumilum</i>	—	—	—	+	+	1	
<i>Leontodon autumnalis</i>	—	—	—	+	+	1,5	
<i>Cirsium acaule</i>	—	—	—	+	+	1	
<i>Arabis corymbiflora</i>	—	—	—	—	+	+	
<i>Minuartia verna</i>	—	—	—	—	—	+	
<i>Gentiana ciliata</i>	—	—	—	—	—	+	
D) <i>Luzula multiflora</i>	—	—	+	—	+	+	
<i>Crepis aurea</i>	—	—	—	1	1	1	
<i>Alchemilla hybrida</i>	—	—	—	1	1	1	
<i>Bofrychium lunaria</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Hieracium pilosella</i>	—	—	—	—	+	+	
<i>Coeloglossum viride</i>	—	—	—	—	—	+	
<i>Potentilla aurea</i>	—	—	—	—	—	+	
<i>Hieracium auricula</i>	—	—	—	—	—	+	
L) <i>Brachythecium spec.</i>	—	+	+	4	1	+	
<i>Bryum spec.</i>	—	—	—	+	+	—	

## De 2, Auswertung der Artenzahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1939	1945	1950	1955	1959	1965	P	V
Total 1939-1965: 41	14	21	22	31	33	40	13	28
Fraktionsanteile: A) 3	3	3 -1	2 +1	3 -1	2	2	2	1
B) 2	1 +1	2	2	2	2	2	1	1
C) 28	10 +6	16 +1	17 -1 +7	23 +1	24 +4	28	10	18
D) 8	0	0 +1	1 -1 +3	3 +2	5 +3	8	0	8
Inventardynamik (Ziffer i)	7	3	13	4	7			

5	Perdurante (subperd.) Arten	
	P	
	P	
	P	
	(P)	
	P	
	P	
5	P	
5	P	
	P	
	P	
	P	
	P	
	(P)	
5		
5		

## De 2, Auswertung der Mengenverhältnisse

I) <i>Etappenzustände</i>	1939	1945	1950	1955	1959	1965
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
Deschampsietum-Fraktion	78	45	13	4	3	5
Phleetum-Fraktion	8	18	9	3,5	1,5	1
Festucetum-Fraktion	14	37,5	74,5	92	93	91,5
Nardetum-Fraktion	—	—	+	2	2	2
<b>Fraktionsformeln</b>	<b>A</b>	<b>A</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>
	<b>b</b>	<b>B</b>	<b>b</b>	<b>b</b>	<b>(b)</b>	<b>(b)</b>
	<b>c</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>
			<b>(d)</b>	<b>(d)</b>	<b>(d)</b>	<b>(d)</b>
Nach <b>Wuchsformen</b> (D%, Pauschalbeträge)						
<b>Graminiden</b>	85	80	52	45,5	53,5	54
Herbiden	15	20,5	44,5	56	46	47
Moose, Flechten	—	+	+	4	+	+
II) <i>Intervallbewegung</i>	1939/45	1945/50	1950/55	1955/59	1959/65	
Allgemeine Flächendynamik (Index <i>v</i> )	<b>11,1</b>	<b>17,8</b>	<b>9,6</b>	<b>9,5</b>	<b>6,7</b>	
Regressionsbetrag ( <i>v</i> <sup>-</sup> )	-5,5	-9,3	4,3	-5,0	-3,3	
Progressionbetrag ( <i>v</i> <sup>+</sup> )	+5,6	+8,5	+5,3	+4,5	+3,4	
Fraktionsdynamik (Index <i>f</i> )						
<b>Deschampsietum-Fraktion</b> f <sup>A</sup>	-5,5	-6,4	-1,8	-0,3	+0,3	
Phleetum-Fraktion f <sup>B</sup>	+1,7	-1,8	-1,1	-0,5	-0,1	
<b>Festucetum-Fraktion</b> f <sup>C</sup>	+3,9	+7,4	+3,5	+0,3	-0,2	
Nardetum-Fraktion f <sup>D</sup>		+	+0,4	0	0	

De 2, Phasenbezeichnung	1939	1945	1950	1955	1959	1965
	I	II	III <sup>1</sup>	III <sup>2</sup>	III <sup>3</sup>	III <sup>4</sup>
	<b>Deschampsietum-Phase</b>	Phleeto- <b>Festucetum</b> <i>Deschampsia</i> -Schwund	Festucetum-Phase <i>Achillea-Trifol.</i> repens-Fazies	.....	Festuca-Ranunculus-Fazies	

## Anmerkungen zu Sukzessionstabelle II

Lokalsituation De 2: 9-m<sup>2</sup>-Quadrat, 2090 m. Offene Lage in der **Ausflachung** der **Grossmulde**. Flachenterrain ausgeglichen flach und nahezu horizontal (5-7° geneigt, S-exponiert). Bodensubstrat entspricht De 1, **Bodenmächtigkeit** etwa 17 cm (10-23 cm). Gesicherte **Winterschneebedeckung**, Schneetiefe in der April-Kontrolle (6. April 1955): 120 cm.

Das Ausmass der einstigen **Düngerwirkung** war in dieser Lägerpartie vermutlich nicht verschieden von jener bei De 1, so dass anzunehmen ist, dass die Sukzessionsumstände der **beiden** Lägerflächen De 1 und De 2 bei Beobachtungsbeginn noch weitgehend übereinstimmten. Jedoch liegt Fläche De 2 in der Nähe einer stark **wildbesuchten** Weidezone. Auf einer flachen Kuppe innerhalb der letzteren war **früher** bisweilen eine Salzleckstelle eingerichtet (liegender **längshalbierter** Baumstamm mit **Salzstein**), was auch dem Lägerrasen von De 2 einen stärkeren **Wildbesuch** brachte, besonders mit Beginn des grossen Hirschandranges.

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: **7. August** 1939; 28. Juli 1945; **8. August** 1950, **1. August** 1955; **7./8. August** 1959; **17. August** 1965. Alle Aufnahmen von B. Stüssi.

5	P	V
	13	28
	2	1
	1	1
	10	18
	0	8

Das Stadium III<sup>2</sup>, 1955, ist in ganz besonderem Masse durch herbose Formen gekennzeichnet; damals erlangten die *Festucetum*-Dikotylen ihren höchsten Anteil (pauschal 54,5 D%). Mit 25 D% stand *Trifolium repens* unter allen dikotylen Arten auffällig an der Spitze. Ebenfalls auf diese Zeit fällt das Tabellenmaximum von *Achillea* (16 D%). Ein Blick auf De I (Tab. I u. Fig. 2) zeigt, dass die *Trifolium repens*-Kulmination in den beiden Parallelfächen zeitlich übereinstimmte. Wie in der Strukturbesprechung näher ausgeführt werden wird, sei hier darauf hingewiesen, dass die Phasenanalogie zwischen beiden Lägerflächen nur eine teilweise ist. Das *Trifolium*-Maximum in De I war viel schwächer ausgeprägt und trat dort in einer Konstellation auf, die noch reichlich *Deschampsia* enthielt (30 D%, *Festuceto-Deschampsietum*-Phase), in De 2 fand sich die *Trifolium*-Anreicherung in einem zu 35% durch *Festuca rubra*, bzw. zu 92,5% durch die *Festucetum*-Fraktion geprägten Rasenzustand.

III<sup>8</sup>. Laut Kontrolle 1959 gelangte die *Festucetum*-Phase in De 2 zu Ende der fünfziger Jahre in eine Fazies, in der die Gramineen (pauschal 53,5 D%) wieder das Übergewicht hatten, angeführt von *Festuca rubra* (wieder in Analogie zu De I)! *Festuca* erreichte ihre bis heute nicht überschrittene Höchstentfaltung (45 D%). Auf sein Tabellenmaximum war 1959 mit 15% auch *Ranunculus acer* gelangt. Mit diesem verzögerten Kulminieren bekundet der Hahnenfuss grösste Verhaltensähnlichkeit zu *Festuca rubra* (vgl. De I). Bei mehreren *Festucetum*-Dikotylen fallen 1955/1959 bereits ± deutliche Rückgänge auf.

Auch um 1965 (III<sup>4</sup>) befand sich De 2 immer noch in dieser «*Festuca-Ranunculus*-Fazies». *Achillea* und besonders *Trifolium repens* waren inzwischen weiter zurückgefallen, einige andere Dikotylen der *Festucetum*-Fraktion hatten aber zugenommen. Wie in De I verlor *Sagina saginoides* (6 D%) auch äusserlich dieser Etappe 1965 einen eigenen Akzent.

#### Floristische Phasenkontraste

Zusammen mit den Mengenverschiebungen ergaben sich auch in De 2 Veränderungen des floristischen Flächeninventars, die in ± deutlicher Beziehung zur dargestellten Phasenfolge standen. Das Ausklingen der *Deschampsietum*-Phase ist laut Tabelle einmal durch das Verschwinden von *Ranunculus repens* und *Trifolium badium* gekennzeichnet.

Bedeutender war der Artenzustrom mit dem Phasenwechsel. Eine genauere Differenzierung der Einzelschübe ist aber schon der grossen Kontrollabstände wegen kaum durchführbar. Nicht zu übersehen ist in der Eintrittsfolge eine gewisse ökologische Indikatorenstaffelung. Unter den früh immigrierten *Festucetum*-Arten sind leicht nitrophile vertreten (*Veronica serpyllifolia*, *Trifolium badium*), unter den spätern fallen Magerkeitszeiger auf (*Cirsium acaule*, *Arabis corymbiflora*, *Gentiana nivalis* usw.). Höchst bemerkenswert ist das Auftreten von Nardetum-Arten in der spätern *Festucetum*-Phase. Ab 1959 standen 5, um 1965 8 Arten dieser Fraktion in der Probestfläche.

Gesamthaft ist die *Festucetum*-Phase (II) gegenüber der vorausgehenden *Deschampsietum*-Phase (I) somit durch einen bedeutenden floristischen Kontrast unterschieden, durch den die Phasenfolge das Gewicht eines Assoziationswechsels gewinnt. Dieses Alternieren beruht allerdings auf einem fraktionsweisen Abtausch von Artengruppen sehr ungleichen Umfanges. Der Ausfall war sehr gering (1 Lägerart), die Inventarvermehrung in Phase II (*Festucetum*- und *Nardetum*-Arten) viel stärker. Zu beachten ist, dass die Inventarvergrösserung mit einer Fraktionsvermehrung von 3 auf 4 verbunden war (neu Fraktion D).

100  
D%  
50  
0  
Descha  
Ph

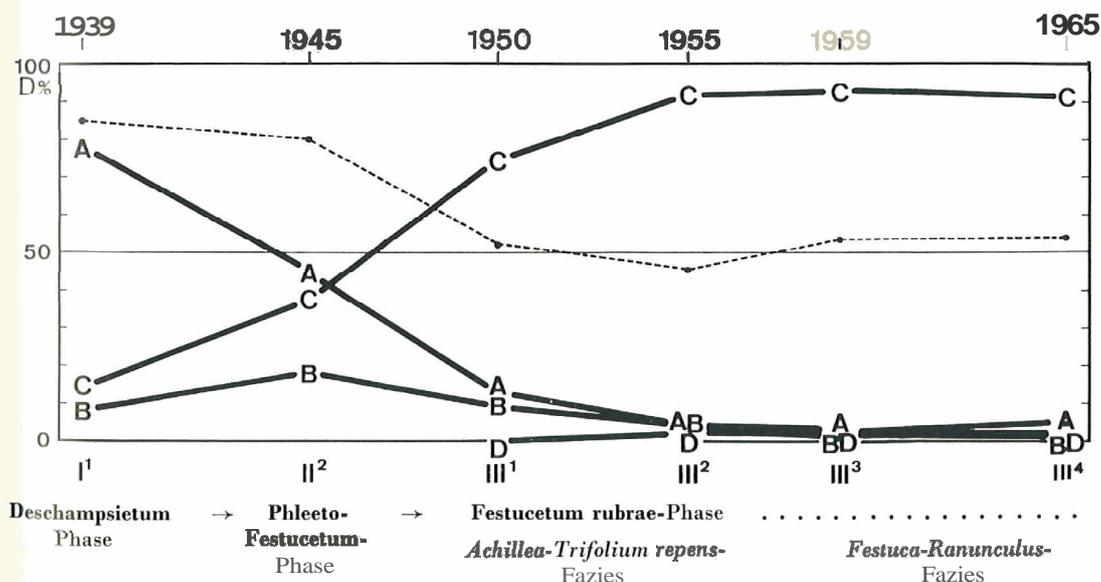
Artenzahlen	1939	1959	1965
Fraktion A	3	2	2
B	1	2	2
C	10	24	28
D	—	5	8
Summe	14	33	40 Arten

Es fragt sich nun, ob in De 2 künftig, bei einem **allfälligen** Übergang in eine Phase **mit** «bereinigtem» Bestandesinventar, sich die Arten- und Fraktionszahl (durch Ausfall nicht mehr phasengemässer Arten) wieder verringert. Es wäre denkbar, dass nur die **Übergangsphasen** durch eine Inventaraufb*l*ähung gekennzeichnet sind.

Nach **unsern** Erfahrungen aus Dauerflächen geht der Artenabtausch, selbst bei **faziell** sehr scharf akzentuierten Sukzessionsschritten, zumeist in zögerndem Tempo vor sich, so dass frühe Neuankömmlinge von Folgephasen oft in grosser Zahl mit lang ausharrenden Arten einer schwindenden Phase örtlich zusammentreffen. Ein **stafettengleiches** Auswechseln (Alternieren) ganzer Artengruppen zu einem bestimmten Zeitpunkt dürfte selten, d. h. höchstens bei katastrophaler Sukzessionswende zu erwarten sein.

Denkbar **wäre** auch der Fall einer Inventarverdünnung in **Übergangsstadien**, der dann **wirklich** wäre, wenn sich das **Artinventar** einer Vorphase stark reduziert, bevor die Vorboten einer Folgephase eintreffen (**z. B.** in scharfen Bestandesstörungen).

Fig. 5 **Sukzessionsdiagramm** Da 2 1939–1965



oose Formen ge-  
iten Anteil (pau-  
n Arten auffällig  
*Achillea* (16 D%).  
-Kulmination in  
kturbesprechung  
Phasen analogie  
**maximum** in De 1  
f, die noch reich-  
, in De 2 fand  
a, bzw. zu 92,5%

e 2 zu Ende der  
D%) wieder das  
u De 1)! *Festuca*  
) . Auf sein Tabel-  
esem verzögerten  
zu *Festuca rubra*  
eits ± deutliche

*Festuca-Ranunculus*-  
weiter zurückge-  
egenommen. Wie  
appte 1965 einen

2 Veränderungen  
zur dargestellten  
laut Tabelle ein-  
*Festuca rubra* gekenn-

i. Eine genauere  
**Abstände** wegen  
wisse ökologische  
sind leicht nitro-  
en spätern fallen  
*Festuca nivalis* usw.).  
ättern *Festucetum*-  
Probefläche.

enden *Deschamps-*  
**Kontrast** unter-  
wechsels gewinnt.  
ausch von Arten-  
(Lägerart), die In-  
el stärker. Zu be-  
arung von 3 auf 4

b) Struktur und **Syndynamik im Sukzessionsablauf** De 2, 1939–1965**I, Deschampsietum-Phase, Lägerflur** mit starker **Schmielenvorherrschaft** 1939 Abb. 12

Diese zweite Läger-Probefläche wurde im randlichen Teil des grossen Deschampsia-Lägerbezirkes angelegt. Trotz seiner Nähe zu schon damals sehr häufig besuchten (unmittelbar **südlich** und westlich davon gelegenen) Wildweideplätzen, machte der 1939 verpflochte Ausschnitt den üppigen Eindruck eines unversehrten **Schonungsrasens**; **Beweidungsspuren** oder andere Störungen schienen (in der damaligen Beurteilung) vollständig zu fehlen.

A) Die Flächenbesetzung von Deschampsia war in dieser Lägerpartie deutlich weniger extrem als in den zentralen Teilen (vgl. De 1, 1939), stellenweise spielten **Aconitum**-Gruppen eine beträchtliche Rolle (in De 2 8 D%). Die Schmielenhorste ragten etwas weniger hoch (Scheitelhöhe 10 bis 15 cm) als in De 1; mehrere Horste waren durchsetzt mit Trieben von Achillea, **Ranunculus repens** und **Phelezcm**. An der Gesamtdeckung der Fläche De 2 (100%) war Deschampsia mit rund 70 D% beteiligt (Gramineen total etwa 85%).

B) **Phleum alpinum** (8 D%) war stärker vertreten als in De 1 (dort 1 D%). **Poa pratensis** fehlte.

C) In geringem Masse waren auch Gräser der Festucetum-Fraktion an der Flächenphysiognomie mitbeteiligt (**Festuca rubra** und **Agrostis tenuis** mit 3 bzw. 4 D%), ausserdem Dikotylen mit **feingegliederten** Blattspreiten (**Achillea** 5 D%, **Ranunculus acer** 1 D%). Die Fraktion C hatte somit einen beträchtlichen Anteil an jenem **Lägerflurstadium** 1939, pauschal 14 D% (in De 1, 1939: rund 2 D%).

Ausserhalb der Probefläche De 2 wurden im Randbereich des Lagers La **Schera** 1939 ausserdem  $\pm$  spärlich **festgestellt**: **Poa pratensis**, **Trisetum flavescens**, **Polemonium coeruleum**, **Veronica serpyllifolia**, **Potentilla crantzii**, **Trifolium pratense**.

Sukzessionelle Beurteilung des Etappenzustandes 1939 (**Kontrollbeginn**). Nach dem **Terminbefund** allein wäre der Flächenzustand De 2, 1939, kaum sicher zu beurteilen gewesen. Der blosser Flächenvergleich De 1/De 2 hätte leicht dazu verleiten können, die etwas geringere Deschampsia-Vorherrschaft (70 D%) von De 2 als Ausdruck einer weniger extremen Lägerflursituation aufzufassen und aus der lokalen Lage heraus eine standörtliche **Zwischenzone** zwischen einer extrem **düngerbeeinflussten** Lagersituation (De 1) und der mageren Weide der weiteren Umgebung anzunehmen. Gerade das wäre sicher falsch gewesen.

Doch erst im heutigen Rückblick lässt sich der **Entwicklungsstand** von De 2, 1939, befriedigend beurteilen, während damals **über** die **massgebenden Sukzessionstendenzen** bestimmte Anhaltspunkte fehlten.

Bereits die **Sukzessionsbesprechung** von De 1 im vorigen Kapitel mag erhellen, wie vielfältig strukturelle Wandlungen sich schon z. B. unter wechselnden **Beweidungseinflüssen** ergeben, ohne dass dabei tiefgreifende Standortveränderungen im Spiele zu sein brauchen. Nach den Erfahrungen über das Verhalten der Arten und **Artengruppen** in De 1 und De 2, 1939–1965, gelangt man zur Auffassung, dass der Etappenzustand De 2, 1939, im Gegensatz zu De 1, 1939, kein strukturell stabilisiertes **Entwicklungsstadium** verkörperte. Neben anderen Anzeichen verrät vor allem der hohe Anteil der **Festucetum-Fraktion** um 1939 unmissverständlich, dass hier schon seit vielen Jahren **Wildeinflüsse** die Strukturverhältnisse mitbestimmt haben müssen. Ohne zeitweise Störungen (vielleicht fröhsommerliche Ausweidungen) würde auch die **Deschamp-**

*sia-* (bzw. Deschampsia-Aconitum-)Dominanz in der verflorenen Reservatszeit eine extremere Form angenommen haben, und würde De 2 um 1939 besonders im Inventar noch stärker mit De 1 übereingestimmt haben. Bezüglich der edaphischen Verhältnisse spricht gerade die relativ reichliche Beimischung von Aconitum entschieden gegen die Annahme einer **Substratverarmung** in dieser Lägerpartie. Kein Anzeichen weist darauf hin, dass der Lägerstandort De 2 weniger nährstoffreich gewesen war als jener von De 1. **Magerkeitszeiger** fehlten gänzlich. Dass das nitrophile *Chenopodium* in der Fläche fehlte, mag, wenn nicht Zufall, durch anhaltende **Trittwirkung** bedingt gewesen sein. Auf jeden Fall war der Standort von De 2, 1939, kaum zonal verschieden von dem der Fläche De 1; die äussere strukturelle Verschiedenheit beruhte vor allem in einer **beweidungsbedingten Entwicklungsablenkung**.

Es wäre also durchaus denkbar, dass diesem Stadium in De 2 vor 1939 örtlich eine Phase extremer Deschampsia- (oder Deschampsia-Aconitum-)Dominanz vorausgegangen ist. Wahrscheinlich ist aber dieser Lägerflurstreifen, ähnlich wie die Fettweide am äusseren Muldenrand schon seit der Frühzeit der Reservation wiederholt leicht vom Wild beäst worden (Gemse, Reh, später Hirsch), und hat seit der Viehepoche nie eine völlig ungestörte Entwicklung erfahren. Wenn die Dominanz von Deschampsia, trotz solcher Störungen, bis 1939 diesen hohen Grad erreicht hat, spricht auch dieser Fall wiederum für die beachtliche bestandbildende bzw. regenerative Kraft dieses Horstgrases.

Nun wäre es von grossem Interesse gewesen, in der Folge der **Dauerflächenbeobachtung** eine Phase ungestörter Entwicklung (Beweidungsruhe) zu Gesicht zu bekommen, um auch hier (wie in De 1, 1939–1945) die Verhältnisse völliger Deschampsia-Vorherrschaft bilanzieren zu können. Dieser Fall traf aber leider nicht ein; denn die örtliche **Wildbeweidung** verschärfte sich schon bald in radikaler Form.

## II, Phleeto-Festucetum-Zwischenphase in De 2. Zustand während des Zusammenbruchs der *Deschampsia*-Dominanz 1945. Abb. 11 und 13.

Im Gegensatz zu De 1 hat sich die Lägerfläche De 2 und ihre Umgebung gleich im Laufe des ersten Kontrollintervalls (1939/1945) so stark verändert, dass sie ihre Horstflur-Physiognomie gänzlich verlor. Wie einige andere Dauerflächen (z. B. PF 1 und PF 2) war diese **randliche** Lägerstelle schon zu Anfang der vierziger Jahre in den Bereich intensiver **Hirschbeweidung** (Daueriveide) geraten. Folgende Einzelheiten am neuen Rasenzustand seien hervorgehoben:

A) Die auffälligste Veränderung war der starke Deschampsia-Rückgang (1939/1945 70 → 40 D%). Die Schmielenhorste waren nicht nur schwächer, niedriger und flacher als sechs Jahre zuvor, sie waren überdies stark von andern Gräsern oder Dikotylen durchsetzt. Ein abgestorbener Horstrest war vollständig mit *Festuca rubra* überwachsen (verfilzt). **Häufig** wurden *Achillea*, *Ranunculus acer* und *Ranunculus repens* als Horstbesiedler festgestellt, vereinzelt *Trifolium repens*, *Veronica chamaedrys*, *Aconitum*, selten *Carum*. In fortgeschrittener **Überwachsung** beherrschte zumeist *Festuca*, zusammen mit *Agrostis tenuis*, *Veronica chamaedrys*, *Achillea* oder *Phleum*, die verflachten Horstbuckel. Das Zurückkäsen der Deschampsia-Blätter, sowie Lockerungen der Horstbasen durch das Wild (Tritteffekte), hatten das Eindringen begünstigt.

Die schlechte Entwicklung des als Futter streng gemiedenen (giftigen) *Aconitum* (1939/1945 8 → 5 D%) mochte in erster Linie durch mechanische Trittschäden bedingt sein.

B) Die Gramineen der *Phleetum*-Fraktion zeigten hier 1945 eine beachtliche, später nie wieder festgestellte Entfaltung mit pauschal 18 D% (*Phleeto-Festucetum*-Phase). Neben *Phleum alpinum* (10 D%) hat sich besonders *Poa pratensis* (8 D%) unter jenen Bedingungen (Lägerboden plus mässige Wildbeweidung) als sehr besiedlungstüchtig und beweidungsresistent erwiesen. Noch 1939 war *Poa* nur in der Flächenumgebung sporadisch festgestellt. *Phleum alpinum*, beim Hirsch höchst begehrt, erträgt eine scharfe Beweidung weit schlechter und entfaltet sich auch auf nährstoffreichem Grund allgemein nur in längeren Beweidungspausen ausgiebiger (vgl. PF 1 und PF 2).

C) Höchst erfolgreich haben die Festucetum-Gräser *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis* die neue Situation auszunützen vermocht (Pauschalanstieg 1939/1945 7 → 22 D%). Auf die Form ihrer Flächenbesetzung weist die oben geschilderte Durchdringung der Schmielenhorste. Dank der Expansion der Phleetum- und Festucetum-Gräser behielt die Dauerfläche trotz des starken *Deschampsia*-Schwundes ihre graminose Struktur (Gramineenpauschal 1939: 85 D%, 1945: 80 D%). Mit Schwinden der starrblättrigen Horstschmielen war der Rasen ausgeglichener und feiner geworden.

Im Gegensatz zur Lägerhochstaude *Aconitum* (Fraktion A) haben mehrere *Festucetum*-Dikotylen (C), wie *Achillea millefolium*, *Ranunculus acer*, *Taraxacum*, *Veronica chamaedrys*, *Trifolium pratense* ihre Flächenanteile verstärkt (pauschal 9 → 19 D%).

Auch die neu angesiedelten Arten (vgl. Tab. II) sind ausgeprochene Weide-Dikotylen, zumeist äusserst beweidungsresistente Formen, wie sie auch auf scharf geästen Kurzweiden anzutreffen sind, wo sie selbst Kahlstellen besiedeln (*Trifolium thalii*). Da sich unter diesen Arten solche mit leicht nitrophilem Gepräge finden (*Veronica serpyllifolia*, *Cerastium caespitosum*), jedoch keine ausgesprochenen Vermagerungszeiger, liefert diese Inventarveränderung nicht die geringsten Anzeichen einer edaphischen Degradation. Der floristische Neuerwerb stand in engstem Zusammenhang mit der rein struktu-



Abb. 11. De 2, 28. Juli 1945: Detailansicht aus der stark durchweideten Übergangsphase.

achtliche, später  
*Festucetum*-Phase).  
 9%) unter jenen  
 ungstüchtig und  
 umgebung spora-  
 ägt eine scharfe  
 n Grund allge-  
 F 2).

1 *Agrostis tenuis*  
 5,7 → 22 D%).  
 rchdringung der  
 räser behielt die  
 inose Struktur  
 r starrblättrigen

mehrere *Festuce-*  
*acum*, *Veronica*  
 9 → 19 D%).

Weide-Dikotylen,  
 f geüsten Kurz-  
*thalii*). Da sich  
*ica serpyllifolia*,  
 gszeiger, liefert  
 schen Degrada-  
 ler rein struktu-



angangsphase.

rellen Verwandlung der Lägerflur in eine Weide und zeigt, dass mit der Zerschlagung der *Deschampsia-Aconitum*-Dominanz die Aufnahmefähigkeit für weitere Besiedler sichtlich vergrößert wurde (Zunahme 7 Arten).

#### Syndynamische Bilanz 1939–1945

Die *Deschampsia*-Horstflur hatte sich in De 2 (im Gegensatz zu De 1) zwischen 1939 und 1945 in einen Weiderasen verwandelt. Die Frage, wie weit damit 1945 eine definitive sukzessionelle Entscheidung gefallen, oder die Entwicklung erst in Fluss geraten war, konnte 1945 weder aus der Etappenliste noch aus ihrem Vergleich mit jener 1939 entschieden werden. Nach fehlten damals hinlängliche Vorstellungen über die Verhaltensgruppen und ihre Reaktion auf eine andauernde Wildbeweidung. Kurz, auch für diese neue Etappe fehlte einstweilen die Möglichkeit der Gleichgewichtsbeurteilung.

Nach der inzwischen möglich gewordenen fraktionellen Gliederung aber muss jener Zustand 1945 der *Phleto-Festucetum*-Phase in De 2 als ein völlig labiles und unentschiedenes Balance-Verhältnis bezeichnet werden.

	A 45
Fraktionsspektrum	B 18
	C 37,5

Keines der beteiligten Elemente besass die absolute Flächenvorherrschaft, alle waren subvalent vertreten. Der 50-D%-Schwelle am nächsten stand immer noch die (vorher dominante Fraktion A (45 D%). Aufsteigend der Prävalenz-Schwelle beachtlich nahe gerückt war die Fraktion C (37 D%).

Alle drei Fraktionen hatten 1939–1945 bestimmte Bewegungen ausgeführt. Schlüsse auf die Nachhaltigkeit dieses Kurses und damit Voraussagen auf Richtung und Tempo der künftigen Veränderung wären aber voreilig gewesen, denn auch das labile Balanceverhältnis konnte vielleicht von ± langer Dauer sein, und sein Schicksal hing offenbar stark von den äussern Einflüssen ab. Erst die Heranziehung der spätern Abschnitte der heute vorliegenden Gesamttabelle lässt die Etappe 1945 deutlich als Momentaufnahme aus einem sehr raschen und bedeutsamen Sukzessionsschritt erscheinen.

Die Zusammenstellung der Fraktionsformeln macht die Entwicklungsrichtung in dieser *Phleto-Festucetum*-Übergangsphase De 2, 1945, anschaulich sichtbar:

1939		1945		1950
A		A		A
b	→	B	→	b
C		C		C

Die Lebhaftigkeit jener Änderungsbewegung kommt aber erst in den syndynamischen Intervallbilanzen und deren graphischer Wiedergaberichtig zum Ausdruck (Diagramm Fig. 7, 9). Im vorangehenden und noch mehr im nachher anschliessenden Zeitabschnitt herrschte eine starke Pläshendynamik, d.h. diese befand sich in der Zeit um 1945 in einer kräftigen Steigerung (Index  $v$  1939/1945: 11,1, 1945/1950: 17,8, Fig. 9).

Genauere Einblicke in die Natur dieses Änderungsprozesses vermittelt die Gegenüberstellung der Fraktionsbewegungen in den um 1945 zusammenstossenden zwei Beobachtungsintervallen. Fig. 7, p. 81.

Fraktion A befand sich vor- und nachher in rapidem bzw. beschleunigtem Rückgang (Index  $f^A$   $-5,5$  bzw.  $-6,4$ ). Diese **Schwundbewegung** 1939–1950 ist derart zügig, dass es nicht schwer fällt, sie in Gedanken schon vor 1939 anlaufen zu lassen, was ganz mit der Interpretation der Etappe 1939 (vgl. oben) in Einklang stünde.

Eine besondere Eigentümlichkeit dieser **Übergangszeit** 1945 ist die Kulmination und Kursänderung der **Phleum**-Fraktion B, die damals aus der Progression in die Regression verfiel (Index  $f^B$   $+1,7 \rightarrow -1,8$ ). Nach dem Gesamtüberblick war diese **Phleum-Progression** 1939–1945 in De 2 überhaupt die einzige Fettmatten-Expansion in den Lägerbeispielen geblieben. Sie beruhte vor allem auf der spezifischen Ausbreitung der **neueimmigrierten** *Poa pratensis* (1945: 8 D%).

Im Flächenvergleich fällt auf, dass eine analoge **Phleum-Poa-Entfaltung** in De 1 fehlte. Dort erfolgte der Dominanzwechsel der Fraktionen A und C, die Wandlung in die herböse Festucetum-Weide so unvermittelt, dass keine solche Zwischenphase zur Entwicklung kam. **Hingegen** wurden andernorts, so in Läger-Sukzessionen auf Karbonaterrain ebenfalls **Wildbeweidungsstadien** mit *Poa pratensis*-Prävalenz beobachtet (Val **Mingèr**, noch unveröffentlichte Listentabellen des Verfassers).

Da 1945 in De 2 keinerlei Symptome einer Substratverarmung zu bemerken, die Fettmattengräser (**Phleum**, *Poa pratensis*) erst deutlich zum Zuge gekommen waren, musste im (theoretischen) **Fall** einer längeren Nichtbeweidung auch jetzt noch mit der Möglichkeit einer Rückkehr zur **Deschampsia-Dominanz** gerechnet werden.

### III, Festucetum-Beweidungsphase in De 2

#### 111<sup>1</sup>, Acliillen-Trifolium **repens-Fazies**, Zustand 1950 **Abb. 14**

Wie die photographische Aufnahme deutlich erkennen lässt, war die **Lägerflur** in De 2, 1950, durch dauernde **Wildbeweidung** weiter verändert und im Rasenprofil noch stärker reduziert worden. Die Flächengliederung war aber immer noch die eines **Horstbestandes**.

Die wenigen noch intakten **Deschampsia-Horste** besaßen Blätter von kaum bis 20 cm Länge und etwa ein Dutzend Halme von 60 bis 70 cm. Die grosse Mehrzahl der Horste war aber nur noch 3 bis 15 cm hoch und hob sich dementsprechend wenig vom übrigen Kurzrasen ab, der jetzt insgesamt etwa 55–60% der Dauerfläche einnahm. Der die ganze Fläche durchsetzende Weiderasen war **grösstenteils** tief geäst (1–2 cm) und stark (zu etwa 80%) aus Dikotylen zusammengesetzt (Trifolium repens, Ranunculus acer, Veronica serpyllifolia, **Taraxacum**). Ihm beigemischt waren Festuca rubra, Agrostis, Phleum, Poa. Stärkere Festuca-Ansammlungen, die teilweise die Überreste von **Deschampsia-Horsten** überwuchsen, ragten etwa 5 bis 8 cm über das Kurzweideniveau.

**Auch** die **äusserlich** noch wenig veränderten **Schmielenhorste** waren zu rund 50% von Dikotylen (Achillea, Trifolium repens, Ranunculus acer, Aconitum) oder **Phleum** usw. durchwachsen. Besonders in **grössern** Horsten fand sich Veronica **chamaedrys** angehäuft.

Nach der diagnostischen Phasensichtung war die Dauerfläche De 2 damit in die III. Phase (Festucetum rubrae-Phase, Achillea-Trifolium **repens-Fazies**) getreten.

Syndynamische Intervallbilanz 1945/1950 (Hauptschritt der Umwandlung in die **Kurzweide** De 2). Auf die scharfe Bewegung 1945/1950 wurde vorgreifend schon oben zur Kennzeichnung der **Übergangssituation** von 1945 hingewiesen. In dieser verschärften Flächendynamik (Index  $v$  17,8) ist der bis heute höchste Wert in De 2 erreicht worden, ein **Spitzenwert** unserer ganzen Flächenserie, der einzig in De 1 im gleichen Zeitintervall ( $v$  19,3) übertroffen wurde.

Im Unterschied zur **Parallelfäche** De 1, wo die Wende sehr unvermittelt auf eine Phase grösster Sukzessionsruhe 1939/1945 ( $v$  1,1) auftrat, war es in De 2 1945/1950 zu einer Steigerung einer schon vorher (1939/1945  $v$  11,1) regen Bewegung gekommen. Im zeitlichen Zusammentreffen der Spitzenwerte in De 1 und De 2, 1945/1950, spiegelt sich die übereinstimmende rasche Reaktion auf die plötzlich sehr verschärfte **Beweidung** wider. Fig. 9, p. 84.

Die Fraktionsdynamik **gibt** nähere Auskunft über den neuen **Wandlungsschritt**.

A) In einer jähen **Schwundbewegung** (Index  $f^A$  1945/1950—6,4) fiel die **Deschampsietum-Fraktion** von 45 D% auf 13 D%, d. h. tief in Subvalenz ab (*Deschampsia* 40 → 12 D%).

B) Nach kurzer Expansion war die Phleetum-Fraktion in ihrer **Bewegungsrichtung** rückläufig geworden (Index  $f^B$  +1,7 → -1,8), das Fraktionspauschal B 1945/1950 sank von 18 auf 9 D% zurück (nachhaltig tiefe Beäsung).

C) Den Fraktionsrückgängen A und B stand als Aktivum der imposante Zuwachs der Weide-Fraktion C (*Festucetum rubrae*) gegenüber. Sie hat ihr Pauschal in den 5 Jahren 1945–1950 von 37,5 auf 74,5 erhöht, ist also aus Subvalenz auf %-Prävalenz vorgestossen, und das wohlverstanden unter anhaltend scharfer Wildeinwirkung. Dieser in De 2 kräftige **Festucetum-Zuwachs** (Index  $f^C$  +7,4) wurde an Heftigkeit nur vom zeitgleichen Rekordvorstoss der Fraktion in De 1, 1945/1950, **übertroffen** (3,5 → 50 D%,  $f^C$  +9,3). Fig. 8, p. 82.

Die Verluste der Fraktionen A und B (-8,2) in De 2 waren damit am Kontrolltermin 1950 nicht wettgemacht, die Rasenverdichtung blieb (z. B. an Stellen mit toten *Deschampsia*-Resten) unvollkommen. Das Manko kann in der Weise ausgelegt werden, dass die A- und B-Regressionen die primäre (**Beweidungs**)-**Reaktion** der Vegetation darstellen, die **Festucetum-Expansion** den etwas nachhinkenden zweiten Schritt. Der **Schmielenrückgang** könnte schwerlich als Folge der *Festuca*-Vermehrung verstanden werden.

Die wichtige **Festucetum-Ausweitung** war der aktive Auftakt in der Ausgestaltung der neuen Beweidungsphase von De 2. Hauptsächlich Dikotylen, allen voran *Achillea millefolium* und *Trifolium repens*, waren an diesem Fraktionsvorstoss beteiligt und formten das herböse Frühstadium der *Festucetum*-Kurzweide. Der **Weissklee**, obwohl als Futter beliebt, brachte es, aus bisher niedrigsten Flächenanteilen heraus (1939 und 1945 je Abundanz +), unvermittelt auf einen **Rekordzuwachs** ( $s$  +3,6).

Bemerkenswert ist auch, dass sich unter sämtlichen Gramineen in der **Kurzweide**-Entwicklung 1945–1950 einzig *Festuca* progressiv verhielt, während *Agrostis tenuis* und die Gräser von A und B unter der scharfen Beweidung an Fläche verloren (10 → 6 D%). Noch war *Festuca* in geringerem Masse als die herbösen C-Arten am Rasenteppich beteiligt (Anstieg 12 → 25 D%).

Mit diesem weiteren Schritt der Kurzweide-Ausgestaltung (1945–1950) war (wieder in zeitlicher **Übereinstimmung** zu De 1) erstmals eine stark herböse Note (45 D%) in die Physiognomie der Dauerfläche De 2 gelangt. Während der *Deschampsia-Aconitum*-Rückgang 1939/1945 durch die Ausweitung von *Poa pratensis*, *Phleum alpinum* usw. einen graminosen Ausgleich erfahren hatte, wurden jetzt Kurzweide-Dikotylen **faziell** bestimmend. Das geschah unter stärkster Reduktion des Rasenprofils, teils auf Teppichniveau.

Die Verschiedenheit der Regenerationsform im ersten und zweiten Intervall ist nicht leicht zu erklären, doch mag sie in hohem Masse durch einen Wechsel in der **Beäsungsintensität** bedingt gewesen sein.

1939/1945 hatte sich das Äsen noch vorwiegend auf die obersten und mittleren Organe des Rasenprofils beschränkt, wobei die tieferen Rasenschichten (mit Vorjahrblättern und Streu von *Deschampsia*), weil schwerer zugänglich und unschmackhaft, grösstenteils verschmätzt wurden. Unter jenen Verhältnissen hatten sich auch beweidungsempfindliche Gräser noch gut zu regenerieren vermocht. Nachher (1945/1950) kam es im Zusammenhang mit dem massiven Hirschandrang (+gelegentlichem Äsen der Murmeltiere) praktisch in der ganzen Fläche zu einer sehr scharfen, nachhaltig auf Grund greifenden Beweidung, welche besonders gewisse Gräser (*Phleum* und selbst *Poa*) empfindlich traf.

Tiereingriffe waren es also, welche diese strukturelle Wandlung zum Weideteppich auslösten und im Endeffekt mitbestimmten. Doch darf die pflanzlich aktive Seite dieser Strukturveränderung niemals unterschätzt werden. Besonders im zweiten Stadium mit seiner beständigen Nachwuchsbeweidung mussten die regenerativen Wuchsleistungen der Kurzweide-Elemente zur Aufrechterhaltung des Rasenschlusses enorm gewesen sein!

**Floristische Inventarwandlung bis 1950.** Schon mit dem ersten Schlag auf die *Deschampsia*-Vorherrschaft hatte eine ganze Reihe von Arten Eingang gefunden, so meist an stark zurückgeweideten oder leicht verkahlten Stellen, doch teils auch im höheren Weiderasen. Neben *Poa pratensis* (Fraktion B), die sogleich zu beachtlichen Flächenwerten aufstieg, waren 1939/1945 die Festucetum-Arten *Veronica serpyllifolia*, *Trifolium pratense*, *Trifolium badium*, *Trifolium thalii*, *Cerastium caespitosum*, *Leonodon hispidus* aufgetaucht.

Im zweiten Intervall (1945/1950, Herausbildung der herbos-lückigen *Trifolium repens*-*Achillea*-Fazies) blieb dagegen die Inventarvergrösserung schwach (Ausscheiden von *Ranunculus repens*, Eintritt von *Lotus corniculatus*, *Luzula multiflora*). Es scheint ganz, dass die Immigrationsbedingungen bei der ersten stärkeren Lockerung der *Deschampsia*-Vorherrschaft vor 1945 am günstigsten waren und sich später mit Verstärkung der mechanischen Einwirkungen (Verbiss, Tritt) wesentlich verschlechterten. Von einer «Sättigung» konnte nicht die Rede sein.

#### Stabilitätsbeurteilung 1950 (*Achillea*-*Trifolium*-Fazies).

Im Gegensatz zum Übergangsspektrum von 1945 lag um 1950 nun eine klar unterschiedene Fraktionsdominanz C vor:

a	13
b	9
c	74,5
(d)	+

Fraktion C stand jetzt in De 2 auf 75 D% (in De 1 auf etwa 50 D%). Trotz der starken Überlegenheit der Fraktion C war aber kein bestimmtes strukturell und ökologisch einheitliches Dominanzgefüge entstanden. Schon der starken und inkonstanten (flächenmässig ± wechselnden) zoogenen Störfaktoren wegen, hatten sich keine hochgradigen Ausgleichseffekte im Rasenmuster ergeben und waren auch nicht zu erwarten gewesen. *Festuca rubra* (25 D%), *Trifolium repens* (18 D%) und *Achillea millefolium* (14 D%), bildeten zusammen die flächenmässig stärkste Artengruppe. Keine dieser Arten aber beherrschte die gesamte Fläche. Auch konnte bei der sehr geringen Vertikal-Entfaltung kein selbständiges mikroklimatisches Bestandesmilieu entstehen, wie dies in der ungestörten *Deschampsia*-Horstflur De 1 1939–1945 bestanden haben wird.

nd mittleren Or-  
nit Vorjahrblät-  
unschmackhaft,  
sich auch bewei-  
iher (1945/1950)  
gentlichem Äsen  
, nachhaltig auf  
a und selbst Poa)

m Weideteppich  
ktive Seite dieser  
ten Stadium mit  
Wuchsleistungen  
enorm gewesen

ersten Schlag auf  
ang gefunden, so  
teils auch im hö-  
beachtlichen Flä-  
terpyllifolia, Tri-  
osum, Leontodon

kigen Trifolium  
ich (Ausscheiden  
lora). Es scheint  
ckerung der De-  
später mit Ver-  
verschlechterten.

eine klar ent-

). Trotz der star-  
urell und ökolo-  
nd inkonstanten  
sich keine hoch-  
icht zu erwarten  
illea millefolium  
e. Keine dieser  
eringen Vertikal-  
stehen, wie dies  
den haben wird.

Diese labile Beweidungsstruktur des Rasens vermochte auch nicht als entscheidende **Immigrationssperre** zu wirken. Der Rasen blieb daher der Immigration offen; über den **Besiedlungserfolg** entschieden jetzt wohl hauptsächlich die edaphischen Verhältnisse und die Resistenz der Besiedler gegenüber den **Beweidungseinflüssen**.

Die Fraktionen A und B waren unmissverständlich zurückgegangen, wenn auch nicht ganz ausgefallen. Für eine Rückkehr zur *Deschampsietum*-Dominanz bestand selbst auf diesem Veränderungsstadium noch **etwelche** Aussicht, und das spontane **Regenerationsvermögen** von *Deschampsia* caespitosa (vgl. De 1, 1955/1959) durfte auch an dieser Stelle nicht unterschätzt werden. Denn es blieb zu bedenken, dass der *Deschampsia*-**Schwund** und die *Festucetum*-**Dominanz** unter **Wildeinfluss** zustande gekommen waren, und auch das Weiterbestehen der letzteren zum Teil von diesem Einfluss abhing. Auch fehlten 1950 selbst die geringsten floristischen Anzeichen einer edaphischen Wandlung.

Allerdings boten die realen Sukzessionsumstände um 1950 wenig Aussicht auf künftig ungestörte (autogen-strukturelle) Bestandesregeneration. Die enorm **vergrößerten** Hirschbestände liessen kein Nachlassen der **Intensivbeweidung** erwarten. Unter diesen Bedingungen war zu erwarten, dass die Vorherrschaft der Fraktion C in irgendeiner Form weiterdauerte.

### III<sup>2</sup>, Trifolium repens-Fazies der Festucetum-Phase 1955 Abb. 15

In der **Flächenkontrolle** fiel sogleich auf, dass sich die **Überreste** der *Deschampsia*-Horste weiter **reduziert** hatten. Im **Rasenteppich** dieser **Weissklee-Fazies** erinnerten nur noch **wenige kurzbeweidete**, d. h. **kuchenartig** flache oder **vollständig** ins allgemeine **Beweidungsniveau** eingesenkte, und darum kaum noch **begrenzbar**e Horstbasen an die

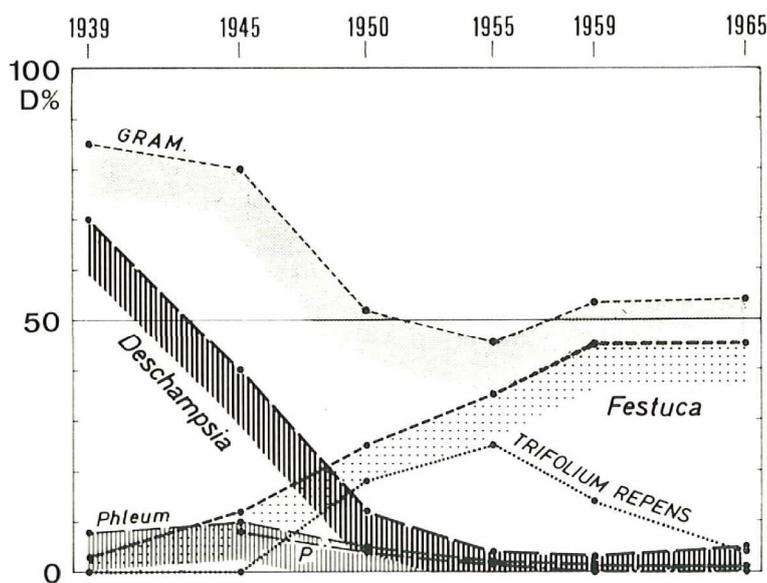


Fig. 6  
Spezielle Verhaltensvergleiche (D%) **strukturell** wichtiger Arten der Lägerflurfläche De 2, 1939 bis 1965. (P = *Poa pratensis*.) Vgl. dazu Fig. 2, p. 48.

einstige **Horst-Lägerflur** von 1939. *Deschampsia* war in der stark **wildfrequentierten Dauerkurzweide**, trotz der teils feuchten **Sommerwitterung**, weiter zurückgegangen.

Die Probestfläche **besass** nun **tatsächlich** ein ähnliches Aussehen wie der **äusserste** Randstreifen der **Lägermulde**, der längst zu den stärksten beweideten Zonen der Alp gehörte.

Die Veränderung **war** 1939–1955 **so** weit gediehen, dass man die **Rasenstelle** ohne örtliche Fixierung nicht mehr als **Folgestadium** einer einst üppig entwickelten **Lägerflur** erkannt haben würde.

A) Für die einst **herrschende** *Deschampsia caespitosa* konnten 1955, nach mühsamem Durchsuchen der **Rasenfläche** nach abgeweideten Sprossen, total nur noch **P D%** in die Liste eingetragen werden ( $36 \text{ dm}^2/9 \text{ m}^4$ , einzelne Flecken abgestorbener **Horstpartien** nicht eingerechnet). *Aconitum* (unter **1 D%**) zeigte schlechte Vitalität. Die gesamte **Deschampsietum-Fraktion** bestand nur noch aus kümmerlichen **Überresten**: ihr endgültiges Verschwinden **schien** bevorzustehen. Von *Ranunculus repens* wurde, nach längerem Fehlen, 1955 wieder eine sterile **Pflanze** registriert.

B) Die Fettmattengräser hatten ihren Anteil an der Kurzweide abermals verringert (von 9 auf 3,5 D%).

C) Unter den Weide-Dikotylen waren **zwar** einige schwach nitrophile Arten **zurückgefallen** (*Veronica serpyllifolia*, *Taraxacum officinale*). Im ganzen aber war das krautige Element der Fraktion noch ausgeprägter (mit nun **54 D%**) in den **Vordergrund** gerückt, darunter **faziell** am stärksten *Trifolium repens* (mit **25 D%**). *Achillea* hatte nur noch wenig rugenommen.

Den kräftigsten Anteil am **Fraktionsvorstoss** verzeichnete *Festuca rubra*. Ihre dichten, niedrigen Horste bildeten das **Grundelement** des Rasenteppichs. *Festuca* war mehr als dreimal so stark vertreten als die Gesamtheit der übrigen Gramineen. *Festuca* (35 D%) und die herbosen Elemente (*Trifolium repens* 25 D%, *Achillea* 16 D%, *Ranunculus acer* 8 D% usw.) beherrschten das **Flächenmuster** jetzt ziemlich ausgeglichen (92 D%), als elastisches und wenig scharf umgrenztes, mehrartiges **Dominanzsystem** dieser **Dauerkurzweide**.

#### Syndynamische Bilanz 1950|1955

Die schon 1950 **klar** erreichte **Flächenüberlegenheit** der Fraktion C hat sich bis 1955 in kräftigem Zuge weiter verstärkt. Fraktion A und B sind dagegen nahezu auf Parivalenz gesunken. Alles in allem schien sich der Rasen etwas stabilisiert zu haben. Fraktion D hat ihren Anteil **vorläufig** nur auf 3 Arten und pauschal 2 D% vermehrt.

Die allgemeine Flächendynamik ist 1950|1955 fast auf die Hälfte des **Vorintervalls** gesunken, jedoch **keineswegs** zum Stillstand gekommen. Der Index **v** (9,6) entspricht überraschend **genau** den auch für die Beweidungsstadien in De 1 festgestellten Werten (Pseudo-Stabilität der Beweidungsphase). Fig 9, p. 84.

Das Regenerationswachstum übertraf jetzt um ein wenig die Flächenrückgänge ( $v^+ +5,3$ ,  $v^- -4,3$ ).

Auch in der Mässigung der Fraktionsbewegungen zeichnet sich ein Einlenken in den **neuen** Zustand ab. Die Fraktion C (92 D%) ist nahezu auf der Stufe der totalen **Flächenausfüllung** angelangt, die Fraktionen A und B verharrten auf Restanteilen (4 respektive 3,5 D%).

In dieser **Beruhigungsphase** (Kurzweide-Konsolidierung) 1950/1955 hat sich das **floristische Flächeninventar** um den bis jetzt ausgiebigsten **Artenzufluss** vergrößert. Einem Abgang von nur 2 **Arten** stehen 11 Neueingänge gegenüber, **wovon** 7 Arten (*Cerastium arvense*, *Sagina saginoides*, *Galium pumilum*, *Leontodon autumnalis*, *Gentiana nivalis*, *Gentiana engadinensis*, *Cirsium acaule*) die **Festucetum-Fraktion**, und 3 Arten (*Alchemilla hybrida*, *Crepis aurea*, *Botrychium lunaria*) die **Nardetum-Fraktion** der Fläche bereicherten. Die **neuen** Arten fügten sich auch **wuchsmässig** trefflich in die Struktur des niedrigen **Weidetepichs**. Wie die spätem Kontrollen (1959, 1965) bestätigen, vermochten sich alle damals aufgetauchten Arten zu behaupten, was das Hinreichen jener ökologischen Verhältnisse beweist. Mit dem **Sesshaftwerden** der **Nardetum-Arten** 1950/1959 war nun erstmals in **De 2** eine Vermagerung angedeutet, so dass dieser **fazielle** Schritt der **Weideveränderung** vermutlich von einer **edaphischen Verschiebung** begleitet war.

Vorübergehende entgegengesetzte Veränderungen (vgl. **Sukzessionstabelle**) sprechen nicht gegen die **Annahme** einer **allgemeinen** Weidevermagerung. **Gelegentliche Aufschürfungen** des Oberbodens **kamen** immer wieder eine streng-örtliche **Remineralisierung** (mit **Karbonatspuren**) zustande bringen und neben den **azidophilen** Arten auch **neuro-** bis **basiphile** Arten (*Gentiana nivalis*, *Anthyllis alpestris*, *Arabis corymbiflora* u. a.) **aufkommen** lassen.

Zwischenprognose 1955. I. Bei Gleichbleiben der **äusseren Sukzessionsumstände** (Beweidung usw.) war nach der **nun** 1955 erreichten **Festucetum-Dominanz** künftig keine grosse **Verschiebung** im **Fraktionsspektrum** zu erwarten, möglicherweise bei Fortsetzung der edaphischen Wandlung aber eine Vermehrung der **Nardetum-Arten** (D). II. Im (**unwahrscheinlichen**) Falle einer **künftigen** Beweidungsverminderung blieb aber auch jetzt die Möglichkeit einer partiellen **Wiedererstarkung** der Fraktionen A und B (*Deschampsia*, *Phleum* usw.) **grundsätzlich** bestehen, da beide **Flächenelemente** ja hauptsächlich durch die Beweidung zurückgedrängt waren, und keineswegs in erster Linie durch eine **Substratvermagerung**.

Bemerkungen zum Verhalten von *Trifolium repens*. Schon im **Rahmen** der **Phasensichtung** wurde bemerkt, dass das **Trifolium-Stadium** in **De 2** zeitgleich mit dem in **De 1** auftrat, jedoch in **Sukzessionsphasen**, die im Flächenpaar durch **verschiedene Deschampsia-Anteile** ausgezeichnet waren. Fig. 2 und 6. Am gleichen **Kontrolltermin** (um 1955) sind übrigens auch in den **PF-Dauerflächen** leichtere **Trifolium-Maxima** registriert worden (Fig. 14 und 16), so dass jene Zeit **offensichtlich** durch eine regional verbreitete Weissklee-Entfaltung gekennzeichnet war. Ähnliches war in **andern** Teilen des Lagers beobachtet worden.

Bei zeitlichem Zusammentreffen solcher **Entfaltungen**, besonders in **entwicklungsmässig verschieden** weit fortgeschrittenen Flächen, denkt man meist zuerst an übereinstimmende **äussere** Umstände und **erwägt z. B.** eine Begünstigung durch Witterungseinflüsse, gleichzeitige Wellen der **Samenanfrachtung** (erfolgreiche **Endozoochorie** bei hoher **Hirschfrequenz**) usw. Mit **guten** Samenjahren und erfolgreicher **Samenanfrachtung** sowie **örtlicher Wuchsbegünstigung** ist zu rechnen. Für letztere war in **beiden** Flächen in erster Linie der besondere strukturelle Entwicklungszustand der Kurzweidepartien entscheidend. Nach unseren Beobachtungen erreichte *Trifolium repens* seine **grösste Flächenentfaltung** stets an Stellen radikalster (**gamma-**) **Beweidung** des **nährstoffreichen Lägerbodens**. Zugleich verdankt der **Weissklee** aber seine **Ausweitungserfolge** auch seiner **Beweidungsresistenz**, seinem raschen Wachstum und dem hohen **Regenerationsvermögen** bei Beschädigungen.

An den **Häufungsstellen** war fast stets auch *Festuca rubra* zugegen. Sie schien bei fortschreitender Rasenverdichtung *Trifolium repens* zu bedrängen.

Der Vergleich von De 1 und De 2 zeigt, dass die herbosen Anteile in bemerkenswert gleichem Verhältnis zu dem von *Deschampsia* freigelassenen bzw. von der *Festucetum*-Fraktion besetzten **Entfaltungsraum** standen. Auch das deutet **darauf** hin, dass die *Trifolium*-Entfaltung in De 1 und De 2 (und an **andern** Stellen) in **gewissem** Mass Abbild der **Rasenstruktur** mit **Extrembeweidung**, **teilweiser Verkahlung** und **Blössenbildung** war, wobei die **Weideeingriffe** in De 2, wie die ihnen entsprechenden ***Trifolium*-Erfolge**, bedeutend umfangreicher waren. Die Frage des (in De 1 und De 2 ebenfalls übereinstimmenden) Abklingens der ***Trifolium*-Welle** ist aber damit noch nicht beantwortet, sie lässt sich erst nach der folgenden **Bilanzziehung** (1955/1959) genauer beleuchten.

### III<sup>a</sup>, Festucetum-Phase, *Festuca*-*Ranunculus*-Fazies 1959 (Abb. 16, 1960)

**Flächenstruktur.** In Kontrolle 1959 liess die ganze Flächenverfassung auf nachhaltige **Wildbeweidung** in der Zwischenzeit **schliessen** (Hirsch, gelegentlich auch Murmeltier). Im Gegensatz zu De 1 war diese zweite Lägerflurfläche auch nach den wuchsgünstigen Jahren dieses verflorenen Intervalls in grösstem Umfang **Kurzweide** geblieben. Nur rund  $\frac{1}{5}$  der Fläche war mit Hochrasen bestanden. Dieser enthielt etwa 5 *Deschampsia*-Horste sowie reichlich *Festuca rubra*. Im Verhältnis der Wuchsformelemente **war** der **graminöse** Anteil wieder leicht überlegen. Vorwiegend in den hochrasigen Flächenpartien siedelten *Trifolium pratense* und *Veronica chamaedrys*, letztere selbst in ***Deschampsia*-Horsten**. Im Kurzrasen fiel *Carum carvi* durch kümmerlichste Stengelentwicklung auf, ihre kleinen Dolden überragten knapp den niedrigen Teppich. Selbst *Ranunculus acer* zeigte Abweidungsspuren, ebenso *Botrychium lunaria*. Bemerkenswert ist die Lokalisation von *Trifolium thalii* (Vit. 3) mit ihrer Bevorzugung **dung-**bewirkter, jetzt in Vernarbung **begriffener Auskahlungsstellen**. Spitzenbeweidung (Kappung von Blüten, Infloreszenzen) wurde bei *Campanula scheuchzeri*, *Crepis aurea* und *Leontodon hispidus* festgestellt.

Syndynamik 1955/1959. Mit 1959 **war** die **Dauerkurzweide** hier in De 2 nun schon seit 9 Jahren (Aufnahme 1950) registriert.

Hinsichtlich der allgemeinen **Flächendynamik** (vgl. Diagramm Fig. 9) entspricht der Abschnitt 1955/1959 mit seinem Index  $v = 9,6$  ( $v^- -5,1$ ,  $v^+ +4,5$ ) dem mehrfach beobachteten Wert der **«relativ beruhigten»** Beweidungsphasen. Diese Indexzahl scheint allgemein jenen Rest von **Mengenschwankungen** zu umfassen, der in beweideten Rasen dieses Typs bei Einklang zwischen pflanzlichen Beweidungsausfällen und Erneuerungsleistungen gewöhnlich bestehen bleibt (zoogene Pseudostabilität). Vgl. Fig. 17.

Es fällt auf, dass gleichzeitig die Fraktionsdynamik in De 2 im Intervall 1955/1959 als solche (Fig. 7) nahezu stagnierte.

Der Index *f* der drei Fraktionen war fast auf Null gesunken, obwohl der Index *v* hoch blieb (9,6 → 9,5). Dieser scheinbare Widerspruch beruht **darauf**, dass im Index *v* sämtliche **Artbewegungen** direkt **zur** Geltung gelangen, im Index *f* jedoch die Verschiebungen der Fraktionspauschale. Da sich die 1955/1959 bilanzierten **Einzelverschiebungen** überwiegend als **Ausgleichsbewegungen** innerhalb der Fraktionen abspielten ohne **sukzessionell** wirksam zu werden, treten sie auch nicht als Fraktionsbewegungen in Erscheinung. Am ausgiebigsten und bezeichnendsten waren die spezifischen Verschiebungen innerhalb der **Weidefraktion C**, wo z.B. *Trifolium repens* stark zurückge-

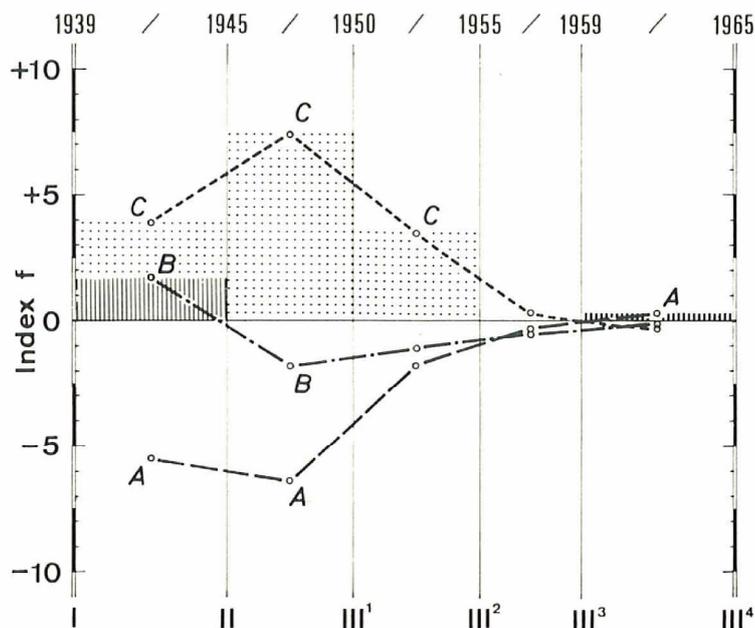


Fig. 7  
Fraktionsdynamisches Diagramm (Index  $f^A, B, C$ ) der Lägerflur-Sukzession De 2, 1939-1965.  
(Kräftigere Progressionsschübe sind durch Rasterung hervorgehoben.)

fallen ist (25 → 14 D%), wogegen *Festuca rubra* (35 → 45 D%) und *Ranunculus acer* (8 → 15 D%) sich kräftig ausgeweitet haben, während das Fraktionspauschal C praktisch stationär blieb (92 → 93 D%). Diese interne Wandlung der *Festucetum*-Fraktion war es auch vor allem, die 1955/1959 den vermehrt graminosen Aspekt der Dauerfläche zustande gebracht hatte (Gramineen 45,5 + 53,5). Fig. 6, p. 77.

*Festuca rubra*. Der spezifische Flächenanteil von *Festuca rubra* um 1959 ist mit 45 D% der höchste, den diese Art bis jetzt in einer unserer Beweidungsflächen (verschiedener Rasentypen) erreichte. Daran ist bemerkenswert, dass er knapp unter der Schwelle der absoluten Prävalenz bleibt, weshalb sich in diesem Zusammenhang ganz generell die Frage stellt, ob *Festuca rubra* überhaupt in irgendeiner natürlichen Rasenkombination zu & reinbestandähnlicher spezifischer Flächenvorherrschaft befähigt sei.

Unter der Einwirkung der Beweidung scheint das von *Festuca* 1959 in De 2 erreichte Mass der Rasenbesetzung einen kaum je überschrittenen Spitzenwert dieser Art darzustellen. Jedenfalls war man damals geneigt anzunehmen, dass die Dikotylen im kurzbeweideten Rasen unter ± gleichbleibender Wildbeeinflussung stets einen kräftigen Flächenanteil behaupten könnten, und die graminosen und herbösen Elemente der *Festucetum*-Fraktion bis auf weiteres in einem gewissen Balanceverhältnis verharren würden.

Diesbezüglich ist hier ein Vergleich mit dem zeitgleichen graminosen Entwicklungsabschnitt der andern Lägerfläche (De 1) aufschlussreich. Ein Unterschied zwischen den beiden Flächen bestand vor allem darin, dass De 1 im Intervall 1955/1959 noch einen

relativ beträchtlichen (und sich verstärkenden) Deschampsia-Anteil enthielt (30 → 40 D%), De 2 dagegen nur noch einen **schwachen** Rest (4 bzw. 3 D%). Von dieser **dominanzfähigen** Art aus betrachtet, standen der Festucetum-Fraktion 1955/1959 in den zwei einstigen Lägerausschnitten erheblich verschiedene **Ergänzungsflächen** zur Verfügung, in De 1 nur gut die Hälfte, in De 2 mehr als  $\frac{9}{10}$ .

Laut Tabelle war 1959 der diesbezüglich verfügbare Raum tatsächlich durch die Fraktion C voll besetzt, und zwar in **beiden** Fällen mit einem *Festucetum*-Rasen, der in bemerkenswerter **Ausgewogenheit** (Verhältnis von 1:1) durch die Graminee *Festuca rubra* und die Weide-Dikotylen bestritten war:

	De 1, 1959	De 2, 1959	Verhältnis
<i>Festuca rubra</i>	28	45	$\frac{1}{1}$
Dikotylen (C)	27	44	$\frac{1}{1}$

Das klare und kaum **zufällige** Verhältnis dieses (strukturell bis jetzt reifsten) **Entwicklungsstadiums** der **graminosen Festucetum-Fazies** in den zwei Flächen lässt wiederum erkennen, dass der Artenkomplex der **Fraktion C** tatsächlich ein natürliches **Strukturelement** verkörpert, das **unter** ähnlichen Gegebenheiten und bei **hinreichender Entwicklungszeit** übereinstimmende Vegetationseffekte hervorbringt.

**Ausserdem** zeigt der Flächenvergleich zwischen De 1 und De 2, dass das **Ausmass** der Festucetum-Entfaltung ganz offensichtlich von der durch *Deschampsia* Gei gelassenen **Siedlungsfläche** abhängt.

Im Zuge der **erwähnten Graminisierung** des Rasenteppichs (**Gramineenpauschal** 1959: 53,5 D%), bei der *Festuca rubra* in De 2 auf 45 D% gelangte, vererbte die *Trifolium*-Welle in **beiden** Flächen (De 1 und De 2). Das lässt **darin** denken, dass, neben der

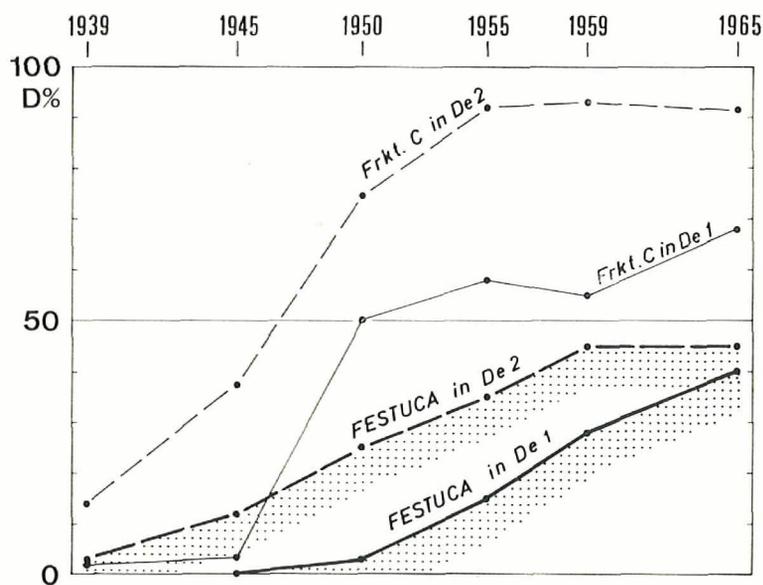


Fig. 8  
*Festuca rubra* und *Festucetum*-Fraktion (C), Deckungswerte D% in den Lägerflurflächen De 1 und De 2, 1939–1965.

enthielt (30 → 40  
dieser **dominanz-**  
1959 in den zwei  
zur Verfügung,

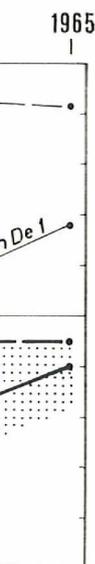
ichlich durch die  
**ium-Rasen**, der  
Graminee Festuca

tnis

zt reifsten) Ent-  
en lässt wiederum  
rliches Struktur-  
hender **Entwick-**

das Ausmass der  
a frei gelassenen

amineenpauschal  
reichte die **Trifo-**  
n, dass, neben der



urflächen De 1 und

**spezifischen** Beäsung, es die strukturelle **Raumbeugung** im festuca-verfilzten Rasen war, **evtl.** zusammen mit einer mikroökologisch-chemischen Beeinträchtigung, welche den beschleunigten **Weisskleeschwund** auslöste. Die 1959 erreichte **Ausgewogenheit** zwischen Festuca rubra und den Festucetum-Dikotylen mag Ausdruck einer maximalen Festigung der Kurzweidestruktur sein.

### III<sup>4</sup>, Fortsetzung der Festucetum-Phase, *Festuca-Ranunculus*-Fazies 1965 Abb. 17 und 18

Schon die Rasenphysiognomie verriet den Fortgang der örtlichen Intensivbeweidung. Die Fläche De 2 **besass** vorwiegend einen Kurzweideteppich von wenigen Zentimetern Höhe. Der vollständige Rasenschluss wies indessen auf **wuchsgünstige** Witterung der vergangenen Jahre.

A) *Deschampsia caespitosa* hatte ihren schwachen Restanteil ganz leicht verstärkt (von 3 auf 5 D%, Vit. 1-3). Doch waren in der **9-m<sup>2</sup>-Fläche** nur noch zwei Horste ± intakt. Auch Aconitum zeigte sich nur noch in Spuren. Einzelblätter, zerstreut aus dem Rasenteppich ragend, die jungen oder kümmerlichen Sprossen entstammen, verraten aber, dass der durch Wildtritt hart bedrängte Eisenhut seine Widerstandskraft immer noch nicht gänzlich eingebüsst hat.

B) *Phleum alpinum* und Poa pratensis sind stark **beweidet** und haben, offensichtlich vor allem **zufolge Abweidung** und weniger aus Gründen der Substratvermagerung, ihre Anteile auf **Parvivalenz** (1 D%, **bzw. +**) gesenkt. Ein vom Wild verschonter (verblühter) Phleurn-Halm deutete jedenfalls auf die bewahrte Vitalität des Lieschgrases.

Die strukturellen Ausgleichsprozesse schienen in der Zwischenzeit (1959/1965) eine merkliche Beruhigung erfahren zu haben. Der Index **v (6,7)** hat einen in De 2 bisher überhaupt nie erreichten Tiefstand gewonnen, wiederum eine Parallelerscheinung zu Fläche De 1 (vgl. Fig. 9, p. 84).

Die beständig gebliebenen bzw. leicht wiederverstärkten Restpositionen der Fraktionen A und B bezeugen ihrerseits die Stabilität der **Dauerweidestruktur**. Im Verhalten der Fraktion C ist das Gleichbleiben **bzw.** die fast unmerkliche Verminderung des Pauschalanteils beachtenswert (93 → 91,5 D%), **sodann darin** die Stationärlage von Festuca rubra (1959 und 1965 je 45 D%). Nach diesen Befunden scheint die von 1939 bis 1965 beobachtete **20jährige** Festuca-Ausweitung (3 → 45 D%) einen Höhepunkt erreicht zu haben und – knapp unter der Prävalenzschwelle – zum Stehen gekommen zu sein. Bedeutet das nun ebenfalls ein Einlenken in einen festen Dauerzustand oder ist eine Kulmination erreicht, auf die ein Festuca-Rückgang folgen wird?

Die markanten Wellen mehrerer Dikotylen (*Trifolium repens*, *Achillea*, *Ranunculus acer*) sind offensichtlich am Abflauen. Nur wenige, bisher schwache Arten dieser Fraktion C, wie *Campanula scheuchzeri*, *Veronica serpyllifolia*, *Galium pumilum*, *Cirsium macule* und vor allem *Sagina saginoides* (vgl. auch De 1, 1965), haben ihre Anteile etwas vermehrt. Das sind alles Arten, die nirgends auf **grösseren** Flächen vegetationsbestimmend waren. Die Gründe für diese neue Wandlung im Dikotylenbestand sind allerdings nicht leicht zu durchschauen. Man denkt an Witterungsbegünstigung und Reproduktionswellen, sowie wiederum an die besonderen Entfaltungsbedingungen in der **Dauerkurzweidestruktur**.

Die Fraktion D verblieb mengenmässig immer noch auf einem parvivalenten Flächenpauschal, doch hat sie ihr Inventar in ununterbrochenem Anstieg weiter ver-

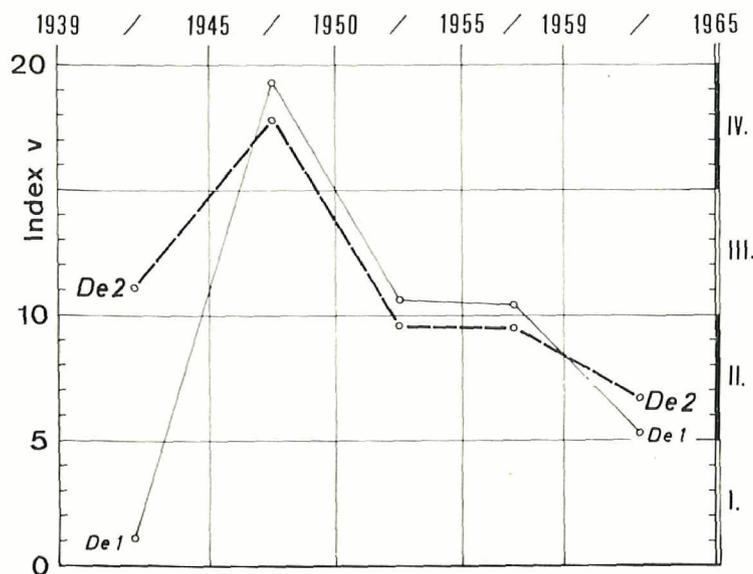


Fig. 9

Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) in Lägerflurfläche De 2, 1939–1965. Vergleichskurve De 1. Ausser im ersten Intervall (De 1 noch unbeweidet!) zeigt das Wandlungstempo der beiden Flächen in den einzelnen Zeitabschnitten eine hochgradige Übereinstimmung (Krise, Konsolidierungsphasen der Dauerweidestruktur).

grössert. Im Rahmen dieses Artenzustroms dürfte auch *Nardus* nicht mehr lange auf sich warten lassen und vielleicht schon in wenigen Jahren in De 2 aufgehen.

Das Hauptergebnis der fraktionellen Bewegungsbilanzen in De 2 1959/1965 ist das folgende:

1. Bei im ganzen kaum veränderten Sukzessionsumständen (Fortgang der Dauerbeweidung, geringe Anzeichen einer leichten Vermagerung) hat sich die 1959 auf eine 20-jährige Beobachtung gegründete These der strukturellen Stabilität der *Festucetum*-Weide mit einem 50 D% nicht übersteigenden Festucn-Anteil wiederum in der Bilanz 1959/1965 bestätigt.
2. Die floristische Annäherung des Flächenrasens an die Nardetum-Kombination hat sich unter weitgehender Beibehaltung des ursprünglichen Artinventars vollzogen (Aufblähung des Gesamtinventars), und in einer seit mindestens 1½ Jahrzehnten strukturell kaum veränderten Dauerkurrweide. Floristisch-inventariell ist im Phasenabschnitt III<sup>3-4</sup> (1955–1965) der bisher grösste Zustrom an Nardetum-Elementen registriert (5 Arten). Diese Immigration erfolgte in einer zu 54% graminosen *Festuca-Ranunculus*-Fazies der *Festucetum*-Phase (Fraktionsdominanz C über 90 D%). Vgl. PF 1–2.
3. Schliesslich ist nicht zu übersehen, dass sich der Weiderasen im Laufe dieser Wandlung futtermässig verschlechtert hat, wobei sich automatisch die Beweidungsdensität etwas verminderte, was wiederum zur allgemeinen Stabilisierung beitrug.



Vergleichskurve De 1.  
der beiden Flächen  
e, Konsolidierungs-

mehr lange auf sich  
en.

1959/1965 ist das

ang der Dauerbe-  
1959 auf eine 20-  
t der *Festucetum-*  
um in der Bilanz

Kombination hat  
rs vollzogen (Auf-  
hnten strukturell  
Phasenabschnitt  
nenten registriert  
*stuca-Ranunculus-*  
gl. PF 1-2.

im Laufe dieser  
die Beweidungs-  
ung beitrug.

### Ausblick auf die künftige Weiterentwicklung De 2

I. Für die Beurteilung des Gleichgewichts und der **Entwicklungsaussichten** wird in De 2 auch heute noch die (zwar sehr reduzierte, aber keineswegs vollständig ausgeschaltete) *Deschampsietum*-Fraktion als Faktor in Rechnung zu stellen sein. Bei Nachlassen oder Wegfall der **Beweidungseingriffe** müsste selbst jetzt noch mit einem partiellen Wiederaufleben und einer **Wiederausweitung** von *Deschampsia* (vielleicht z. T. auf Kosten von *Festuca*) gerechnet werden, besonders wenn eine **allfällige** Weidepause zugleich von feuchten, für *Deschampsia* günstigen Witterungsverhältnissen begleitet wäre. Die Wiederherstellung einer eigentlichen *Deschampsia*-Dominanz, ähnlich jener von 1939, wäre aber auf jeden Fall nur bei einer längeren Zeit der Schonung und **hygrischen** Begünstigung möglich.

II. Bei künftiger Fortsetzung einer auch nur mässigen Wildbeweidung (woran gegenwärtig kaum ernstlich zu zweifeln ist), wird die Sukzession vermutlich so verlaufen, dass *Festuca rubra* noch auf lange hinaus das wichtigste Rasenelement bleibt. In ihrem aufnahmefähigen Teppich werden, neben den verbleibenden Dikotylen der Fraktion C, vermehrt Arten der *Nardum*-Fraktion Eingang finden. Erst mit einem reichlicheren Aufkommen von *Nardus* wird die strukturelle Entwicklung zu einer Auseinandersetzung zwischen *Nardus*/*Festuca* führen. Nach dem Entwicklungstempo der *Nardetum*-Fraktion in der mit De 2 in verschiedener Hinsicht vergleichbaren Dauerfläche PF 2 dürften aber noch viele Jahrzehnte verstreichen, bis sich das Gleichgewicht zugunsten einer *Nardus*-Dominanz verschieben wird.

Schon mit der Herausbildung der an Nordetum-Arten reichen *Festucetum*-Phase III<sup>2-4</sup> (etwa seit 1955) ist die Sukzession in De 2 deutlich über den Sukzessionsstand von De 1 1965 hinaus gelangt, hier ganz unverkennbar in Richtung der Nordetum-Magerweide.

Dieser Entwicklungsprozess wurde ganz offensichtlich gefordert durch die nachhaltige, intensive Wildbeweidung, die (wie auch aus den folgenden Dauerflächen ersichtlich werden mag) somit katalytisch auf diese Vermagerungssukzession wirkt, dies wohl **zufolge** eines defizitären **Stoffhaushaltes im Pflanzenbestand**.

Anmerkung während des Druckes: Die Flächenkontrolle vom 7. Sept. 1970 in De 2 stellte eine Vermehrung von Fraktion D um weitere 6 Arten fest, darunter *Nardus stricta* (1 Horst Vit. 3).



Abb. 12. De 2, 7. August 1939: *Deschampsietum*-Phase (I) in ähnlich üppiger Entwicklung wie jene in De 1, 1939. *Deschampsia caespitosa* 70 D%, *Aconitum napellus* 8 D%. Aspekt äusserlich unbeeinflusst durch Wild.

**Abb. 12.** De 2, 7. August 1939: Deschampsietum-Phase (I) in ähnlich üppiger Entwicklung wie jene in De 1, 1939. *Deschampsia caespitosa* 70 D%, *Aconitum napellus* 8 D%. Aspekt äusserlich unbeeinflusst durch Wild.



**Abb. 13.** De 2, 28. Juli 1945: *Phleeto-Festucetum*-Übergangsphase (II). Bestand stark durchweidet, niedriger. Der Anteil von *Deschampsia* hat sich auf 40 D% verringert, die Beimischung der übrigen Gräser (*Phleum alpinum*, *Poa pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*) pauschal auf 40 D% erhöht.



Abb. 14. De 2, 7. August 1950: *Festucetum*-Phase, *Achillea-Trifolium repens*-Fazies (III<sup>1</sup>). Der Rasen hat eine radikale Strukturwandlung vollzogen (Horstflur/Kurzweide). *Deschampsia* und *Aconitum* sind stark zurückgegangen. *Festuca rubra* zusammen mit einigen Weidedikotylen (*Trifolium repens*, *Achillea* usw.) haben die Oberhand gewonnen und durchsetzen auch die *Deschampsia*-Resthorste.

Abb. 14. De 2, 7. August 1950: Festucetum-Phase, *Achillea-Trifolium* repens-Fazies (III<sup>1</sup>). Der Rasen hat eine radikale **Strukturwandlung** vollzogen (**Horstflur/Kurzweide**). *Deschampsia* und *Aconitum* sind stark zurückgegangen. *Festuca rubra* zusammen mit einigen Weidedikotylen (*Trifolium repens*, *Achillea* usw.) haben die Oberhand gewonnen und durchsetzen auch die ***Deschampsia*-Resthorste**.

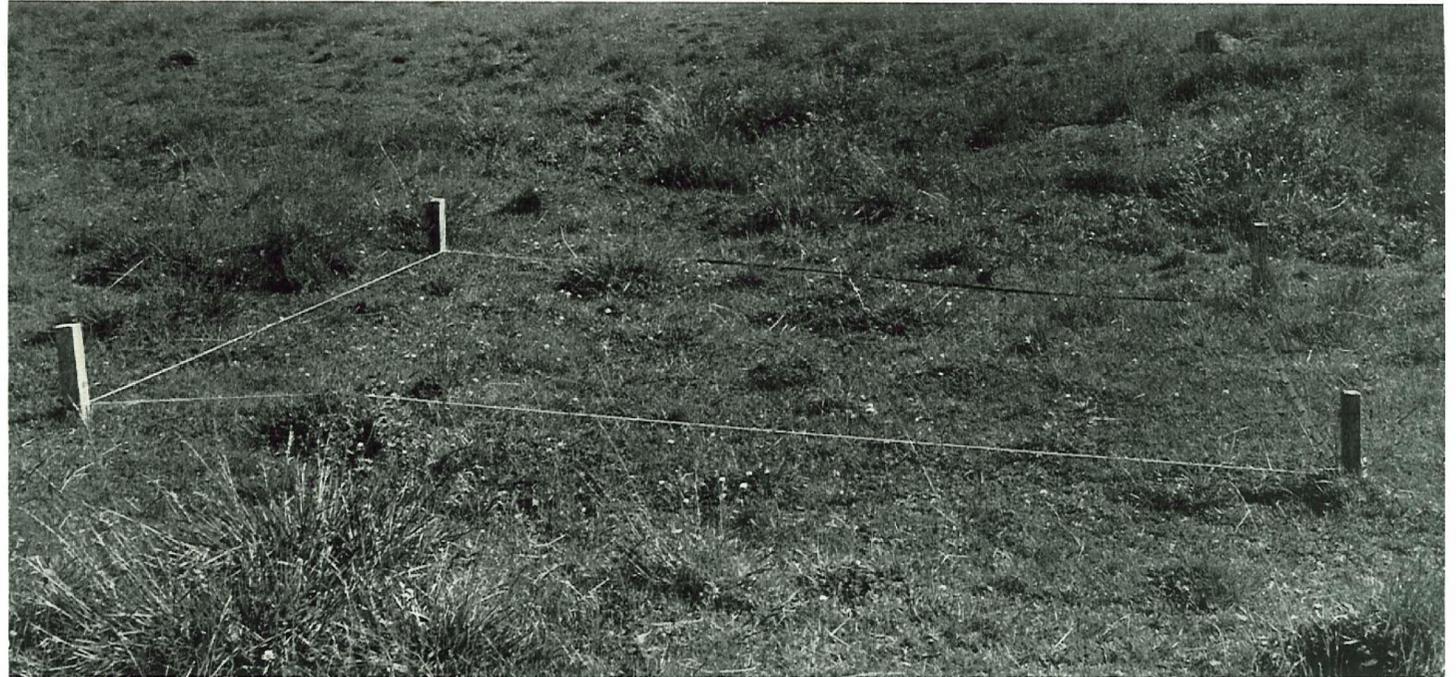


Abb. 15. De 2, 27. Juli 1955: Festucetum-Phase, *Achillea-Trifolium*-Fazies (III<sup>2</sup>), bei sehr starker Wildbeweidung. Im Kurzrasenteppich starke Herbiden-Entfaltung (56 D%) mit reichlich *Trifolium repens*. *Festuca rubra* 35 D%.



**Abb. 16.** De 2, 20. August 1960: *Festucetum*-Phase, *Festuca-Ranunculus*-Fazies (111<sup>4</sup>), weiterhin unter intensiver Wildbeweidung. Die Reste der einstigen Lägerflur sind nur noch gering. Zu über 90 D% ist die Fläche durch die *Festucetum*-Fraktion beherrscht. Das Stadium beherbergt schon mehrere Arten der Nardetum-Weide. Man beachte den Unterschied in Struktur und Beweidung zum zeitgleichen Stadium der Dauerfläche De 1 mit wiedererstarakter *Deschampsia*.

Abb. 16. De 2, 20. August 1960: *Festucetum*-Phase, *Festuca-Ranunculus*-Fazies (III<sup>4</sup>), weiterhin unter intensiver Wildbeweidung. Die Reste der einstigen Lägerflur sind nur noch gering. Zu über 90 D% ist die Fläche durch die *Festucetum*-Fraktion beherrscht. Das Stadium beherrscht schon mehrere Arten der *Nardetum*-Weide. Man beachte den Unterschied in Struktur und Beweidung zum zeitgleichen Stadium der Dauerfläche De 1 mit wiedererstarakter *Deschampsia*.



Abb. 17. De 2, 14. August 1965: Fortdauer der *Festucetum*-Phase, *Festuca-Ranunculus*-Fazies (III<sup>4</sup>), mit *Sagina saginoides* (6 D%). Die Weidestruktur hat sich auf den Beweidungsfaktor eingestellt (Pseudo-Stabilität). Die *Nardetum*-Fraktion ist bereits mit 8 Arten vertreten.

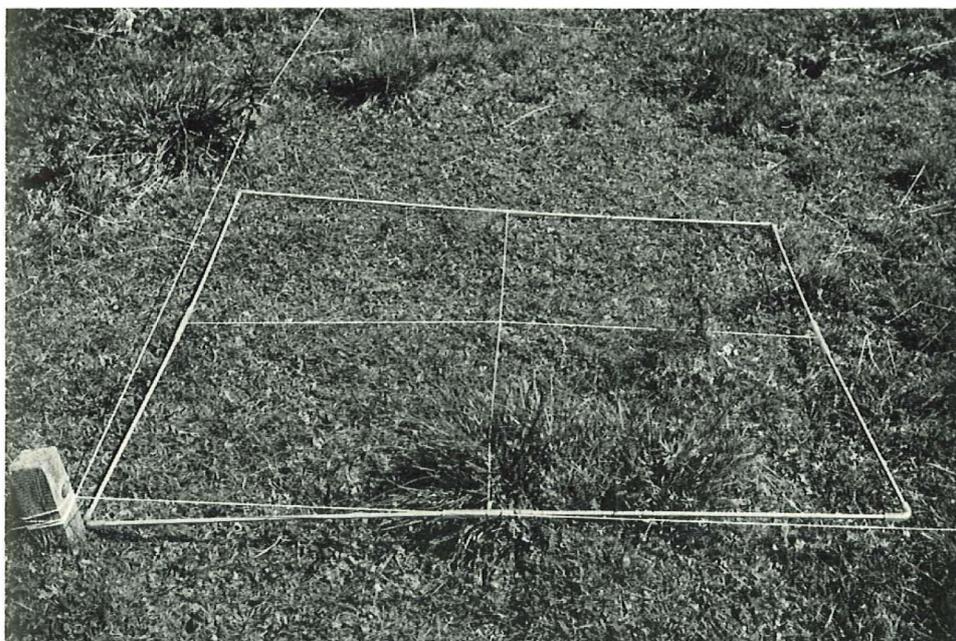


Abb. 18. De 2, 19. August 1965: Flächendetail mit *Deschampsia*-Resthorst und ausgedehnter Partie des niedrigen Kurzweide-Teppichs.

## 2. Die Lieschgras-Fettweide (*Phleeto-Festucetum rubrae*) unter Reservatsbedingungen

Dauerflächenbeobachtung PF 1 und PF 2, 1939–1965

### Dauerfläche PF 1, 1939–1965. Sukzessionstabelle III

(Ausgangsvegetation 1939: *Phleeto-Festucetum*-Fettweide)

#### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

Wie die Dauerflächen der **Lägerflur** veränderten sich auch jene der Fettweide auffällig stark (vgl. photographische Aufnahmen 1939 und 1965). Doch auch hier blieben die Einzelphasen durch eine perdurante Artengruppe kontinuierlich verbunden. In PF 1 zählt das Dauerinventar 9 Arten (Gefäßpflanzen). Der variable Zusatz (**Wechselinventar**) 1939–1965 machte mit 14 Arten **155,6%** aus. Das Listeninventar betrug im Minimum, **1939, 11** (9 + 2) Arten, im Maximum, **1955 und 1965, 18** (9 + 9) Arten.

Innerhalb der stark **wildbeweideten** vier Dauerflächen der fetteren **Alpbezirke** (**De-** und PF-Typen) mit ihrem durchwegs lebhaften Phasenwechsel, bewahrte PF 1 mit **155,6%** Wechselinventar 1939–1965 die **grösste** relative Inventarfestigkeit. Besonders stabil verhielt sich PF 1 in der **20jährigen Bilanzzeit** 1939–1959 (**DI** 9 Arten, **WI** 11 Arten oder **122,2%**). Die Verhältniszahl erinnert bereits an die Inventarfestigkeit der **Nardetum-Dauerflächen**. Vgl. Übersicht in Tab. 26 und Fig. 91.

Tabelle 3

Perduranzvergleich zwischen den Probeflächen PF 1 und PF 2

PF 1, 1939–1965		PF 2, 1939–1965	
B) <i>Phleum alpinum</i>	P	<i>Phleum alpinum</i>	P
<i>Poa pratensis</i>	(P)		
C) <i>Festuca rubra</i>	P	<i>Festuca rubra</i>	P
<i>Agrostis tenuis</i>	P	<i>Agrostis tenuis</i>	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	P	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	P
<i>Achillea millefolium</i>	P	<i>Achillea millefolium</i>	P
<i>Galium pumilum</i>	P	<i>Galium pumilum</i>	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	P		
		<i>Taraxacum officinale</i>	P
		<i>Myosotis alpestris</i>	(P)
		<i>Potentilla crantzii</i>	(P)
<i>Trifolium pratense</i>	(P)	<i>Trifolium pratense</i>	(P)
D) <i>Ranunculus genierianus</i>	P		
<i>Potentilla aurea</i>	P		
<i>Nardus stricta</i>	(P)		
		<i>Thymus serpyllum</i> s.l.	(P)

Floristisch bestand dieses Dauerinventar PF 1, 1939–1965, zur Hauptsache aus Arten der Festucetum-Fraktion (C), neben wenigen Arten der Fettweide-Fraktion B (*Phleum alpinum*) und der Nardetum-Fraktion D. Einige Arten der letzteren unterscheiden PF 1 von PF 2: *Ranunculus grenierianus*, *Potentilla aurea* und (subperdurant) *Nardus stricta*. Als differenzierende **Perdurante** beherbergte P F 1 die **graminicole** *Veronica chamaedrys* (Fraktion C), woraus bereits auf gewisse strukturelle **Durchgängigkeiten** dieses Sukzessionsbeispiels geschlossen werden kann.

Konstanz im Mengenverhältnis. Neben der Vielfalt schwankender Mengenwerte (*Phleum*, *Achillea* usw.) bemerkt man in der **Listenfolge** nur wenige Arten mit **einigermassen** fest bleibenden Anteilen, so namentlich die zwei **Hauptgräser** der **Festucetum-Fraktion**, *Festuca rubra* (15–50 D%) und *Agrostis tenuis* (23–35 D%), womit P F 1 einen  $\pm$  graminosen Aspekt bewahrte. Unter den Dikotylen hingegen blieb keine einzige Art während der ganzen Kontrollzeit auf namhaften Deckungswerten. Zuweilen stark beteiligte Arten (*Veronica chamaedrys*, *Achillea* usw.) verschwanden in **andern** Zeitabschnitten fast ganz aus dem Flächenbild.

Beachtlich ist die Gruppe der Dauerparvalenten in P F 1, 1939–1965. Sie enthält Arten aller drei Rasen-Fraktionen, so *Poa pratensis* (spdt.) aus B, *Anthoxanthum odoratum* aus C, *Ranunculus grenierianus* und *Potentilla aurea* aus D. Die Dauerfläche liegt im **Übergangsbereich** zur Magerweide, der schon 1939 in geringer Entfernung zahlreich eingestreute *Nardus*-Horste enthielt.

Gesellschaftstaxonomisch kann man die Artenverbindung 1939–1965 von P F 1 nach Dauerinventar und Mengenbeständigkeiten als Festucetum rubrae bezeichnen. **D.h.** sie repräsentiert einen **Mischweidetyp**, der durch keine besonderen Charakterarten ausgezeichnet ist. Tatsächlich bewies unser Rasenbeispiel auch im Daueraspekt (1939–1965) hauptsächlich dadurch eine **gewisse** Selbständigkeit, dass **darin** die trivialen Gräser *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis* ihren Vorkommensschwerpunkt mit beträchtlichen Mengenanteilen selbst im wechsellvollen Gesamtverhältnis behaupteten. Ihre **Beständigkeit** («Treue» im sukzessionellen Sinne) verleiht der Artenverbindung auch ohne **Charakterarten** einen beachtlichen Eigenwert als Vegetationseinheit.

**Phasen.** Aus dem Zusammenspiel der Mengenschwankungen in Sukzessionstabelle PF 1 ist auf eine gut akzentuierte Phasengliederung zu schliessen.

**Phleum-Fraktion (B).** Mit tiefgreifenden Mengenveränderungen wirkte *Phleum alpinum* (60.30 . 8 . 7 . 17,5 . 2 D%) in hohem **Masse** phasengliedernd. Der prävalente **Flächenwert** 1939 (60 D%) entspricht einer sehr starken örtlichen **Phleum-Anreicherung**, wie sie übrigens in keinem andern Flächenbeispiel übertroffen wurde. Schon während des ersten Intervalls fiel *Phleum* jäh auf die Hälfte jenes Wertes zurück. Der Rückgang setzte sich auch nachher fort und führte um 1955 (mit 7 D%) auf einen ersten Tiefpunkt. Um 1959 hatte sich die Art auf über ein Viertel des **Ausgangswertes** erholt (17,5 D%), sank dann bis 1965 auf den bis jetzt tiefsten örtlichen Stand (2 D%).

Rückgang, Tiefstände und vorübergehende Wiedererstarkung von *Phleum* trennen bzw. markieren die wichtigsten Epochen der Flächenumivandlung.

*Poa pratensis* (+ . — . + . + . + . + D%) blieb in P F 1 faziell wie **phasendiagnostisch** ohne Bedeutung.

**Festucetum-Fraktion (C).** Zu einer einheitlichen **Wellenbewegung** fügen sich die **Etappenwerte** von *Festuca rubra* (15 . 38.45 . 50 . 45.25 D%) zusammen. Die zuerst steile, dann verlangsamte Progression führte zu einer flachen Kulmination (Kontrolle 1955), auf die ein leichter, gegen das Kontrollende rascherer Rückgang folgte. Die *Festuca*-Welle war sozusagen das **Hauptereignis** des Kontrollablaufes. Vgl. Diagramm in Fig. 14, p. 108.

rae) unter

lle III

e)

er Fettweide auf-  
auch hier blieben  
bunden. In P F 1  
usatz (Wechselin-  
ventar betrug im  
+ 9) Arten.

Alpbezirke (De-  
vahrte P F 1 mit  
gkeit. Besonders  
9 Arten, WI 11  
itarfestigkeit der

PF 2

P

P

P

P

P

P

P

(P)

(P)

(P)

(P)

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	97	99	100	100	68	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% 60	30	8	7	17,5	2	P
<i>Poo pratensis</i>	+	—	+	+	+	+	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	15	38	45	50	45	25	P
<i>Agrostis tenuis</i>	25	23	35	25	33	26	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	1	5	8,5	6	4	15	P
<i>Galium pumilum</i>	+	4,5	1,5	5	2	3	P
<i>Taraxacum officinale</i>	1	+	+	—	—	—	
<i>Carum carvi</i>	—	+	—	—	—	—	
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	8,5	16	+	2	P
<i>Trifolium pratense</i>	—	+	+	3	2	1	(P)
<i>Campanula scheuchzeri</i>	—	+	+	+	+	—	
<i>Trifolium repens</i>	—	—	—	6	+	—	
<i>Cerastium caespitosum</i>	—	—	—	+	—	+	
<i>Cerastium arvense</i>	—	—	—	+	—	—	
<i>Arabis corymbiflora</i>	—	—	—	—	—	+	
D) <i>Ranunculus grenierianus</i>	+	1	+	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	+	+	+	1	2	2	P
<i>Nardus stricta</i>	—	1	2,5	2	1	3,5	(P)
<i>Botrychium lunaria</i>	—	—	+	+	+	+	
<i>Luzula multiflora</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Senecio abrotanifolius</i>	—	—	—	—	—	2	
<i>Carlina acaulis</i>	—	—	—	—	—	+	

## PF 1, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1939	1945	1950	1955	1959	1965	P	V
Total 1939–1965: 23	11	14	15	18	16	18	9	14
Fraktionsanteile: B) 2	2 <sup>-1</sup>	1 <sup>+1</sup>	2	2	2	2	1	1
C) 14	7 <sup>+3</sup>	10 <sup>-1</sup>	9 <sup>+3</sup>	11 <sup>-2</sup>	9 <sup>-2</sup>	9 <sup>+2</sup>	6	8
D) 7	2 <sup>+1</sup>	3 <sup>+1</sup>	4 <sup>+1</sup>	5	5 <sup>+2</sup>	7	2	5
Inventardynamik (Ziffer i)	5	3	5	2	6			

Perdurante  
(subperd.)  
Arten

P  
(P)

P

P

P

P

P

P

(P)

P

P

(P)

P V

9 14

1 1

6 8

2 5

### PF 1, Auswertung der Mengenverhältnisse

I) <i>Etappenzustände</i>	1939	1945	1950	1955	1959	1965
Nach <b>Fraktionsanteilen</b> (D%, <b>Pauschalbeträge</b> )						
<i>Phleetum</i> -Fraktion	60	30	8	7	17,5	2
<i>Festucetum</i> -Fraktion	42	<b>70,5</b>	<b>98,5</b>	100	86	72
<i>Nardetum</i>	+	2	2,5	3	3	7,5
Fraktionsformeln	<b>B</b>	<b>B</b>	<b>b</b>	<b>b</b>	<b>B</b>	<b>(b)</b>
	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>
	(d)	(d)	d	d	d	d
Nach Wuchsformen (D%, <b>Pauschalbeträge</b> )						
Gratniniden	100	92	90,5	84	96,5	56
Herbiden	2	10,5	18,5	37	10	26
II) <i>Intervallbewegung</i>	1939/45	1945/50	1950/55	1955/59	1959/65	
Allgemeine Flächendynamik (Index <i>v</i> )						
		11,1	11,7	<b>8,0</b>	<b>13,4</b>	<b>9,3</b>
Regressionsbetrag ( <i>v</i> <sup>-</sup> )		-5,5	-5,2	-2,8	-8,5	-7,3
Progressionsbetrag ( <i>v</i> <sup>+</sup> )		+5,6	+6,5	+5,2	+4,9	+2,0
Fraktionsdynamik (Index <i>f</i> )						
<i>Phleetum</i> -Fraktion	<i>f</i> <sup>B</sup>	-5,0	-4,4	-0,2	+2,6	-2,1
<i>Festuceum</i> -Fraktion	<i>f</i> <sup>C</sup>	+4,8	+5,6	+0,3	-3,5	-2,3
<i>Nordetum</i> -Fraktion	<i>f</i> <sup>D</sup>	+0,3	+0,1	+0,1	0	+0,6

	1939	1945	1950	1955	1959	1965
PF 1, Phasenbezeichnung	I	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>	II <sup>4</sup>	II <sup>5</sup>
	<b>Phleeto- Festucetum- Phase</b>	<b>Festucetum rubrae-Phase</b> .....				
				<i>Trifol. repens-</i> Fazies	<i>Phleum-</i> Fazies	<i>Achil- lea-</i> Fazies

#### Anmerkungen zu Sukzessionstabelle III

Lokalsituation PF 1: **1-m<sup>2</sup>-Fläche**, 2080 m. Gleichmässig geneigt, 11°, an S-exponierter Geländeböschung. Brauner Humusboden, im Mittel etwa 11 (6-19) cm mächtig, gut durchlässig (Moränenuntergrund). April-Schneedecke (**6. April** 1955): 130 cm. Eine Grabenspur **wenige** Schritte über den **Flächen** PF 1 und PF 2 zeugt davon, dass diese Stelle der Weide zur Zeit der **Viehhalpung** zeitweise eine künstliche Bewässerung erfuhr.

**Aufnahmedaten** der Listenkontrollen: **7. August** 1939; 27. Juli 1945; 4. August 1950; **1. August** 1955; **6. August** 1959; **20. August** 1965. Alle Aufnahmen von B. Srüssli.

Auf einzelne formale Beziehungen zwischen der Festuca- und **Phleum-Bewegung** sei kurz hingewiesen. Ihre kräftigste Entfaltung vollzog Festuca gleich im ersten Intervall zur Zeit des grossen **Phleum-Schwundes** (1939/1945). Das zeitliche Zusammentreffen der Konträrbewegungen (**Kurvenüberkreuzung Festuca-Aufschwung/Phleum-Sturz**) macht diesen Abschnitt zu einer sehr einschneidenden Wende. In Kontrolle 1955 hatte Festuca **sodann** ihre Kulmination, Phleum seinen ersten Tiefstand erreicht.

Die **zweitwichtigste** Graminee der Fraktion C, *Agrostis tenuis* (25.23 + 35.25 + 33.26 D%) erfuhr keine **grössern** Veränderungen und äusserte **darin** nur wenig Ähnlichkeit zum Festuca-Verhalten. Neben parallelen Bewegungen (1945–1950 oder 1959–1965) sind gegenläufige **Bewegungsdetails** erkennbar. Erhöhte Werte besass *Agrostis* **in** den Kontrollen 1950 und 1959. Auf den Expansionsschritt von *Agrostis* in den **vierziger** Jahren (teils parallel mit **Festuca**) folgte, im Gegensatz zu Festuca, kein Aufstieg zu einem Gipfel um 1955.

Die Form des Zusammengehens der **beiden** Arten wird deutlicher bei Addition der zeitgleichen Festuca- und *Agrostis*-Werte (Pauschal-Reihe der Festucetum-Gramineen 40 . 61 . 80 . 74 . 78 . 51 D%); vgl. auch De 2. **Klar** heben sich **darin** eine frühe Aufstiegsphase (erste **Kontrollzeit** bis 1950), eine Hochstandsphase, mit rund  $\frac{4}{5}$  pauschaler **Flächendeckung** (Kontrolle 1950–1959), und anschliessend eine kurze Abstiegsphase voneinander ab. Die **elastischen** Schwankungen und Konträrbewegungen von *Agrostis tenuis*, **einschliesslich** die eigenartige Gipfeldepression **zur** Zeit des Festuca-Zenits (1955), lassen sich, im pauschalen Rahmen betrachtet, als innerfraktionelle **Aus-**weichts- und **Ergänzungsprozesse** zu den massiveren Bewegungen von Festuca verstehen. Ein derartig kompletives Verhalten von *Agrostis* wird in **unsern** Sukzessionsbeispielen wiederholt sichtbar. Vgl. Fig. 16.

Vermerkt sei hier auch, dass bei labilen Arten selbstverständlich mit vielerlei kurzfristigen (z. B. jährlichen) Schwankungen **zu** rechnen ist, die bei mehrjährigen **Kontroll-**abständen **unerfasst** bleiben.

So darf z. B. die **Agrostis-Bewegung** in PF 1 1939/1945, **zur** Zeit des scharfen **Phasenwechsels** (mit Phleum-Rückschlag und **Festuca-Vorstoss**), kaum nur im **Sinne** der kleinen numerischen **Differenz** (2 D%) als schwache, gleichmässige **Regressionsbewegung** von 25 auf 23 D% ausgelegt werden. Viel **wahrscheinlicher** ist, dass *Agrostis* **zur** Zeit des **Phleum-Zusammenbruchs** zunächst wie Phleum einen empfindlichen Rückschlag erlebte, ihn aber bis **zur** Kontrolle 1945 weitgehend wettzumachen vermochte. Dieser (vermutete) **Agrostis-Aufstieg** parallel **zur Festuca-Progression** würde als Auftakt zu der nach 1945 folgenden *Agrostis*-Expansion verständlich.

Der **26jährige** Sukzessionsablauf P F 1, 1939–1965, wird somit durch den **Prävalenz-**Wechsel **Phleum** / (Festuca + *Agrostis*) in **zwei** Hauptphasen zerlegt. Regungen anderer Arten liefern höchstens **Zusatzakzente**.

**Darnach** beschränkt sich Phase I unserer **Aufteilung** (Phleum-Phase) auf das Stadium des **Phleum-Hochstandes**, der in Listenform einzig in Kontrolle 1939 erfasst ist.

In Kontrolle 1945 standen Festuca und *Agrostis* (zusammen 61 D%) bereits in **Prävalenz**, und damit hatte eine neue Phase (II, Festucetum-Phase) begonnen, mit vorerst noch starker **Phleum-Beimischung** (30 D%).

Diese bis **in** die Gegenwart reichende Phase II verlief abwechslungsreich. Die **feinern Mengenschwankungen** der **phasenprägenden Hauptgräser** bedingen eine Unterteilung, Phleum durch den Wiedererstarkungsgipfel (Kontrolle 1959), Festuca **durch** die tabellarisch klar greifbaren Progressions-, **Kulminations-** und Regressions-Stadien.

Der Zustand 1965 schliesslich fiel mit seinem überraschenden Tief des **Gräserpauschals** (56 D%) und einer in P F 1 vorher nie beobachteten **Rasenlockerung** und **Lückengebilde** (Gesamtdeckung 68 D%) **auf**.

um-Bewegung sei  
n ersten Intervall  
e **Zusammentref-**  
**chwung/ Phleum-**  
In Kontrolle 1955  
und erreicht.

. 23 . 35 . 25 . 33 .  
wenig Ähnlichkeit  
oder 1959–1965)  
s *Agrostis* in den  
P in den vierziger  
kein Aufstieg zu

bei Addition der  
**ucetum-Gramineen**  
eine frühe Auf-  
se, mit rund 1/3  
d eine kurze Ab-  
**onträrbewegungen**  
r Zeit des **Festuca-**  
**erfraktionelle Aus-**  
**Festuca** verstehen.  
**zessionsbeispielen**

mit vielerlei kurz-  
jährigen **Kontroll-**

erfen Phasenwechsels  
kleinen numerischen  
auf 23 D% ausgelegt  
menbruchs zunächst  
alle 1945 weitgehend  
Festuca-Progression  
lich.

sch den **Prävalenz-**  
Regungen anderer

m-Phase) auf das  
alle 1939 erfasst ist.  
) bereits in Präva-  
ennen, mit vorerst

sreich. Die feinem  
eine Unterteilung,  
a durch die tabel-  
s-Stadien.

ef des **Gräserpau-**  
rung und Lücken-

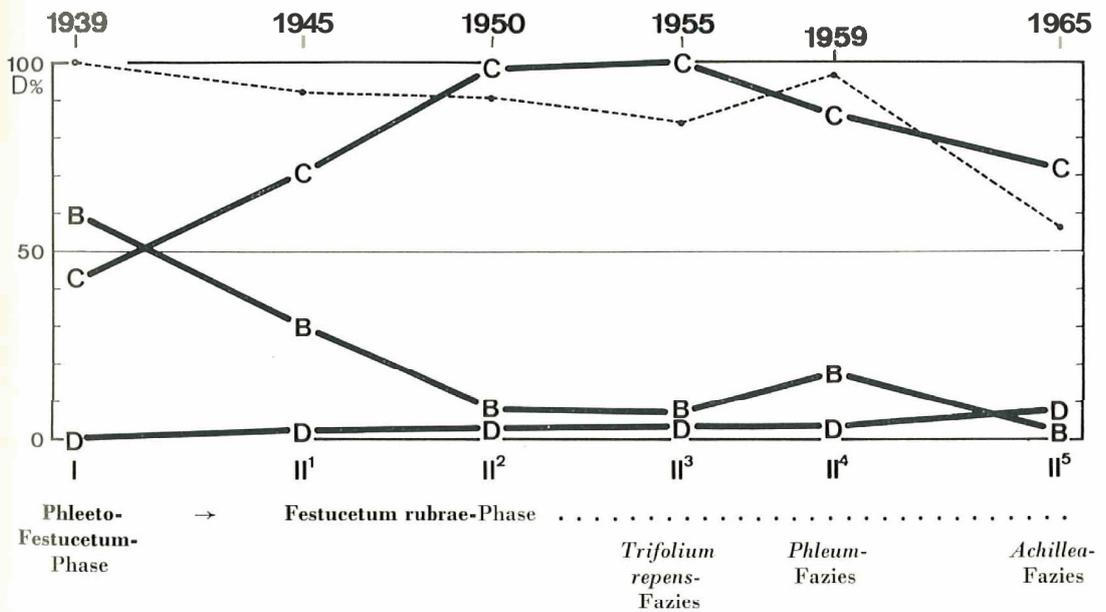
Ähnlich wie die Beweidungsphasen in den Läger-Beispielen (De 1 und De 2) war der Ablauf der **Festucetum-Phase** in PF 1 (II<sup>1-4</sup>) durch gestaffelte Entfaltungsschübe einzelner Festucetum-Dikotylen belebt.

So war die Etappe II<sup>2</sup> (1950) in der Festuca-Progression u. a. durch ein erstes **Anschwellen von Achillea** (1.5 . 8,5 . 6 . 4 . 15 D%) gekennzeichnet, die Etappe 1965 (II<sup>5</sup>) dann durch den Höchstwert dieser Art.

Mit dem Festuca-Höchststand (um 1955, II<sup>3</sup>) traf laut Tabelle eine **Maximalentfaltung** von vier Dikotylen zusammen, von *Veronica chamaedrys* (+. +. 8,5 . 16. +. 2 D%), *Trifolium repens* (— . — . — . 6. +. — D%), *Galium pumilum* (+. 4,5 . 1,5 . 5. 2. 3 D%) und *Trifolium pratense* (— . +. +. 3. 2. 1 D%). Den schärfsten Akzent unter ihnen lieferte *Trifolium repens*, der **Weissklee**, der vor 1955 in den Kontrollen überhaupt fehlte und schon 1959 wieder unter 1 D% stand, so dass die **Festuca-Kulmination** durch die kurze Entfaltung ganz besonders ausgezeichnet erscheint. (Vgl. Bemerkungen über den zeitlich entsprechenden **Trifolium-Gipfel** in den Lägerflächen De 1 und De 2, 1955.)

Floristische Inventarverschiebungen, welche z. T. die Phasentrennung unterstreichen, erfolgten in dieser und jener Richtung (Alternanzarten); die **Neueingänge** überwogen die Ausfälle, das **Totalinventar** erhöhte sich. Bald nach Beginn der Festucetum-Phase verschwanden *Taraxacum* und *Carum*, die nitrophilsten **Festucetum-Dikotylen** der Liste. Dafür erschienen *Trifolium pratense* und *Campanula scheuchzeri*, später (1950–1955) *Trifolium repens* (und vorübergehend *Cerastium caespitosum* und *Cerastium arvense*). Das Auftauchen von *Arnica corymbiflora* (1965) kennzeichnet die **Achillea-Fazies** (II<sup>5</sup>) mit ihren Kahlstellen.

Fig. 10 Sukzessionsdiagramm PF 1 . 1939–1965



Zwei *Nardetum*-Arten wuchsen schon seit **Kontrollbeginn** 1939 in der Fläche (*Ranunculus grenierianus* und *Potentilla aurea*); dazu traten *Nardus* ab 1945, *Botrychium* ab 1950, *Luzula multiflora* ab 1955 und *Senecio abrotanifolius*, *Carlina acaulis* ab Kontrolle 1965. Ohne je durch Ausfälle vermindert zu werden, wurde die *Nardetum*-Gruppe artenreicher. Doch blieben die Mengenwerte lange Zeit unbedeutend. Nach 1955 und 1959 besetzten die 5 Arten zusammen rund 3 D%; bis 1965 war das Pauschal auf 7,5 D% gestiegen.

Für die **Phasenbegrenzung** liefert das Einströmen der *Nardetum*-Arten keine klar limitierenden Termine. Im Falle einer künftigen Fortsetzung wäre mit einer Verschiebung des floristischen Schwerpunktes im **Arteninventar** auf den *Nardetum*-Anteil und mit einem entsprechenden **Phasenumschwung** zu rechnen. Bis jetzt hat sich die **Arten- und Fraktionsverbindung** aber nur erweitert und nicht durch entscheidende Ausfälle wirklich verschoben. Doch schon dieses formale **Auswertungsergebnis** drängt zur Vermutung, dass die Entwicklung mit dem **Übergang** von der *Phleeto-* zur *Festucetum*-Phase nicht zur Ruhe kam, sondern dass auch letztere ihren Höhepunkt vielleicht schon überschritten hat und bald einer neuen Phase weichen wird.

## b) Struktur und Syndynamik in der Dauerfläche PF 1, 1939–1965

### I, *Phleeto-Festucetum*-Phase (Schonungszustand) 1939 Abb. 19

**Rasenstruktur.** Sprechender als jede Beschreibung gibt Abb. 19 **Auskunft über** den hoch- und dichthalmigen **Rasenzustand** von 1939. Gleiche Verhältnisse herrschten weit über den Bereich von PF 1 hinaus (vgl. PF 2 im gleichen Bezirk). Der Rasen gemahnte an eine üppige, seit Jahren nicht gemähte fette Heumatte. Die **Höhe** der in Vollblüte stehenden *Phleum*-Halme (30–40 cm) entspricht dem mittleren Rispenniveau der herrschenden Gräser.

Verdichtung und Ausgeglichenheit dieser *Phleeto-Festucetum*-Phase übertrafen in mancher Beziehung selbst jene der Horstflur von De 1, 1939.

Die bodennahe Zone des Rasenprofils war gekennzeichnet durch eine zusammenhängende Streulage aus vorjährigen Gräserresten, als Zeugnis vieljähriger Ungestörtheit (Schonungsrasen ohne Wildbeweidung). Durch das Austreiben und Aufwachsen der Halme war dieser schneegeglättete Filz leicht aufgelockert, unterwärts aber  $\pm$  dicht geblieben und ging ohne scharfe Grenze in den humosen Oberboden über. Nirgends war die **Streuanhäufung** aber so kompakt, dass sie das ausgeglichene Austreiben der **Frühjahrstriebe** beeinträchtigt und damit die Flächenbesetzung sichtbar **beeinflusst** haben konnte. Doch ist ein derartiger **Streufilz** in synökologischer Hinsicht sicher ein wichtiger Strukturbestandteil des Rasengefüges (Feuchtigkeits- und Detritusretention, Chemosismus, thermischer Isolator usw.).

**Zur Vorgeschichte der Kontrollstelle.** Eine verwachsene Grabenspur, die nach den intensiven Beweidungen (besonders deutlich seit etwa 1945) wieder zum Vorschein gekommen ist, verrät, dass dieser ganze fette Weideabschnitt (PF 1, PF 2) zur Zeit der Viehhaltung im Einflussbereich künstlicher Bewässerung stand. Diese Rinne führte im weiteren Verlauf an den grossen Westhang unterhalb der Lägerterrasse, wo übrigens die Spuren der Weideverbesserung ebenfalls noch in Gestalt fetter Rasenstreifen im Magerrasen erkennbar sind. Mit den eigentlichen Lägerstellen (De 1 und De 2) im einstigen Hüttenbereich gehörte somit auch dieser entfernter gelegene Weideabschnitt mit PF 1 und PF 2 vor der Reservatsgründung zu den am stärksten wirtschaftlich beeinflussten Teilen der Alp La Schera. Längstens bis zum Jahr 1913 ist an dieser Stelle mit

n der Fläche (*Ra-*  
1945, *Botrychium*  
a aculis ab **Kon-**  
Nardetum-Gruppe  
l. Nach 1955 und  
uschal auf 7,5 D%

-Arten keine klar  
mit einer **Verschie-**  
**um-Anteil** und mit  
ich die Arten- und  
heidende Ausfälle  
is drängt zur **Ver-**  
n- zur *Festucetum-*  
**epunkt** vielleicht

19 Auskunft über  
iltnisse herrschten  
k). Der Rasen ge-  
Die Höhe der in  
eren **Rispenniveau**

hase übertrafen

ne **zusammenhän-**  
ger Ungestörtheit  
Aufwachsen der  
s aber  $\pm$  dicht ge-  
ber. Nirgends war  
itreiben der **Früh-**  
beeinflusst haben  
icher ein wichtiger  
etention, **Chemis-**

ispur, die nach den  
chein gekommen ist,  
alpung im Einfluss-  
lauf an den grossen  
rbesserung ebenfalls  
eigentlichen Läger-  
entfernter gelegene  
tärksten **wirtschaft-**  
an dieser Stelle mit

Bewässerung oder gelegentlicher Düngeranschwemmung zu rechnen. Später vernarbten die Gräben und verschwanden streckenweise ganz. Zu Beginn unserer Dauerkontrolle (1939) mochten die einst künstlich erhöhten Nährstoffvorräte des Substrates bereits etwas vermindert sein, und es war damit zu rechnen, dass sie in der künftigen Kontrollzeit weiterhin abnehmen würden. Die Rasenentwicklung würde sich vermutlich auf edaphisch instabiler Basis abspielen (z.B. im Zeichen einer allmählichen Vermagerung). Auf diesbezügliche Symptome galt es jedenfalls auch in den PF-Flächen zu achten.

Wenn auch die anthropogen geprägte Vorgeschichte (Rodung und Waldbekämpfung, Beweidung, Düngung, Wässerung) aus der Gesamtentwicklung der *Phleetum-Weide* nicht wegzudenken ist und die Nachwirkungen im Bodensubstrat bis heute mitbestimmend blieben, waren es doch sicher die aktiven pflanzlichen Verdichtungs- und Ausgleichsprozesse im Rasen, welche dessen Struktur in den bisherigen Jahrzehnten der Reservatszeit ausgestaltet hatten, und zwar in einer durchaus natürlichen Entwicklung, die völlig freigeblieben war von anthropogenen Einflüssen. Das Ergebnis jenes spontanen Geschehens vor 1939 interessiert uns hier als Ausgangszustand für die spätern Entwicklungsphasen.

Zustand 1939 (*Phleeto-Festucetum-Phase*), Etappe einer stabilen Dauerphase?

Ausgeglichenheit des Rasens, das Fehlen jeglicher Eingriffsspuren deuteten auf eine weitgediehene, d.h. schon seit Jahren erreichte, strukturelle Verfestigung, die, nach der kräftigen Rasenverfassung zu schliessen, durchaus noch länger weiterbestehen konnte. Diese Rasenüppigkeit (trotz des Fehlens weiterer Bewässerung und Düngung seit rund drei Jahrzehnten) wies auch auf eine beachtliche Stabilität der Bodenreserven, die bei dieser Beharrlichkeit vielleicht noch auf Jahre hinaus die örtlichen Entwicklungsmöglichkeiten in günstiger Weise bestimmen konnten.

Diese Schonungsentwicklung fand aber bald ein jähes Ende durch äussere Eingriffe: Ab 1941 wurde der Rasen durch das (Hirsch-)Wild beweidet, so dass die unversehrte *Phleetum-Schonungsphase* (Phase I in PF 1 und PF 2) leider nur in einer einzigen Vollkontrolle (1939) erfasst ist, weshalb weder die Stabilität noch etwaige Änderungstendenzen dieser Phase syndynamisch genauer (d.h. zahlenmässig) bilanziert werden konnten. N.B. Es kam also in keiner der PF-Flächen zu dem methodisch wünschenswerten Fall einer bis zur Kontrolle 1945 währenden Rasenschonung. Vgl. dagegen De 1, 1939/1945.

Auf Grund der heutigen Kenntnisse über die sukzessionelle Verhaltensweise der in jener Phase I von PF 1 vereinigten Arten und Fraktionen ist indessen wenigstens grosso modo eine syndynamische Beurteilung möglich. Schon das fraktionelle Spektrum lässt mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass sich der 1939 erfasste *Phleeto-Festucetum-Rasen* der Phase I strukturell in einem weitgehend gefestigten Gleichgewichtszustand befand.

B	60 D%
C	42
(d)	+

Beim Vergleich mit der *Deschampsia caespitosa*-Dominanzphase in De 1 (1939/1945) fällt zwar auf, dass in PF 1, 1939, nicht eine einzelne Art oder Fraktion in extremer Form die Fläche beherrschte. Der Flächenanteil von *Phleum alpinum* wurde auf 60 D% geschätzt, während die andere Art der Fraktion B, *Poa pratensis*, 1939, überhaupt nur in wenigen Sprossen in der Fläche vertreten war. Hingegen besaßen zwei Gräser der *Festucetum-Fraktion* C, *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis*, neben dem Lieschgras relativ hohe subvalente Anteile, zusammen 40 D% (*Festucetum-Fraktion* pauschal 42 D%).

Die Frage nach dem **massgebenden** Dominanzgerüst der *Phleum*-Phase lässt sich daher nicht so **einfach** entscheiden wie im Falle der *Deschampsia*-Phase in De 1. Wohl stand *Phleum* (Fraktion B) mit 60 D% (in PF 2 55 D%) in einer knappen aber deutlichen Prävalenz. Auch **hinsichtlich** ihrer **vertikalen** Entfaltung (**Halmstatur, Profileinstufung** ihrer **Assimilationsorgane** usw.) schien *Phleum* 1939 in dieser **Rasenstruktur** eine überlegene Position zu besitzen. Die volle **Flächenbeherrschung** war aber **erst** zusammen mit den **Gräsern** der Fraktion C, *Agrostis tenuis* (25 D%) und *Festuca rubra* (15 D%) verwirklicht.

Es **wird** kaum ein **blosser** Zufall gewesen sein, wenn das **Verhältnis** der **Flächenanteile** zwischen *Phleum* und den **beiden** *Festucetum*-Gräsern 1939 in den **schonungsbedingten** *Phleum*-Phasen der **beiden** **Vergleichsflächen** PF 1 und PF 2 so weitgehend **übereinstimmte** (PF 1 60:40 D% bzw. PF 2 55:43 D%, d.h. je ungefähr wie 3:2). Vielmehr neigt man dazu, in dieser **Übereinstimmung** das Ergebnis einheitlicher **spontaner** **Ausgleichsprozesse** der **Reservatszeit** zu erblicken.

Schwerer zu beantworten ist die Frage, **warum** *Phleum*, obwohl **flächenmässig** **sichtlich** **überlegen**, in dieser **Struktur** bis 1939 nicht über den  $\frac{2}{3}$ -Anteil hinaus gelangt war. Da weder 1939 noch später auf der Alp La Schera **irgendwo** ein höherer **Flächenanteil** (z. B. 80 oder gar 100 D%) zu beobachten war, machte **man** annehmen, dass die erwähnten **60 D%** vielleicht **überhaupt** das **spezifische** Maximum solcher *Phleum*-**Strukturen** darstellen. Ob es vielleicht in früheren Abschnitten der **Reservatszeit** hier oder in der Nähe je eine stärkere *Phleum*-**Dominanz** gab, lässt sich **nicht** mehr sagen.

Im Hinblick auf die künftige Weiterentwicklung war das Augenmerk vor **allem** auf die **Frage** zu richten, wie **weit** das **herrschende** **Gramineen-Trio** *Phleum-Agrostis-Festuca* stabil bliebe oder ob spontan oder in Zusammenhang mit **Änderungen** der **Aussenbedingungen** sein **Anteilverhältnis** in einer bestimmten **Richtung** ändern würde. Auch bei Erhaltung eines **vollständigen** **Rasenschlusses** war bei der leichten ökologischen Verschiedenheit der **drei** **Arten** mit der **Möglichkeit** elastischer Kompensationen zu **rechnen**.

Spätere Beobachtungen gehen dahin, dass die **Anhäufung** des alljährlich absterbenden *Phleum*-**Halm-** und **Blattmaterials** sich in ruhigen **Rasenpartien** bei normalen **Zersetzungsprozessen** nicht **wesentlich** vermehrt und daraus keine Gefährdung für die periodische **Halmerneuerung** erwächst. Gefährlicher **scheinen** die **Streufilemassierungen** im **Fall** stark vermehrter *Festuca rubra*, deren **Reste** sich gelegentlich **wintersüber** zu kompakten (zumeist **verpilzten**) Watten verdichten und die dann **fleckenweise** die **Rasenerneuerung** beeinträchtigen können (**«erstickte»** **Partien** in abgestandenen **Weiderasen**), so dass das **Anteilverhältnis** von dieser Seite her **gewisse** Veränderungen erfahren könnte.

Den **drei** **Hauptgräsern** dieser Phase 1939 (*Phleum*, *Agrostis*, *Festuca*) **gegenüber** **besaßen** **alle** übrigen 8 Arten (der **Fraktion** B, C, D) geringste Flächenanteile (**+ oder 1 D%**). Ähnlich wie in De 1, 1939–1945, konnten **Artenarmut** und geringe **Flächenwerte** als Ergebnis eines **spontanen** **Reduktionseffektes** **verstanden** werden. Denn mindestens **bei** einer Anzahl dieser Arten lässt sich ihr **Tiefwert** **wiederum** (wie in De 1, vgl. dort) nicht ohne weiteres als **edaphisch** oder **lokalökologisch** bedingt verstehen, **besonders** deshalb nicht, weil die Arten **schon** bald nachher unter anderen **Strukturbedingungen** in dieser oder in der **Parallelfäche** ebenfalls zu  $\pm$  deutlichen Expansionen ausholten. Besonders eigenartig **muss** der geringe Anteil von *Poa pratensis* in PF 1, 1939, anmuten, dieser Art, die nach ihrem allgemeinen Verhalten mit *Phleum* zusammen der Fraktion B **angehört** und die, wie besonders die **sukzessionelle** Auswertung von PF 2 zeigte, auf kaum verschiedenem **Bodensubstrat** einer **Ausweitung** **fähig** war. Der nur

spärliche Anteil lässt vermuten, dass *Poa* im verdichteten Verband vor allem durch die Bestandesdichte der übrigen Gräser behindert war.

Räumlich behindert waren offensichtlich die Dikotylen, die im Halmgedränge vermutlich stark unter Druck standen. Ihre tiefen Anteile 1939 konnten teils letzte Reste vor dem gänzlichen Erlöschen, teils auch dauerhafte Parvalenzen darstellen (*Veronica chamaedrys*, *Galium pumilum* als graminicole Arten). Als eigentlich struktur-fremd nahmen sich in jenem dichten Halmrasen die Rosetten von *Taraxacum* aus, die wohl ein besonders zähes Überbleibsel aus einer früheren lockerrasigen Entwicklungsphase (aus Frühzeit der Reservation) darstellten. Leicht zu denken, dass vielleicht andere, weniger widerstandsfähige Elemente aus der Viehweide-Epoche schon längst dem allgemeinen Verdichtungs- und Reduktionsprozess zum Opfer gefallen waren.

Im gesamten Rahmen der Sukzessionsbeispiele betrachtet, muss das Stadium von 1939 in PF 1 durchaus als stabilisierter und in seinem Arteninventar weitgehend reduzierter Rasenzustand taxiert werden. Für regulative Einwirkungen auf Artenzahl und Mengenanteile spricht auch die überraschend grosse Übereinstimmung mit Phase I der Vergleichsfläche PF 2.

Die Anwesenheit zweier Arten der Nardetuni-Fraktion D (*Ranunculus grenierarius*, *Potentilla aurea*) durfte angesichts ihrer sehr geringen Anteile nicht als Vorzeichen einer edaphischen Wende in Richtung *Nardetum* gedeutet werden; auch wusste man noch nichts über ihre Ortsbeständigkeit. Der spätere Nachweis ihres Verharrens auf Tiefstwerten bestätigte, dass ihnen der Standort für eine stärkere Entfaltung nicht hinreichte.

#### Schematische Erfassung strukturell verschiedener Beweidungsgrade

In Zusammenhang mit dem plötzlich sehr starken Hirschandrang auf La Schera erfolgte zwischen 1939 und 1945 die Altrasenstörung in PF 1 und PF 2 (vgl. auch De 1 und De 2). Schrittweise liess sich beobachten, wie die erst oberflächliche, schliesslich äusserst intensive Beweidung des Rotwildes im Gebiet der Probeflächen PF 1 und PF 2 um sich griff. Die Äsungs-flecken wurden immer auffälliger und grösser. Der Hauptangriff auf den bisher kaum berührten Schonungsrasen (Auflassweide) erfolgte hier im Sommer 1941. Mit Einschaltung von Zwischenkontrollen gelang es, den Einbruch in den langjährig unberührten Schonungsrasen der Probefläche, ihre Wandlung zur Kurzweide stadienweise festzuhalten. Vgl. Flächenskizzen Fig. 11 und 19.

Die stufenweise tiefere Schichten des Rasenprofils erfassende Beäsung war auch in andern Dauerflächen in übereinstimmender Weise zu beobachten und liess sich bei den Kontrollen nach demselben Schema vergleichend berücksichtigen.

a) Als erste und oft über grosse Rasenbezirke einzige Beweidungsspur wurde meist zuerst eine Spitzenbeäsung festgestellt (Halmrispen, Blütenköpfe, Dolden, oder Spitzen aufragender Blattorgane usw., als alpha-Beweidung bezeichnet). β) In Fällen stärkerer Beweidung waren sodann grössere Rasenpartien in der obern Profilhälfte, d. h. etwa bis zur obern Halmhälfte, abgeäst, beta-Beweidung. Das geschah gewöhnlich zuerst unter strenger Meidung der tiefern Profilpartien, meist aus dem einfachen Grund, weil die überjährigen Pflanzenorgane und besonders die verwesenen Grasreste die Beweider abstossen. γ) Erst in den Fällen stärkster nachhaltiger Beweidung, besonders nach der Umwandlung des halmigen Rasens in einen niedrigen, an Rosetten und Basalblättern reichen Regenerationsrasen (Dikotylen-Kurzweide), wurde ein Abäsen bis auf die basalen, d. h. dicht über den Boden entwickelten Pflanzenteile zur Regel. Das geschieht normalerweise ohne die lebende oder tote unmittelbare Bodendecke wesentlich aufzulockern, meist unter sorgfältiger Schonung der Kriechtriebe und (hemikryptophytischen) Erneuerungsknospen der Wurzelstöcke der Rasenbasis (gamma-Beweidung). Auf dieser Stufe kann sich ein dauerhafter Stationärzustand ergeben (hier Dauer-Kurzweide genannt), mit fortwährendem Abäsen des jungen Nachwuchses. δ) Nur unter besonderem Umständen, in unsern Beispielen meist örtlich eng be-

schränkt, wird direkt auf Grund geäst, d. h. der Rasen bis auf die Kriechtriebe, in die **Streuauflage** oder in den humosen Oberboden **hinein, ausgefressen**, ausgeschabt oder **ausgeleckt** (delta-Beweidung). In **aktuellen** Viehweiden ist eine lokale delta-Beweidung z. B. nach Streuung von **Lecksalz** zu beobachten. Auch das Einsickern salziger Lösungen zieht oft ein Ausfressen oder Auslecken bis in den **Humusgrund** nach sich, wobei Höhlungen entstehen und Wurzeln beschädigt werden. Auch auf den Alpweiden des Parks ist diese extreme Tiefäsung **längs der Touristenwege** nicht eben selten realisiert. **Größere Verkahlungsstellen** entstanden auf diese Weise seinerzeit in der Umgebung künstlich **ingerichteter Wildleckstellen** (La Schera, Stabelchod. **Grimmels**).

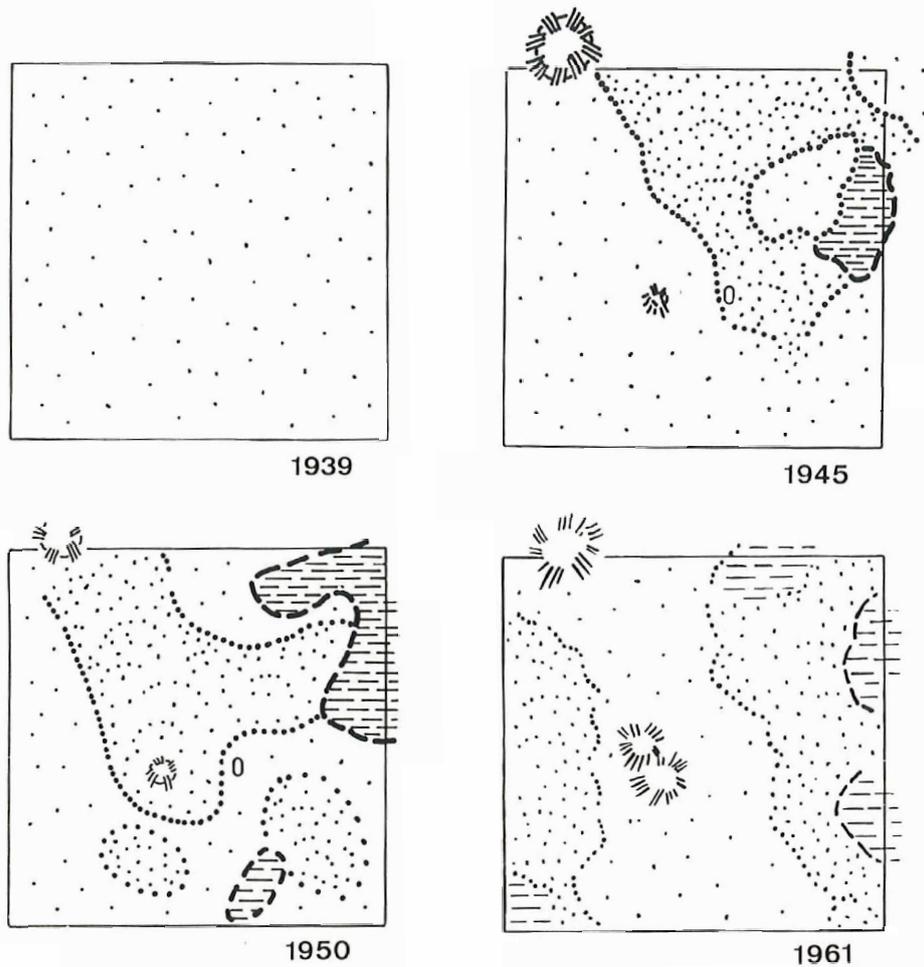


Fig. 11  
Dauerfläche PF 1 in verschiedenen Stadien der **Wildbeweidung**.

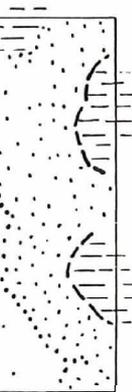
1939 kaum berührter Schonungsrasen (*Phleto-Festucetum*-Phase), ab Kontrolle 1945 *Festucetum rubrae*-Phase verschieden tief beäst.

Signaturen. Radialschraffur: Kleine *Nardus*-Horste, O Kümmerexemplare von *Carum carvi*.  
Flachen lockerster Punktierung: Hochrasen, höchstens leichte Spitzenäsung (u); dichtere Punktierung: mittelhohe Beäsung @; waagrechte Strichelung: Tiefäsung unter Schonung der *Rhizome* (y).

be, in die Streuauf-  
ausgeleckt (de l t a-  
nach Streuung von  
in Ausfressen oder  
Wurzeln beschädigt  
der Touristenwege  
se Weise seinerzeit  
elchod, Grimmels).



1945



1961

le 1945 *Festucetum*

von *Carum carvi*.  
a); dichtere Punk-  
schonung der Rhi-

## II, *Festucetum rubrae*-Beweidungsphase in PF 1

### II<sup>1</sup>, Frühe Beweidungs-Fazies, 1945 Abb. 20

Die zweite Hauptkontrolle in P F 1 (1945) stellte eine beweidungsbedingte Wandlung fest. Da der **Beweidungseingriff** jedoch etwas **weniger** scharf ausgefallen war als in der **Parallelfäche** PF 2, ergaben sich aufschlussreiche Vergleichsmöglichkeiten.

Trotz der **Beweidung** war die Fläche PF 1 nahezu voll besetzt (97 D%) und hochgradig durch Gräser beherrscht geblieben. Das Flächenmuster hatte aber seine frühere Ausgeglichenheit verloren: Neben den Restpartien alten Rasens fielen Flecken neu immigrierter Arten auf, darunter 2 kleine *Nardus*-Horste. Der Vergleich des **Fraktionspektrums** 1945 mit jenem von 1939 zeigt, dass an Stelle der **Phleum-Fraktion** (B) nun die *Festucetum*-Fraktion (C) zur Flächenvorherrschaft (pauschal 70,5 D%) aufgerückt war.

*Phleum* stand hier (im Unterschied zu PF 2) immer noch mit sehr beachtlichem Anteil in der Fläche (30 D%); *Poa pratensis* war jedoch verschwunden.

Die Verwandlung 1939/1945 hatte sich in einem ziemlich rapiden Schritt vollzogen, doch liegt der **Index v** (11,1) in der Größenordnung der typischen **Beweidungsphasen** unserer Beispiele. Die stärkste spezifische Anteiländerung, der **schroffe** Rückgang von *Phleum alpinum* (60 → 30 D%, s -5,0), ist wohl die Folge einer besondern Bevorzugung des Lieschgrases als Wildfutter.

Ausgehend von einer schon im **Altrasen** (1939) sehr starken Position (*Festuca rubra* 15, *Agrostis tenuis* 25 D%) hatten die **beweidungsresistenten Festucetum-Gräser** die Phleum-Verluste der Probefläche P F 1 (im Gegensatz zu PF 2) ohne Störung des graminosen Rasenschlusses, zu ersetzen vermocht. *Festuca* zeichnete sich durch einen besonders kräftigen Vorstoss aus (spezifischer **Zuwachsindex** s +5,0). Wie so oft in Beispielen mit **Fetttrasenbeweidung**, schien sich der Rotschwengel gleichsam unter den äsenden Mäulern des Wildes vermehrt zu haben. Bei dieser beweidungsbedingten **Strukturwandlung** nahmen gleichzeitig einzelne **Festucetum-Dikotylen** zu, so *Achillea* (1 → 5 D%) und *Galium pumilum* (+ → 4,5 D%). Zurück ging das als Futter begehrte *Taraxacum* (1 → + D%).

Die Fortdauer der **graminosen** Struktur bei dieser Verwandlung in P F 1 wird indirekt auch durch das Sesshaftbleiben bzw. die Vermehrung der graminicolen Arten (*Galium*, *Veronica chamaedrys*, *Trifolium pratense*, *Campanula scheuchzeri*) bezeugt.

Fraktion D. Als Magerweide-Elemente standen seit 1939 *Potentilla aurea* und *Ranunculus grenierianus* in der Probefläche. Das Aufgehen des Borstgrases *Nardus stricta* scheint durch die mit der Tiefbeweidung verbundenen strukturellen Veränderungen (Profilreduktion, Lockerung) gefördert worden zu sein.

Für eine Dominanz- und Gleichgewichtsbeurteilung des neuen Zustandes 1945 ist einmal zu berücksichtigen, dass *Phleum* (60 → 30 D%) im physiognomisch vorherrschenden Pauschal des Gräser-Trios *Phleum / Festuca - Agrostis* (1939/1945: 100 + 91 D%), seine spezifische **Flächenüberlegenheit** verloren hat, so dass **nun** keines der drei Hauptgräser mehr in Prävalenz stand. Diese Verschiebung im Mengenverhältnis beweist die Labilität und Empfindlichkeit dieser Dreierkombination gegenüber der **Beweidung**. Sehr wichtig ist die Feststellung, dass unter dem scharfen Wildeinfluss 1939/1945 einzig *Festuca rubra* progressiv war (15 → 38 D%).

Trotz der nun erreichten fraktionellen Dominanz (Fraktion C 70,5 D%) musste es 1945 sehr **ungewiss** erscheinen, ob damit (selbst bei Annahme einer konstant bleibenden

Beweidung) ein stabiler Dauerzustand erreicht war. In Erwägung der zukünftigen Entwicklung nach den eben vollzogenen Mengenänderungen der Arten und Fraktionen, wäre schon bald (vor Kontrolle 1950) mit einem gänzlichen Verschwinden von *Phleum* zu rechnen gewesen, während *Festuca rubra* bis 1950 auf etwa 57 D% gestiegen und, mit einigen andern Pflanzen (*Achillea*, Galium) der *Festucetum*-Fraktion, vollständig zur Herrschaft gelangt sein konnte.

Der wirkliche Anteil der Wildeinflüsse auf den bisherigen wie künftigen Ablauf war aber schwer abzuschätzen (Äsung, Dünger, Trittwirkung usw.). Ebenso war die Reaktion der einzelnen Arten auf diese Faktoren noch wenig bekannt, und deshalb eine Prognose sowohl für den Fall des Fortgangs der Beweidung, wie über die autogene Entwicklung bei Nichtbeweidung, nicht leicht aufzustellen.

Der trotz Beweidung immer noch kräftige Anteil von *Phleum* (30 D%) belies selbst nach diesem Rückgang noch eine beträchtliche Aussicht auf eine *Phleum*-bzw. *Phleotum*-Regeneration. Schwer vorauszusagen, wie lange die Bodennährstoffe dafür noch hinreichen würden. Dass die Substratverhältnisse schon 1945 auch dem Gedeihen von *Nardetum*-Pflanzen nicht ungünstig waren, bewies das ungestörte Fussfassen der oben genannten 3 Arten.

## II<sup>2</sup>, Fortdauer der Festucetum-Beweidungsphase, Etappe 1950 Abb. 21

Die Wildbeweidung hatte keinen Unterbruch erfahren, die Rasennarbe in PF 1 war aber weiterhin hochgradig geschlossen und durch Gräser beherrscht geblieben. Im Fraktionsverhältnis war das Festumturn-Element noch entschiedener in Dominanzstellung aufgerückt (98,5 D%), die *Phleotum*-Fraktion nochmals um eine Stufe (auf 8 D%) zurückgefallen. Dass an der neuen Wandlung 1945/1950 wiederum starke Beweidungseingriffe beteiligt waren, geht ausser aus den *Phleum*-Rückgängen, vor allem aus der Vermehrung solcher Dikotylen hervor, die sich besonders gern in Äsungslücken graminosener Rasen entfalten (*Veronica chamaedrys*, *Achillea*, je 8,5 D%). Auch der *Agrostis*-Impuls (Index s +2,4) ist als Reaktion auf beweidungsbedingte Rasenlockerung aufzufassen.

Der Charakter der Regeneration hatte sich gegenüber dem vorigen Intervall somit zwar etwas geändert, doch ohne dass die *Nardetum*-Fraktion dabei stärker zum Zuge gelangt war und sich die Vermagerungsanzeichen vermehrt hatten.

### Stabilitätsbeurteilung 1950 (nach fast 10jährigem Dauerweidezustand)

Dass die allgemeine Flächendynamik seinerzeit 1939/1945 im Intervall des ersten starken Beweidungseingriffes in den Altrasen mit dem Phasenwechsel 1/1 (relativ hoch war (v 11,1), erstaunt nicht weiter. Die Tatsache aber, dass der Index (v 11,7) nun auch im Intervall 1945/1950 der *Festucetum*-Phase hoch blieb, weist nicht im geringsten auf eine Beruhigung: beweidungsbedingte Ausfälle und Regenerationswachstum hatten ihren Fortgang genommen.

Zugleich hatte sich die Flächenüberlegenheit der Fraktion C (98,5 D%) verstärkt, wobei sich auch der Einschlag von Weide-Dikotylen etwas vermehrte (10,5 → 18,5 D%). *Achillea* zeigte in der Beweidungsfazies 1950 eine kurzfristige Kulmination (8,5 D%).

Unschwer erkennt man in diesem Zustand eine Analogie zu den Frühstadien der Dikotylen-Kurzweide der Lägerflur-Dauerflächen (De). Hierin PF 1 war die *Achillea*-Expansion in einem zu 90% graminosen Rasen erfolgt. Die Fläche war im Zeitpunkt der Aufnahme 1950 zu 56% halbhoch ( $\beta$ ), stellenweise aber sehr kurz beweidet oder ver-

kaht ( $\gamma$ - $\delta$  11%). Nur 33% der Fläche besaßen am Kontrolltag noch  $\pm$  unversehrten **hochhalmigen Rasen** (z. T. a). **Abb. 21** und Fig. 11.

Wichtig für die Charakterisierung des Sukzessionsschrittes 1945/1950 ist die Tatsache, dass Tempo und Richtung der **Fraktionsbewegung** gleich geblieben waren wie im **Vorintervall**: Die Entwicklung hatte in geradestem Kurs zu dieser C-Dominanz geführt, und zwar auf vorwiegend **graminoser** Basis.

Zum Verhalten der Nardetum-Fraktion (D): Diese hat trotz der **beweidungsbedingten** Lockerung des **graminosen** Rasens nur langsam zugenommen (Nardus 1  $\rightarrow$  2,5 D%), so dass wohl anzunehmen ist, dass ihr der Standort edaphisch für eine kräftigere Ausweitung nicht hinreichte.

Vorderhand **trug** also die ganze Entwicklung immer noch den Stempel eines rein strukturellen Störungsausgleichs (**Beweidung** und Regeneration). Welchen Weg die Weiterentwicklung hier unter gänzlich ungestörten Bedingungen, z. B. bei Wiederkehr einer mehrjährigen Weideruhe, eingeschlagen haben **würde**, war ungewiss. **Denn** die Frage, ob und wie weit am bisherigen **Phleum-Rückgang** eine **Substratveränderung** (Vermagerung) mitbeteiligt war, ist schwer zu beantworten. Nach den geringen **Nardus**-Fortschritten war sie als unbedeutend einzuschätzen.

**II<sup>3</sup>**, Weiteres Stadium der **Festucetum-Weidephase**, **Fazies** mit *Trifolium repens*, 1955 (Im 15. Sommer intensiver **Wildbeweidung**) **Abb. 22**

Physiognomisch ist diese Etappe **durch** eine fleckige Beweidung verschiedener **Be-** säungstiefe ausgezeichnet. Stellenweise **war** die Beweidung verschärft ( $\gamma$ -beweidete Flecken), daneben waren aber halmig filzige, vom Wild verschmähte **Rasenreste** stehen geblieben. Die trotz Fortsetzung der Beweidung leicht gemässigte Flächendynamik 1950/1955 (Index  $v$  8,0) mag andeuten, dass die **Ausgleichsprozesse** im **wieder vollständig** geschlossenen Rasen zu einer **stärkern** Festigung geführt haben (zoogen geprägte **Pseudostabilisierung**).

Nach dem Fraktionenspektrum hatte sich das **Dominanzverhältnis** und **darin** die **Festucetum-Überlegenheit** noch verstärkt: b 7, C 100, d 3. Obwohl die Auseinandersetzung zwischen den **Rasenfaktionen** in PF 1 damit zweifellos einen gewissen **Abschluss** gefunden hatte, war das rege Spiel interner **Umlagerungen** (in Fraktion C), **wie** das in Beweidungsphasen die Regel ist, weitergegangen. Diagramm Fig. 10, p. 97

*Festuca rubra* hatte ihr spezifisches Progressionstempo 1950/1955 vermindert. Aus der Gesamttabelle geht hervor, dass die örtliche **Festuca-Welle** damals (1955) bei 50 D% ihren Zenit erreicht hat (vgl. dagegen De 1 und De 2). Fig. 14, p. 108.

Nach den in **unsern** Dauerflächenbeispielen gemachten Erfahrungen scheint eine 50%-**Deckung** für *Festuca rubra* überhaupt das Maximum in **beweideten** Phasen darzustellen. Eine solche Begrenzung wäre **syndynamisch** sehr bemerkenswert. Daraus würde folgen, dass die spezifische **Dominanzfähigkeit** von *Festuca rubra* unter solchen Bedingungen nie eine **absolute** sein würde, und dass der **regulative Einfluss** dieses Grasses auf die mit ihm verbundenen Weidebesiedlerentsprechend beschränkt bliebe. Fig. 14 und 18, p. 125.

Obwohl sich das **Graminidenpauschal** etwas verringert hatte (84 D%), war der Rasen weiterhin stark **graminos** geblieben, jedoch unausgeglichener geworden. Neben hochgewachsenem Halmrasen waren im Grundbestand immer noch einzelne Blößen zu bemerken (rechts oben und Rand rechts). Diese Details sind nicht unwichtig. Denn im Zusammenhang mit diesen **beweidungsbedingten Strukturunterschieden** war es zu der bis

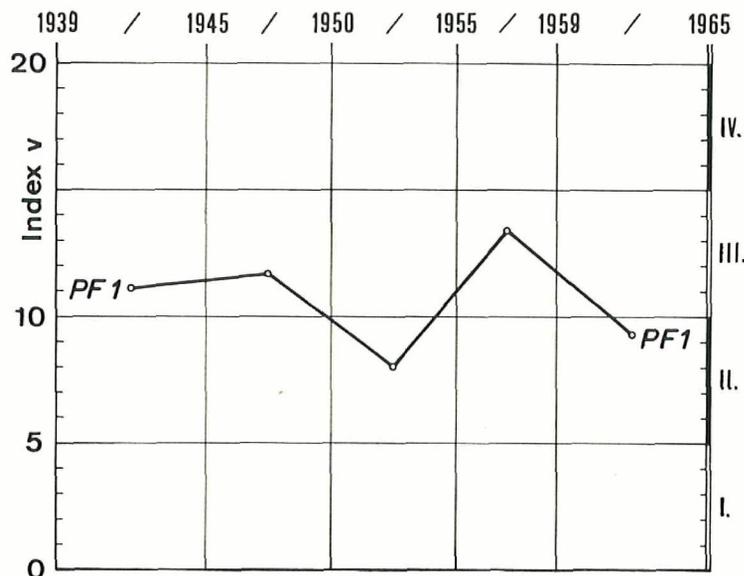


Fig. 12

Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) der Dauerfläche PF 1, 1939–1965.

Die Fläche enthielt noch 1939 einen Schonungsrasen völliger Ungestörtheit. Seit dem ersten Intervall 1939/1945 wurde PF 1 leichter oder stärker vom Wild beweidet, wobei sich die spezifischen Rückgänge und Ausweitungen im Rahmen einer massig-lebhaften Flächendynamik die Waage hielten (Mittel Index  $v$  10,7 als häufig festgestellte Beweidungsdynamik).

dahin stärksten **Dikotylenbeimischung** gekommen. Besonders auf **kurzbeweideten** und blössigen Stellen hatte sich ***Trifolium repens*** erfolgreich eingenistet (synchrone Analogie der scharfen **gamma-Beweidung** zu De 1 und De 2). Vorwiegend in den **graminos** gebliebenen bzw. regenerierten Rasenpartien hatten sich **graminicole Festucetum-Dikotylen** entfaltet, so ***Galium pumilum*** (5 D%), ***Trifolium pratense*** (3 D%), und, auffällig gehäuft in dichtesten Rasenpartien, ***Veronica chamaedrys*** (16 D%).

Durch diese letzteren Arten unterscheidet sich der herböse Einschlag in PF 1 nicht unwesentlich von jenem des **Dikotylen-Kurzweidetyps**, der z. B. in De 2, 1955, (zu 56 D%) die Fläche beherrschte, in welchem die (offenbar wenig beweidungsresistenten) **«Graminicolen»** keine Ausdehnung gewannen.

Das intern im Festucetum-Pauschal oft verwirklichte Verhältnis von 1:1 zwischen ***Festuca*** und dem Rest der Festucetum-Fraktion (vgl. De 2, p. 82), war auch in PF 1, 1955, nicht über dieses unentschiedene Balanceverhältnis hinaus gekommen. Es fragte sich 1955, ob es im Fall weiterfortgesetzter **Beweidung** noch zu einer Verschiebung kommen würde, oder ob hiermit ein typisches Dauerverhältnis erreicht war, das sich unter **gleichbleibenden** Umständen längere Zeit behaupten konnte.

Die Fraktion D hat ihre Position mit einer leichten **Inventar- und Flächenvermehrung** (jetzt 5 Arten, 3 D%) neuerdings verstärkt, ohne das Gesamtverhältnis zu bedrohen. ***Nardus*** jedoch hat, im Halmrasen  $\pm$  versteckt, den früheren Flächenwert nur knapp zu halten vermocht.

Die 1955 erreichte Etappe zeichnete sich insgesamt durch strukturelle Konsolidierung und **Wiederverdichtung** des teils nur noch **schwach** beweideten Rasens aus. Trotzdem die **Fraktion C** die **Fläche** extrem beherrschte, hatte auch die **Fraktion B** ihren **kleinen Anteil**  $\pm$  bewahrt, was andeutet, dass ihr selbst jetzt, für den Fall **künftig** wieder **verringertes Beweidung**, immer noch eine gewisse **Regenerationsaussicht** zuerkannt werden **musste**. Die **Schwundbewegung** der **Fraktion B** hatte auf einem **nicht** unbedeutenden **Restanteil** (1950: 8 D%, 1955: 7 %) haltgemacht.

**II<sup>4</sup>, Festucetum-Phase, Phleum-Fazies 1959 (vgl. Abb. 23, 1960)**

In Kontrolle **1959** konnte festgestellt werden, dass **PF 1** **inzwischen** nur mässig beweidet worden war (**gutwüchsige Jahre mit örtlichen Beweidungspausen**). Die Bilanz **1955/1959** wies auf eine erfolgreiche **strukturelle** Regeneration. Bei der detaillierten **Prüfung** fiel, nach den **hinhaltenden Rückgängen** von früher, als erstes die merklliche **Wiedererstarkung** des **Phleum-Anteils** ins Auge (**7  $\rightarrow$  17,5 D%**), was ebenfalls ein **untrügliches Zeichen gemässigter Beweidung** war. Für die **generelle** Auswertung dieses **Sukzessionsbeispiels** ist vor **allem** wichtig, dass die scheinbar **untergangebedrohte** Fettmatten-Komponente (**Phleum-Fraktion**) ihre **bisher** nur vermutete **Regenerationskraft** nun **tatsächlich bewiesen** hatte (Parallele zu *Deschampsia caespitosa* in De 1, 1959!).

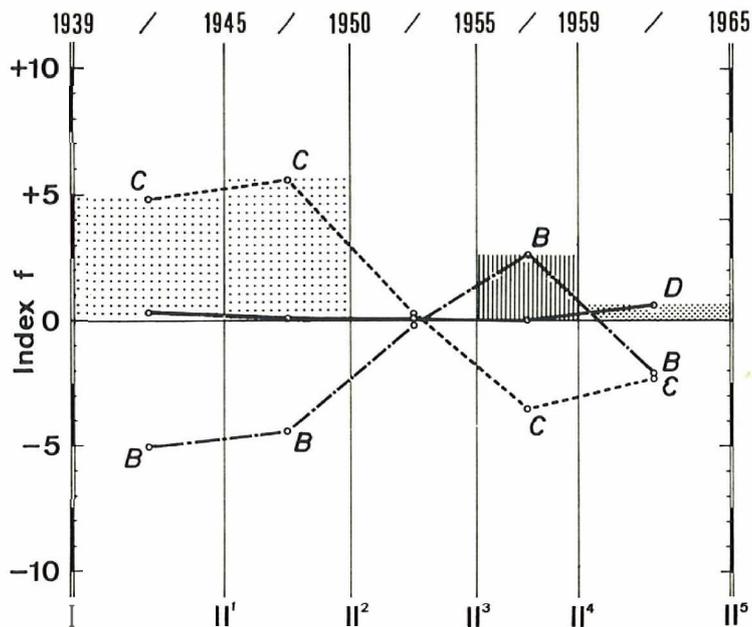


Fig. 13  
Fraktionsdynamisches Diagramm (Index f<sup>B, C, D</sup>) der Fettweide-Sukzession PF 1, 1939-1965. Auf die Rückschläge des Phleum-Elementes (B) und die kräftigen Regenerationsimpulse der *Festucetum*-Fraktion (C) folgte eine Stabilisierung, während der teils fraktionsinterne **Umlagerungen** stattfanden (1950-1955 z. B. *Agrostis/Festuca*), oder vorübergehend (1955-1959) das **nitrophile Phleum** wieder etwas erstarkte. Nach 1955 wurde die *Festucetum*-Fraktion (C) deutlich regressiv. Die Aktivität der *Nardetum*-Fraktion (D) jedoch blieb in PF 1 bis jetzt gering.

Der nach wie vor **geschlossene** Rasen war wieder nahezu vollständig **graminos** (96,5 D%) und zur Zeit der Aufnahme durchwegs **hochhalmig**. Im starken Anteil der **Obergräser** war neben *Phleum alpinum* (17,5 D%) reichlich *Agrostis tenuis* (33 D%) vertreten. Für *Festuca rubra* aber wurde 1955/1959, zum ersten Male in der nun **20jährigen Beobachtungsreihe**, eine leichte Rückgangsbewegung festgehalten (50 → 45 D%). Die in solchen **Beweidungsstrukturen** bezeichnende **Festuca-Mittelvalenz** (vgl. Fig. 14) war damit jedoch **nur** unwesentlich und vielleicht nur vorübergehend vermindert, eine Wende zu einer künftigen **Rückläufigkeit** liess sich daraus nicht prophezeien, **zumal** das Intervall 1955/1959, das zu diesem **neuen** Stadium geführt hat, ohnehin **syndynamisch** seinen besonderen Charakter besass. Schon die nach dem bisherigen Zurücksinken plötzlich **wiedererhöhte** Flächendynamik (Index  $v = 13,4$ ) lässt aufmerken: Der Index übertraf jenen der typischen **Beweidungsintervalle**.

Prüft man die spezifischen Veränderungen, so fallen vor allem die **Entfaltungsimpulse** von *Phleum* und *Agrostis* auf. Das Wiederaufgehen dieser **beweidungsempfindlichen** Gräser zeugt nicht nur **von** einer gewissen (vermutlich mehrjährigen) **Weideschonung**, sondern ebenso von dem immer noch vollen Genügen der **Substratverhältnisse**.

Auf eine ungestörte **Wiederentfaltung** der Gräser weisen auch die übrigen **Umlagerungen im Anteilverhältnis**. Mit der **graminosen** Rasenverdichtung 1955–1959 haben fast sämtliche **herbosen** Arten an Fläche verloren. **Blössen-** und **Kurzweidebesiedler** (*Trifolium repens* 6 → + D%) oder graminicole **Festucetum-Dikotylen** (*Veronica chamaedrys* 16 → + D%) wurden im Zuge dieser Verdichtung auf kleinste (parivalente) Reste verwiesen.

Die **Artengruppe der Nardetum-Fraktion** hatte sich **im** graminosen regenerierten Rasen im bisherigen Umfang **zu** behaupten vermocht (5 Arten, 3 D%). Ob aber **künftig** bei

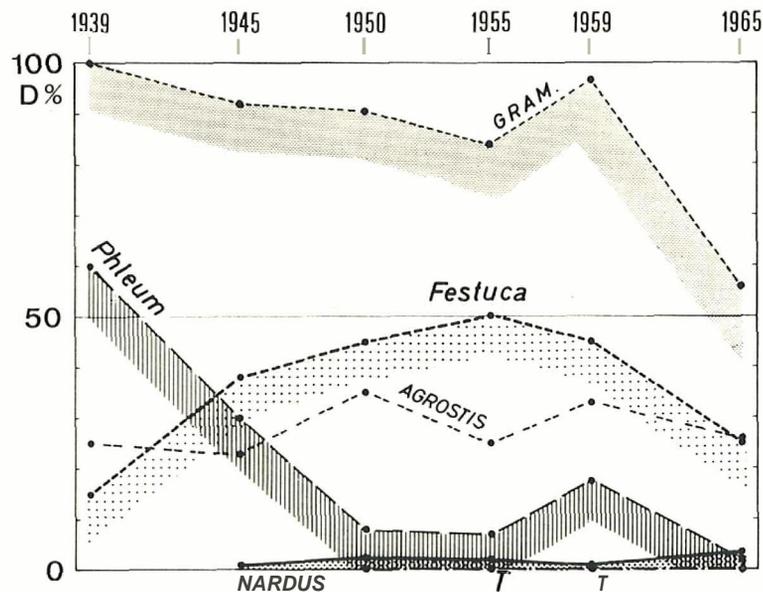


Fig. 14  
Spezielle Yerhaltensvergleiche(D%) strukturell wichtiger Arten in PF 1, 1939–1965. *Trifolium repens* (T) 1955: 6 D%, 1959 +.

ständig **graminos**  
**arken** Anteil der  
*nuis* (33 D%) **ver-**  
 er nun **20jährigen**  
**n** (50 → 45 D%),  
 enz (vgl. Fig. 14)  
 vermindert, eine  
 ezeien, **zumal** das  
 in **syndynamisch**  
**rücksinken plötz-**  
**erken:** Der Index

e **Entfaltungsim-**  
**weidungsempfind-**  
**jährigen) Weide-**  
 stratverhältnisse.  
 übrigen **Umlage-**  
**1955-1959** haben  
 nd **Kurzweidebe-**  
**otylen** (Veronica  
 ste (parvivalente)

regenerierten Ra-  
 > aber künftig bei

1965



0-1965. *Trifolium*

längerer Nichtbeweidung noch mit einer vollen Wiederherstellung der *Phleto-Festuce-*turn-Phase (vgl. 1939) gerechnet werden durfte, blieb trotz allem fraglich. Das feste **Fussfassen** von *Nardetum*-Arten schien doch nachdrücklich anzudeuten, dass sich im **Fettweide-Substrat** von PF 1 eine gewisse Wandlung vollzogen hat. Eine stärkere **Vermagerung** würde aber schliesslich auf edaphischem Wege eine sukzessionelle Wende erzwingen.

Der dauernd hohe **Wildbestand liess** auch 1959 damit rechnen, dass die örtliche **Beweidungsverminderung** in PF 1 nicht von langer Dauer sein würde, so dass der **Futterentzug** erst recht den Vermagerungsprozess **weitertreiben** würde.

## II<sup>5</sup>, *Festucetum*-Phase, lückige *Achillea*-Fazies 1965

In der Kontrolltappe 1965 war die **phleose** Fazies tatsächlich erloschen und von einem Beweidungszustand abgelöst. Die **Möglichkeit** zur Beobachtung einer längeren **Schonungsentwicklung** hatte sich nicht ergeben. Wohl schon seit Jahren hatte die **Dauerfläche** wieder eine sehr intensive, jedoch  $\pm$  unausgeglichene Beweidung erfahren. Zudem hatte der Rasen stellenweise unter Streufilzanhäufungen gelitten, war **flecken-**weise abgestorben und hatte sich teilweise bereits wieder regeneriert. Die Fläche war nur noch zu gut  $\frac{2}{3}$  vom Rasen bedeckt (68 D%).

Selbstverständlich hatte die **Phleum-Anreicherung** 1955/1959 zu vermehrter **Beweidung** angeregt. Die wieder vermehrte **Beweidung**, sowie die erwähnten **Streufilzan-****häufungen**, mögen die neuerlichen **Phleum-Rückgänge** bewirkt haben. Dazu kam jetzt, dass die jungen Sprosse der Regenerationsflecken zu besonders intensivem Äsen verlockten. Jedenfalls war es nun auch in PF 1 zu einer stellenweisen Verkahlung gekommen, in einer Form, wie es bisher nur in der Parallelfäche PF 2 der Fall war. Um 1965 war rund ein Flächendrittel von PF 1 **hlössig** oder kahl.

## Bewegungsbilanz 1959/1965

Die summarische Flächendynamik hat sich leicht vermindert, verblieb aber in der **Grössenordnung** der Beweidungsphasen (**v 9,3**). Dabei waren vor allem die **Progressions-**beträge (**v<sup>+</sup> +2,0**) sehr gering geblieben. Dieser in PF 1 bisher nie so geringe **Regene-**rationserfolg erinnert ganz an die Verhältnisse in PF 2 um 1939/1945.

Fraktionsdynamik. **Fraktion B** ist im Zeichen der **Phleum-Beweidung**, mit einem Schwundindex **f -2,1** auf einen Minimalanteil von 2 D% zurückgefallen. Auch die **Fraktionsbewegung C** war stark negativ, wenn auch der Rückgang weniger gross war als im *Phleum-Agrostis*-Wiedererstarkungsintervall 1955/1959 (**-3,5**). Den stärksten spezifischen Rückgang erlitt dabei *Festuca rubra* (**s -5,0**), der denjenigen von *Phleum* (**s -4,0**) noch übertraf. Bezeichnend ist umgekehrt die Expansion von *Achillea*, dieses Pioniers der Rasenlücken, der seinerseits die strukturelle Situation kennzeichnet.

Futtermässig würde PF 1 nun wieder für einige Zeit uninteressant bleiben und auf dieser Basis eine gewisse Schonung geniessen. Damit ergäbe sich zweifellos für *Festuca rubra* und andere Arten wieder Gelegenheit zu neuen Vorstössen.

Im Sektor der Fraktion D wurde durch die verschärfte Beweidung keine Art negativ betroffen, einige zeigten Fortschritte. *Senecio abrotanifolius* bewährte sich als Lückenbesiedler (**0 → 2 D%**). Besonders bemerkenswert ist, dass sich *Nardus* ihre **Posi-**

tion **verhältnismässig** stark verbesserte (1 → 3,5 D%) und somit unter schärfsten Bedingungen einen klaren Beweis *ihrer* **Standortsfestigkeit** gab.

Diese **neuesten Resultate** in PF I liefern ein eindruckliches Argument für die These, dass forcierte Beweidung (des Wildes wie des Viehs) die Nardium-Entwicklung **fördert** und beschleunigt («**Übernutzung**»). Der **Anstoss** zu diesem **Entwicklungskurs** scheint dann am **grössten, wenn** sich mit einer edaphischen Verschlechterung **zugleich** eine strukturelle **Lockerung** der **Rasennarbe** verbindet. In PF 1 spielte sich der **Prozess** der **Nardetogenese** bis Ende der **50iger** Jahre nur **sehr** langsam und **unauffällig** ab, er scheint erst in **neuester** Zeit in **Fluss** zu kommen (1939: 2 Arten, unter 1 D%; 1959: 5 Arten, 3 D%; 1965: 7 Arten, etwa 8 D%). Zweifellos ist auch **künftighin** mit einer wellenförmigen Weiterentwicklung (scharfe Beweidung/Erholung) zu rechnen. **Der** allgemeine Trend weist jetzt **aber deutlicher** als bis **anhin** in Richtung **Nardetum**.

er schärfsten Be-

ent für die These,  
:-Entwicklung  
diesem Entwick-  
Verschlechterung  
PF 1 spielte sich  
m und unauffällig  
en, unter 1 D%;  
nftighin mit einer  
zu rechnen. Der  
*Nardetum*.



Abb. 19. PF 1, 6. August 1939: *Phleeto-Festucetum*-Phase (I<sup>1</sup>). Langjährig unbeweideter fetter Reservatsrasen in unversehrter Schonungsstruktur (26. Sommer der Reservation). *Phleum alpinum* 60 D%, *Agrostis tenuis* 25 D%, *Festuca rubra* 15 D%.

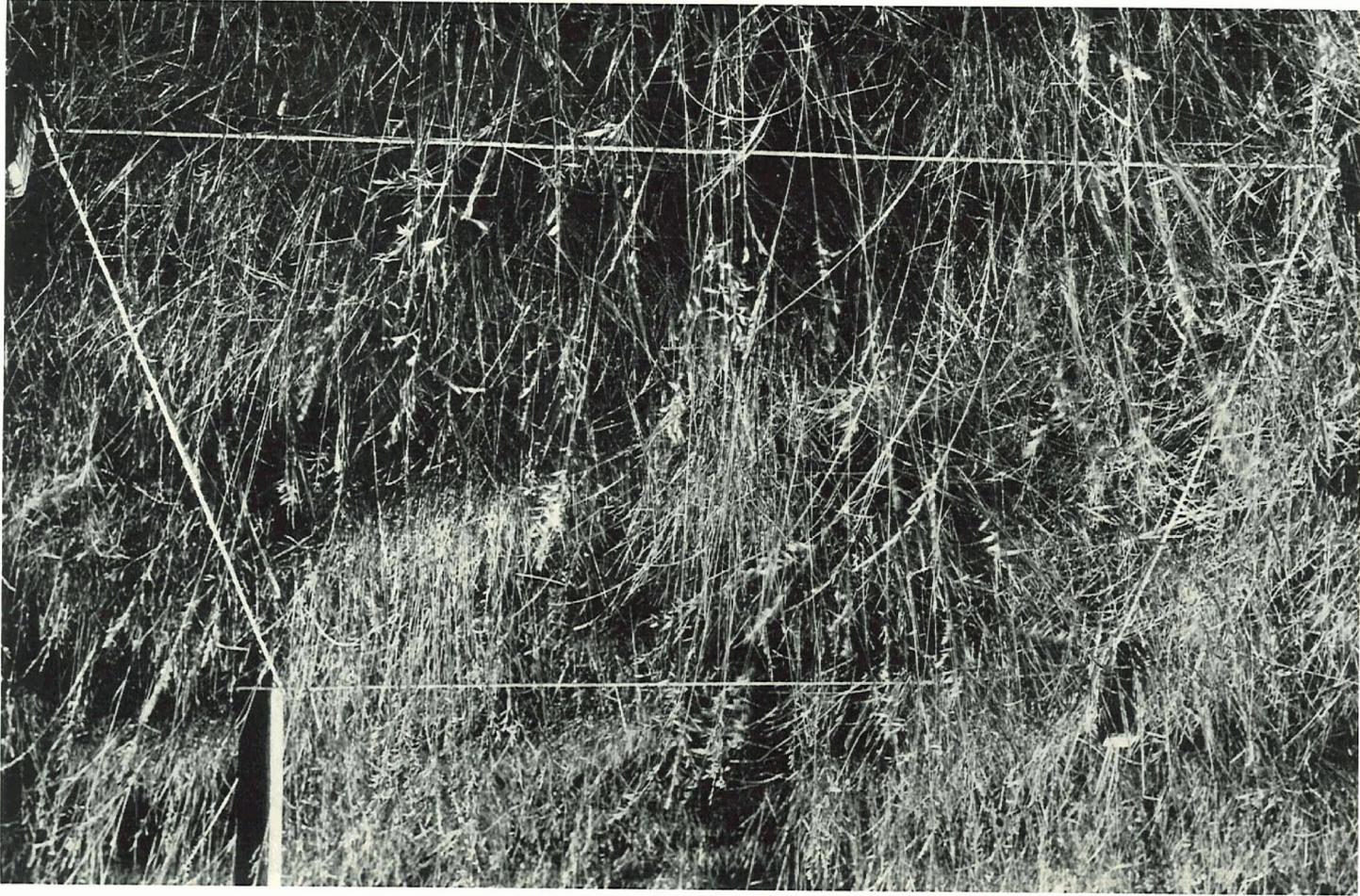


Abb. 20. PF 1, 28. Juli 1945: *Festucetum*-Phase (II<sup>1</sup>), mit nachhaltiger Beweidung (Hirsch), jedoch geschlossen gebliebener Rasennarbe, *Phleum* hat seine Prävalenz verloren (30 D%), der *Festuca*-Anteil ist auf 38 D% gestiegen. Im Rasen versteckt 2 kleine Horste von *Nardus stricta* (1 D%). Vgl. Fig. 11.



Abb. 20. **PF 1, 28. Juli 1945:** *Festucetum*-Phase (II<sup>2</sup>), mit nachhaltiger Beweidung (Hirsch), jedoch geschlossen gebliebener Rasenmarke. *Phleum* hat seine Prävalenz verloren (30 D%), der *Festuca*-Anteil ist auf 38 D% gestiegen. Im Rasen versteckt 2 kleine Horste von *Nardus stricta* (1 D%). Vgl. Fig. 11.



Abb. 21. **PF 1, 7. August 1950:** *Festucetum*-Phase (II<sup>2</sup>) mit weiterem *Phleum*-Schwund (auf 8 D%) und vermehrten *Festuca-Agrostis*-Anteilen (zusammen 80 D%). Typische Kurzweide-Struktur, darin *Achillea* und *Veronica chamaedrys* je 8,5 D%, *Nardus* 2,5 D%.

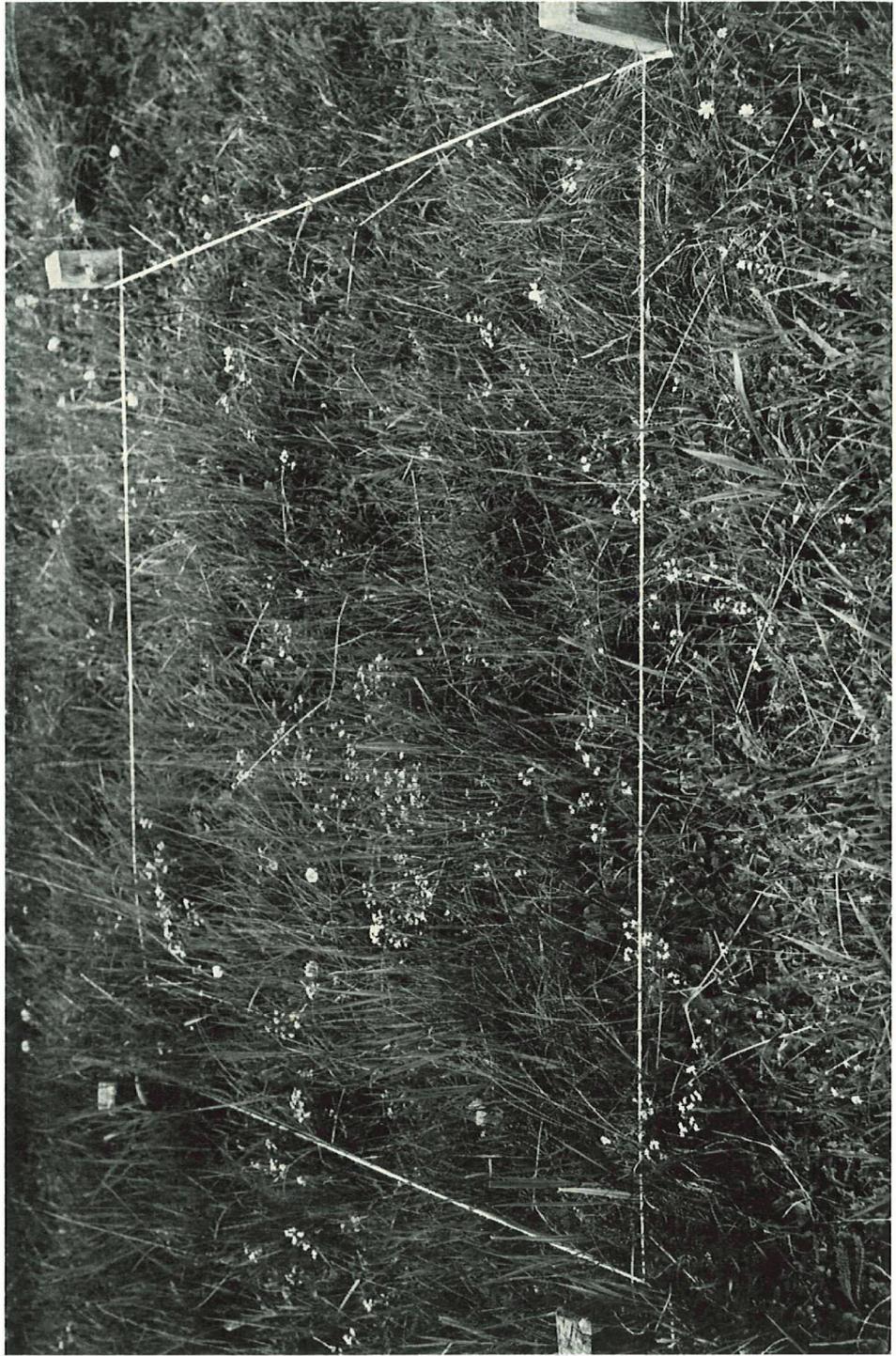


Abb. 22. PF I, 24. Juli 1955: Fortsetzung der *Festucetum*-Kurzweide-Phase (II<sup>3</sup>), Erholungsstadium bei temporär etwas gemäßigter Beweidung, *Trifolium repens* (6 D%) und *Veronica chamaedrys* (16 D%). In Vollblüte *Galium pumilum*.

Abb. 22. PF 1, 24. Juli 1955: Fortsetzung der *Festucetum*-Kurzweide-Phase (II<sup>3</sup>). Erholungsstadium bei temporär etwas gemäßigter Beweidung. *Trifolium repens* (6 D%) und *Veronica chamaedrys* (16 D%). In Vollblüte *Galium pumilum*.

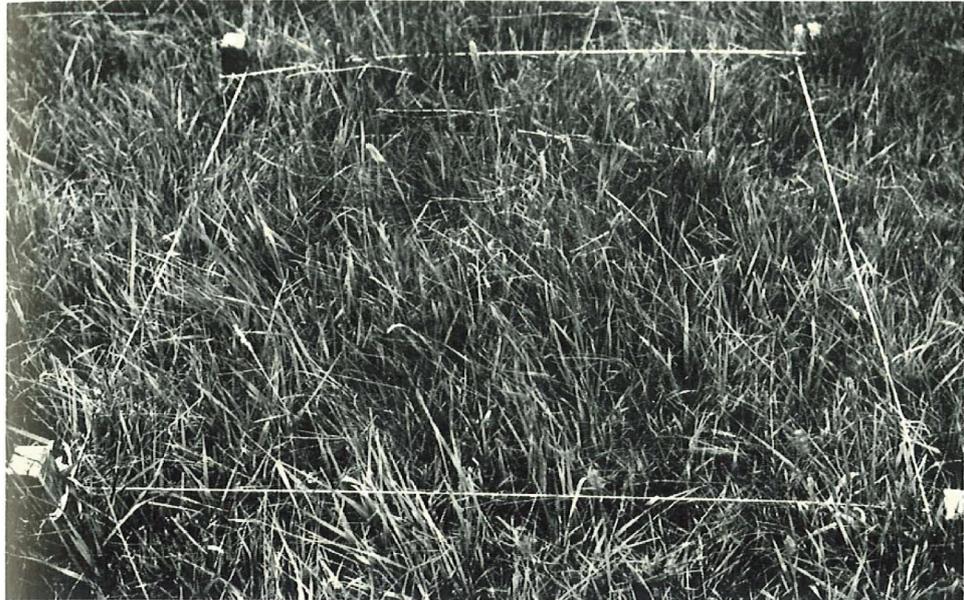


Abb. 23. PF 1, 18. August 1960: Fortsetzung der *Festucetum*-Phase (II<sup>3</sup>, vgl. Aufnahmeliste 1959). Relativ halmreiche Fazies mit teilweise wiederersticktem Phleum-Anteil (1959: 17,5 D%). Aspekt mit halbhoher ( $\beta$ -) Wildbeweidung.

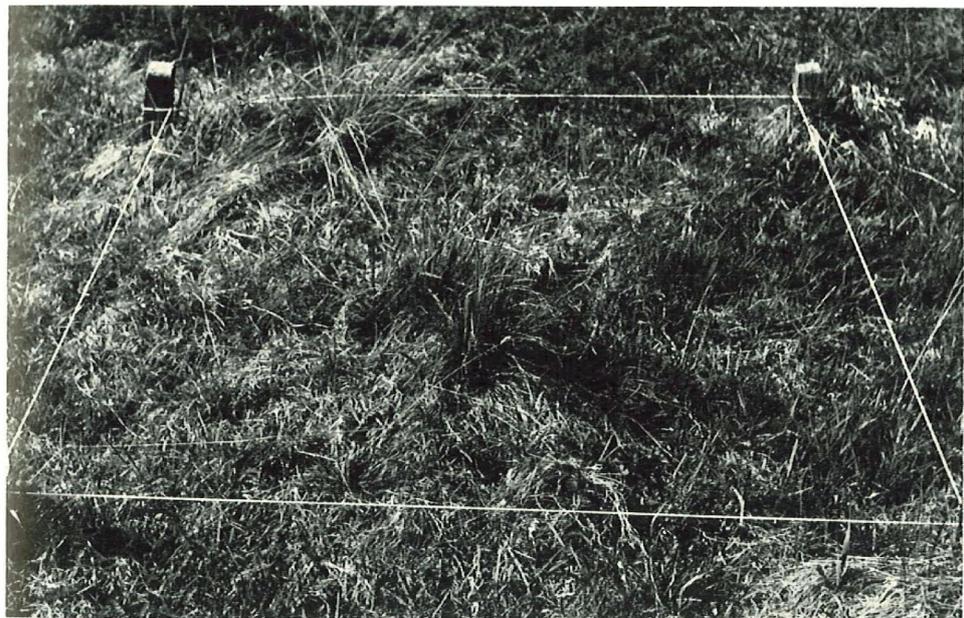


Abb. 24. PF 1, 30. Juli 1964: *Achillea*-Fazies (II<sup>4</sup>) mit Zerfallsanzeichen im beweideten, teils lückigen *Festucetum*-Rasen. *Nardus* hielt unbeschadet durch. *Achillea* erweiterte seinen Anteil (1965: 15 D%).

## Dauerfläche PF 2, 1939–1965. Sukzessionstabelle IV

(Ausgangsvegetation 1939: *Phleeto-Festucetum*-Fettweide)

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

In der Listentabelle fallen neben Gemeinsamkeiten mit P F 1 auch viele Besonderheiten auf, wie man sie nach der **Übereinstimmung** der **Ausgangslage** kaum erwartet hätte. Vor allem zeigte der **Sukzessionsablauf** P F 2, 1939–1965, eine bedeutend schärfer akzentuierte **Phasengliederung** als P F 1.

Von den van 1939–1965 registrierten 30 **Gefässpflanzen** der Tabelle erwiesen sich **nur** 7 als vollperdurant (subperdurante Arten 4). Der variable Anteil 1939–1965 war **auffällig** gross (**WI** 23 Arten, **328,6%**). Unter allen hier behandelten Beispielen weist P F 2, 1939–1965, die geringste relative **Inventarfestigkeit** auf. Vgl. die Zusammenstellung in Tab. 26 und Fig. 91.

**Etappenminimum** 1939: 12 (7 + 5) Arten, Maximum 1959: 22 (7 + 15) Arten.

Absolut war der perdurante **Inventarkern** in P F 2 jedoch nur wenig kleiner als jener der **Parallellfläche** (P F 1: 9 perdurante, 3 subperdurante Arten). Auch stimmt seine **floristische Zusammensetzung** hochgradig damit **überein**, so dass die zwei Abläufe eine gute Vergleichsbasis **besitzen**. Das Dauerinventar P F 2 enthält **ausschliesslich** Arten der *Phleeto-Festucetum*-Kombination (Fraktion B und C), dagegen gar keine **Perduranten** der Fraktion D. Auch im Rahmen der Fraktion C ist eine andere **Schwerpunktslage** nicht zu übersehen: Statt der graminicolen Elemente enthielt sie in P F 2, 1939–1965, mehr dikotyle Kurzweide-Besiedler. Die (gegen P F 1) differenzierenden Arten wie *Taraxacum* und *Myosotis* (sp.) ökologisch wenig bezeichnend, deuten als raumbeanspruchende Arten auf eine gelockerte **Rasenstruktur** im erfassten Ablauf. Hingegen waren typische **Graminicole**, wie *Veronica chamaedrys* und *Campanula scheuchzeri* in P F 2 nur in der ersten **Kontrollzeit** (1939 bzw. 1945) vorhanden. Die humusliebenden Nardetum-Arten *Ranunculus grenierianus*, *Potentilla aurea* (beide in P F 1 perdurant) fehlten in P F 2, 1939–1965, gänzlich.

Sehr wenig beständige Züge lassen sich in quantitativer Beziehung aus dem unruhigen **Sukzessionsablauf** herauslesen. Fast alle gelegentlich stärker vertretenen Arten fielen zu anderen Zeiten auf tiefe **Restanteile**, am **auffälligsten** die **beiden Fettmatten-Gramineen** *Phleum* (55 → 1 D%) und *Poa pratensis* (12 → 0 D%).

Dauernd ansehnliche **Minimalanteile** behaupteten laut Tabelle nur *Agrostis tenuis* und *Festuca rubra*, deren **Flächenwerte** sich zwischen 10 bzw. 8 und 30 D% bewegten: Auch diese zweite PF-Fläche blieb somit am solidesten durch die **beiden Festucetum**-Gramineen besetzt, womit wieder eine wichtige Gemeinsamkeit der Vergleichsobjekte erfasst ist.

In P F 2 hielt nur eine einzige Art beharrlich auf Tiefstwert durch (*Taraxacum officinale*). Von den vielen **Dauerparivalenten** der Schwesterfläche P F 1 vermochte sich hier keine über die ganze **Kontrollperiode hinweg** zu behaupten.

**Phasenanalyse 1939–1965.** Im chronologischen Zusammenspiel der spezifischen **Mengenveränderungen** bemerkt man einen sehr akzentuierten **Phasenwechsel**. *Phleum alpinum* (55.10 . 5 . 7 . 4 . 1 D%) **besass** auch in P F 2 nur in der Anfangskontrolle 1939 einen prävalenten Flächenwert und fiel 1939/1945 scharf **zurück** (in P F 1: 60 → 30 D%). Dadurch hebt sich in dieser zweiten Fettmattenfläche eine frühe Phase I noch auffälliger von der späteren Entwicklung ab. *Phleeto-Festucetum*-Phase, vgl. Abb. 25.

Der Phleum-Rückgang begann  $\pm$  synchron mit jenem in PF 1. Um 1955 (also zeitlich nur **ungefähr** übereinstimmend mit der **Wiedererstarkung** der Art in PF 1, 1955/1959) zeigte sich im **Phleum-Niedergang** eine leichte **Erholung**, worauf das **Absinken** auf 1 D% folgte.

Eine Besonderheit verrät **PF 2** darin, dass hier ausser Phleum **vorübergehend** auch **Poa pratensis** (1 . 12 . 12 . 1,5 . — . — D%) als **Phleum-Graminee** etwas in den Vordergrund trat. Das Rispengras **erlangte** hier während und nach dem **grossen Phleum-Rückgang** (Poa *pratensis*-Welle, Kontrolle 1945 und 1950) den höchsten in den Flächen unserer Schera-Serie beobachteten Anteil (De 2, 1945, 8 D%). Später (1955-1959) **verschwand Poa** aber aus PF 2. Bemerkenswert ist, wie die Poa-Entfaltung in PF 2, wieder wie in De 2, **unmittelbar** auf den **Hochwert** von Phleum folgte. Addiert ergeben die Flächenwerte der **Phleum-Gräser Phleum** und **Poa** in PF 2 eine ausgeglichen **absinkende Pauschalreihe** (55 . 22 . 17 . 8,5 . 4 . 1 D%).

**Festuca rubra** (8 . 15 . 20 . 30 . 25 . 29 D%) lieferte eine **ähnliche** D%-Reihe wie in PF 1. Die **Sukzessionstabelle** zeigt, dass diese Art es **war**, die in den **unterschiedlichen Sukzessionsverlauf** der **beiden Flächen nach der übereinstimmenden** phleusen Startsituation einen wichtigen gemeinsamen Grundzug brachte. In PF 1 wie in PF 2 hat Festuca um 1955 einen Gipfelwert **erreicht**. Der **Festuca-Anteil blieb** aber in PF 2 durchwegs etwas niedriger (**maximal 30 D%**, in P F 1 50 D%). Auch begannen die **starken Festuca-Vorstösse** in den **beiden Flächen zeitlich** etwas **verschieden**, in PF 1 bereits schon 1939/1945, in P F 2 erst **1950/1955**.

**Agrostis tenuis** (30 . 10 . 18 . 14 . 20 . 8 D%) zeigt **auch** in P F 2 ein unentschiedenes **Oszillieren**, wobei aber in einzelnen **Schwellungen** ein zur **Festuca-Reihe** komplettes Verhalten angedeutet ist. Die **Pauschalreihe** von **Festuca** und **Agrostis** (58 . 25 . 38 . 44 . 45 . 37 D%) **hält sich**, mit Ausnahme der lückigen **Übergangsphase** von 1945, **ziemlich** ausgeglichen bei rund 40 D%. Entsprechend fehlen dem **Festucetum-Gramineen-Pauschal** für die **Phasengliederung auswertbare** Wendepunkte. Als spezifische Akzente einer feineren **Unterteilung könnten** lediglich die **Festuca-Kulmination** 1955 und der **Agrostis-Rückschlag** 1939/1945 aufgefasst werden.

Abwechslungsreicher gestalteten Dikotylen den **faziellen Szenenwechsel** in PF 2, so vor **allem** in den **frühen** Stadien der **Festucetum-Phase**. Unter ihnen brachte **Achillea** (1 . 3 . 14 . 27,5 . 16 . 2 D%), die quantitativ **wichtigste Dikotyle** dieser Fläche, eine imposante **Entfaltungswelle** zustande, die hier viel kräftiger und nachhaltiger war als in der **Parallelfäche** (PF 1: 1 . 5 . 8,5 . 6 . 4 . 15 D%). Schon 1950 stand **Achillea** in P F 2 auf einem **stärkeren Anteil** und erklomm um 1955 mit 27,5 D%, also zur **selben** Zeit wie **Festuca rubra** (30 D%), ihren **Gipfelwert**. Auf **denselben Zeitpunkt** (1955) traf in P F 2 der Vorstoss von **Trifolium repens** (— . — . + . 5 . 1 . — D%). Teilphase II<sup>3</sup>, «**Achillea-Trifolium repens-Fazies**».

Im erweiterten **Tabellenvergleich** gewahrt man, dass auch in den **Lägerflurflächen** De 1 und De 2 die **Trifolium-Kulmination** zwar auf **denselben** Zeitpunkt traf, dort aber nicht mit einem Festum-Maximum **zusammenfiel**. Vgl. p. 79 f.

Schon rein **phasendiagnostisch** ist in P F 2 das schrittweise Eindringen der **Nardetum-Fraktion** bemerkenswert. Ab 1950 bekam **sozusagen jede neue Kontrolletappe** durch Arten (vor allem Dikotylen) dieser **Fraktion** ihr besonderes Gepräge.

Bereits mit der ersten **stärkeren Achillea-Entfaltung** zu Beginn der **Festucetum-Phase** (**Kontrolle** 1950) sties auch **Thymus serpyllum** (ssp. *subcitratus*) (— . 4 . 10,5 . 1,5 . 10 . 4 D%) auf ein Maximum vor. **Thymus-Fazies**, II<sup>1</sup>,

## IV Sukzessionstabelle der Dauerfläche PF 2, 1939-1965

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	50	88	97	98	87	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% 55	10	5	7	4	1	P
<i>Poa pratensis</i>	1	12	12	+	—	—	
C) <i>Festuca rubra</i>	8	15	20	30	25	29	P
<i>Agrostis tenuis</i>	30	10	18	14	20	10	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	5	+	+	+	1,5	+	P
<i>Poa alpina</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Achillea millefolium</i>	1	3	14	27,5	16	3	P
<i>Galium pumilum</i>	1	1	2,5	1,5	1	1,5	P
<i>Taraxacum officinale</i>	1	+	+	+	+	+	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	—	—	—	—	—	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	—	+	—	—	—	—	
<i>Myosotis alpestris</i>	—	+	1,5	1	1	4	(P)
<i>Potentilla crantzii</i>	—	+	1	1	+	1	(P)
<i>Trifolium repens</i>	—	—	+	5	1	—	
<i>Trifolium pratense</i>	+	—	+	1	1,5	+	(P)
<i>Lotus corniculatus</i>	—	—	—	+	0,75	1,5	
<i>Cerastium arvense</i>	—	—	—	+	+	1,5	
<i>Arabis corymbiflora</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Gentiana nivalis</i>	—	—	—	+	+	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	0,5	
<i>Carex verna</i>	—	—	+	1	1	15	
<i>Luzula spicata</i>	—	—	—	—	+	—	
<i>Erigeron alpinus</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Thymus serpyllum</i> s.l.	—	4	10,5	1,5	10	4	(P)
<i>Senecio abrotanifolius</i>	—	+	—	6	10	9	
<i>Hieracium pilosella</i>	—	—	—	0,5	8	4,5	
<i>Euphrasia drosocalyx</i>	—	—	—	+	—	—	
<i>Crepis aurea</i>	—	—	—	+	+	—	
<i>Botrychium lunaria</i>	—	—	—	—	+	+	
<i>Veronica fruticans</i>	—	—	—	—	—	1	
K) <i>Brachythecium</i> spec.	—	+	—	+	+	—	
<i>Bryum pendulum</i>	—	—	—	6	—	+	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	—	—	—	—	—	+	
<i>Cladonia</i> spec.	—	—	—	—	—	+	

## PF 2, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1939	1945	1950	1955	1959	1965	P	V
Total 1939-1965: 30	12	13	14	22	22	20	7	23
Fraktionsanteile: B) 2	2	2	2	2 <sup>-1</sup>	1	1	1	1
C) 17	9 <sup>-3</sup> +3	9 <sup>-1</sup> +2	10 <sup>+4</sup>	14	14 <sup>-2</sup>	12	6	11
D) 11	1 <sup>-1</sup> +2	2 <sup>-1</sup> +1	2 <sup>+4</sup>	6 <sup>-1</sup> +2	7 <sup>-2</sup> +2	7	0	11
Inventardynamik (Ziffer i)	9	5	8	4	6			

65	Perdurante (subperd.)
37	Arten
1	P
9	P
0	P
	P
3	P
1,5	P
	P
4	(P)
1	(P)
	(P)
1,5	
1,5	
0,5	
5	
4	(P)
9	
4,5	

**PF2, Auswertung der Mengenverhältnisse**

	1939	1945	1950	1955	1959	1965
<b>I) Etappenzustände</b>						
Nach <b>Fraktionsanteilen</b> (D%, Pauschalbeträge)						
<i>Phleetum</i> -Fraktion	56	22	17	7	4	1
<i>Festucetum</i> -Fraktion	47	29	57	81	67,75	51,5
Nardetum-Fraktion	—	4	10,5	9	29	34
<b>Fraktionsformeln</b>	<b>B</b>	<b>B</b>	<b>B</b>	<b>b</b>	<b>b</b>	<b>(b)</b>
	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>
		<b>d</b>	<b>d</b>	<b>d</b>	<b>D</b>	<b>D</b>
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
<b>Graminiden</b>	99	47	55	52	51,5	55,5
Herbiden	4	8	29,5	45	50	31
Moose, Flechten	—	+	—	6	+	+
<b>II) Intervallbewegung</b>	1939/45	1945/50	1950/55	1955/59	1959/65	
Allgemeine <b>Flächendynamik</b> (Index v)	<b>16,0</b>	<b>7,9</b>	<b>13,1</b>	<b>13,5</b>	<b>11,5</b>	
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-12,0	-1,0	-5,3	-6,3	-7,8	
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+4,0	+6,9	+7,8	+7,2	+3,7	
Fraktionsdynamik (Index f)						
Phleetuni-Fraktion	f <sub>B</sub>	-5,7	-1,0	-2,0	-0,8	-0,5
<i>Festucetum</i> -Fraktion	f <sub>C</sub>	-3,0	+5,6	+4,8	-3,3	-2,7
Nardetum-Fraktion	f <sub>D</sub>	+0,7	+1,3	-0,3	+5,0	+0,8
PF2, Phasenbezeichnung	I	I/II	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	III <sup>1</sup>	III <sup>2</sup>
	Phleeto-Festucetum-Phase	Übergangs-fazies mit <i>Poa pratensis</i>	<i>Festucetum rubrae</i> -Phase . . . . <i>Thymus</i> -Fazies	<i>Achillea</i> -Trifol. <i>repens</i> -Fazies	<i>Nardeto-Festucetum</i> -Phase . . . Pilosella-Fazies mit	Carex verna

Anmerkungen zu **Sukzessionstabelle IV**

**Lokalsituation PF2: 1-m<sup>2</sup>-Fläche**, leicht konvex, im Mittel 17° geneigt, S-Exposition. Das Terrain ist unterhalb der **Probefläche** noch etwas steiler abgebösch, was eine **erhöhte** Gefährdung hinsichtlich Erosion und Austrocknung ergibt. Bodenmächtigkeit gering, durchschnittlich 6 cm (2–15 cm). Die Stelle lag während der Viehzeit (wie jene von PF 1) im Einflussbereich eines Wässergrabens mit gelegentlicher Düngeranschwemmung. Während der **Kontrollzeit** 1939 bis 1965 führte ein zeitweiser Abtrag durch Wind- und Wassererosion in Stadien verminderter **Rasenbedeckung** dazu, dass vereinzelt Elemente des **Bodenskelettes** blossgelegt wurden und allmählich (als Nasensteine) 1–2 cm die **Bodenlinie** überragten (Fig. 19). April-Schneedecke **6. April 1955: 130 cm.**

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: **7. August 1939; 27. Juli 1945; 8. August 1950, 28. Juli 1955; 5. August 1959; 17./20. August 1965.** Alle Aufnahmen von **B. Stüssli.**

65	P	V
0	7	23
1	1	1
2	6	11
7	0	11

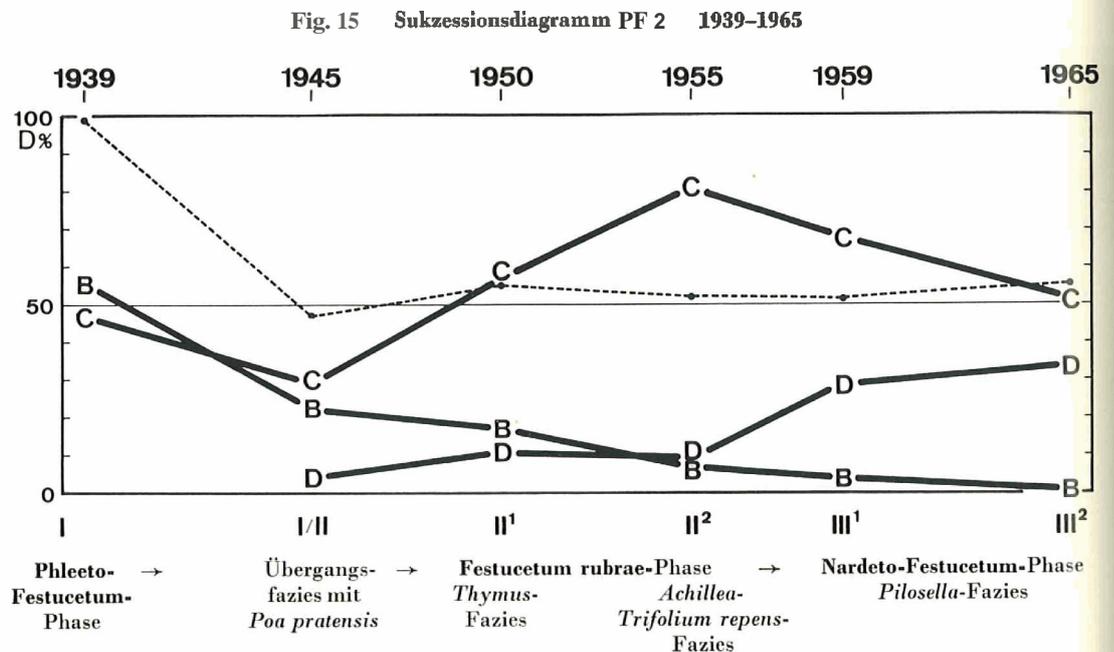
Seit der Festzcca-Kulmination (*Achillea-Trifolium repens*-Fazies, Kontrolle 1955) war *Seiicium abrotanifolius* (— . + . — . 6 . 10 . 9 D%) faziell an der Flächengestaltung mitbeteiligt.

Noch auffälliger wurde der *Nardetum*-Anteil in PF 2 ab Kontrolle 1959, als ausser *Thynius* (10 D%) und *Senecio abrotanifolius* (10 D%) auch *Hieracizina pilosella* (— . — . — . 0,5 . 8 . 4,5 D%) stärker in Erscheinung trat (7 Arten, 29 D%). III, *Nardeto-Festucetuna*-Phase.

Von 1959 bis 1965 hat diese Phase III abermals durch eine *Nardetum*-Art, *Carex verna* (— . — . + . 1 . 1 . 15 D%), eine **fazielle** Umprägung erfahren, diesmal in **graminoser** Richtung.

Auch in der Vergleichsfläche PF 1 sind gegen Ende der Kontrollreihe Anzeichen einer betonteren Wandlung in Richtung *Nardetum* festgestellt (1965: 7 Arten der Fraktion D, 7,5 D%). In PF 2, diesem zweiten Beispiel einstiger Fettweideflächen, kam es aber rund ein Jahrzehnt früher zum entschiedenen Umschlag.

Der **Listenreihe** ist ferner zu entnehmen, dass im Übergang zur Phase III auch *Poa pratensis* aus PF 2 verschwand, so dass von der einst (1939) prävalenten Fraktion B ab Kontrolle 1959 nur noch *Phleum* (4 bzw. 1 D%) übrig blieb, was die **Gewichtsverschiebung** im Fraktionsverhältnis unterstreicht.



## b) Phasenstruktur und Syndynamik in PF2, 1939-1965

## I, Phleeto-Festucetum-Phase, Zustand 1939 Abb. 25

Diese zweite Probestfläche des Fettrasens zeigte zur Zeit der Anlage und Erstkontrolle grösste **Übereinstimmung** mit der Parallelfäche PF 1. Der dichtgeschlossene Rasen (Gesamtdeckung 100%) besass ebenfalls eine völlig ausgeglichene graminose **Physiognomie**. Die reichlich entwickelten **Ährenrispen** des vorherrschenden Lieschgrases *Phleum alpinum* (55 D%) markierten ungefähr die mittlere Rasenhöhe von  $\pm 45$  cm. Auf demselben Niveau standen auch die (noch nicht voll erblühten) Rispen von *Agrostis tenuis* (30 D%), während die mit geringeren Flächenanteilen vertretenen Gräser *Festuca rubra* (8 D%) und *Anthoxanthum* (5 D%) mit ihren Rispen leicht den übrigen Rasen überragten (**Rispenniveau**  $\pm 50$  cm). Auch dieser Rasenausschnitt enthielt in der Tiefe des dichten Halmrasens eine durchgehende Lage abgestorbener Halmmassen, die dem humosen Oberboden dicht auflag, und nach oben aufgelockert, zwischen den lebenden Halmen eine **Höhe** von etwa 10 cm erreichte.

Auch die Fläche P F 2 bot 1939 somit ein Bild grösster Ausgeglichenheit und offensichtlich langjähriger Ungestörtheit der strukturellen Entwicklung. Dieser Eindruck wird durch die Listenübereinstimmung der **beiden** Vergleichsflächen noch verstärkt. Hier wie dort beherrschte 1939 dasselbe Gräsertrio die Rasenstruktur, mit *Phleum alpinum* an der Spitze (PF 1: 60, PF 2: 55 D%), einer ähnlich starken **Agrostis-Beimischung** (25 bzw. 30 D%) und etwas stärker unterschiedlichen Festucn-Anteilen (15 bzw. 8 D%). Diesem hochgradig übereinstimmenden **Dominanzgefüge** in P F 1 und P F 2 war eine nahezu identische Gruppe von etwa 8 Arten mit sehr beschränkten **Mengenanteilen** (+ bis 1 D%) eingegliedert.

Auch in diesem Beispiel lassen die Rasenverhältnisse um 1939 auf eine im Laufe der vorausgegangenen Schonungszeit zustande gekommenen Ausgleichsentwicklung **schliessen**.

1/11, Übergangsfazies mit *Poa pratensis*, Zustand 1945 Abb. 26

Wie die stark gelockerte Gesamtdeckung (50 D%), so verrät auch das **Fraktionspektrum** 1945 C 29 D% eine strukturelle Desorganisation, worin der Zerfall der d 4 D%

**Phleum-Vorherrschaft** das auffälligste Ereignis ist. Im neuen Kontrollzustand besass keine Fraktion mehr die **Flächenüberlegenheit**. Mit 29 D% hielt Fraktion C einen kaum erwähnenswerten Vorrang inne, den grössten spezifischen Anteil besass *Festuca rubra* (15 D%).

Die Kontrolle 1945 gibt offensichtlich eine Stichprobe aus einem sehr bewegten und zweifellos noch nicht abgeschlossenen **Strukturwandel** wieder, aus einem **Übergang**, der in Wirklichkeit aus vielen Einzelprozessen besteht, die als solche **z. T.** unerfasst sind. Nach unserer Bilanz war die summarische Flächendynamik 1939/1945 hoch (Index  $v$  16,0). Der Index setzt sich zu  $\frac{3}{4}$  aus spezifischen **Schwundbewegungen** zusammen und nur zu  $\frac{1}{4}$  aus Zuwachsanteilen (Index  $v^-$  -12,0,  $v^+$  +4,0).

Der Effekt der Veränderungen nach 6 Jahren ist vorwiegend der eines strukturellen Zusammenbruchs. Die wenigen progressiven Regungen dieses Katastrophenintervalls sind besonders bemerkenswert. Mit diesen **Flächenleistungen** heben sich die betreffenden Arten als  $\pm$  krisenfesteste Elemente ihrer Fraktion heraus. Allen voran ist *Poa pra-*

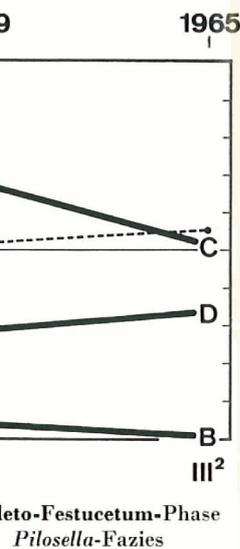
ontrolle 1955) war  
ngestaltung mit-

1959, als ausser  
*Pilosella* (— . — .  
, *Nardeto-Festu-*

*etum*-Art, *Carex*  
esmal in grami-

reihe Anzeichen  
Arten der Frak-  
flächen, kam es

se III auch *Poa*  
en Fraktion B  
ie Gewichtsver-



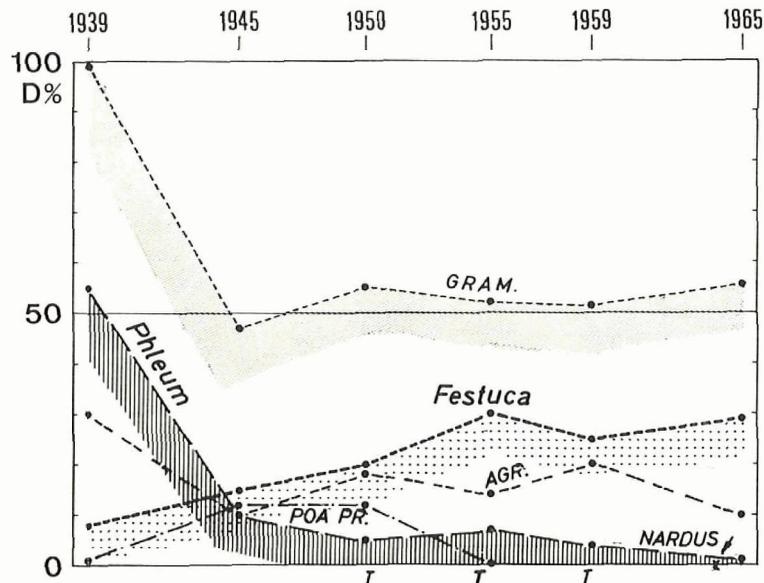


Fig. 16  
Spezielle Verhaltensvergleiche (D%) strukturell wichtigster Arten in PF 2, 1939–1965. Ab 1964 (x) ist *Nardus* in der Fläche festgestellt. *Trifolium repens* (T) 1950–1959: +, 5, 1 D%.

*tensis* zu nennen, die sich aus ihrem tiefen Startwert 1939 heraus überraschend kräftig entfaltet hatte (1 → 12 D%, Index s +1,9). Beachtlich, wenn auch etwas Meiner war der Progressionsschritt von *Festuca rubra* (8 → 15 D%, Index s +1,2). Beide Vorstöße verraten zugleich, dass die Rasenreste der Dauerfläche, trotz der scharfen Bedrängnis durch die Wildstörungen, ihre Regenerationskraft nicht völlig verloren haben. Diese spezifischen Regenerationsleistungen gehen auf Rechnung der Fraktionen B und C.

Die künftige Flächenentwicklung hing sehr von den äussern Umständen ab. Für Fraktion B schien immer noch eine Expansionsmöglichkeit zu bestehen, und vielleicht würde *Poa pratensis* bei Fortsetzung mässiger Beweidung den *Phleum*-Schwund ausgleichen können.

In Verbindung mit einer weiteren Entfaltung von *Festuca rubra* und anderen Arten konnte eine Rasenregeneration zustandekommen. Daneben durfte auch der zwar minimale fraktionelle Vorstoss im Sektor der Fraktion D (*Nardetum*) ab sukzessionelles Symptom nicht unbeachtet bleiben.

#### II<sup>1</sup>, Festucetum-Phase, Thymus-Fazies, Zustand 1950 Abb. 27, Fig. 19

Die Gesamtdeckung hatte sich in den verflossenen 5 Jahren wieder merklich verbessert (88 D%). Da PF 2 und ihre Umgebung die einstige Anziehungskraft als Wildäusungsplatz weitgehend verloren hatte, waren schärfere Störungen ausgeblieben, so dass sich der Rasen mindestens stellenweise erfolgreich regenerieren konnte. Beweidungsspuren waren noch reichlich vorhanden.

Fraktion B (*Phleum alpinum*) hat in der Zwischenzeit ihren reduzierten Flächenanteil abermals verringert (10  $\rightarrow$  5 D%). *Poa pratensis* hingegen hat in der lockern Regenerationsweide ihren Anteil (12 D%) zu behaupten vermocht, so dass der Fraktionswert (22  $\rightarrow$  17 D%) insgesamt nur mässig abfiel.

Die *Festucetum*-Fraktion C verdoppelte in den fünf Jahren ihren Flächenanteil nahezu (29  $\rightarrow$  57 D%) und hat damit die Prävalenzschwelle klar überschritten. Dennoch liess sich ihr erreichtes Mass der Flächenbeherrschung noch keineswegs als entschiedene strukturelle Dominanzposition auffassen. Völlig ungewiss blieb einstweilen auch die Frage, ob der Bestand damit in einen Gleichgewichts- und Dauerzustand getreten war.

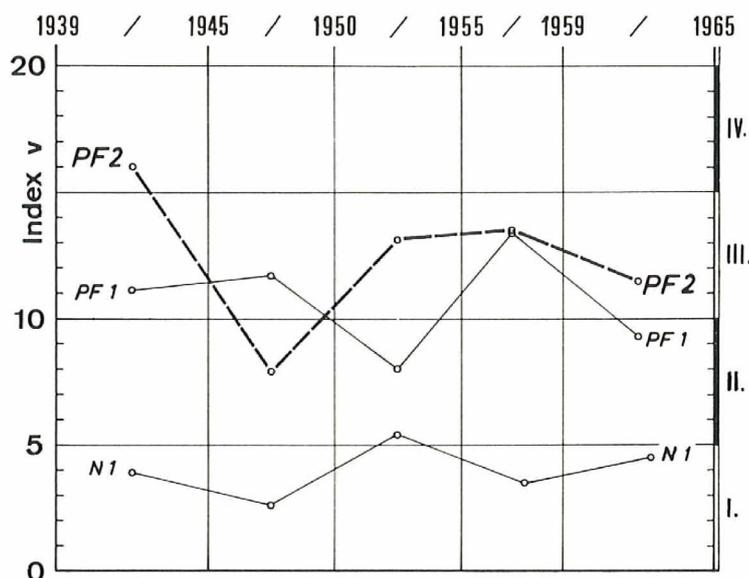


Fig. 17  
Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) der Dauerfläche PF 2, 1939–1965.  
Vergleichskurven PF 1 und N 1.

PF 2 (wie PF 1 um 1939 noch ein völlig unversehrter Schoungsraser) wurde gleich im ersten Intervall (1939–1945) scharf beweidet (Hirsch) und strukturell jäh verändert (Index  $v$  16  $[-12/+4]$ ). Während der weitem Wildbeweidung 1945–1965 hielt sich die Flächendynamik auf gleicher Stufe wie in PF 1; Mittel Index  $v$  11,5 (PF 1: 10,6). N 1, leicht beweidetes *Nardetum*, Index  $v$  (Mittel 1939–1965): 4,0.

Die summarische Flächendynamik hatte sich im Intervall 1945–1950 gegenüber dem früheren Bilanzierungsabschnitt gemässigt (Index  $v$  16,0  $\rightarrow$  7,9) und war nun sogar etwas niedriger als in den typischen Wildweidephasen. Der Höhepunkt der strukturellen Krise war vermutlich überschritten. Die Progressionswerte überwogen jene der Regressionen ( $v^+ +6,9$ ,  $v^- -1,0$ ); der Flächenrasen befand sich in einer Erneuerungsentwicklung. Das Flächenmuster (Fig. 19, Abb. 27) war noch sehr unausgeglichen und durch Regenerationsgruppen fleckig-mosaikartig. Bemerkenswerte Aus-

weitionen hatten *Achillea* (3 → 14 D%), *Festuca* (15 → 20 D%), und *Agrostis* (10 → 18 D%), *Thymus* (4 → 10,5 D%) zu verzeichnen.

Im Zuge dieser Rasenerneuerung und -wiederverfestigung waren in P F 2 neu aufgetaucht: *Trifolium repens* und *Trifolium pratense*. Ebenfalls einen gewissen Auftrieb hatten Lückenbesiedler wie *Myosotis* und *Potentilla crantzii* erfahren, hingegen scheinen den graminicolen Arten *Veronica chamaedrys* und *Campanula scheuchzeri* die strukturellen und wohl auch edaphischen Verhältnisse (oberflächliche Humusabschwemmung!) nicht mehr zugesagt zu haben, diese Arten waren aus der Fläche verschwunden. Sichere Anzeichen einer allgemeinen Substratvermagerung lagen aber zu jenem Zeitpunkt nicht vor. Selbst jetzt mochten die Phleum-Rückgänge im wesentlichen auf selektivem Asen beruht haben und weniger vermagerungsbedingt gewesen sein.

Für den Fall einer künftighin relativ wenig gestörten Entwicklung schien die *Phleum*-Fraktion B auch jetzt noch eine beträchtliche Regenerationsaussicht zu haben, besonders im Gefüge einer wieder geschlossenen Rasendecke. Für eine allfällige Rasenverdichtung versprach die bisher progressive *Festuca rubra* einen wichtigen Beitrag zu liefern, ebenso vielleicht *Agrostis teuruis*, wogegen für manche dikotyle Arten in einem graminos geschlossenen künftigen Rasenzustand mit einer verminderten Entfaltung zu rechnen war. Der reale **Entwicklungseffekt** würde aber voraussichtlich stark wildmodifiziert sein. Bei dem grossen Hirschbestand war der Fall ungestörter Rasenentwicklung allerdings nur theoretisch ins Auge zu fassen.

**II<sup>2</sup>, Festucetum rubrae-Phase, verstärkt herböse Achillea-Trifolium repens-Fazies, Zustand 1955 Abb. 28**

Flächenphysiognomie. Die neuerliche Erhöhung der Gesamtdeckung (80 → 97 D%) liess erkennen, dass sich das Quadrat endlich wieder nahezu vollständig berast hatte (gegenüber 50 D% um 1945). Das Flächenmuster war indessen immer noch sehr unausgeglichen. Das Gramineen-Pauschal (52 D%) hat seinen Stand von 1950 nur knapp behauptet, d.h. die zusätzliche Rasenverdichtung war durch Vermehrung der herbösen Anteile erfolgt. *Achillea* (27,5 D%) und bis handgrosse Flecken von *Bryum pendulum* (6 D%) bewiesen, dass es 1950/1955 selbst auf den humosen Blössen ± schürfungsfrei gebliebene Stellen gab, in denen sich diese Pflanzen entwickeln konnten. Der Wildbesuch hatte jedoch keinen Unterbruch erfahren.

Im Fraktionsverhältnis lag 1955 nun eine klare *Festucetum* (C)-Dominanz vor (81 D%, internes Graminiden/Herbiden-Verhältnis 44:37 D%). Nach der Tabellenübersicht stand die Fraktion C damals auf ihrem Maximum der Beobachtungszeit.

Fraktionsverhältnis 1955	b	7
	C	81
	d	9

**Syndynamik 1950/1955**

Im Zusammenhang mit der erfolgreichen Rasenerneuerung verlief dieser **Entwicklungsabschnitt** (1950–1955) flächendynamisch lebhafter als die lückig-verkahlte Übergangsphase des Vorintervalls. Die Indexerhöhung beruhte vor allem auf einer Aktivierung der Regenerationen (Index v 1950/1955: 13,1, v+ +7,8, v —5,3).

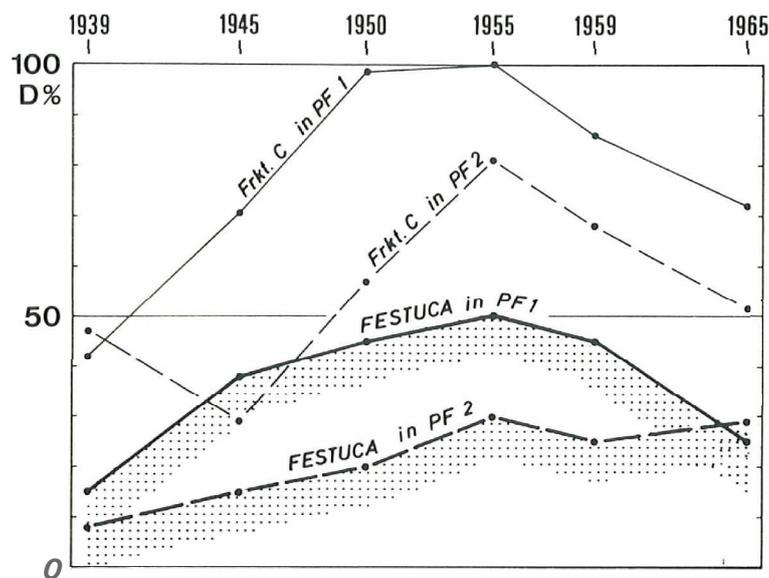


Fig. 18  
*Festuca rubra* und *Festucetum*-Fraktion (C), Deckungswerte D% in den Fettweideflächen PF 1 und PF 2, 1939–1965.

An diesem Verfestigungsschritt waren die folgenden (extrem beweidungsresistenten) Arten der Fraktion C ausgiebig beteiligt:

Artenname	Deckungswerte (D%)	Index s
<i>Achillea millefolium</i>	(14 → 27,5 D%)	+2,7
<i>Festuca rubra</i>	(20 → 30 D%)	+2,0
<i>Trifolium repens</i>	(+ → 5 D%)	+1,0

Als Verlierer sind vor allem die ihrer Wuchsform entsprechend strukturell ± labilen Beraser *Poa pratensis* und *Thymus* zu nennen.

Mit beträchtlicher Verzögerung gegenüber PF 1, d.h. rund ein Jahrzehnt nach der Altrasenerstörung, war es auch hier zu einer achilleos-festucosen **Rasenergeneration** gekommen. Behindert war sie in erster Linie durch die Flachgründigkeit des Humusbodens und die dadurch erhöhte Dürre- und Trittfährdung in der langwährenden Übergangsphase mit Kurzweide und Verkahlung.

Am Regenerationsschritt 1950/1955 in PF 2 war nun die *Nardetum*-Fraktion bereits in entschiedener Form mitbeteiligt, flächenmässig namentlich mit einer Ausweitung von *Senecio abrotanifolius*, inventariell durch das Erscheinen von *Hieracium pilosella*, *Euphrasia drosocalyx* und *Crepis aurea*.

Überhaupt fällt auf, dass sich die **Artenbeteiligung** an diesem Regenerationsprozess gegenüber dem früheren Schritt der Rasenerneuerung in PF 2 geändert hat. Im besonderen fehlte jetzt *Poa pratensis* in der erfolgreichen Artengruppe, d.h. jene Grasart, die rund 10 Jahre zuvor, nach dem *Phleum-Agrostis*-Niedergang 1939/1945, als unmittelbares und expansivstes Berasungselement wirkte. Man fragt sich nach den Gründen dieses **Aktivitätsverlustes** und des fast gänzlichen Ausscheidens des **Wiesen-Rispen-**

grases. Da seiner **Flächenentfaltung** auch jetzt **keine sichtbaren strukturellen** Hindernisse entgegenstanden und sich die **örtlichen Beweidungseingriffe** eher **gemässigt** hatten, **ist** anzunehmen, **dass** dieser leicht **nitrophilen Gramineen** nun eben die **Substratverhältnisse nicht mehr genügten**. Auch in **andern Sukzessionsflächen** (De 2) fiel die **Entfaltungswelle** von *Poa pratensis*, dieses wichtigen **Regenerationsgrases** der Fraktion B, in eine edaphisch relativ **günstige Entwicklungsphase** ohne Anzeichen der **Bodenverma-**

Im **Fraktionsverhältnis** der **Mengenanteile** gelangt die Tragweite der aktuellen **Sukzessionswende vorläufig** noch nicht voll zum **Ausdruck**. Im **Phleetum-Schwund** (Fraktion B) **findet** sie sich auch in der **Formelreihe** angedeutet. Im Rahmen der **Magerrasen-Fraktion D (Nardetum)** werden **keine** Fortschritte des pauschalen **Flächenanteils** sichtbar, da die **Thymus-Verluste** darin zu stark ins Gewicht **fallen**, Fig. 15. Die **Festucetum-Fraktion** **gelangte** indessen im **Intervall 1950/1955** auf ihre **örtliche Kulmination** (81 D%), wobei **aber** das **fraktionsdynamische** Diagramm (Fig. 20) aufdeckt, dass die **Stosskraft** dieses Weiderasenelementes bereits jetzt um **ein wenig** **nachgelassen** hat.

Inventarwandlung. Die **Inventardynamik** war im **Intervall 1950/1955** (mit **Ziffer i = 8**) lebhafter als in der **Vorperiode** und bestand **ausschliesslich** aus einem **Plus** von **8 Arten**. Diese **Inventarerweiterung** bringt ökologisch-indikatorisch dasselbe zum **Ausdruck**, wie **es für** den **Mengenrückgang** von *Poa pratensis* angenommen wird, **nämlich eine gewisse Verarmung der Bodenkrume an Nährstoffen**. Unter den **Neueingängen** **bemerken wir**, neben den **schon** oben erwähnten **azidophilen Nardetum-Arten** (Fraktion D), **ausserdem** einige **Magerkeitszeiger** aus den Reihen der **Festucetum-Fraktion C**, wie *Arabis corymbiflora*, *Gentiana nivalis*, *Cerastium arvense* asp. *strictum*.

### III<sup>1</sup>, Nardeto-Festucetum-Phase mit *Pilosella*, Zustand 1959

Eine wertvolle Klärung der Vorstellung über den allgemeinen **Entwicklungskurs** in der Dauerfläche P F 2 brachte das Intervall 1951/1959. Nach der diagnostischen **Tabelenauswertung** war der Proberasen in eine neue Phase getreten (Phase III).

Die eben verflorenen vier **gutwüchsigen** Jahre hatten einmal eine weitere **Strukturfestigung** des beweideten Rasens gebracht (Gesamtdeckung 98 D%). Im selben Zeitraum entstand vergleichsweise in PF 1 die **Phleum-Fazies**.

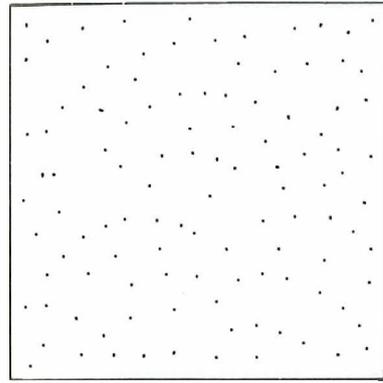
Physiognomisch war die Fläche P F 2 beinahe unverändert geblieben, so besonders auch hinsichtlich des **Graminidenanteils** (51,5 D%). Während der Rasenverdichtung gingen einzelne Blößenberaser der Fraktion C zurück (*Achillea*, *Trifolium repens*),

#### Fig. 19

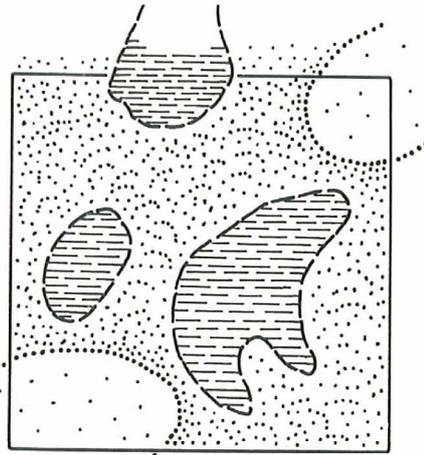
Dauerfläche PF 2, Stadien der **Wildbeweidung** und Rasenregeneration.

1939: Kaum **berührter Schonungsrasen** (Phleto-Festucetum). 1942: **Flecken** verschieden tiefer **Beäsung** (Signaturen wie in Fig. 11). 1945: **Übergangsphase**, vorwiegend **tiefbeweidet**, Reste von **Hochrasen**. vor allem **m Pflöcknähe**. In **Kurzweide Anreicherung** von *Festuca rubra* (teils **Horstumrisse** erkennbar) und *Poa pratensis*. Links oben **Entfaltung** von *Thymus* (v v). 1950: **Festucetum-Phase** mit **Dauerkurzweide** und **Verkahlungsstellen** (waagrecht bzw. gekreuzt **schraffiert**). **Weiterausdehnung** von *Thymus*. **Entblösste Bodensteine** (schwarz). 1955: **Fortbestand** der **Festucetum-Phase** als **Dauerkurzweide** (weisse Fläche), **darin** viel *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Achillea*. **Rückgang** von *Thymus*. **Ausweitung** von *Senecio abrotanifolius* (Signatur xx). 1959: **Nardeto-Festucetum-Phase** in **kurzrasiger Pilosella-Fazies**. **Kolonien** krautiger Arten, wie *Thymus*, *Senecio abrotanifolius* und *Pilosella* (Signatur ⊥ ⊥).

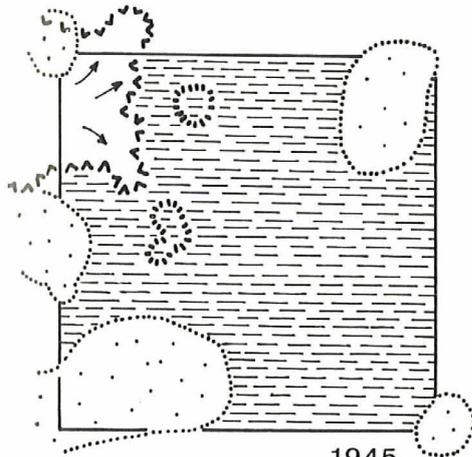
Fig. 19



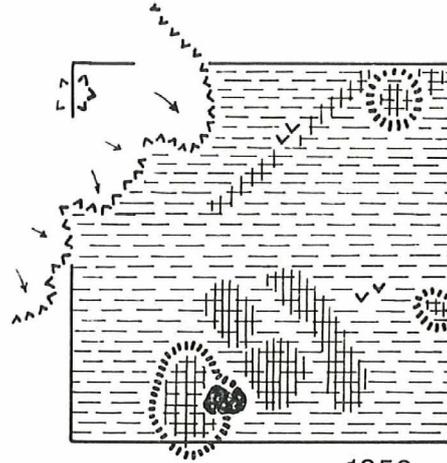
1939



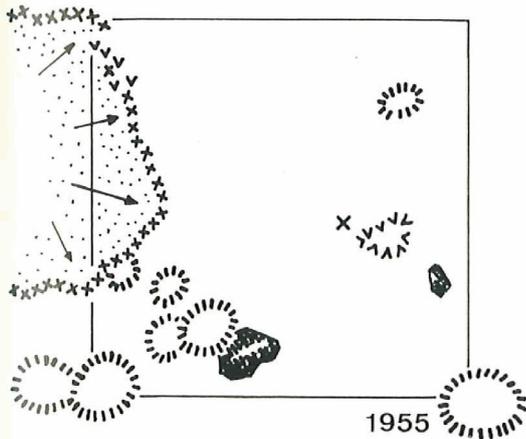
1942



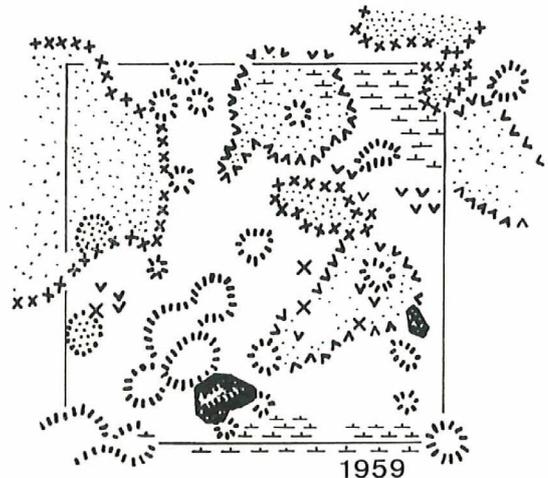
1945



1950



1955



1959

strukturellen Hinder-  
gemässigt hatten,  
Substratverhält-  
) fiel die Entfal-  
er Fraktion B, in  
der Bodenverma-

er aktuellen Suk-  
-Schwund (Frak-  
der Magerrasen-  
chenanteils sicht-  
. Die *Festucetum*-  
che Kulmination  
aufdeckt, dass die  
nachgelassen hat.  
60/1955 (mit Zif-  
h aus einem Plus  
ich dasselbe zum  
amen wird, näm-  
en Neueingängen  
-Arten (Fraktion  
-Fraktion C, wie

wicklungskurs in  
ostischen Tabel-  
se III).  
weitere Struktur-  
Im selben Zeit-

en, so besonders  
rasenverdichtung  
*trifolium repens*),

tion.  
ecken verschieden  
gend tiefbeweidet,  
von *Festuca rubra*  
von *Thymus* (v v).  
echt bzw. gekreuzt  
z). 1955: Fortbe-  
*Festuca rubra*, *Agrostis*  
*trifolium repens* (Signatur xx).  
autiger Arten, wie

wogegen *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum*, *Trifolium pratense*, Lotus, als die wohl azidophilsten Arten, progressiv waren.

Zugleich traten *Nardetum*-Dikotylen als erfolgreiche Rasenverdichter in Szene und erlangten 1959 gegenüber den Festucetum-Dikotylen knapp das **Übergewicht**. Ausgiebige Flächenzunahmen verzeichneten Thymus, Senecio abrotanifolius und Hieracium pilosella, deren Gruppenpausehal sich 1955/1959 von 8 auf 28 D% erhöht hat. Alle drei Arten sind keine eigentlichen **Äsungspflanzen** des Wildes. Beiläufig ausgerissene *Thymus*-Zweige bleiben meist an der **Äsungsstelle** liegen (Beobachtung 5. August 1959, PF 2, obere Flächenhälfte).

Aufmerken liess besonders der erhöhte Flächenanteil von Hieracium pilosella (auf 8 D%) und die sich dadurch andeutende Phasenverwandtschaft zu den Lücken-Nardeten. Vgl. PiN-Flächen sowie FN 2 und N 5. *Nardus* aber fehlte noch, obwohl diese Art wenige Schritte entfernt reichlich **wuchs** und fruchtete, dabei **zweifello**s auch die Fläche seit Jahrzehnten mit Samen beliefert hat.

#### Stabilitäts- und Sukzessionsbeurteilung nach Kontrolle 1959

Die summarische Flächendynamik 1955/1959 (Index v 13,5) war etwas intensiver als in den typischen Beweidungsfällen. Sie stand (-6,3 / +7,2) immer noch im Zeichen lebhafter Progressionen und der strukturellen Verdichtung.

In den **Fraktionsbewegungen** zeichnete sich 1955/1959 eine klare **Änderung** des sukzessionellen Kurses ab:

Die **Phleeturm**-Fraktion B: Die Mässigung des Regressionsbetrages ist durch den erreichten Tiefstand bedingt. Die Aussicht auf **Wiedererstarkung** des Fraktionsrestes B ist minim geworden, alle Anzeichen sprechen für eine Verschlechterung der edaphischen Verhältnisse.

Die **Festucetum**-Fraktion C fiel in diesem Zeitraum aus dem bisher progressiven Kurs (Index f +4,8) in die Regression (f -3,3), wobei nun **sowohl ihr progressionskräftigstes, zähstes Element Festuca rubra**, wie das Gros der Dikotylen in ihrer Bewegung rückläufig geworden sind.

Die **Nardetum**-Fraktion D hingegen brachte es zu einem so klaren und kräftigen Vorstoss (mehrerer Fraktionsarten) wie nie zuvor (Index f<sup>D</sup> +5,0)! Zu diesem hohen Zuwachsindex ist zu bemerken, dass er selbstverständlich nicht ohne weiteres auch als das mittlere Mass einer künftigen Fraktionsentfaltung betrachtet werden darf (wonach die Fläche PF 2 schon im Jahr 1973 zu 100% von den Arten dieser **Flächenfraktion** besetzt sein würde). Sowohl in der Art-Immigration wie in der Flächenexpansion ist mit einer gewissen Unregelmässigkeit zu rechnen. Der Trend in Richtung **Nardetum** ist **aber** schon jetzt sehr beachtlich. (Inventariell **bemerkenswert** ist das feste Fussfassen trotz abwechselnder **Artwellen**.)

Mit der erfolgreichen Ausweitung von Hieracium *pilosella* (1955/1959: 0,5 → 8 D%) deutet sich auch die besondere Variante der örtlichen *Nardetum*-Entwicklung an (vgl. **Dauerflächen** PiN 1 und PiN 2). Schon 1959 übertraf PF 2 z. B. die Dauerfläche De 2 hinsichtlich ihrer Annäherung an den **Nardetum**-Charakter.

1939	1950	1959	Prognose für 1975
<b>B</b>	<b>B</b>	<b>b</b>	<b>(b)</b>
<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>	<b>C</b>
—	<b>d</b>	<b>D</b>	<b>D</b>

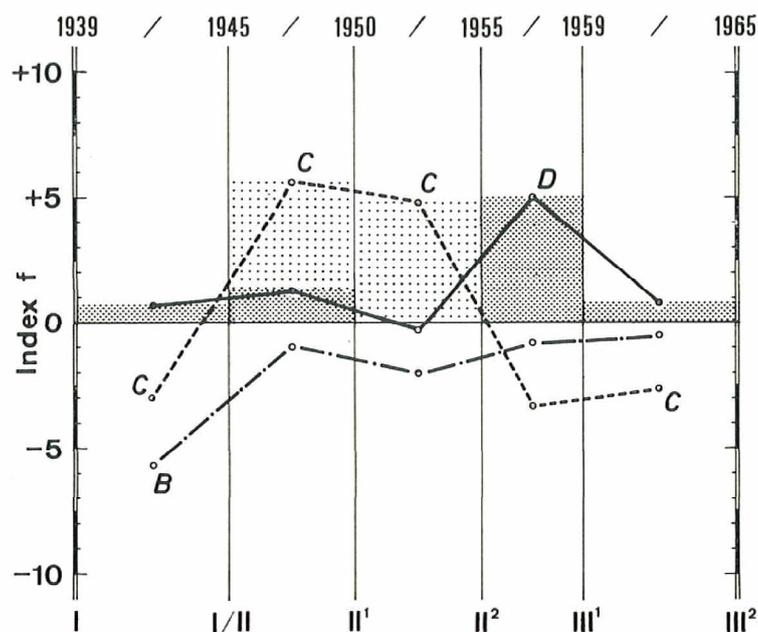


Fig. 20  
Fraktionsdynamisches Diagramm (Index  $f^B, C, D$ ) der Fettweide-Sukzession PF 2, 1939-1965.  
In den aufeinanderfolgenden Impulsen der **Weideregeneration** übernahm, nach der *Festucetum*-Fraktion (C), ab 1955 die Nordetum-Fraktion (D) die Führung, während C in eine nachhaltige Schwundbewegung geriet.

Im Vergleich mit PF 1 gelangt man zur Feststellung, dass sich die sehr scharf beweidete, lange Zeit blössige Dauerfläche PF 2 rascher und entschiedener in Richtung *Nardetum* gewandelt hat.

Für das rapidere Tempo der Nardetogenese waren wohl verschiedene Gründe massgebend: Örtliche **Neigung** zur Vermagerung **zufolge** geringer Bodenmächtigkeit, zeitweise **Stoffausschwemmung** usw., dazu die radikale (hier rasch bis zur Verkahlung und **Blößenbildung** führende) **Beweidung**. Die **Wildeingriffe** waren es, die unter den örtlichen Vorbedingungen die rasche Substratvermagerung auslösten.

Sukzessionsbeschleunigend wirkten namentlich die strukturellen Verhältnisse des zoogen modifizierten Rasens. Das lange Lockerbleiben der Berasung (1945 **Gesamtdeckung** 50 D%, Gramineen 47 D%) machte die **Beweidungsphase** für jede **standorts-gemässe** Immigration äusserst zugänglich, **wobei** selbst die erosive Wirkung in den **Auskahlungsstellen** die Keimung anscheinend nicht **wesentlich** behinderte.

Im Gegensatz zu PF 2 hat PF 1 im ganzen viel geringere **Strukturstörungen** erlitten. In jenem Ausschnitt spielte sich der Phasenwechsel, mindestens bis Kontrolle 1959, unter Erhaltung des geschlossenen Rasengefüges (99 D%) und bei hohem **Graminiden-Pauschal** (Tabellen-Minimum 84%) ab. PF 1 besitzt einen etwas tiefgründigeren Boden, der zugleich dauernd im Schutz einer kompakten Rasendecke verblieb.

Wie bei der Besprechung von PF 1 ausgeführt **wird**, ist die Nardetogenese zweifellos auch dort in vollem Gang, sie schritt bis jetzt aber viel gemächlicher voran, unter-

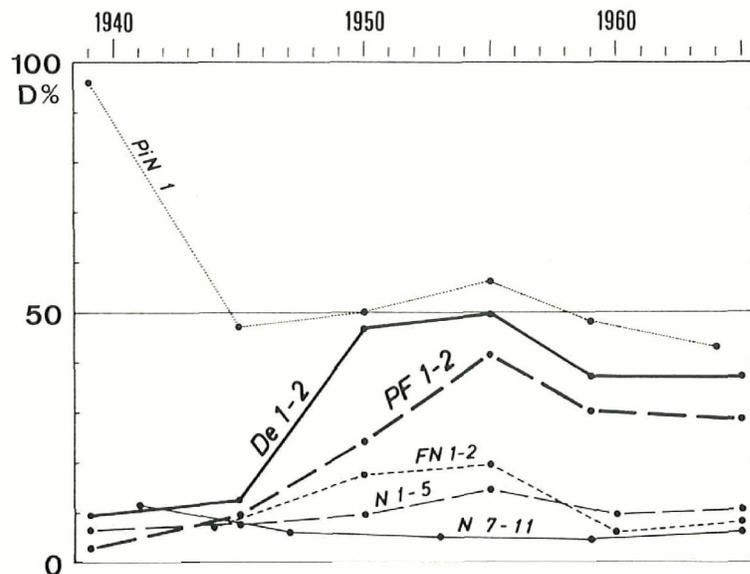


Fig. 21  
Das Herbiden-Pauschal (D%) im Übersichtsvergleich der Sukzessionsbeispiele. Mittelwerte De 1-2, PF 1-2, FN 1-2, N 1-5, N 7-11 sowie Einzelwert PiN 1.

Deutlich zeigt die Übersicht das starke und ± rasche Anschwellen der *herbosen* Komponente in gutgründigen Rasen (De, PF mit Wildweide) sowie die gedämpfte Entfaltung in den *Nardus*-Rasen (FN, N). Ferner bemerkt man, dass die *Herbidenwellen* von beschränkter Dauer waren und nach etwa 10 Jahren (1955/1959, in Zusammenhang mit der *Erstarkung* des grasigen Elementes) verebbten.

brachen von zeitweisen Regenerationswellen von *Phleum*-Stadien. Die schon seit Kontrollbeginn dort wachsenden zwei *Nardetum*-Arten (plus *Nardus* seit Kontrolle 1945) vergrößerten ihren Anteil sehr wenig.

PF 2 geht somit aus diesem Vergleich eindeutig als dasjenige Fettgras-Beispiel hervor, in dem die Beweidung sozusagen als Katalysator der *Nardetogenese* die Wandlung in höchstem Masse vorantrieb.

*Nardetum-Festucetum*-Phase, Zwischenkontrolle 1964 Abb. 30

Eine Flächenkontrolle in PF 2 am 30. Juli 1964 stellte wiederum eine bedeutend veränderte Gesamtdeckung fest (etwa 75 D%). Aus der Aufnahmeliste seien die folgenden bemerkenswerten Artanteile herausgehoben: Fraktion B *Phleum* +, Fraktion C *Festuca rubra* 30 D%, *Agrostis tenuis* 10 D%, *Achillea*, *Myosotis alpestris*, *Potentilla crantzii*, *Cerastium arvense*, *Lotus* je 1,5 D%; Fraktion D *Carex verna* 10 D%, *Senecio abrotanifolius* 7 D%; *Pilosella* und *Thymus* je 4 D%, *Veronica fruticans* 0,5 D% sowie als Neuerwerb: *Nardus stricta* (1 Horst von 3,5 cm Höhe und 2-3 cm Basisdurchmesser). *Nardus* ist somit in dieser ehemaligen Fettgrasfläche PF 2 rund 20 Jahre nach Beginn der intensiven Wildbeweidung aufgegangen. Die Rasenstruktur der Fläche und Umgebung war seit Jahren wieder ziemlich stark gelockert (Gesamtdeckung 1961:

etwa 90%, 1962: 60%) und zeigte die unverkennbaren Spuren sehr häufiger Wild- (Hirsch)-Besuche (Tritt, Äsung, Losung).

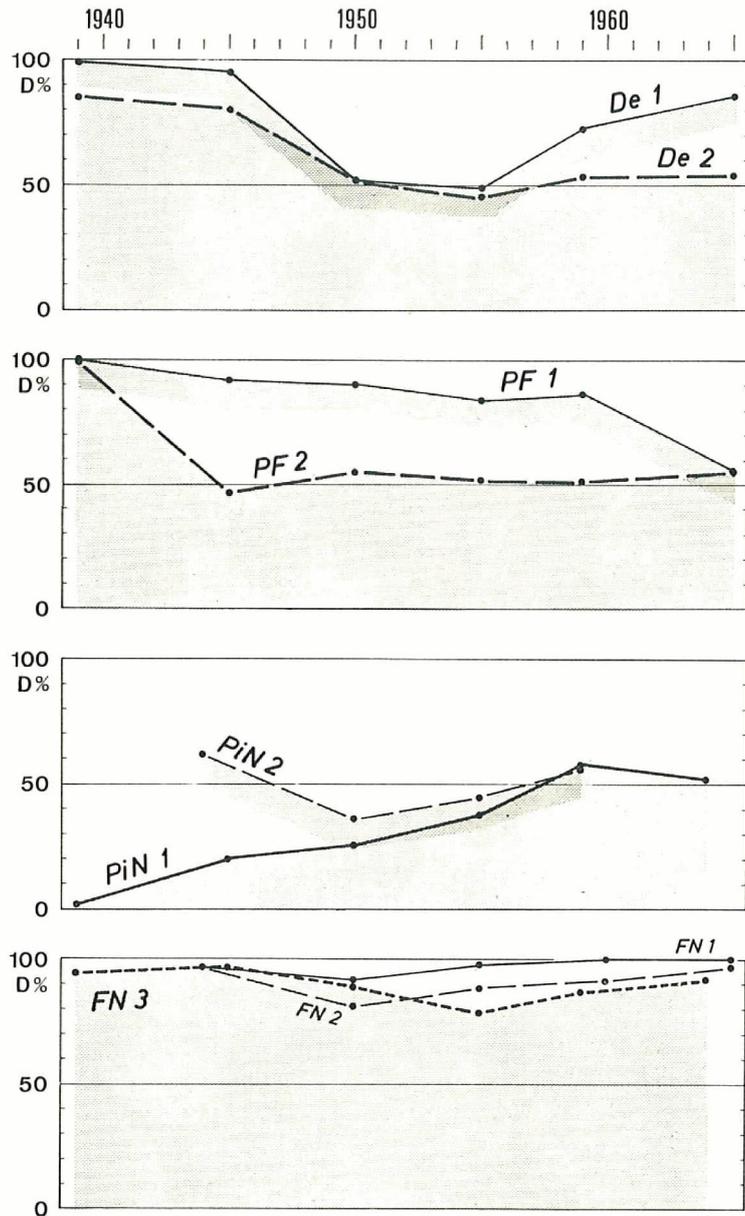
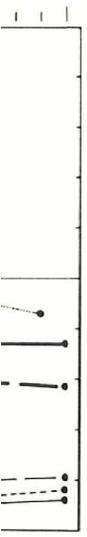


Fig. 22 Pauschale Graminiden-Bedeckung (D%) in der Übersicht der Dauerflächenbeispiele De, PF, PiN, FN



Beispiele. Mittelwerte

... Komponenten in den *Nardus-Rasen* ...

... schon seit Kontrolle 1945)

... trassen-Beispiel ...

... eine bedeutend ...  
 ... seien die folgen-  
 ... +, Fraktion C  
 ... *pestris*, *Potentilla*  
 ... a 10 D%, *Senecio*  
 ... ns 0,5 D% sowie  
 ... cm Basisdurch-  
 ... nd 20 Jahre nach  
 ... r der Fläche und  
 ... ntdeckung 1961:

III<sup>2</sup>, Nardeto-Festucetum-Phase, *Carex verna*-Fazies, Zustand 1965

Flächenstruktur. Die Gesamtdeckung der weiterhin deutlich und stark durch Wildbesuche beeinflussten Probestfläche war gegenüber der Zwischenkontrolle im Vorjahr etwas günstiger geworden (87 D%), jedoch immer noch etwas niedriger als in der Hauptkontrolle um 1959 (98 D%). Die Rasenhöhe der herrschenden Kurzweide war sehr gering (1–3 cm); da und dort wurde der Teppich überragt von den Laubsprossen von *Senecio abrotanifolius* (6 cm), von zerstreuten Halmen der *Festuca rubra* (25–40 cm) oder *Agrostis tenuis* (12–16 cm). In der Rasenphysiognomie war gegenüber dem Zustand von 1959 eine Wandlung zu bemerken, indem das herböse Element deutlich zurückgefallen war (50 → 31 D%), wogegen der graminöse Anteil leicht zugenommen hatte (51,5 → 56 D%). In das Flächenmuster des lockern Flächenrasens hatte der überraschend erhöhte Anteil von *Carex verna* (1 → 15 D%) eine neue Note gebracht. Umgekehrt hatten mehrere vorher im Rasenhild bedeutsame Arten stark abgenommen, so *Achillea* (16 → 3 D%), *Agrostis tenuis* (20 → 10 D%), ebenso *Thymus* (10 → 4 D%).

Syndynamik 1959/1965. Die allgemeine Flächendynamik hatte sich gegenüber den beiden früheren Intervallen leicht vermindert (Index  $v$  13,5 → 11,5) und befand sich in jüngstverflossenen Bilanzierungsablauf zahlenmässig auf der Stufe der intensiv beweideten Rasenphasen. Die Verlustbeträge (–7,8) machen dabei aber etwa  $\frac{2}{3}$  des Gesamtwertes aus und weisen auf die wohl vorwiegend wildbedingten starken Störungen der strukturellen Entwicklung in jüngster Zeit.

In der übersichtschaffenden fraktionsdynamischen Analyse dieses Entwicklungsschrittes (Fig. 20) bemerkt man als hervorstechenden Zug den starken Rückschlag der *Festucetum*-Fraktion (C), der mit einem Index  $f^C$  von –2,7 zwar etwas mässiger war als 1955/1959 (–3,3). Die Fortsetzung der regressiven Kursrichtung bestätigt auf jeden Fall, dass diese Mischweide-Fraktion unter mehr oder weniger gleichbleibenden örtlichen Wildeinflüssen ihren Höhepunkt überschritten hat, und es ist zu vermuten, dass sie ihre örtliche Vorherrschaft in Zukunft kaum noch zu behaupten vermag. Ihr Pauschalanteil an der (lockeren) Flächenbesetzung macht um 1965 noch 51,5 D% aus, so dass er nur noch knapp über der Prävalenzschwelle liegt. Leichte spezifische Einzelerstarkungen, wie jene der lebenszähnen *Festuca rubra*, weisen jedoch auf die Möglichkeit von Regenerationsimpulsen in Zeiten geringer Wildstörungen. Der starke Rückgang von *Achillea* und *Agrostis* dürfte aber darauf hinweisen, dass auch die Bodenverhältnisse für eine wirklich erfolgreiche Wiedererstarkung des *Festucetum*-Anteils nicht mehr hinreichen.

In diesem Sinne ist auch der weitere Niedergang der Fettweide-Fraktion (B) zu verstehen, die jetzt (mit 1 D%) dem Erlöschen nahe steht. Die Wahrscheinlichkeit einer Wiederherstellung einer *Phleto-Festucetum*-Phase, ähnlich jener, die 1939 an dieser Stelle registriert worden ist, lässt sich auf der nunmehr erreichten Staridortsbasis nicht mehr vorstellen. Auch für fazielle Wellen mit leichter oder stärkerer Anreicherung von *Phleum alpinum* (*Festucetum phleosum* oder *Phleo-Nardetum*, vgl. unten) wird es unter sonst unveränderten örtlichen Einflüssen einer stärkeren Wilddüngerwirkung bedürfen.

Im Sektor der *Nardetum*-Fraktion, die sich seit Kontrollbeginn mit Ausnahme des Intervalls 1950–1955 durchwegs mehr oder weniger stark progressiv verhielt (Index  $f^D$  0,7 bis 5,0), sind im jüngsten Kontrollintervall erstmals graminöse Arten stärker in Aktion getreten, womit zugleich ein wichtiger Schritt zu einer strukturellen Konsolidierung auf neuer Basis getan ist (*Carex verna*, *Nardus stricta*).

und stark durch  
**controlle im Vor-**  
**edriger als in der**  
**1 Kurzweide war**  
**len Laubsprossen**  
*rubra* (2540 cm)  
 über dem Zustand  
**entlich zurückge-**  
**genommen hatte**  
 hatte der über-  
 gebracht. Umge-  
 abgenommen, so  
 (10 → 4 D%).

ik hatte sich ge-  
 13,5 → 11,5) und  
 auf der Stufe der  
 dabei aber etwa  
 bedingten starken

dieses **Entwick-**  
**arken** Rückschlag  
**ar** etwas mässiger  
**ung** bestätigt auf  
 gleichbleibenden  
 ist zu vermuten,  
 pten vermag. Ihr  
**och 51,5 D%** aus,  
**pezifische Einzel-**  
 auf die **Möglich-**  
 Der starke **Rück-**  
 ch die **Bodenver-**  
 um-Anteils nicht

-Fraktion (B)  
 ahrscheinlichkeit  
 ner, die 1939 an  
 en Standortsbasis  
**ärkerer Anreiche-**  
 vgl. unten) wird  
**ddüngerwirkung**

mit **Ausnahme** des  
 v verhielt (Index  
 Arten stärker in  
 turellen **Konsoli-**

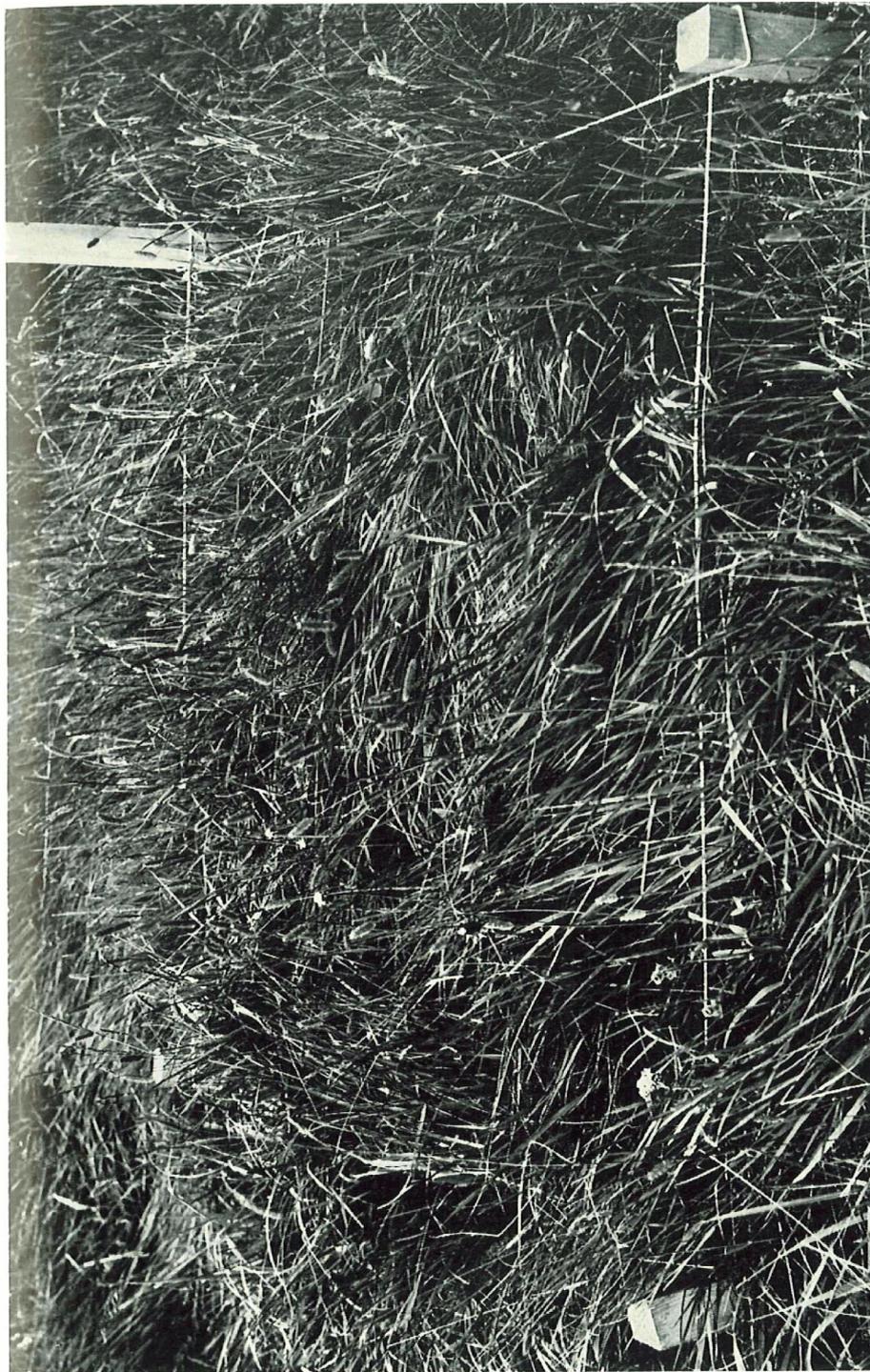


Abb. 25. **PF 2**, 6. August 1939; *Phleto-Festucetum*-Phase (1), Parallelzustand zu PF 1/1939. Langjährig unbeweidete fettmattenähnliche Scho-  
 nungsfazies. *Phleum* 55 D%, *Agrostis tenuis* 30 D%, *Festuca rubra* 8 D%.

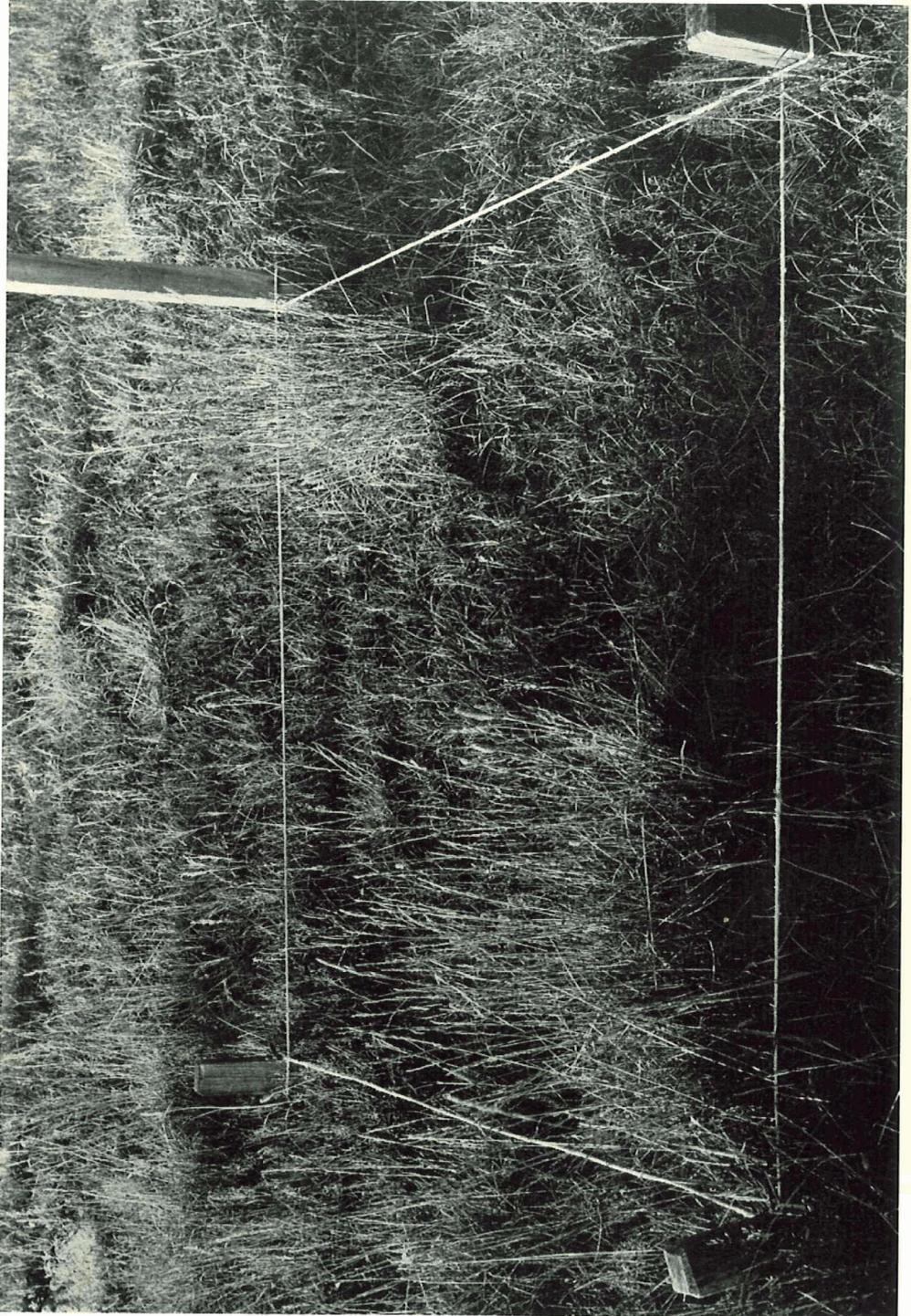


Abb. 26. PF 2, 28. Juli 1945: Durch starke Hirschbeweidung bedingter Zustand (Übergangsphase I/II) mit kleinen Resten des Hochrasens. Hauptpartien tief beweidet, teils bis auf den Streufilz oder Humusgrund ausgeäst. Anreicherung von *Poa pratensis* (12 D%). Vgl. Fig. 19.



Abb. 26. PF 2, 28. Juli 1945: Durch starke Hirschbeweidung bedingter Zustand (Übergangsphase I/II) mit kleinen Resten des Hochrasens. Hauptpartien tief beweidet, teils bis auf den Streufilz oder Humusgrund ausgeist. Anreicherung von *Poa pratensis* (12 D%). Vgl. Fig. 19.

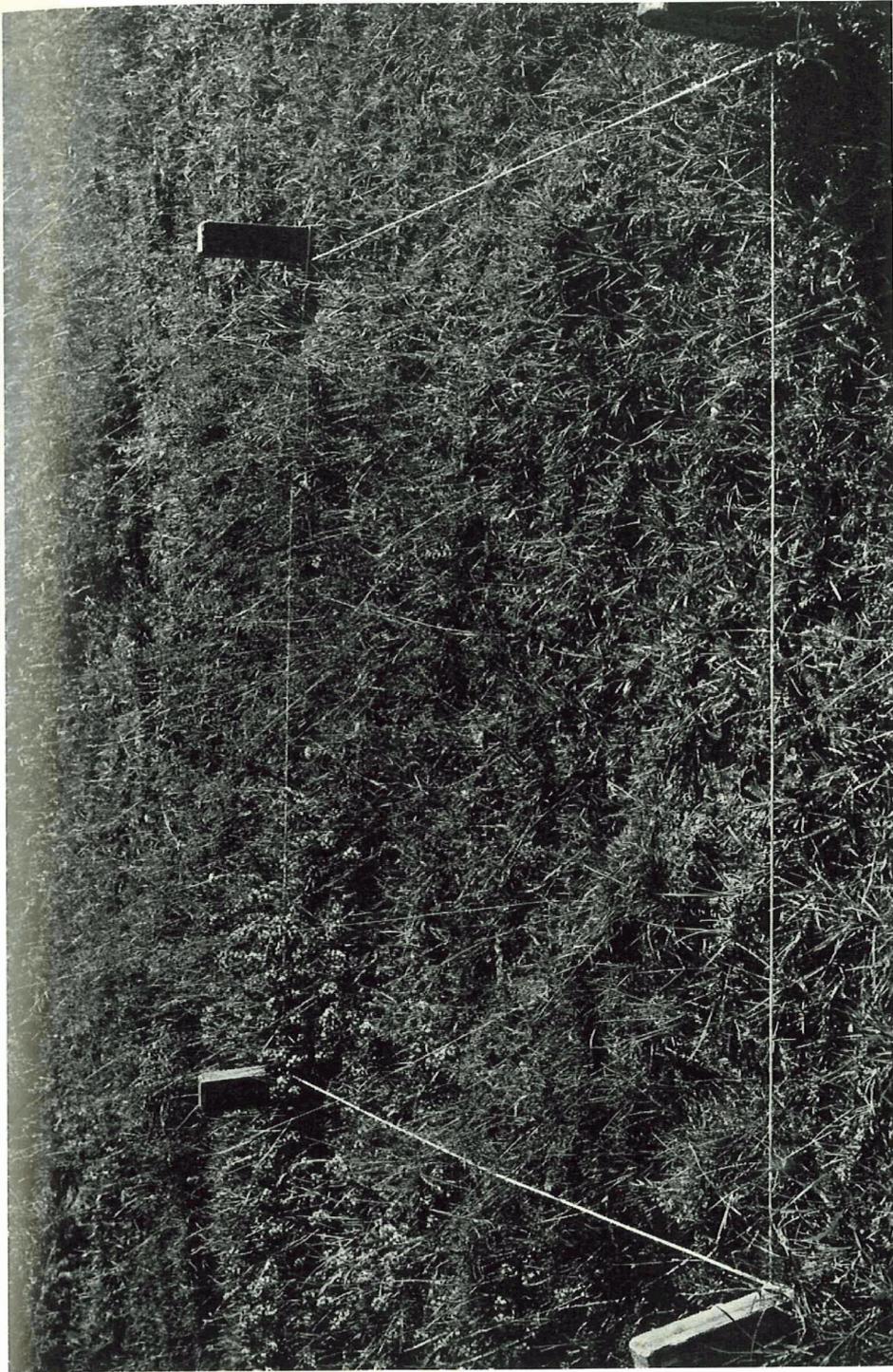


Abb. 27. PF 2, 9. August 1950: *Festucetum*-Phase in extremer Kurzweidefazies (II'), mit Entfaltung von *Achillea* (14 D%) und *Thymus* (10.5 D%).

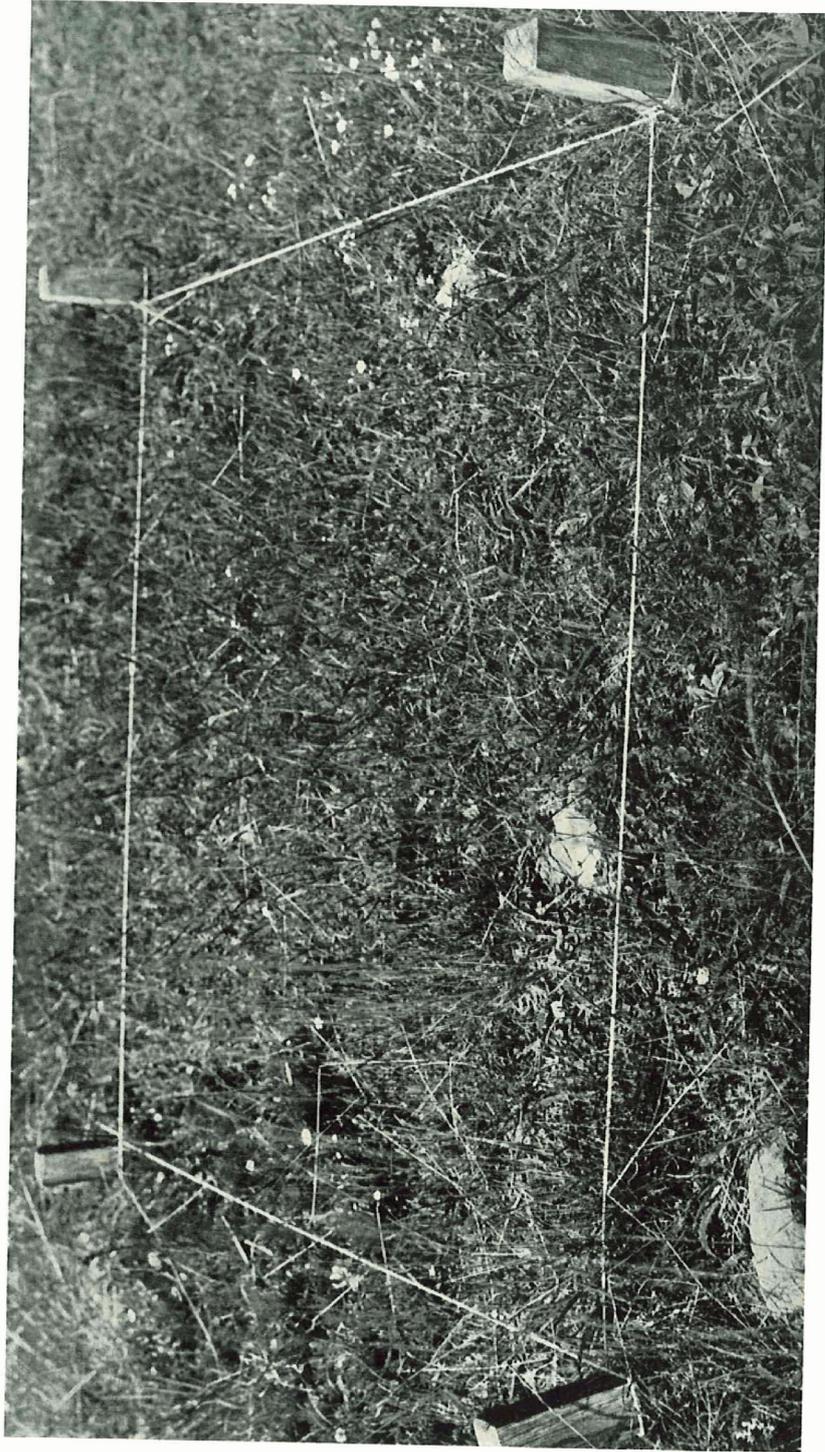


Abb. 28. PF 2, 24. Juli 1955: *Festucetum*-Phase (II<sup>2</sup>). Stadium fortgeschrittener Rasenverdichtung mit *Phleum* (7 D%), *Festuca rubra* (30 D %), *Agrostis tenuis* (14 D%) sowie *Achillea* (27,5 D%), *Trifolium repens* (5 D%) usw. Als Folge der bisherigen scharfen Beweidung mit oberflächlicher Feinerde-Abspülung traten einzelne Steinscheitel zutage.

Abb. 28. PF 2, 24. Juli 1955: Festucetum-Phase (II)<sup>2</sup>. Stadium fortgeschrittener Rasenverdichtung mit Phleum (7 D%), Festuca rubra (30 D%), *Agrostis tenuis* (14 D%) sowie Achillea (27,5 D%), *Trifolium repens* (5 D%) usw. Als Folge der bisherigen scharfen Beweidung mit oberflächlicher Feinerde-Abspülung traten einzelne Steinscheitel zutage.

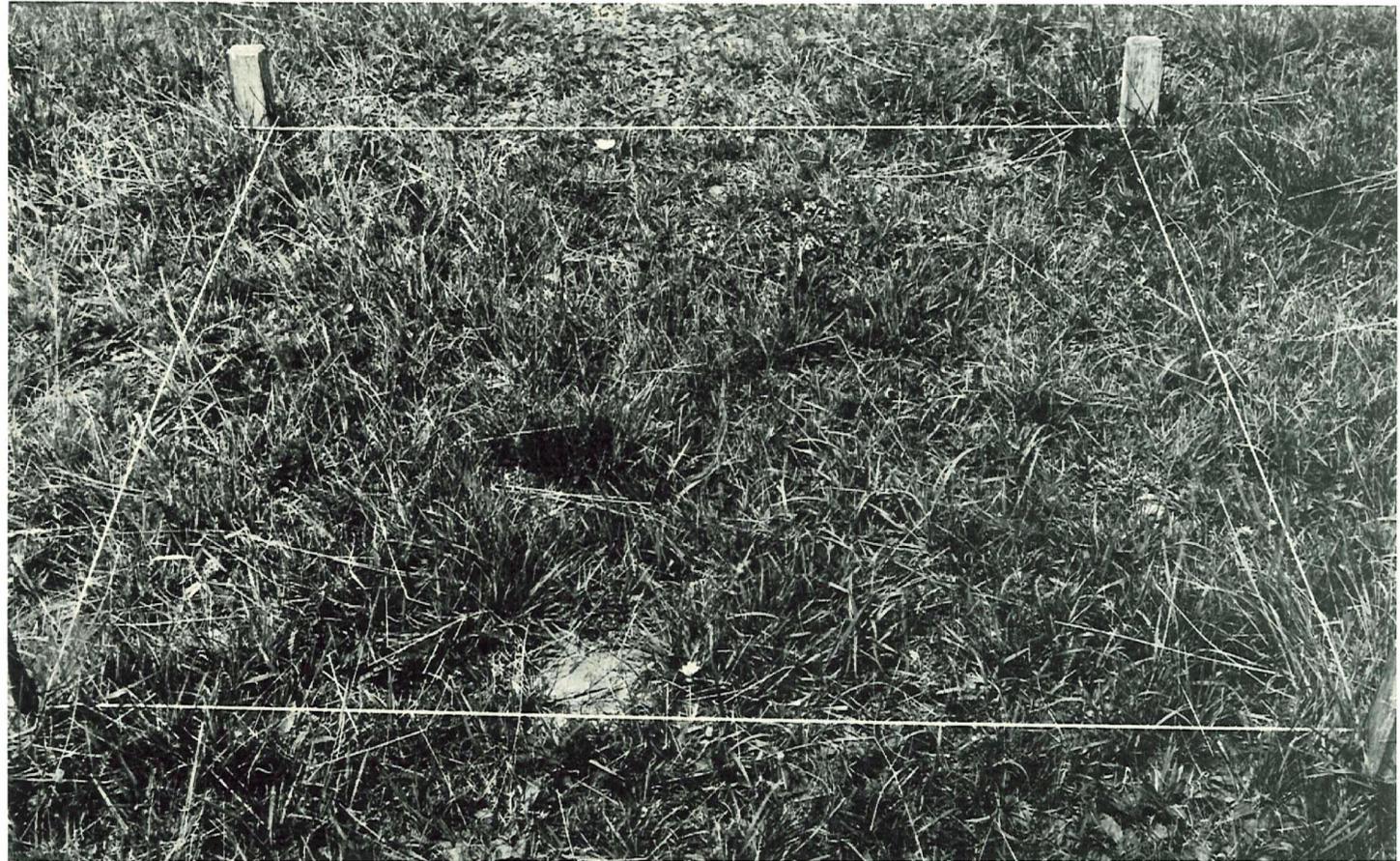


Abb. 29. PF 2, 18. August 1960: Nardeto-Festucetum-Phase III<sup>1</sup>. Im Kurzweiderasen besteht die Ergänzung zu den rund 50 D% Gramineen (*Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* usw.) nun mehrheitlich (zu 28 D%) aus Dikotylen der Nardetum-Fraktion (*Pilosella*, *Senecio abrotanifolius*, *Thymus*).

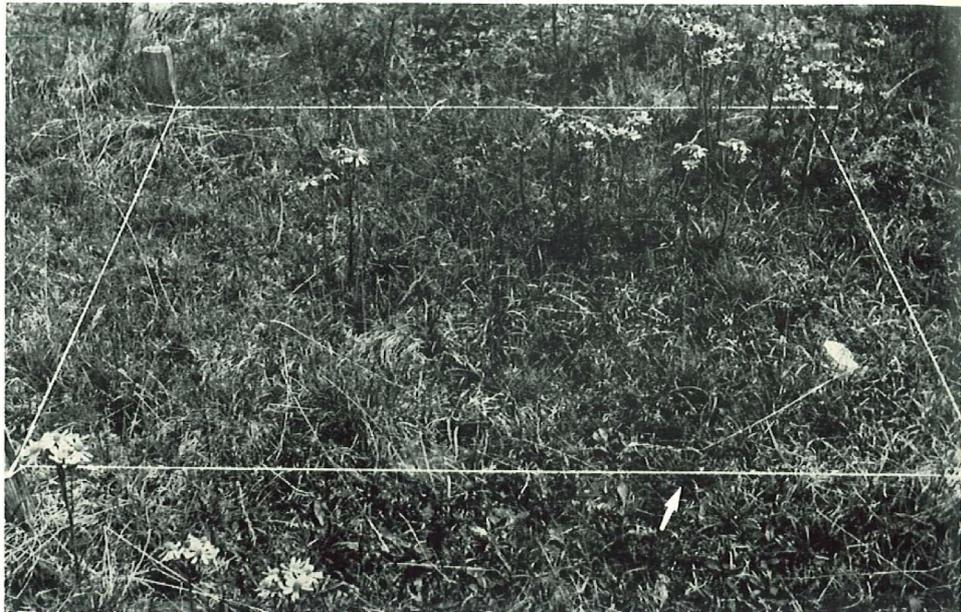


Abb. 30. PF 2, 30. Juli 1964; *Nardeto-Festucetum*-Phase (III<sup>2</sup>), schlechtwüchsige Kurzweide mit Vermehrung von *Carex verna* (10 D%). Im untern Randbereich (rechts der Mitte) fasste *Nardus Fuss*. In Blüte: *Senecio abrotanifolius*.

Die **Gesamtbilanz** der **26jährigen** Kontrolle dieser Quadratmeterfläche 1939–1965 ist somit eine fast völlige **Rasenumgestaltung**, die, ausgehend von einer **Phleum-Fettmatten**, über eine ***Festucetum rubrae*-Wildweide** zu einem kräftigen ***Nardetum*-Jugendstadium** führte, worin um 1965 die ***Nardetum*-Pflanzen** schon ein volles Flächendrittel besetzen, und zwar als Etappe in einer nachhaltigen Aufstiegsbewegung der Fraktion D.

### 3. Borstgras-Mischrasen (Festuceto-Nardetum) unter Reservatsbedingungen

Dauerflächenbeobachtung FN 1 und FN 2, 1944–1965, FN 3, 1939–1964

Das Flächenpaar FN 1 und FN 2 wurde vom Verfasser im Sommer 1944 in einem Übergangsbereich zwischen echtem Nordetum-Rasen und der *Festucetum* rubro-Weide der Alp angelegt. Wenige Schritte voneinander entfernt, in gleicher **Terrainlage** und bei grösster **Übereinstimmung** der Rasenzusammensetzung, sollte die **Mischrasenentwicklung** zur Beobachtung kommen. Die im Vergleich zu den eigentlichen Nardeten starke Beimischung von *Festuca* und die entsprechend wenig entwickelte *Nardus*-Vorherrschaft usw. liessen mit einer gewissen Instabilität dieses Zustandes rechnen, der vielleicht eine rasche sukzessionelle Wende in Richtung einer **Dominanz**-Klärung nehmen würde, so dass die **Kontrollresultate** möglicherweise schon in kurzer Zeit Unterlagen zur Frage der Nardetum-Sukzession liefern konnten.

Der Blick auf die Sukzessionstabellen FN 1 und FN 2 (Tab. V und VI) verrät jedoch, dass in der **21jährigen** Zeitspanne sowohl die inventarielle Zusammensetzung, als auch das **Mengenverhältnis** dieser Dauerflächen in hohem Masse festgeblieben sind – in beachtlichem Gegensatz etwa zu den bereits besprochenen Fettrasenbeispielen (Typ De und PF). Da die Ergebnisse im Flächenpaar im grossen ganzen übereinstimmen, kommt ihnen ein bedeutender Aussagegewert zu.

Auffällig verschieden davon verlief die Rasenentwicklung in der anders lokalisierten Dauerfläche FN 3 (Anlage 1939), so dass die Frage nach den sukzessionellen Triebkräften in der Vergleichsgruppe in den Vordergrund rückt.

#### Dauerfläche FN 1, 1944–1965. Sukzessionstabelle V

(Ausgangszustand 1944: Festuceto-Nardetum mit viel *Festuca rubra*)

a) Diagnostische **Phasenbestimmung** 1944–1965, Dauerinventar. Von der Gesamtliste, die bis zur Bilanzierung 1965 auf 24 Arten (Phanerogamen) stieg, waren 12 Arten in der ganzen **Etappenreihe** vertreten (Dauerinventar); das Wechselinventar (100%) blieb somit im Vergleich zu den bisher besprochenen Beispielen in **verhältnismässig** engen Grenzen. (FN 2: **DI** 13, **WI** 15 Arten oder **115,4%**.)

**Etappenminimum** von FN 1 15 (12 + 3) Arten in Kontrolle 1960, Maximum 20 (12 + 8) Arten in Kontrolle 1944.

Im Vergleich zu den Phleeto-Festucetum- und Deschampsieturn-**Flächen** (De, PF) war der bleibende Inventarkern hier absolut wie relativ umfangreicher. Das **Zahlenverhältnis** erinnert an die hohe Inventarfestigkeit der Nardetunz-Beispiele. Vgl. Tab. 26 und Fig. 91.

Das intermediäre Festuceto-Nardetum-Dauerinventar der drei Beispiele FN 1–3 bestand zur Hauptsache aus Arten **zweier** Rasenelemente, der Festucetum-(C)- und der **Nardetum-(D)-Fraktion**. Die Fettmatten-Fraktion (Phleetum, B, d.h. *Phleum alpinum*) war nur hier in FN 1 und in FN 3 perdurant vertreten.

In FN 1 verbanden sich im Dauerinventar 1944–1965 6 Arten der Fraktion C (die Gräser *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum* und die Dikotylen *Achillea millefolium*, *Galium pumilum*, *Trifolium pratense*) und 5 perdurante D-Arten (*Nardus stricta*, *Luzula multiflora*, *Sieversia montana*, *Senecio abrotanifolius*, *Potentilla aitreia*).



ige Kuweide mit  
(te) fasste *Nardus*

fläche 1939–1965  
r Phleum-Fett-  
letum-Jugend-  
es Flächendrittel  
der Fraktion D.

## V Sukzessionstabelle der Dauerfläche FN 1, 1944-1965

Kontrolljahre	1944	1950	1955	1960	1965	Perdurante
Gesamtdeckung (D%)	100	98	100	100	100	(subperd.) Arten
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% 4	6	10	5	5	P
C) <i>Festuca rubra</i>	25	18	20	18	15	P
<i>Agrostis tenuis</i>	+	+	1	1,5	1,5	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3	2	1	12	5	P
<i>Poa alpina</i>	+	+	+	+	—	(P)
<i>Achillea millefolium</i>	+	5	4	+	+	P
<i>Trifolium pratense</i>	1	1	1	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	1,5	+	2	+	+	P
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	—	+	+	—	
<i>Myosotis alpestris</i>	+	+	+	—	—	
<i>Cerastium arvense</i>	+	+	+	—	—	
<i>Lotus corniculatus</i>	+	—	—	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	65	65	65	63	75	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	1	1	+	+	P
<i>Carex ornithopoda</i>	—	+	—	—	+	
<i>Potentilla aurea</i>	+	1,5	1	1,5	4,5	P
<i>Sieversia montana</i>	1	1	1	+	0,5	P
<i>Senecio abrotanifolius</i>	1,5	7,5	4	+	1	P
<i>Phyteuma betonicifolium</i>	+	—	+	+	+	(P)
<i>Veronica fruticans</i>	+	+	+	—	—	
<i>Erigeron alpinus</i>	+	+	—	—	+	
<i>Thesium alpinum</i>	—	+	—	—	+	
<i>Thymus serpyllum</i> s.l.	—	—	+	—	—	
<i>Polygala alpestris</i>	—	—	—	—	+	

## FN 1, Auswertung der Artenzahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1944	1950	1955	1960	1965	P	V
Total 1944-1965; 24	20	19	19	15	17	12	12
Fraktionsanteile: B) 1	1	1	1	1	1	1	0
C) 11	11	-2 9 +1	10 -2	8 -2	6	6	5
D) 12	8	-1 +2 9 +2	8 -2	6 +4	10	5	7
Inventardynamik (Ziffer i)	5	6	4	6			

965	Perdurante (subperd.) Arten
.00	
5	P
15	P
1,5	P
5	P
—	(P)
+	P
+	P
+	P
—	
—	
—	
5	P
+	P
+	
4,5	P
0,5	P
1	P
+	(P)
—	
+	
+	
—	
+	

**FN 1, Auswertung der Mengenverhältnisse**

I) <i>Etappenzustände</i>	1944	1950	1955	1960	1965
Nach <b>Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)</b>					
<i>Phleetum</i> -Fraktion	4	6	10	5	5
<i>Festucetum</i> -Fraktion	30,5	26	29	31,5	21,5
<i>Nardetum</i> -Fraktion	67,5	76	72	64	81
Fraktionsformeln	b	b	b	b	b
	C	C	C	C	C
	D	D	D	D	D
Nach <b>Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)</b>					
<b>Graminiden</b>	97	92	98	100	100
<b>Herbiden</b>	5	16	13	1,5	6
II) <i>Intervallbewegung</i>	1944/50	1950/55	1955/60	1960/65	
Allgemeine <b>Flächendynamik (Index v)</b>	4,2	3,0	6,8	5,3	
<b>Regressionsbetrag (v<sup>-</sup>)</b>	-1,6	-1,2	-4,4	-2,0	
<b>Progressionsbetrag (v<sup>+</sup>)</b>	+2,6	+1,8	+2,4	+3,3	
Fraktionsdynamik ( <b>Index f</b> )					
<i>Phleetum</i> -Fraktion	f <sup>B</sup>	+0,3	+0,8	-1,0	0
<i>Festucetum</i> -Fraktion	f <sup>C</sup>	-0,75	+0,6	+0,5	-2,0
<i>Nardetum</i> -Fraktion	f <sup>D</sup>	+1,4	-0,8	-1,6	+3,4

1944	1950	1955	1960	1965	
<b>FN 1, Phasenbezeichnung</b>	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	I <sup>3</sup>	I <sup>4</sup>	I <sup>5</sup>
<b>Festuceto-Nardetum-Phase</b> . . . . .					
<i>Festuca</i> - Fazies	Herbose Fazies		<i>Antho- xanthum</i> - Fazies	<i>Poten- tilla</i> aureo- Fazies	
		(mit <i>Phleum</i> )			

Anmerkungen zu **Sukzessionstabelle V**

Lokalsituation FN 1: **1-m<sup>2</sup>-Fläche**, leicht konvex, 12° geneigt, WSW-Exposition wie der gesamte Hang. Durchschnittliche Bodnmächtigkeit 11 cm (6–21 cm). Untergrund Verrukano-Moräne mit schwacher Dolomitbeimischung aus dem Gehängeschutt des **Munt la Schera**. Hang-terrain gut durchlässig, ohne Vernässungsanzeichen. Sichere Wüinterschneebedeckung (**6. April 1955** etwa 120 cm).

**Aufnahmedaten** der Listenkontrolleri: **16. August 1944; 7. August 1950; 3. August 1955; 20. August 1960; 24. August 1965.** Alle Aufnahmen von **B. Stüssli**.

55	P	V
	12	12
	1	0
	6	5
	5	7

Beinahe alle diese Arten hielten 1944–1965 sowohl in FN 1 wie in FN 2 durch, was die Bestandesfestigkeit dieser Grundverbindung doppelt bestätigt. Die **Differenzen** sind gering. Einseitig in FN 1 perdurant waren *Trifolium pratense* und *Sieversia montana*, letztere fehlte in FN 2 ganz. Umgekehrt erlangten nur dort volle **Sukzessionsstetigkeit** *Myosotis alpestris* (C), *Hieracium pilosella* (D) und *Phyteuma betonicifolium* (D). Tab. 4.

Konstanz des Mengenverhältnisses. Mit der floristischen Beständigkeit war in FN 1 eine weitgehende **Gleichförmigkeit** des quantitativen **Mischungsverhältnisses** verbunden, so dass schon dieser **erste** Schritt der **Tabellensichtung** auf **hochgradige** Kontinuität des **Sukzessionsablaufes** schliessen lässt.

Dieser floristisch gemischte **Rasentyp** blieb auch **faziell** dauernd durch **Arten** (Gräser) aus 3 verschiedenen Rasenfraktionen geprägt, deren **Mengenverhältnis** durchwegs ähnlich, von 1944 bis 1960 sogar praktisch unverändert blieb: *Nardus* (erfasste Amplitude 63–75 D%), *Festuca rubra* (15–25 D%), *Phleum alpinum* (4–10 D%).

Alle **ändern** Arten traten **nur** zeitweise etwas hervor, wie z. B. *Anihoxanthum odoratum* (1–12 D%).

Mit ihrem Phleum-Einschlagbewahrte FN 1 dauernd eine **nitrophilere** Note als FN 2, was aber den Grundcharakter der **magern** Borstgrasmischweide keineswegs verdeckte. Der Rasenzustand blieb laut Tabelle über die **21jährige** Kontrollzeit zu rund  $\frac{2}{3}$  durch *Nardus* und nur zu etwa  $\frac{1}{5}$  durch *Festuca rubra* besetzt (FN 2: *Nardus*  $\frac{3}{4}$ , *Festuca*  $\frac{1}{10}$ ). Der höhere **Festuca-** und **Phleum-**Gehalt in FN 1 deutet auf einen etwas geringeren Vermagerungsgrad.

Mit den **faziell** hervortretenden Gräsern verband sich im Grundverhältnis von FN 1 eine bemerkenswerte Zahl von Arten mit dauernd tiefsten **Mengenwerten**. Diese **Dauerparvivalenten** waren aus Fraktion C: *Agrostis tenuis*, *Galium pumilum*\*, *Trifolium pratense*, aus Fraktion D: *Luzula multiflora*\*, *Sieversia montana*. Fast die Hälfte des Dauerinventars blieb somit dauernd im Hintergrund. (FN 2 enthielt gleichviel Dauerparvivalente, **ausser** den zwei mit \* bezeichneten noch *Cerastium arvense*, *Myosotis alpestris*, *Phyteuma betonicifolium*.) Beim Blick auf die Tabelle fällt weiter die Tatsache auf, dass auch **alle** (12) nicht durchgängigen Arten (**Wechselinventar**) unter 1 D% blieben.

Das **Auswertungsergebnis** weist somit auf ein recht stabiles Artinventar **und** ein Mengenverhältnis mit deutlicher, **aber** keineswegs extremer *Nardus*-Vorherrschaft (63–75 D%). Zusammen bedeckten *Nardus*, *Festuca* und *Phleum* die Fläche zu etwa  $\frac{9}{10}$  (94 . 89 . 95 . 86 . 95 D%).

In Verbindung mit der beachtlichen Zahl von **Tiefwertarten** ergibt sich für FN 1, 1944–1965, das Bild eines dauerhaften einseitigen **Grundverhältnisses** (**Prä/Parvivalenz-Konstellation**). Vgl. z. B. De 1, 1939–1945, PF 1 und 2, 1939 usw.

**Phasenakzente.** Nach diesen Befunden **wird** man nur geringe **sukzessionelle** Bewegungen, und **darin** kaum sehr aktive und **scharf** profilierte Verhaltensgruppen erwarten. Doch ist selbst im **gedämpften** **Sukzessionsgeschehen** eine **feinstufige** Phasengliederung nachweisbar.

Fraktion B. In der **Etappenreihe** von *Phleum alpinum* (4 . 6 . 10 . 5 . 5 D%) bemerkt man eine leichte **Kulmination** (*Phleum-Fazies* 1955).

Fraktion C. Die Anteile von *Festuca rubra* (25.18.20 . 18.15 D%) oszillierten in ziemlich engen Grenzen, standen bei **Kontrollbeginn** 1944 auf einem Höhepunkt (*Festuca-Fazies*) und wichen bis 1965 auf ein **Minimum** von 15 D% zurück, verraten somit insgesamt eine fallende Tendenz.

Die phasenprägende Rolle der Fraktion C wird deutlicher, wenn man die **termingleichen** D%-Werte der *Festucetum*-Gramineen (*Festuca*, *Agrostis*, *Anthoxanthum*) pauschal fasst: 28 . 20 . 22 . 31,5 . 23,5 D%.

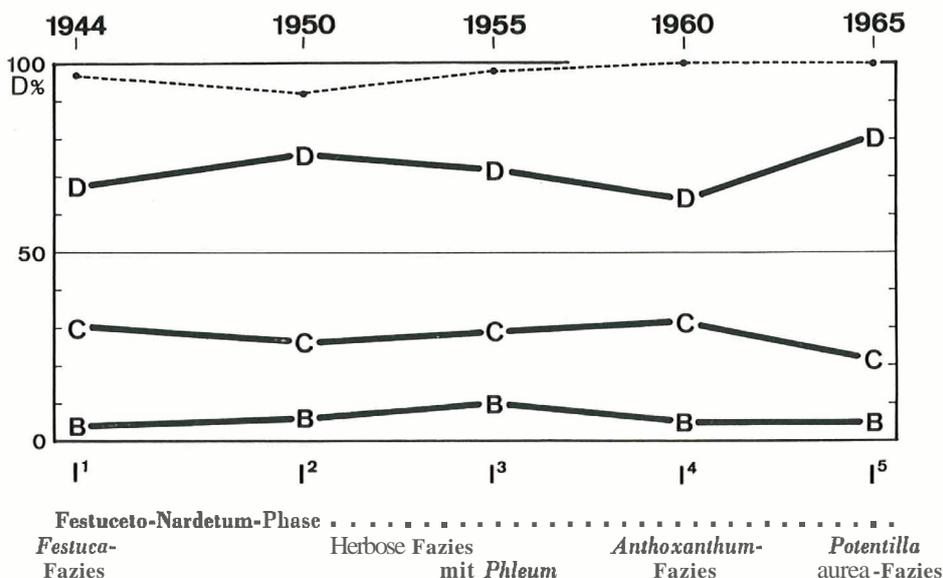
*Agrostis tenuis* ist in der **Summenreihe** leicht progressiv beteiligt (+. + . 1 . 1,5 . 1,5 D%), unterschiedlich und ohne bestimmte Tendenz war die Beteiligung von *Anthoxanthum* (3 . 2 . 1 . 12 . 5 D%). Nach mässig sinkenden **Anfangswerten** schwang sich die Art unvermittelt auf einen beachtlichen Flächenanteil (*Anthoxanthum*-Fazies 1960), um nachher wieder zurückzufallen.

Physiognomisch wichtig war die folgende Schwankung. Zwischen die anfängliche *Festuca*- und die spätere *Anthoxanthum*-Fazies schob sich (erfasst 1950–1955) ein Übergangsstadium mit einer deutlichen Reduktion der *Festucetum*-Gramineen. (Die leichte ***Phleum*-Welle** jener Zeit ergab nur einen **teilweisen** graminosen Ausgleich.) Es waren die herbosen Arten der *Festucetum*-Gruppe, welche der Fläche in der mittleren Beobachtungszeit (1950–1955) das Gepräge gaben. Die deutlichste Expansion in diesem Stadium erfuhr *Achillea* (+. 5 . 4 . + . + D%), während sie vor und nachher nur spärlich war.

Addiert man die geringen Werte der übrigen *Festucetum*-Dikotylen, *Galium* (1,5 . + . 2 . + . - D%) und *Trifolium pratense* (1 . 1 . 1 . + . + . D%), mit den ***Achillea*-Werten** zu einer **Pauschalreihe** (2,5 . 6 . 7 . + . + D%), so fällt deren Kulmination in jenen Kontrollabschnitt 1950/1955 (*herbosa* Fazies), das Minimum auf die ***Anthoxanthum*-Fazies**.

In fraktioneller Sicht stellt sich heraus, dass der **physiognomische** Wechsel dieser Dauerfläche zu einem guten Teil durch **Gewichtsverlagerungen** innerhalb des *Festucetum*-Elementes zustande kam, wobei das Fraktionspauschal als solches (30,5 . 26 . 29 . 31 . 21,5 D%) in der Phasenabfolge relativ ausgeglichen blieb und nur der letzte Wert deutlich tiefer lag.

Fig. 23 Sukzessionsdiagramm FN 1 1944–1965



Fraktion D. Der geschilderte **Fazieswechsel** vollzog sich (wenigstens bis 1960) im Rahmen einer auffallend konstanten **spezifischen**  $\frac{2}{3}$ -Vorherrschaft von *Nardus* (65 . 65 . 65 . 63 . 75 D%), die erst 1960/1965 eine Verstärkung erfuhr.

Beinahe alle Nardetum-Dikotylen **verharrten** auf Tiefstwerten. Nur wenige Arten zeigten phasenbetonende Ausschläge. *Senecio abrotanifolius* (1,5 . 7,5 . 4 . + . 1 D%) erreichte einen markanten Höchststand um 1950, d. h. zu Beginn des herbosen **Zwischenstadiums**. Wie jene von *Achillea* verebbte die *Senecio*-Welle **schliesslich** in der garninosen ***Anthoxanthum*-Fazies**. *Potentilla aurea* (+ . 1,5 . 1 . 1,5 . 4,5 D%), bis 1960 auf Tiefstwerten, markierte das *Nardus*-reiche Stadium der Kontrolle 1965 mit einer **Ausweitung** auf 4,5 D%.

Mit den kräftigeren Werten von *Nardus* und *Potentilla aurea* erreichte das ***Nardetum*-Pauschal** (mit 81 D%) eine Höhe, die an die Verhältnisse in FN 2 erinnert. *Potentilla aurea*-**Fazies**, 1965. Eine leichte Verstärkung von *Luzula multiflora* (+ . 1 . 1 . + . + D%) fiel hingegen deutlich auf die herböse **Zwischenfazies**.

b) **Struktur, Syndynamik in der Festuceto-Nardetum-Phase FN 1, 1944–1965, I<sup>1-5</sup>**  
(Abb. 31–34)

Die bei der Flächenanlage gehegte Vermutung auf rasche Veränderung und **sukzessionelle** Entscheidung im Mischbestand dieser **Übergangszone** verwirklichte sich nicht.

Schon die **Bilanzwerte** der allgemeinen **Flächendynamik** (Index  $v$  1944/1965: 4,2 . 3,0 . 6,8 . 4,9) bezeugen aber, dass kein absoluter Stillstand herrschte, sondern dass das Veränderungsgeschehen beträchtlich stärker war, als beispielsweise in der ungestörten Deschampsia-Lägerflur De 1, 1939/1945 (Index  $v = 1,1$ ). Vgl. Fig. 27. Das konnte **entweder** auf dem verschieden gearteten Vegetationscharakter oder auf äusseren **Einwirkungen** beruhen und war zu prüfen.

Sichere Spuren innerhalb und **ausserhalb** der Probefläche verrieten, dass auch dieser im ganzen wenig beweidete **Alpbezirk** sommersüber ständig, fast allnächtlich von Wild (**Hirsch**) besucht wurde. Wiederholte Beobachtungen von punkt- bis fleckenweisem Ausweiden ( $\alpha$ - $\beta$ , seltener  $\gamma$ ), sowie Lager mit niedergedrücktem Rasen, Losung, **wiesen** auf gelegentliches Verweilen. Zur Herausbildung einer Dauer-Kurzweide in einem grösseren Umfang kam es hier nie.

In den Beobachtungsflächen musste somit grundsätzlich mit zoogenen Störungen als sukzessionsmodifizierendem Faktor gerechnet werden. Schon die relativ hohen ***Phleum*-Anteile** von FN 1 lassen **Wilddüngereinflüsse** vermuten. Besonders aber die Entstehung des herbosen **Zwischenstadiums** (um 1950–1955) muss als strukturelle Reaktion auf vorübergehend stärkere **Ausweidung** aufgefasst werden. Der *Festuca*-Rückgang und die Ausbreitung der z. T. rosettigen Kräuter waren die erste Reaktion auf eine **beweidungsbedingte** Rasenlockerung, die Verstärkung des ***Phleum*-Anteils** ein **zweiter** Schritt, auf den schliesslich 1955/1960 die volle graminose **Überwindung** des herbosen **Regenerationsstadiums** mit einer Vermehrung von *Anthoxanthum odoratum* folgte.

Dieser graminose **Entwicklungsschritt** erweist sich als einschneidendster **Fazieswechsel** der Tabelle. Erst mit der Entwicklung der ***Anthoxanthum*-Fazies** im **Kontrollintervall** 1955/1960 war das **Änderungstempo** beachtlicher geworden (Index  $v = 6,8$ ). Auf weiterhin lebhaftes Geschehen weist auch der Index 1960/1965 ( $v = 5,3$ ), der den hier bis **jetzt** einzigen ***Nardus*-Vorstoss** ( $s = +2,4$ ), sowie die Erstarkung von *Potentilla aurea*, als Aktivkomponenten einschliesst.

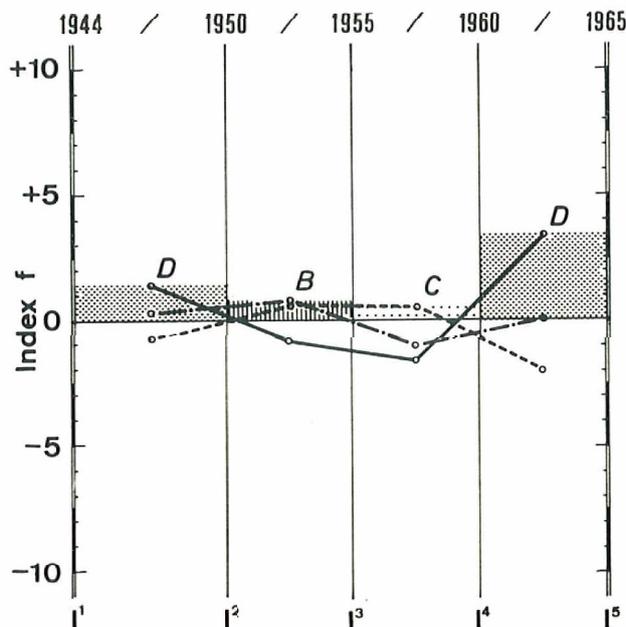


Fig. 24

Die Fraktionsdynamik (Index  $f^B, C, D$ ) in FN 1 verrät eine gewisse Unruhe mit leichten Rückschlägen und erfolgreichen Vorstößen der Nordetum-Fraktion. Die schwache Belebung der nitrophilen *Phleotum*-Fraktion in der beweidungsbedingten Störungsphase 1950–1960 hat keine Parallele in FN 2, vgl. Fig. 28.

Seit Kontrolle 1960 ist der Flächenaspekt vollständig durch **Graminiden** beherrscht (100 D%). Von den Dikotylen erhob sich einzig *Potentilla aurea* im eben erwähnten Schritt aus der Parvivalenz (1960/1965: 1,5 → 4,5 D%).

Der in FN 1, 1944–1965, erfasste strukturelle Wechsel ist mindestens in seinem ersten Abschnitt offensichtlich durch zoogene Störungen ausgelöst worden, er verkörpert also einen allogenen Sukzessionsschritt. Doch wird man nicht übersehen, dass es **pflanzliche Aktivität** war, welche sowohl die herböse Fazies der mittleren Zeit, wie die graminose Regenerationsfazies der spätern Epoche, gestalteten. Die Detailanalyse zeigt, dass dabei im wesentlichen die Festucetum-Fraktion (zuerst ihre dikotylen Arten, dann *Anthoxanthum odoratum*) regenerativ zum Zuge gekommen war. Erst 1960/1965 folgte aber eine *Nardus*-Verstärkung, und mindestens diese darf als ein völlig spontaner **Entwicklungsschritt** gelten. Hingegen mag das kurze Aufblühen von Phleum auf eine unmittelbare Forderung durch **Wildeinflüsse (Dünger)** zurückgehen.

Es ist überaus bezeichnend, wie die kleinen und  $\pm$  ruckweisen **Sukzessionsbewegungen** der **wildgeprägten** frühesten Kontrollzeit hauptsächlich im Sektor der nitrophilen *Phleotum*-Fraktion und der trivialen Festucetum-Fraktion erfolgten, wogegen die damals zu  $\frac{2}{3}$  dominierende *Nardus stricta* bis 1960 unerschüttert bzw. überhaupt ohne nennenswerte Regung blieb, **d.h.** die Position im ganzen weder verschlechterte noch verbesserte. 1960/1965 wurde die ***Nardetum*-Fraktion** aber sichtlich aktiv ( $f^D + 3,4$ ).

Verglichen mit den vorgängig besprochenen Dauerflächen De und PF aus der Lägerflur- und Phleeturm-Weide gestaltete sich die Beweidungsreaktion hier grundsätzlich anders.

Nicht nur waren in FN 1 und FN 2 mit ihrem wenig begehrten Futter die Beweidungsfrequenzen und -eingriffe insgesamt viel geringer als in den fetten Weidegründen. Das strukturelle Gleichgewicht dieser Rasentypen wurde ganz verschieden betroffen. Dort, im Fall der Lägerflur- und Phleeturm-Beweidung (Dauerfläche De und PF), erlitt die dominierende Bestandesfraktion bzw. Art die schärfsten Verluste und wurde mengenmässig z. T. in kurzer Zeit bis auf geringe Restanteile dezimiert (A, B). hier im Nardus-Mischrasen FN 1 (und FN 2) hielt gerade das vorherrschende Element (Nardetum-Fraktion D) den Störungen stand, während die subvalent beigefügte Rasenfraktion C (wohl ihrer besseren Futtereignung wegen) Verluste erlitt.

Nur wenige Arten der Nardetum-Fraktion reagierten auf die Wildbeweidung und die dadurch bewirkte Strukturlockerung. So waren 1944/1950 *Senecio abrotanifolius* sowie *Potentilla aurea* und *Luzula multiflora* progressiv; *Carex ornithopoda* tauchte für kurze Zeit in der Fläche auf.

Allen drei Fällen (De, PF, FN 1) ist aber gemeinsam, dass es immer die Festucetum-Fraktion war, welche den wichtigsten Anteil an den Regenerationsprozessen leistete, wenn auch mit sehr verschieden grossen Beträgen.

Im übrigen ist bemerkenswert, wie der Brandpilz *Tilletia anthoxanthi* Blytt, den ich schon 1943 (als neu für Mitteleuropa, vgl. S. BLUMER, 1946, p. 69) in dieser Partie der Alp La Schera fand und nachher in der ganzen Kontrollreihe im Flächenbereich beobachtete, die kräftige Entfaltung von *Anthoxanthum* nicht zu verhindern vermochte.



Abb. 31. FN I, 17. August 1944: Festuceto-Nardetum-Phase(I), Fazies mit 25 D% *Festuca rubra* (als höchstem Anteil der Kontrollperiode), *Nardus* 65 D%.

?F aus der Läger-  
 tier grundsätzlich

Futter die Bewei-  
 n Weidegründen.  
 hieden betroffen.  
 e und PF), erlitt  
 cluste und wurde  
 t (A, B). Hier im  
 Element (*Narde-*  
 te Rasenfraktion

eweidung und die  
*rotanifolius* sowie  
 aachte für kurze

T die *Festucetum-*  
 rozessen leistete,

hi Blytt, den ich  
 dieser Partie der  
 enbereich beob-  
 n vermochte.



D% *Festuca rubra*

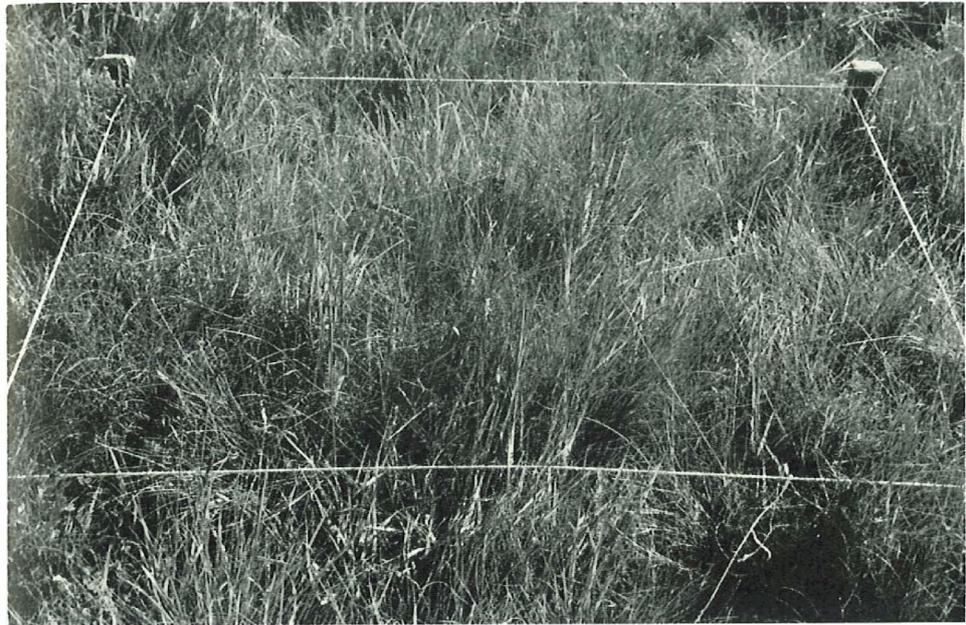


Abb. 32. FN 1, 10. August 1950: Herbose Fazies der *Festuceto-Nardetum*-Phase (I<sup>1</sup>), mit *Achillen* (5 D%) und *Senecio abrotanifolius* (7,5 D%). Auf Wild-(Dünger-)Einfluss deutet die Vermehrung von *Phleum alpinum* (6 D%).

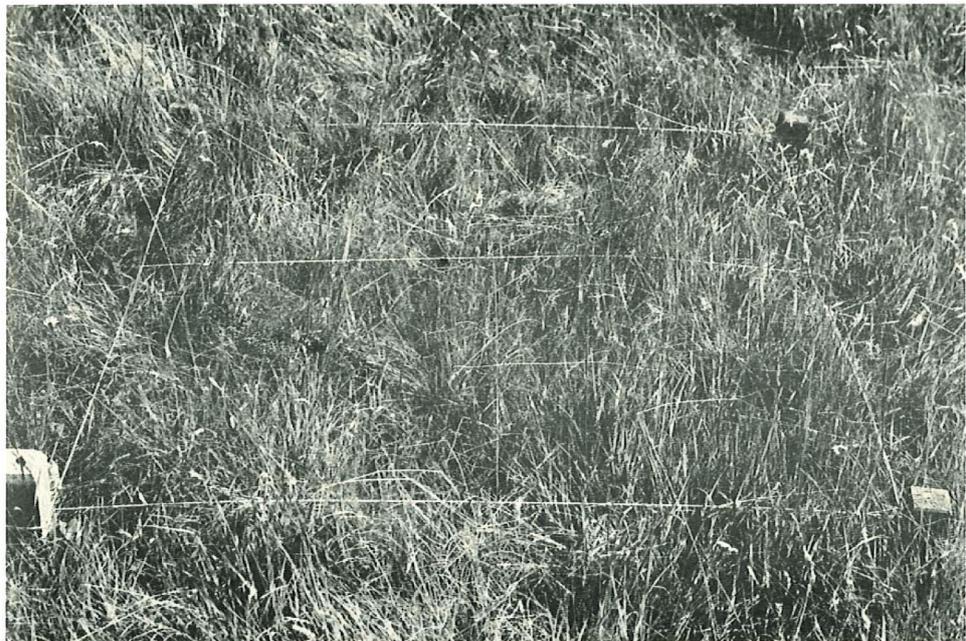


Abb. 33. FN 1, 16. August 1960: *Anthoxanthum*-Fazies (I<sup>4</sup>), stärkste Gräserverdichtung (100 D%) im örtlichen Kontrollablauf. *Anthoxanthum*-Anteil 12 D%.

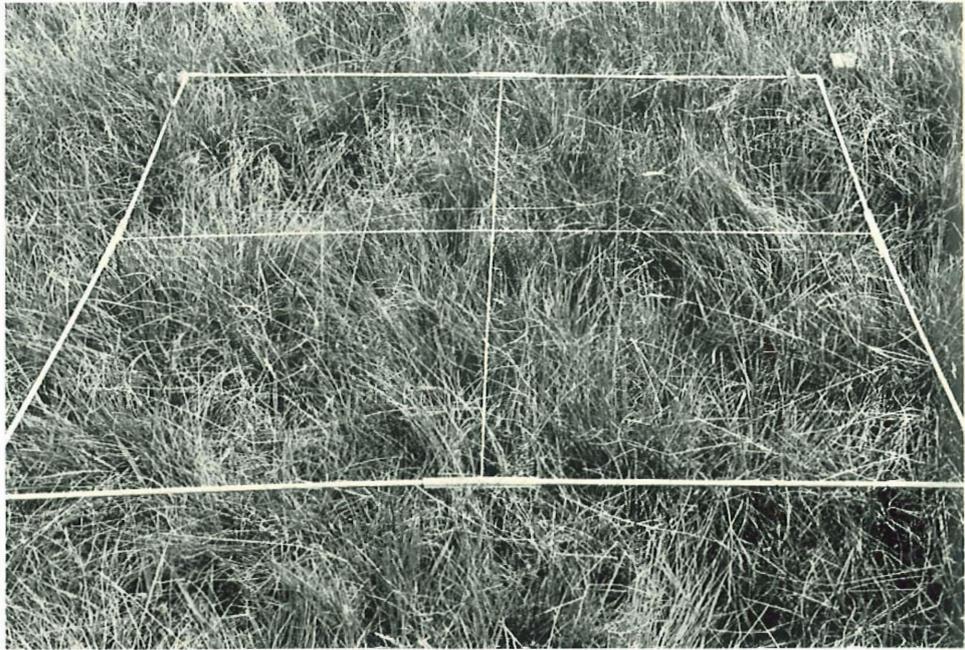


Abb. 34. FN 1, 24. Aug. 1965: *Festuceto-Nardetum*-Phase. Fazies mit verstärkter *Nardus*-Flächenbeherrschung (75 D%). *Potentilla aurea* 45 D%.

## Probefläche FN 2, 1944–1965. Sukzessionstabelle VI

Ausgangszustand 1944: *Festuceto-Nardetum* mit viel *Festuca rubra*

### a) Phasenbestimmung 1944–1965

Die zweite FN-Fläche, sozusagen als Dublette zu FN 1 in Untersuchung genommen, **zeitigte** tatsächlich sehr ähnliche Ergebnisse. Der genauere Vergleich beweist aber einmal mehr, dass zwei noch so ähnliche Sukzessionsabläufe niemals völlig identisch sind. Schon die tabellarische Beständigkeitsanalyse fördert Besonderheiten zutage.

Das Gesamtinventar von FN 2 war mit 28 Arten um 4 Arten, das Dauerinventar mit 13 Arten um 1 Art reicher als FN 1. Das **Wechselinventar** war ungefähr im selben Verhältnis **grösser**, es bestand aus 15 Arten oder **115,4%** (**gegenüber** 12 Arten oder 100% in FN 1). Tab. 26. Die Etappenlisten von FN 2 enthielten im Minimum 18 (13 + 5) in Kontrolle 1965, im Maximum 23 (13 + 10) Arten um 1950 und 1955. (FN 1: Minimum 15, Maximum 20 Arten.)

Auf die grosse floristische **Übereinstimmung** zwischen FN 1 und FN 2 wurde hingewiesen. Ein ökologischer Flächenunterschied mag **darin** zum Ausdruck kommen, dass das nitrophile *Phleum* im zweiten Beispiel nicht dauernd und im ganzen schwächer vertreten war.

Im Rahmen der Festucetum-Fraktion besass *Agrostis tenuis* etwas stärkere Anteile (2–6 D%), *Achillea* und *Trifolium pratense* sanken nie unter 1 D% (dort **zeitweise** < 1). Dagegen waren die **Deckungswerte** von *Festuca rubra* hier durchwegs nur etwa halb so hoch als in FN 1. Durchschnitt **10,2 D%** (FN 1: **19,2 D%**), Minimum 5 D% (15D%).

er *Nardus*-Flächen-

Tabelle 4

*Festuceto-Nardetum*-Mischweide, Dauerflächen FN 1 und FN 2  
Perduranz-Vergleich 1944–1965

FN 1		FN 2	
B) <i>Phleum alpinum</i>	P	<i>Phleum alpinum</i>	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	P	<i>Festuca rubra</i>	P
<i>Agrostis tenuis</i>	P	<i>Agrostis tenuis</i>	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	P	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	P
<i>Poa alpina</i>	(P)	<i>Poa alpina</i>	(P)
<i>Achillea millefolium</i>	P	<i>Achillea millefolium</i>	P
<i>Trifolium pratense</i>	P	<i>Trifolium pratense</i>	P
<i>Galium pumilum</i>	P	<i>Galium pumilum</i>	P
		<i>Myosotis alpestris</i>	P
		<i>Cerastium arvense</i>	(P)
D) <i>Nardus stricta</i>	P	<i>Nardus stricta</i>	P
<i>Luzula multiflora</i>	P	<i>Luzula multiflora</i>	P
<i>Senecio abrotanifolius</i>	P	<i>Senecio abrotanifolius</i>	P
<i>Potentilla aurea</i>	P	<i>Potentilla aurea</i>	P
<i>Sieversia montana</i>	P		
<i>Phyteuma betonicifolium</i> (P)		<i>Phyteuma betonicifolium</i>	P
		<i>Hieracium pilosella</i>	P

Die **markantesten** Unterschiede sind im Sektor der Nardetum-Fraktion zu bemerken. Nardus war in FN 2 stärker vertreten und deckte dauernd rund Dreiviertel (72–77%) der Fläche. *Sieversia* fehlte. Dafür waren in FN 2 u. a. **vollperdurant**: *Hieracium pilosella* (in FN 1 fehlend) und *Phyteuma betonicifolium* (dort spdt.).

Das **Übergewicht** der Nardetum-Fraktion **äußert** sich auch im herbosen Einschlag (vgl. die D%-Werte von *Hieracium pilosella*, *Senecio abrotanifolius*, *Potentilla aurea*, *Phyteuma betonicifolium*).

Die Zahl der dauernd parivalenten Arten (4) war in FN 2 fast gleich **gross** wie in der **Vergleichsfläche** (5): *Myosotis alpestris*, *Galium pumilum*\* aus der Festucetum-Fraktion, und *Luzula multiflora*\*, *Phyteuma betonicifolium* aus der Nardetum-Fraktion (\* auch in FN 1 dauerparivalent).

Als wichtigste Beständigkeiten der Probefläche FN 2, 1944–1965, lassen sich in der **Sukzessionstabelle** erkennen:

1. Bei sehr beständiger  $\frac{3}{4}$ -Vorherrschaft von Nardus und **durchschnittlich** nur 10% *Festuca rubra* lag der Schwerpunkt dieser **Mischnardetum**-Verbindung noch stärker auf der **Nardetum-Fraktion** bzw. Nardus als in FN 1. Der Anteil der **Festucetum**-Gräser war geringer als in der Vergleichsfläche (15,7 gegen 24,6 D%), ganz unbedeutend jener von *Phleum*.

2. Mit dem geringeren Graminiden-Pauschal war in FN 2 ein etwas reicherer herboser Anteil verbunden, wobei besonders die gehobeneren **Minima** der **Nardetum**-Dikotylen auffallen. Diese feineren Unterschiede, die im einzelnen als unerheblich oder

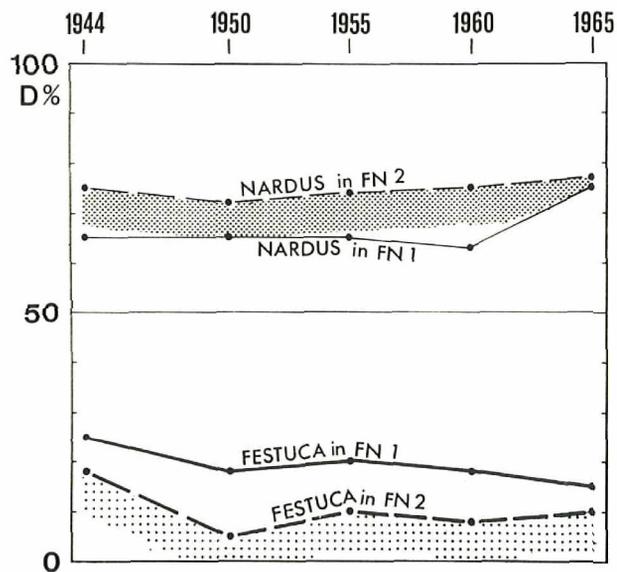


Fig. 25

Deckungswerte (D%) von *Nardus stricta* und *Festuca rubra* in den **Festuceto-Nardetum**-Flächen FN 1 und FN 2, 1944–1965.

Das **Nardus/Festuca**-Verhältnis veränderte sich in FN 1 und FN 2 in den 21 Jahren langsam **zugunsten** von **Nardus**.

zufällig gelten müssten, unterstreichen gesamthaft die **grössere** Nardetum-Ähnlichkeit dieses zweiten FN-Beispiels.

Phasenakzente 1944–1965. Auch in FN 2 blieben die sukzessionellen Veränderungen in engen Grenzen.

**Phleum-Fraktion.** Das erst ab 1950 festgestellte *Phleum* vermochte keiner Kontrolltabelle das Gepräge zu geben, die Erhöhung 1965 (2 D%) ist unerheblich und findet keine Analogie in der Parallelfäche.

**Festucetum-Fraktion.** *Festuca rubra* (18. 5. 10. 8. 10 D%) wurde bei **Kontrollbeginn** (wie in FN 1) auf einem deutlichen Hochstand erfasst. Auf diesen folgt ein Minimum, so dass sich die anfängliche «Festum-Fazies») auch dadurch scharf von der Folgezeit abhebt.

Im Pauschal der Festucetum-Gramineen (22. 8,5. 13,5. 16,5. 18 D%) fällt auch hier ein Tiefstand 1950–1955 auf. Durch *Agrostis tenuis* (2. 2,5. 2,5. 5. 6 D%) und *Anthoxanthum* (2. +. +. 3,5. 2 D%) erfuhr das Ende der **Kontrollreihe** (1960 bis 1965) eine gewisse Betonung. Die Schlusswerte der letzteren Art blieben jedoch weit geringer als in FN 1.

Abweichend von den übrigen Festucetum-Gräsern verhielt sich *Poa alpina* (+. 1. 1. +. — D%). Diese **Rosetten-Graminee** verrät, wie auch in anderen Flächen feststellt, eine gewisse Ähnlichkeit des sukzessionellen Verhaltens zu den Dikotylen ihrer Fraktion.

Im Flächenvergleich FN 1/FN 2 ist folgende **Übereinstimmung** bemerkenswert. Wie in FN 1 (2,5. 6. 7. +. + D%) zeigte das **Dikotylen-Pauschal** der **Festucetum-Fraktion** auch in FN 2 ein Anschwellen in der mittleren Zeit (3,5. 4. 12. 3,5. 3,5 D%). Die Kulmination beschränkte sich hier aber auf eine kürzere Zeit (um 1955) und war im besonderen durch einen scharfen **Achillea-Gipfel** (1. 2. 8. 2. 2 D%) ausgezeichnet.

**Nardetum-Fraktion.** In der spezifischen Deckung von *Nardus* (75. 72. 74. 75. 77 D%) ist um 1950 und 1955 eine leichte Senkung der hohen D%-Werte angedeutet. Diese **minime** Abweichung müsste für die Phasengliederung als unerheblich gelten, stünde sie nicht laut Tabelle in Einklang mit anderen **Graminiden-Bewegungen**, wie z. B. mit der schon erwähnten Depression bei *Festuca rubra* und *Anthoxanthum*.

Im Sektor der Nardetum-Fraktion sind die Etappen 1950 und 1955 ausserdem durch ein Anschwellen von *Luzula multiflora* (+. 1. 1. +. + D%) und das temporäre Auftauchen von *Luzula spicata* (— . +. +. — . — D%) gekennzeichnet.

Das bemerkenswerteste Ereignis jener Zeit ist aber die relativ starke Entfaltung der Nardetum-Dikotylen (pauschal 5,5. 15. 14. 6,5. 6,5 D%), die hier in FN 2 mehr als die Festucetum-Dikotylen das herbose **Zwischenstadium** prägten. Am auffälligsten rückte (1950–1955) *Hieracium pilosella* in den Vordergrund (1,5. 7. 8. 2. + D%), weshalb jenes **Zwischenstadium** in FN 2 als **Pilosella-Fazies** bezeichnet wird. Dadurch sei nicht zuletzt auch die Verwandtschaft dieses Stadiums mit den **Pilosella-Nardeten** angedeutet. Vgl. Dfl. PiN 1 und 2!

*Senecio abrotanifolius* setzte auch in FN 2 einen Akzent auf den **Beginn** dieser herbosen **Zwischenfazies** (2. 3,5. 2. 1. 2,5 D%). Zwei Nardetum-Arten sind **sodann** nur in diesem **Zwischenstadium** registriert, nämlich *Luzula spicata* und *Thesium alpinum*.

**Schliesslich** ist auf das Verhalten der Nardetum-Dikotyle *Potentilla aurea* (1. 2. 2. 2,5. 5 D%) hinzuweisen, die hier wie dort 1944–1965, also lange Zeit eine nur geringe, zuletzt aber eine sehr deutliche Progression verzeichnete.

Kontrolljahre	1944	1950	1955	1960	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	95	100	100	100	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% —	+	+	+	2	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	18	5	10	8	10	P
<i>Agrostis tenuis</i>	2	2,5	2,5	5	6	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2	+	+	3,5	2	P
<i>Poa alpina</i>	+	1	1	+	—	(P)
<i>Achillea millefolium</i>	1	2	8	2	1	P
<i>Trifolium pratense</i>	1	1	2	1,5	2,5	P
<i>Galium pumilum</i>	1,5	+	1	+	+	P
<i>Cerastium arvense</i>	+	+	+	+	—	(P)
<i>Myosotis alpestris</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Lotus corniculatus</i>	+	—	—	+	—	
<i>Potentilla crantzii</i>	—	1	—	—	+	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	—	+	1	+	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	75	72	74	75	77	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	1	1	+	+	P
<i>Luzula spicata</i>	—	+	+	—	—	
<i>Senecio abrotanifolius</i>	2	3,5	2	1	1,5	P
<i>Hieracium pilosella</i>	1,5	7	8	2	+	P
<i>Phyteuma betonicifolium</i>	1	1,5	2	1	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	1	2	2	2,5	5	P
<i>Ranunculus grenierianus</i>	+	1	+	—	+	(P)
<i>Veronica fruticans</i>	+	+	+	—	—	
<i>Erigeron alpinus</i>	+	—	+	—	—	
<i>Veronica bellidioides</i>	+	—	+	+	+	
<i>Coeloglossum viride</i>	+	—	—	—	—	
<i>Viola calearata</i>	+	—	—	—	—	
<i>Thesium alpinum</i>	—	+	—	—	—	
<i>Botrychium lunaria</i>	—	+	+	—	+	

## FN 2, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1944	1950	1955	1960	1965	P	V
Total 1944-1965: 28	22	23	23	19	18	13	15
Fraktionsanteile: B) 1	0 <sup>+1</sup>	1	1	1	1	0	1
C) 12	10 <sup>-1</sup> <sub>+2</sub>	11 <sup>-1</sup>	10 <sup>+1</sup>	11 <sup>-4</sup> <sub>+1</sub>	8	7	5
D) 15	12 <sup>-4</sup> <sub>+3</sub>	11 <sup>-1</sup> <sub>+2</sub>	12 <sup>-5</sup>	7 <sup>+2</sup>	9	6	9
Inventardynamik (Ziffer i)	11	4	6	7			

FN 2, Auswertung der Mengenverhältnisse

I) <i>Etappenzustände</i>	1944	1950	1955	1960	1965
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)					
<i>Phleetum</i> -Fraktion	—	+	+	+	2
<i>Festucetum</i> -Fraktion	25,5	12,5	25,5	20	21,5
Nardetum-Fraktion	80,5	88	89	81,5	83,5
Fraktionsformeln					
	C	(b) c	(b) C	(b) C	(b) C
	D	D	D	D	D
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)					
Graminiden	97	81,5	88,5	91,5	97
Herbiden	9	19	26	10	10
II) <i>Intervallbewegung</i>	1944/50	1950/55	1955/60	1960/65	
Allgemeine Flächendynamik (Index v)					
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	5,6	4,2	5,6	3,3	
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	-3,3	-0,7	-4,1	-1,1	
	+2,3	+3,5	+1,5	+2,2	
Fraktionsdynamik (Index f)					
<i>Phleetum</i> -Fraktion f <sup>B</sup>	+	0	0	+0,4	
<i>Festucetum</i> -Fraktion f <sup>C</sup>	-2,2	+2,6	-1,1	+0,3	
Nardetum-Fraktion f <sup>D</sup>	+1,25	+0,2	-1,5	+0,4	

FN 2, Phasenbezeichnung	1944	1950	1955	1960	1965
	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	I <sup>3</sup>	I <sup>4</sup>	I <sup>5</sup>
<b>Festuceto-Nardetum-Phase</b> . . . . .					
<i>Festuca</i> -Fazies	Herbosa Fazies mit <i>H. Pilosella</i>			<i>Potentilla aurea</i> -Fazies	

Anmerkung zu Sukzessionstabelle VI

Lokalsituation FN 2: **1-m<sup>2</sup>-Fläche**, leicht konvex geböscht, 15-18° geneigt. **WSW-Exposition**. **Bodenmächtigkeit** durchschnittlich 10 cm (6-14 cm). Untergrund entsprechend wie bei FN 1.

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: **16. August** 1944; **7. August** 1950; **3. August** 1955; **20. August** 1960; **24. August** 1965. Alle Aufnahmen von B. Strüssi.

5	Perdurante (subperd.) Arten
	(P)
	P
	P
	P
	(P)
	P
	P
	(P)
	P
	P
	P
	P
	(P)

P	V
13	15
0	1
7	5
6	9

Auch in diesem zweiten *Festuceto-Nardetum*-Beispiel blieben die **Rasenveränderungen** im **ganzen** gering. Die Verschiebungen im **Mengenverhältnis** sind nicht tiefgreifend genug, um den **Einzelabschnitten** das Gewicht **selbständiger** Phasen **zuerkennen** zu können, so dass **sie** diagnostisch nur als **fazielle** Schwankungen einer und derselben Phase gewertet werden.

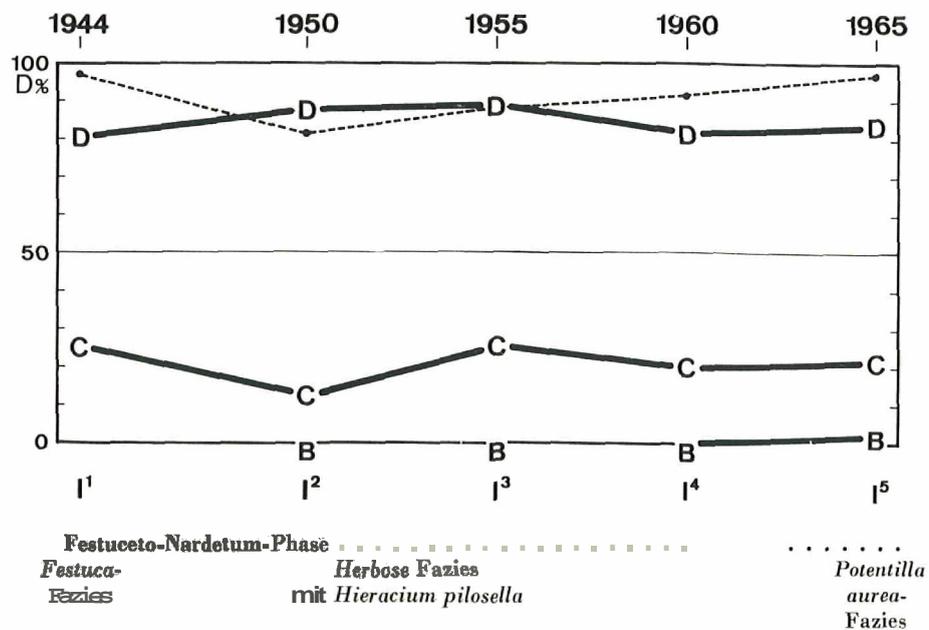
Noch **überragender als** in der Vergleichsfläche beherrschte hier *Nardus*, bzw. die *Nardetum*-Fraktion die gesamte **Kontrollzeit** im Rahmen einer einzigen Phase.

In der **feinern Unterteilung** des 21jährigen **Sukzessionsablaufes** wurden viele **Analogien** zur Vergleichsfläche sichtbar.

#### Phaseneohema FN 2, 1944–1965

- I<sup>1</sup>: Festuca-reiche, stark **graminose** erste **Kontrollzeit** (Kontrolle 1944), *Festuca-Fazies* (analog in FN 1).  
 I<sup>2-3</sup>: Ein herboses **Zwischenstadium** (Kontrolle 1950 und 1955), das in FN 2 sein **fazielles** Gepräge **durch** (die in FN 1 ganz fehlende *Nardetum*-Art) *Hieracium pilosella* bekam. (Eine *Phleum*-Kulmination wie in FN 1 um 1955 fehlte dieser **Probefläche**.)  
 I<sup>4-5</sup>: Wiederum stärker **graminose Fazies**, die (**übereinstimmend wie in FN 1**) durch eine gesteigerte **Anreicherung** von *Potentilla aurea* ausgezeichnet ist (*Potentilla-Fazies* 1965).

Fig. 26 Sukzessionsdiagramm FN 2 1944–1965



die Rasenverän-  
is sind nicht tief-  
hasen zuerkennen  
er und derselben

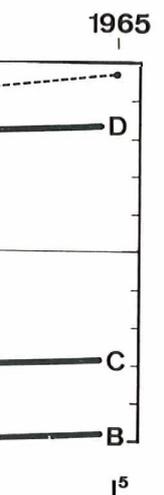
*Nardus*, bzw. die  
inzigen Phase.

fes wurden viele

944), Festuca-Fa-

las in FN 2 sein  
v-Art) *Hieracium*  
955 fehlte dieser

nd wie in FN 1)  
zeichnet ist (*Po-*



.....  
*Potentilla*  
*aurea*-  
fazies

## b) Struktur und Syndynamik in FN 2, 1944–1965 Abb. 35–39

Auch in diesem zweiten Beispiel führte die Entwicklung 1944–1965 zu keiner auffälligen **Sukzessionswende**. Die Kontrolle 1944–1965 erfasst FN 2 auf einer **Entwicklungsstufe**, welche zwar einer völlig durch *Nardus* beherrschten *Nardetum*-Struktur im ganzen entschieden näher steht als FN 1, einem solchen Dominanzzustand in diesen 21 Jahren aber kaum erheblich näher rückte.

Die in derselben Weidepartie unweit nebeneinander angelegten Dauerflächen standen, soweit beurteilt werden kann, unter gleichen Lokaleinflüssen. Wildbesuch und Beweidung mochten in FN 2, der geringeren Futterqualität wegen, etwas seltener sein.

Bei Phasenanalogien derart eng benachbarter Dauerflächen wird man ganz allgemein nach zeitgleichen **Lokaleinflüssen** Umschau halten, die eventuell übereinstimmend als externe Sukzessionsagentien in Frage kommen könnten (z. B. Witterungsextreme einzelner Jahre und Jahresreihen), und davon unabhängige Veränderungen ganz besonders auf ihre Spontaneität prüfen.

Die allgemeine Flächendynamik in FN 2 blieb gleichmässig schwach bis mässig (Index  $v$ : 5,6 · 4,2 · 5,6 · 3,3), hielt sich also auf ähnlicher Stufe wie in FN 1. Fig. 27.

Der Wechsel zwischen graminosen und herbosen Stadien war wenig tiefgreifend, was entweder als Zeichen nur nässiger exogener (zoogen-klimatischer) Einflüsse, oder **aber** als Ausdruck einer grossen strukturellen Stabilität und Widerstandsfähigkeit des Rasens zu deuten ist.

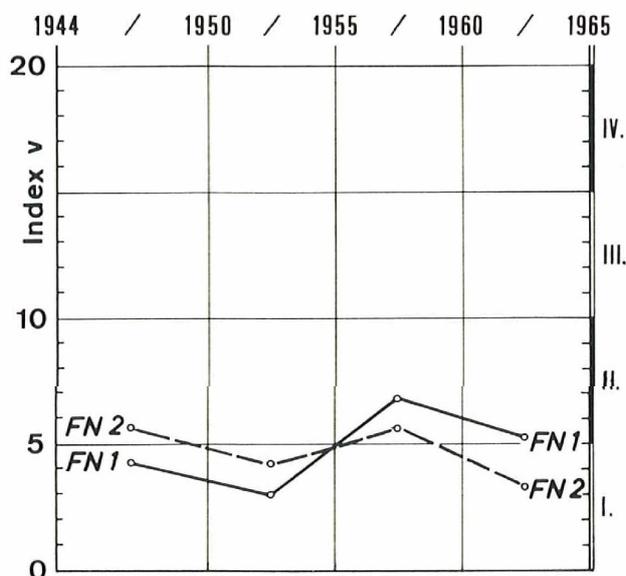


Fig. 27

Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) in den *Festuceto-Nardetum*-Dauerflächen FN 1 und FN 2, 1944–1965.

Stabiler Rasentyp, vom Wild wenig beweidet; Flächendynamik in beiden Flächen mässig bis schwach.

Die Überprüfung der Art- und Fraktionsbewegungen ergibt, dass auch in FN 2 die Veränderungen im Sektor der *Festucetum*-Fraktion verhältnismässig lebhaft waren. Der Übergang vom 1944er zum 1950er Zustand, die Herausbildung des herbosen Zwischenstadiums, ist durch einen Rückgang des Festucetum-Anteils, namentlich durch einen kräftigen *Festuca*-Ausfall (Index  $s = -2,2$ ), gekennzeichnet. Die Ursache dieser Rückgänge ist zwar nicht unmittelbar bekannt, doch denkt man am ehesten an selektives Ausweiden, vor allem im frischen Frühsommer-Aspekt.

Die Expansion herboser *Festucetum*-Arten (*Achillea*, *Potentilla crantzii*) war gering und vermochte die Ausfälle nicht auszugleichen, obwohl beide Arten wenig begehrtes Wildfutter sind.

Als ein besonderer Hinweis auf die edaphische *Nardetum*-Verwandtschaft dieses zweiten Beispiels kann aber die Tatsache gelten, dass bei der Ausbildung der herbosen Fazies hier im besonderen *Nardetum*-Dikotylen, vorab *Hieracium pilosella*, auffällig hervortraten. (Vgl. PF 2, PiN 1 und 2, N 5 und 6.)

Leichte Wildstörungen dauerten offenbar in der herbosen Fazies 1950–1955 weiter, ebenso das Regenerationwvachstum.

Eine kräftige Verstärkung der *Festucetum*-Fraktion (Pauschal-Index  $f^C +2,6$ ; FN 1  $+0,6$ ) brachte den Rasen 1950–1955 wieder auf volle Gesamtdeckung. Stark beteiligt waren *Achillea millefolium* und *Festuca rubra*. Auch in FN 2 wirkte somit das *Festucetum*-Element in typischer Weise bei der Regeneration, hier in einem stark *Nardus*-beherrschten Rasen.

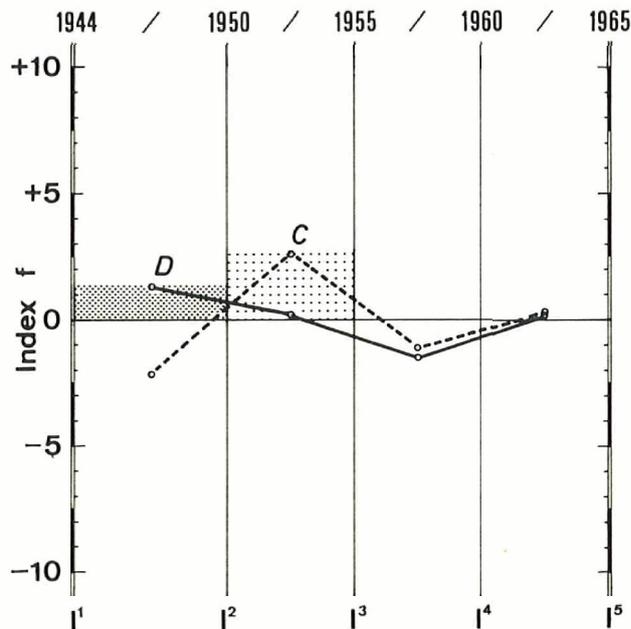


Fig. 28  
Fraktionsdynamik (Index  $f^C, D$ ) in FN 2.  
Mit Vorstoss der Fraktion C als einer zeitgleichen Beweidungsreaktion wie in FN 1, hier ohne Mitwirkung von B.

Angesichts der massiven Festucetum-Progressionen in den beweideten Lägerflächen (in De 1 f<sup>C</sup> bis +9,3) und in den Phleetum-Beispielen (Pff<sup>C</sup> bis +5,6) **nimmt sich** dieser Erfolg der Festucetum-Fraktion in FN 2 aber doch bescheiden aus. Wie im folgenden belegt wird, blieben **Festucetum**-Vorstösse in den (mageren) Nardeten, selbst bei reichlich verfügbarem Besiedlungsraum allgemein, in relativ engem Rahmen. Aus den allgemeinen Flächenvergleichen ist zu schliessen, dass sich die Entfaltung- und **Regenerationskraft** des Festucetum-Elementes gegen den Bereich der echten bzw. extremeren **Nardeten** hin sehr erheblich verringert. Vgl. Zusammenstellung in Fig. 89.

Bemerkenswert ist, wie Phleuni in FN 2 an der Überwindung der herbosen Fazies vollständig unbeteiligt blieb. Der Grund dafür mag im Ungenügen des Bodens des **vermagerten** Rasens liegen.

Nicht völlig durchsichtig sind die Ursachen der Art- und Fraktionsbewegungen 1955–1960 im **Übergang** zur graminosen Anthoxanthum-Fazies. Die Tabelle zeigt leichte **Pauschalrückgänge**, sowohl in Fraktion C und D. Strukturell bemerkenswert ist dabei die Progression von **Agrostis** und (wie in FN 1) von Anthoxanthum, wogegen die überdachten, **niederwüchsigen** Elemente des Rasenprofils, **d.h.** die herbosen Arten **beider** Fraktionen, zurückfielen, so dass sie im Gesamtanteil (10 D%) wieder beinahe auf den Tiefstand von 1944 gelangten. Diese Herbidenrückgänge lassen sich mindestens **z.T.** aus der verdämmenden Wirkung der Graminidenvermehrung (83,5 → 91,5 D%) erklären, die ihrerseits durch die **Sommerwitterung 1959/1960** begünstigt sein mochte.

Als eine Folge der graminosen Rasenverdichtung kann man auch die **Inventarverminderung** 1955–1965 verstehen (Ausfall licht- und raumbedürftiger Kräuter).

**Darnach** liesse sich die strukturelle Sukzessionsbeurteilung FN 2 wie folgt zusammenfassen:

Die 1944–1965 nachgewiesene Rasenwandlung besteht, ähnlich wie in FN 1, in höchstem Masse in faziell-strukturellen Reaktionen auf Wildbeweidung, die zunächst eine **Rasenlockerung** herbeiführte, worauf dann zuerst eine **herbose**, später eine **graminose** Regeneration folgte, die schliesslich zu einer Rasenstruktur führten, die hier weitgehend dem **Ausgangszustand** bei **Kontrollbeginn** entspricht. Die zoogen **ausgelösten** Rasenveränderungen **hätten** demnach als reversible Modifikationen zu gelten.

Symptome über das Bestehen durchgreifender (makrogenetischer) **Sukzessionstendenzen** wurden auch in FN 2 nur andeutungsweise sichtbar.

1. Fest steht immerhin, dass irgendwelche abbauende Tendenzen im Sektor der dominanten Nardetuni-Fraktion fehlten. Die **Nardetum-Fraktion** behauptete 1944 bis 1965 vollständig unerschüttert ihre Dominanz. Die **Inventarverminderung** 1955–1965 lässt sich als rein struktureller Ausmerzungsprozess im Zuge der Verdichtung verstehen.

2. Festuca rubra scheint dagegen in FN 2 stärker regressionsbedroht, und mit ihr die Fraktion C überhaupt, als in FN 1. Doch darf deren Regenerationskraft auch hier noch als relativ beträchtlich bezeichnet werden.

3. Potentilla aurea, als azidophile Art, fällt (wie in FN 1) durch eine zunächst langsame, später verstärkte Progression auf, im Gegensatz zu den übrigen, zeitweise regressiven Dikotylen (D und C)! Auch wenn man unter dem frischen Eindruck des kühlfeuchten Sommers 1965 geneigt sein könnte, dies **teilweise** als **witterungsbedingt** zu erklären, so mag die über Jahrzehnte nachgewiesene Progressionstendenz doch als leise Andeutung auf eine allgemeine (edaphische) Entwicklung ausgelegt (**Humusanreiche-**

zung, Versauerung) und als ein winziger Schritt in einem sehr langsamen **Verheidungsprozess** aufgefasst werden.

In recht **schöner Übereinstimmung** zur **Parallelfäche FN 1** (dort in Form der *Nardus*-Zunahme und in der Festigung der *Nardetum-Fraktion*) mag man auch in FN 2 **dieselbe makrogenetische Entwicklungspur** erkennen, die in Richtung einer **fortschreitenden, strukturellen** und edaphischen *Nardetum-Reife* weist.



Abb. 35. FN 2, 17. August 1944: *Festuceto-Nardetum*-Phase (I<sup>1</sup>). Strukturelles Stadium ohne Beweidungsspuren. *Nardus* 75 D%, *Festuca* 18 D%.

men Verheids-

Form der *Nardus*-  
in FN 2 dieselbe  
fortschreitenden



Abb. 36. FN 2, 10. August 1950: Herbose Fazies mit *Pilosella* (7 D%), I<sup>2</sup>. Leicht gelockerte Rasenstruktur (95% Gesamt-D.) mit Tiefstand der *Festuca*-Beimischung (5 D%) und vermehrtem Herbideneinschlag.



es Stadium ohne

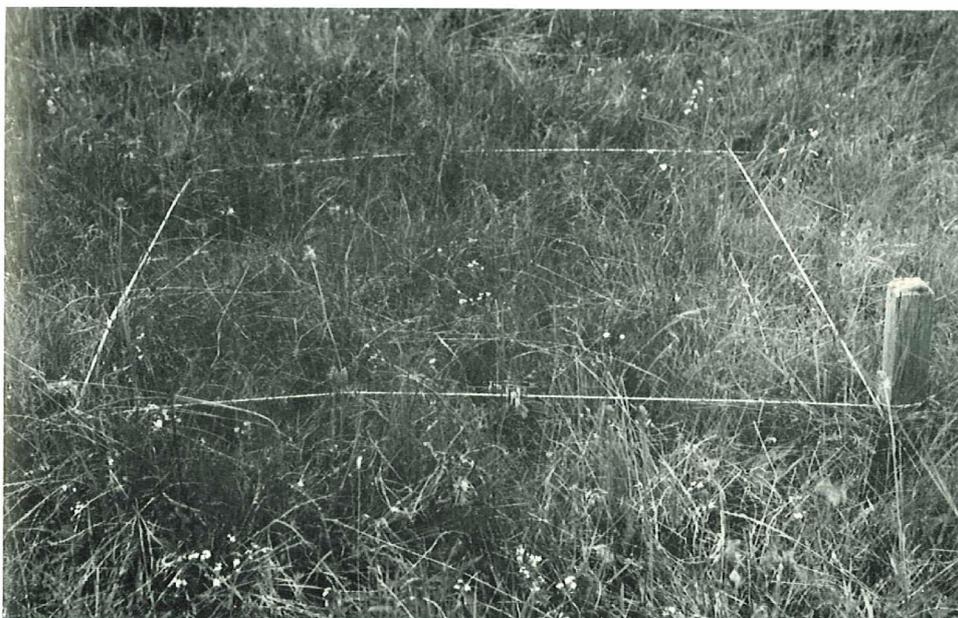


Abb. 37. FN 2, 24. Juii 1955: Fortsetzung der Phase leichter Strukturlockerung und vermehrter Herbidene-Anteile (*Achillea* 8 D%, *Pilosella* 8 D%).

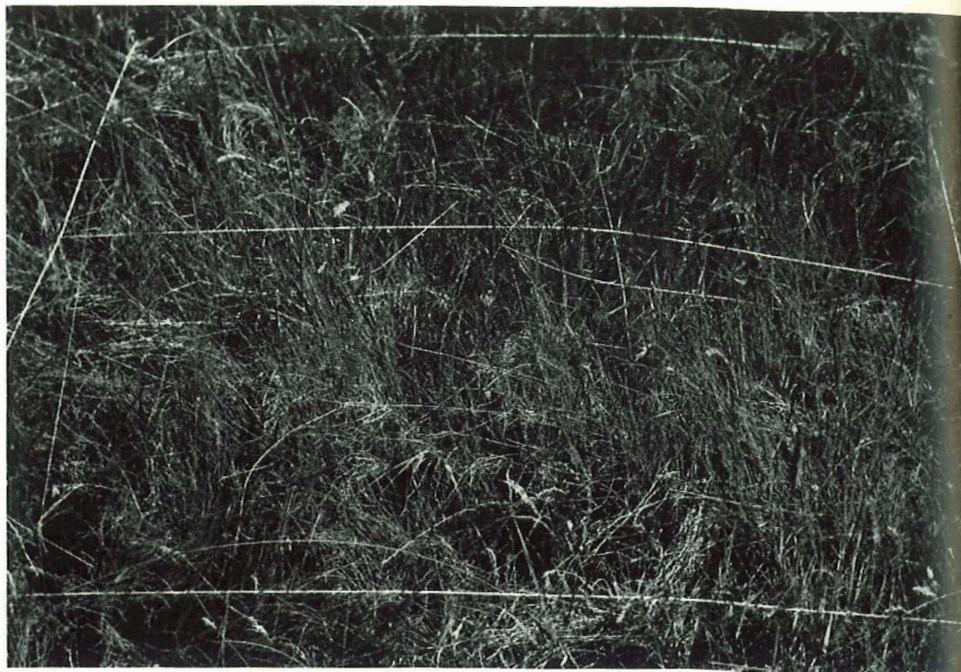


Abb. 38. FN 2, 16. August 1960: Festuceto-Nordetunt-Phase, wieder in stärkerer Graminisierung. Ohne erkennbare Wildstörungen.



Abb. 39. FN 2, 24. August 1965: Stärker graminose Fazies. *Nardus* 77 D%, *Festuca* 10 D%, *Agrostis* (junge Rispen erkennbar) 6 D%, *Phleum* 2 D%.

### Dauerfläche FN 3, 1939–1964. Sukzessionstabelle VII

Ausgangszustand 1939: Stark und ausgeglichen durch *Nardus* beherrschter Rasen, im Übergangsbereich zwischen *Phleum*-reichem Mischrasen (Beispiele PF 1 und PF 2) und *Nardus*-Weide.

#### a) Diagnostische Phasenbestimmung

Dauerinventar. Gegenüber FN 1 und FN 2 fällt an der in FN 3 von 1939 bis 1964 gewonnenen Kontrollreihe einmal das (um 3 bzw. 4 Arten) kleinere Dauerinventar auf (9 von den 28 Gefäßpflanzen der 25jährigen Gesamtliste). Der variable Inventarteil war mit 19 Arten (211,1%) rund doppelt so gross als in FN 1 und FN 2. Die Einzeletappen enthielten in FN 3 minimal 15 (9 + 6) Arten in Kontrolle 1939 und maximal 23 (9 + 14) Arten in Kontrolle 1955. Schon die Labilität des Flächeninventars von FN 3 deutet auf sukzessionelle Unruhe.

An der Zusammensetzung des Dauerinventars FN 3, 1939–1964, überwog leicht die *Nardetum*-Fraktion mit 5 Perduranten (*Nardus*, *Luzula multiflora*, *Potentilla aurea*, *Carlina acaulis*, *Botrychium*) und 2 Subperduranten (*Senecio abrotanifolius*, *Ranunculus grenierianus*) gegenüber der *Festucetum*-Fraktion mit 4 Perduranten (*Festuca rubra*, *Veronica chamaedrys*, *Achillea*, *Galium pumilum*) und 3 Subperduranten (*Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Campanula scheuchzeri*). Beständig hielt sich auch *Phleum alpinum* (Fraktion B) in der Fläche.

Artenliste und Fraktionsverhältnis des Dauerinventars FN 3 gleichen stark demjenigen von FN 1 und FN 2. Allen drei Flächen gemeinsam waren (D) *Nardus*, *Luzula multiflora*, *Potentilla aurea*, *Senecio abrotanifolius* und (C) *Festuca rubra*, *Achillea*, *Galium pumilum*, sowie spdt. *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum*, *Trifolium pratense*, *Campanula scheuchzeri*. Differenzierender Dauerbestandteil in FN 3: *Carlina acaulis*, *Botrychium lunaria*.

Nach dieser Zusammensetzung steht das Dauerinventar FN 3, 1939–1964, dem der eigentlichen *Nardetum*-Beispiele näher als FN 1 und FN 2, eine Feststellung, die auch für die Endbeurteilung dieses Sukzessionsablaufes FN 3 massgeblich wichtig ist.

Gegenüber FN 1 und FN 2 fällt in der Etappenreihe von FN 3 sofort die grosse Unausgeglichenheit des Mengenverhältnisses und der damit verbundene fazielle Wechsel auf.

Schon auf den ersten Blick überrascht das starke Schwanken, bzw. die zeitweise starke Rückläufigkeit der *Nardus*-Werte.

*Nardus* sank nach einer anfänglichen Prävalenz (90 und 92 D%) schliesslich auf einen Flächenwert von 28 D%. Auch die Anteile von *Festuca rubra* (2,5–33 D%) schwankten stark. Längere Zeit (1939–1959) besass die Dauerfläche einen namhaften Gehalt von *Veronica chamaedrys* (4–8 D%), doch auch diese Art fiel schliesslich (1959/1964) auf 1 D%.

Mit dieser quantitativen Labilität stellt sich der Sukzessionsablauf von FN 3 in auffälligen Gegensatz zum Flächenpaar FN 1 und FN 2. Um so mehr erstaunt, dass bei dieser fazialen Unausgeglichenheit doch ein so hohes Mass an floristischer Stabilität bewahrt blieb. Und noch mehr, wenn es trotz aller Unruhe perdurante Arten gab, die während der 25 Jahre zäh und gleichmässig auf niedrigsten Flächenwerten durchhielten. Da es hauptsächlich Arten der *Nardetum*-Fraktion waren (*Luzula multiflora*, *Potentilla aurea*, *Carlina acaulis*, *Botrychium lunaria*), weist dies mit den schon er-



erer Graminisierung.



%, *Festuca* 10 D%,

## VII Sukzessionstabelle der Dauerfläche FN 3 1939-1964

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1959	1964	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	96	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% 2	1	1,5	15	14	7	P
C) <i>Festuca rubra</i>	2,5	3	5	22	20	33	P
<i>Agrostis tenuis</i>	—	+	+	1	15	22	(P)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	+	+	1	+	2	(P)
<i>Poa alpina</i>	—	—	—	+	—	+	
<i>Veronica chamaedrys</i>	8	4,5	4	5	4	1	P
<i>Trifolium pratense</i>	1	1	1	+	—	—	
<i>Galium pumilum</i>	+	1	3	1,5	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	+	1,5	6	12	2,5	2	P
<i>Polygala alpestris</i>	—	+	—	—	—	—	
<i>Myosotis alpestris</i>	—	+	+	+	—	—	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	—	+	+	1	+	+	(P)
<i>Cerastium arvense</i>	—	—	1	1	+	+	
D) <i>Nardus stricta</i>	90	92	83	40	38	28	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	1	+	+	+	+	P
<i>Carex ornithopoda</i>	—	—	—	+	—	—	
<i>Veronica officinalis</i>	2	1	1	+	—	—	
<i>Senecio abrotanifolius</i>	+	+	+	+	—	+	(P)
<i>Carlina acaulis</i>	+	1,5	+	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	+	1	1,5	1	1	+	P
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Coeloglossum viride</i>	+	+	—	+	—	—	P
<i>Antennaria dioeca</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Ranunculus grenierianus</i>	—	+	+	+	+	+	(P)
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	+	+	+	+	—	
<i>Erigeron alpinus</i>	—	+	—	—	—	—	
<i>Thymus serpyllum</i> s. l.	—	—	—	—	—	1	
<i>Thesium alpinum</i>	—	—	—	—	—	+	
K) <i>Brachythecium apec.</i>	+	+	—	1	+	—	

## FN 3, Auswertung der Artenzahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1939	1945	1950	1955	1959	1964	P	V
Total 1939-1964: 28	15	22	20	23	16	18	10	18
Fraktionsanteile: B) 1	1	1	1	1	1	1	1	0
C) 12	5 <sup>+5</sup>	10 <sup>-1</sup> <sub>+1</sub>	10 <sup>+1</sup>	11 <sup>-3</sup>	8 <sup>+1</sup>	9	4	8
D) 15	— <sup>-1</sup> <sub>+3</sub>	11 <sup>-2</sup>	9 <sup>+2</sup>	11 <sup>-4</sup>	7 <sup>+3</sup> <sub>-2</sub>	8	5	10
Inventardynamik (Ziffer i)	9	4	3	7	6			

964	Perdurante (subperd.) Arten	
96		
	P	
33	P	
22	(P)	
2	(P)	
+		
1	P	
+		
2	P	
—	P	
+	(P)	
+		
28	P	
+	P	
—		
+	(P)	
+	P	
+	P	
+	P	
—		
1	(P)	
+		

64	P	V
8	10	18
1	1	0
9	4	8
B	5	10

## FN 3, Auswertung der Mengenverhältnisse

I) Etappenzustände	1939	1945	1950	1955	1959	1964
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
<b>Phlegetum-Fraktion</b>	2	1	1,5	15	14	7
Festucetum-Fraktion	11,5	11	20	44,5	41,5	60
<b>Nardetum-Fraktion</b>	92	96,5	85,5	41	39	29
Fraktionsformeln	(b)	(b)	(b)	b	b	b
	c	c	C	C	C	C
	D	D	D	D	D	D
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
<b>Graminiden</b>	94,5	97	89,5	79	87	92
Herbiden	11	11,5	17,5	21,5	7,5	4
Moose	+	+	—	1	+	—
II) Intervallbewegung	1939/145	1945/150	1950/55	1955/159	1959/64	
Allgemeine Flächendynamik (Index v)						
	2,3	4,5	17,5	8,5	8,9	
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-0,9	-2,4	-9,4	-5,0	-4,3	
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+1,4	+2,1	+8,1	+3,5	+4,6	
Fraktionsdynamik (Index f)						
<b>Phlegetum-Fraktion</b>	f <sup>B</sup>	-0,2	+0,1	+2,7	-0,3	-1,4
<b>Festucetum-Fraktion</b>	f <sup>C</sup>	-0,1	+1,8	+4,9	-0,8	+3,7
<b>Nardetum-Fraktion</b>	f <sup>D</sup>	+0,8	-2,2	-8,9	-0,5	-2,0

	1939	1945	1950	1955	1959	1964
FN 3, Phasenbezeichnung	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	II	III <sup>1</sup>	III <sup>a</sup>	III <sup>3</sup>
	Nardetum-Phase		über- gangs- phase	Festuceto-Nardetum-Phase <i>Achillea-</i> <i>Agrostis</i> -Fazies Fazies		

## Anmerkung zu Sukzessionstabelle VII

Lokalsituation FN 3: 1-m<sup>2</sup>-Fläche, örtlich konvexe Oberflächengestalt, 10–13° geneigt, S-Exposition. In leichter Geländeeinsenkung am Fuss einer grösseren Haugböschung von etwa 20° allgemeiner Neigung. Die Terrainlage bedingt eine etwas erhöhte örtliche Schmelz- und Regenwassereinwirkung, jedoch ohne sichtliche Vernässung. Bodenmächtigkeit etwa 12 cm (8–19 cm). Sichere Winterschneedecke (Stichprobe 6. April 1955: etwa 130 cm).

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: 7. August 1939; 28. Juli 1945; 4. August 1950; 30. Juli 1955; 13. August 1959; 29. Juli 1964. Alle Aufnahmen von B. Srüssli.

wähnten **Durchgängigkeiten** wiederum **darauf** hin, dass die **Nardetum-Fraktion** als das **sukzessionelle** Fundament des Beobachtungsabschnittes weitgehend erhalten blieb.

Phasensichtung. Schon das Verhalten von *Phleum* (2. 1. 1,5. 15. 14. 7 D%) zeugt von bewegtem Geschehen. Die Art war zunächst (1939/1950) bemerkenswert schwach in der Fläche vertreten, gewann aber 1950–1955 ruckartig einen bedeutenden und mindestens bis 1959 **phasenprägenden** Anteil.

Auch die Festucetum-Gramineen überraschen nach langer Zurückhaltung durch kräftige Entfaltung in der **zweiten Kontrollhälfte**, so *Festuca rubra* (2,5. 3. 5. 22. 20. 33 D%) und *Agrostis tenuis* (— . + . + . 1. 15. 22 D%).

Einige **Festucetum-Dikotylen** wie Veronica *chamaedrys* (8. 4,5. 4. 5. 4. 1 D%), *Trifolium pratense* (1. 1. 1. + . — . — D%) besaßen in der ersten Beobachtungszeit bedeutsamere Anteile. Andere, wie *Galium pumilum* (+. 1. 3. 1,5. + . + D%) oder *Achillea* (+. 1,5. 6. 12. 2,5. 2 D%), traten etwas später (um 1950 oder 1955) durch Kulminationen hervor. Nicht unbeachtet seien ebenfalls zu dieser Zeit die Regungen der parivalenten *Campanula scheuchzeri* und *Cerastium arvense*.

Am eigenartigsten gebärdete sich *Nardus stricta* (90.92. 83. 40. 38. 27 D%). Mit ihren grossen **Anteilverschiebungen** ist sie die phasendiagnostisch wichtigste Art. Bis zur Kontrolle 1945 stand *Nardus* in ausgesprochener ( $\frac{9}{10}$ ) Prävalenz, **d.h.** sie bestimmte das **Mengenverhältnis** in extremer Masse, wobei die **Listentabelle** für jene Zeit sogar eine Progression festhielt: Phase I, Phase mit extremer *Nardus*-Prävalenz.

Der geringe Mehrwert im *Nardus*-Hochstand von 1945 **könnte** als **Zufall** oder **Unge nauigkeit** **übergangen** werden, **wäre** diese Regung im **Gesamtzusammenhang** isoliert geblieben. Auf denselben Zeitpunkt fielen auch **Akzente** anderer **Nardetum-Arten**, so von *Luzula multiflora* (+. 1. + . + . + . + D%), *Carlina acaulis* (+. 1,5. + . + . + . — D%), sowie das kurze Auftreten von *Erigeron alpinus* (— . + . — . — . — . — D%). Zur **selben** Zeit befand sich **umgekehrt** *Phleum* auf einem Tiefpunkt (1 D%), so dass vieles **dafür** spricht, dass um 1945 der *Nardetum*-Charakter am **ausgeprägtesten** **verwirklicht** war.

Diese Phase I (1939/1945) verlief laut **Tabelle** ruhig. Veronica *chamaedrys* **verlor** in dieser Phase an Fläche (8 → 4,5 D%), *Antennaria* fiel 1939/1945 aus. **Ausser** *Nardus* verstärkten mehrere parivalente Arten etwas ihre kleinen Anteile, so (D) *Potentilla aurea*, *Luzula multiflora*, *Carlina*, sowie (C) *Galium* und *Achillea*.

**Im** Intervall 1945/1950 setzten stärkere und andersgerichtete Veränderungen **ein**, die sich 1950–1955 noch verschärften, besonders auffällig im jähren *Nardus*-**Schwund**, **Übergangsphase II** (etwa 1945–1954).

Während des *Nardus*-**Rückganges** holten, **ausser** *Phleum* (vgl. oben), besonders *Festuca rubra* (2,5. 3. 5. 22. 20. 33 D%) und *Achillea* (+. 1,5. 6. 12. 2,5. 2 D%) zu beachtlichen **Entfaltungen** aus. **Ausserdem** ist die Phase **II** durch **Inventaränderungen** ausgezeichnet. *Coeloglossum*, *Erigeron* fielen aus, *Cerastium* trat neu auf.

In der folgenden **«Festuceto-Nardetum-Phase»** (Phase III, Kontrolle 1955 bis 1964) blieb *Nardus* in **Subvalenz**, **bzw.** **verlor** immer noch etwas an Fläche (40 → 27 D%). Leichte regressive Bewegungen zeigten zu jener Zeit auch Veronica *officinalis* (2. 1. 1. + . — . — D%) und *Potentilla aurea* (+. 1. 1,5. 1. 1. + D%). Progressionen fehlten gänzlich in Fraktion D.

Zu Beginn dieser **III.** Phase (um 1955) verzeichnete die Fraktion C einen **Pauschalwert** von 44,5 D%. In Kontrolle 1955 stand *Achillea* (12 D%) auf einem ausgeprägten Maximum, ebenso das Festucetum-Dikotylenpauschal (20,5 D%).

n-Fraktion als das erhalten blieb.

5 . 15 . 14 . 7 D%)  
0) bemerkenswert  
einen bedeutenden

rückhaltung durch  
2,5 . 3 . 5 . 22 . 20 .

. 4 . 5 . 4 . 1 D%),  
Beobachtungszeit  
. + . + D%) oder  
oder 1955) durch  
t die Regungen der

. 38 . 27 D%). Mit  
wichtigste Art. Bis  
lenz, d.h. sie be-  
abelle für jene Zeit  
us-Prävalenz.

Zufall oder Unge-  
enhang isoliert ge-  
tum-Arten, so von  
5 . + . + . + . -  
. - . - . - D%).  
kt (1 D%), so dass  
sgeprägtesten ver\*

chamaedrys verlor  
us. Ausser *Nardus*  
eile, so (D) *Poten-*

Veränderungen ein,  
*Nardus*-Schwund,

, besonders *Festuca*  
2 D%) zu beacht-  
änderungen ausge-

Kontrolle 1955 bis  
iche (40 → 27 D%).  
*officinalis* (2 . 1 . 1 .  
ogressionen fehlten

C einen Pauschal-  
inem ausgeprägten

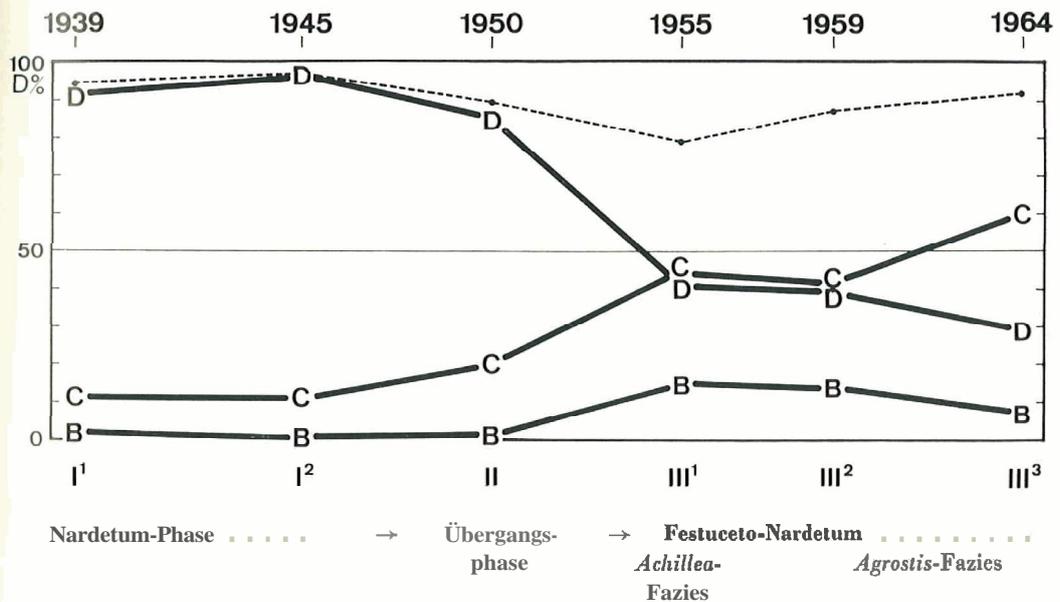
*Festuca rubra* war in jener Etappe 1955 (mit 22 D%) auf einem ersten Höhepunkt angelangt. Mit *Phleum alpinum* zusammen, das zu jener Zeit seinen Höchststand erreichte (2 . 1 . 1,5 . 15 . 14 . 7 D%), war der starke *Nardus*-Ausfall schon damals teilweise graminos ausgeglichen. Das Graminiden-Pauschal betrug auf diesem Stadium stärkster Dikotylen-Beimischung immer noch 79,5 D%.

Der weitere Verlauf dieser III. Phase (1955-1964) ist durch Rückgänge herboser *Festucetum*-Arten, wie *Achillea* (12 → 2 D%) sowie *Veronica chamaedrys* (5 → 1 D%), *Campanula scheuchzeri* und *Cerastium arvense* gekennzeichnet. Zugleich gewann ab Etappe 1959 *Agrostis tenuis* (- . + . + . + . 15 . 22 D%) erhöhte Werte, so dass das Gräserpauschal um 1959 auf 87 D%, um 1964 auf 92% gelangte.

Der Abschnitt 1959/1964 ist im besondern durch Verschiebungen in der Gramineenbeteiligung gekennzeichnet. *Phleum* und *Nardus* verloren weiter an Fläche, die *Festucetum*-Gräser *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis* nahmen kräftig zu, so dass sie nun 1964 gemeinsam (mit 55 D%) die Fläche beherrschten. (Gesamtes Graminidenpauschal 91 D%.) Der Herbidenanteil war auf einen Tiefstand wie nie zuvor gesunken (4 D%)!

Anstelle der ausgeprägten *Nardus*-Prävalenz (Kontrolle 1939-1950) ist in Kontrolle 1964 eine Vorherrschaft der Fraktion C getreten (Pauschal 60 D%). Damit aber lieferte diese Dauerfläche den Fall einer Entwicklung, welche mindestens ab 1945 der im allgemeinen festgestellten Sukzessionstendenz der *Nardus*-Flächen zuwiderlief.

Fig. 29 Sukzessionsdiagramm FN 3 1939-1964



b) Struktur und **Syndynamik** in FN 3, 1939–1964

Schon nach der tabellarischen Phasensichtung fällt FN 3 gegenüber allen bis jetzt bekannt gewordenen Sukzessionsabläufen in Nardus-Dauerflächen durch gewisse Besonderheiten auf. Die Fläche FN 3 durchlief zwar wie jene eine kurze ruhige **Entwicklungsphase (I)**, erfuhr aber einen schroffen Nardus-Rückschlag, der in dieser Form und Stärke in unsern freiliegenden Dauerflächen nicht seinesgleichen hat. Fig. 32. Besonders im Vergleich mit dem einfachen Sukzessionsschema und der hochgradig **stabilen** Nardus-Dominanz in FN 1 und FN 2 musste der Sukzessionsablauf in FN 3 als eigenartige Abweichung erscheinen, die auch hinsichtlich der massgebenden Sukzessionsagentien lange Zeit gänzlich rätselhaft blieb.

## Lokale Sukzessionsumstände

Mit Sichtbarwerden eines **ungewöhnlichen** Sukzessionsganges in der tabellarischen Auswertung wird man sich meist unwillkürlich **nach** besonders massiven **Fremdeinflüssen** umsehen, und bei Fehlen augenfälliger Faktoren vielleicht sogar weniger naturbedingte Einwirkungen auf die Ver-  
suechsisvegetation in Erwägung ziehen. Bei der Stichprobenmethode ist es ausgeschlossen, den gesamten Komplex äusserer Einwirkungen auf eine Dauerfläche ständig im Auge behalten zu können, **und nur** günstigcnfalls hinterlassen Eingriffe in Kontrollpausen im Flächenbild gut **ausdeutbare** Spuren. Oft erhebt sich überhaupt **erst** nach Feststellung von Besonderheiten eines **Sukzessionsverlaufes bei der** Tabellenauswertung die Frage nach besonderen Lokaleinflüssen, **vielleicht** erst dann, wenn sie der Direktuntersuchung entglitten sind. Auch **in** FN 3 fiel hinsichtlich der Staridortsbedingungen nichts besonderes auf, und erst mit **der** Feststellung der **aussergewöhnlichen** Sukzessionsbewegungcii drängte sich die Frage nach einer allfälligen Wandlung der **Aussen-**einwirkungen auf. Die Durchsicht früherer Feldbeobachtungen und Nachprüfungen im Terrain führten schliesslich zu **einer** Klärung.

Die Probestfläche liegt in einem Weidebezirk mit erhöhter Wildfrequenz (Mulde in **fluchtsicherer** Waldnähe). **Mit** der grossen Hirschzunahme zu Beginn der vierziger Jahre sind in FN 3 und Umgebung reichlich Spuren örtlicher Wildbesuche nachgewiesen, in Form stärkerer **Beweidung** und Wilddüngung. Rückblickend gewinnt aber folgende Einwirkung als **sukzessionsmodifizierendes Agens** das Hauptgewicht. An der Hangböschung über der Fläche FN 3 kam es (bei PF 1 und PF 2 erwähnt) während vieler **Jahre** zu ausgedehnten Beweidungen des Fettrasens (Tiefbeweidung). Auffällige Beweidungsinitialen wurden dort schon ab etwa 1940, ein stärkeres Aufräumen mit den Altrasenbeständen wurde im Laufe der spätern vierziger Jahre beobachtet. **In** Verbindung mit Dürrewirkungen besonders aufflachgründigen Stellen **kam** es zu einer **fleckweisen** Verkahlung, wobei viele und oft über quadratmetergrosse Flächen durch diese **Strapazierung** ihre geschlossene Rasennarbe und schützende **Streufiletbedeckung** verloren. Vgl. Darstellung PF 2. Diese Rasenverblössung führte zu einem im einzelnen unauffälligen, in der Wiederholung jedoch sicher beträchtlichen **Humusabtrag** und zu einer allmählichen Auswaschung des Oberbodens durch die Regen- und Schmelzwasser. **Die** verschlammten Nährstoffe kamen den liangtieferen, muldigen Rasenbezirken zugute. Tatsächlich war an tiefer liegenden Stellen gegen Ende der vierziger Jahre, zunächst ganz ohne Kenntnis der Ursachen, eine üppige, hochhalmige Rasenentwicklung aufgefallen (z. B. in den obern Teilen der Grossfläche S 14). **Jene Nährstoff-**zuschüsse haben offenbar auch die Fläche FN 3 erreicht, ohne dass diese Substratanfrachtung in der Flächenkontrolle bemerkt werden konnte.

I<sup>2</sup>, Phase der ungestörten Nardus-Prävalenz, 1939–1945 Abb. 40

Der Eindruck struktureller Beständigkeit 1939–1945, wie er sich mit der zweiten Flächenkontrolle des gleichförmig gebliebenen **Nardetum-Mischrasens** ergab, wurde durch die Listenbilanz voll bestätigt. Alles sprach für eine ungestörte örtliche **Rasen-**

entwicklung. Der Index der allgemeinen **Flächendynamik** ( $v = 2,3$ ) weist auf hochgradige **Sukzessionsruhe**, auf Verhältnisse wie sie die stabilsten Nardetum-Beispiele (sowie jene in FN 1 und FN 2) auszeichneten.

Die Fraktionsbewegungen waren in jener Phase äusserst gering. In ihrem Zusammenspiel verrät sich aber ein Entwicklungsgang, der in allen Einzelheiten die typischen Kennzeichen eines spontanen harmonischen Ausbaus der Nardus-(Nardetum)-Dominanz zeigt.

Fraktionsetappenwerte	Bewegungsindex
(b) 2 → 1,0 D%	f <sup>B</sup> -0,2
C 11,5 → 11,0	f <sup>C</sup> -0,1
D 92 → 96,5	f <sup>D</sup> +0,8

Damit darf diese Phase I ohne weiteres als unmittelbare Fortsetzung einer seit langem vor Kontrollbeginn laufenden ungestörten und daher schon weit gediehenen **Strukturentwicklung** aufgefasst werden. Sie repräsentiert offensichtlich die Fortsetzung der langen Schonungsentwicklung, wie sie sich unter den Reservatsbedingungen vor der stärkeren Wildzunahme abspielte (ungestörte Weideauffassung), und analog in den **Flächen** FN 1 und FN 2 vorgekommen sein mag.

## II, Der Phasenwechsel 1945–1955 in FN 3 Abb.41

In die zehnjährige Zeitspanne zwischen 1945 und 1955 fiel, wie schon aus der tabellarischen Sichtung hervorging, ein überraschend bewegter Entwicklungsabschnitt. Er begann mit einer leichten **Mässigung** der extremen Nardus-Vorherrschaft, führte aber **hernach** zu einem plötzlichen Zusammenbruch der absoluten Flächenüberlegenheit von Nardus (97 → 83 → 40 D%).

Die summarische Flächendynamik war im ersten Intervall dieser Wandlung nur mässig erhöht (Index  $v$  1945/1950 = 4,5), schnellte aber im zweiten Abschnitt auf einen Betrag (Index  $v$  1950/1955 = 17,5), der den Spitzenwerten in den De- und PF-Flächen während der auffälligen Altrasenerstörung zahlenmässig ebenbürtig ist.

Das Zusammenspiel der Einzelprozesse ist formal bereits in der Phasensichtung angedeutet. Natur und Tragweite der Rasenveränderung dieser **Übergangsphase** werden aber erst in **syndynamischer** Durchleuchtung konkret greifbar.

Auf die 1939/1945 sichtbar gewordenen Verfestigungsprozesse und die **schliesslich** hochgradige Nardetum-Dominanz (1945) brachte das Intervall 1945/1950 **überraschend** eine Richtungsänderung aus der bisherigen fraktionellen Entwicklung, im Sinne einer deutlichen Verringerung des hohen Nardetum-Anteiles (D) und einer Erstarkung der Festucetum-Fraktion (C). Fig. 29, p. 165.

Im **anschliessenden** Intervall 1950/1955 setzte sich der neue **Entwicklungskurs** in verschärftem Tempo in derselben Richtung fort: Die Nardetum-Fraktion fiel noch schärfer zurück, und die **Festucetum-Fraktion** verstärkte ihren Entfaltungsschub. Eine kräftige Belebung (Index  $f$  +2,7) zeigte nun auch Fraktion B. Der spezifische Nardus-Schwund erreichte 1950/1955 ein Rekordmass ( $s$  -8,6), das beispielsweise noch etwas grösser ist als jenes des **Nardus-Rückgangs** in N 6 im Stadium erfolgreichster **Pinus-Überwachung**.

Doch zeigt das Diagramm Fig. 29 auch, dass sich diese Fraktionsbewegungen später (nach 1955) nicht gleichförmig fortsetzten, zunächst (1955/1959) fast ganz zum Stillstand kamen. So auch die **Schwundbewegung** der **Nardetum-Fraktion**, welche in katastrophalem Rückgang unter die Prävalenzschwelle geführt hat.

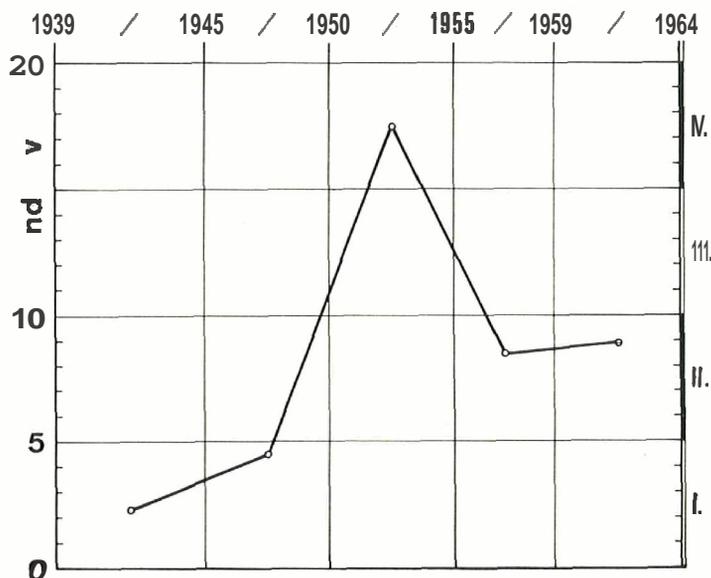


Fig. 30

**Allgemeine Flächendynamik** (Index  $v$ ) in der *Festuceto-Nardetum*-Dauerfläche FN 3, 1939–1964. Nach einem Kontroll-Jahrzehnt ruhiger Entwicklung erfuhr FN 3, 1950–1955, eine für Nardeten selten starke Erschütterung (Index  $v$  17,5), kehrte aber schon im nächsten Intervall, 1955/1959, zu einer gemässigten Dynamik zurück ( $v$  8,5).

Wären die **Fraktionsbewegungen** im scharfen Tempo in dieser Richtung fortgeschritten, so hätte dies theoretisch zu einem raschen Erlöschen des *Nardetum*-Anteils geführt, vermutlich unter **Herausbildung** einer *Festuca-Phleum*-(*Agrostis*)-Phase.

Der unvermittelte Beginn, wie die plötzliche **Mässigung** der Nardetum-Regression, sind kennzeichnend für diesen eigenartigen **Sukzessionsschritt** und für das Verständnis nicht unwichtig. Schon die scharfen Änderungen **des Bewegungscharakters** lassen vermuten, dass hier akute **Fremdeingriffe** im Spiele sind und eine **Entwicklung vorliegt**, die nicht jenen Formen entspricht, wie sie in den bisher bekannt gewordenen Fällen **ungestörter Nardetum-Entwicklung** verwirklicht wird.

Wie die spätere **Übersichtsauswertung** der **Flächenergebnisse** aus N 1–11 klar zum Ausdruck bringt, sind Nardeten im allgemeinen durch eher träge **Sukzessionsbewegungen** ausgezeichnet, so dass die **Wandlungsbewegung** in FN 3 schon durch die Vehemenz auffallen muss. **Nach** den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen über die **Dauerflächendynamik** sind derart bruske Bewegungen zumeist das Zeichen von **Störungsreaktionen**. Doch bevor eine kausale Durchleuchtung des Gesamtgeschehens vorgenommen werden kann, müssen weitere Einzelheiten dieser Erschütterung untersucht werden.

Im Artverhalten lassen sich bei der katastrophalen Veränderung des **Rasengefüges** in FN 3, 1945–1955, zwei Entwicklungsschritte auseinanderhalten.

1. Als stärkste spezifische Regungen standen sich zuerst (1945–1950) eine gewisse Verringerung der hochgradigen Nardus-Deckung, sowie die Anteilvermehrung einzelner

**Festucetum-Elemente** (*Achillea*, *Galium*, *Festuca rubra*) gegenüber. D. h. es nahmen Arten zu, die sich häufig in **Frühstadien** der **Störungsregeneration** verschiedener **Rasentypen** entfalten, wogegen mehrere **graminose** Komplettierungselemente (*Anthoxanthum*, *Agrostis*, *Phleum* usw.) in diesem Schritt **ohne Anteilvermehrung** blieben.

2. Erst im **zweiten** Abschnitt (1950–1955) des **Phasenwechsels**, mit dem **Zusammenbruch der Nardus-Prävalenz** (83 → 40 D%), kamen **stärkere** Progressionen von *Festuca rubra* (s +3,4), von *Phleum* (s +2,7) und *Achillea* (s +1,2) **zustande**. Für *Nardus* wurde in **diesem Intervall** der **grösste** spezifische Rückschlag bilanziert (s –8,6), dem wir in **diesen Sukzessionsbeispielen** je **begegnet** sind.

Es entspricht einem **mehrfach** festgestellten Typ des **Störungsausgleichs** (vgl. De, PF, FN usw.), dass auf **Lockerungen** der **Gräserdominanz** zuerst **dikotyle Kräuter** mit erfolgreichen **Vorstössen** antworten (**«Achillea-Typus»**), wogegen *Festuca* oder andere **Gräser** erst nach Jahren **richtig zum Zuge** gelangen und mit ihrer **Vermehrung und Verdichtung** die **Strukturentwicklung** bestimmen.

Im **Unterschied** zu den **Störungen** in FN 1 und FN 2 erlitt *Nardus* hier in FN 3 als herrschende **Art unverhältnismässig** grosse Verluste, während sie dort ihre **Position** behauptete, bzw. sie ausbaute. In FN 3 hat das **Dominanzsystem** einen Schlag erlitten, der offenbar **ganz anderer Natur** war. Bemerkenswert ist **auch**, wie in FN 3 nicht die ganze **Nardetum-Fraktion** betroffen wurde, **sondern** hauptsächlich in **spezifischer** Weise *Nardus*. Das vereinfacht die **Fragestellung** und verweist auf die **Empfindlichkeit** der **Nardus-Dominanz** gegenüber gewissen **Einflüssen**. Auf jeden Fall hatten sich die **Lebensbedingungen** dieser **Art verschlechtert**, ob edaphisch oder **strukturell**, ist damit nicht entschieden. Es **scheint** aber, dass in diesem Schritt die **gestaltliche** Unterlegenheit von *Nardus* im **räumlichen Wettbewerb** mit den **hochwüchsigen** Gräsern **eine** sehr wichtige Rolle spielte. **Einer** kräftigen **Phleum-Festuca-Verdichtung** gegenüber ist *Nardus* mit seinen kurzen **Horstblättern** offensichtlich nicht gewachsen und zieht, **wie** nun mehrfach festgestellt, im dichten **Mischbestand** und auf für **beide** Partner günstigen Standarten den **kürzeren** (vgl. **Saumzonen-Phänomen** in N 2, N 3, N 5, N 6).

**Selbst** wenn nun *Nardus* in FN 3 **nicht schon** auf Grund **irgendwelcher äusserer** Einwirkungen (Chemismus der **eingeschwemmten** Stoffe, pH-Änderungen usw.) direkt **geschwächt** gewesen war, so gaben doch mindestens **stellenweise** strukturelle **Verdämmungseffekte** seitens *Phleum* und *Festuca* den **Ausschlag**. Ihre massive Vermehrung im Bestand war **offenbar** die **unmittelbare Ursache** der ruckartigen Verminderung und der **späteren Tiefhaltung** des **Nardus-Anteils**.

Der **Hauptanstoß zur Verbesserung** der Wettbewerbsposition der **Festucetum-Gräser** (bzw. + *Phleum*) und damit zur Schaffung einer **andern Rasenstruktur**, welche **schliesslich** die **Nardus-Dominanz** zu Fall brachte, muss von der **edaphischen** Verbesserung des **Flächensubstrates** ausgegangen sein. Wie aus den gesamten Veränderungen **der** lokalen **Rasenverfassung** **schliesslich** deutlich wurde, muss als **massgebliches Sukzessionsagens** die **Düngung durch Absatzstoffe** der **Hangdrainage** betrachtet werden. Vgl. oben.

Es versteht sich von selbst, dass der **Rasen** auf dieser **Entwicklungsstufe** mit viel *Phleum* für das **Wild** wieder **attraktiver** wurde und vermehrte **Beweidung** erfuhr. Der dadurch bedingte **Nährstoffentzug** sowie die **direkte Schädigung** mögen die **Ursache** für das spätere **Wiederabflauen** des **Phleum-Impulses** sein, so dass schon bald **weniger** **anspruchsvolle** Gräser sich breit machen konnten. 1955/1959 zeigt nur *Agrostis tenuis* eine **Ausweitung**, ein **triviales Regenerationsgras**, das sich in unserem **Zusammenhang** kaum je als **besonderes Sukzessionssymptom** auswies. Auch in dieser **Hinsicht** bleibt die **phleose** Fazies ohne **Aussicht** auf **langwährende Beständigkeit**.

1964



FN 3, 1939–1964.  
5, eine für *Nardetum*  
Intervall, 1955/1959,

Richtung fortge-  
*Nardetum*-Anteils  
(*Agrostis*)-Phase.

*Nardetum*-Regression,  
für das **Verständ-**  
charakters lassen  
Entwicklung vorliegt,  
gewordenen Fällen

N 1–11 klar zum  
Sukzessionsbewe-  
n durch die **Vehe-**  
über die Dauer-  
von **Störungs-**  
geschehens vorge-  
erung untersucht

ng des **Rasenge-**  
en.

950) eine gewisse  
mehrung einzelner

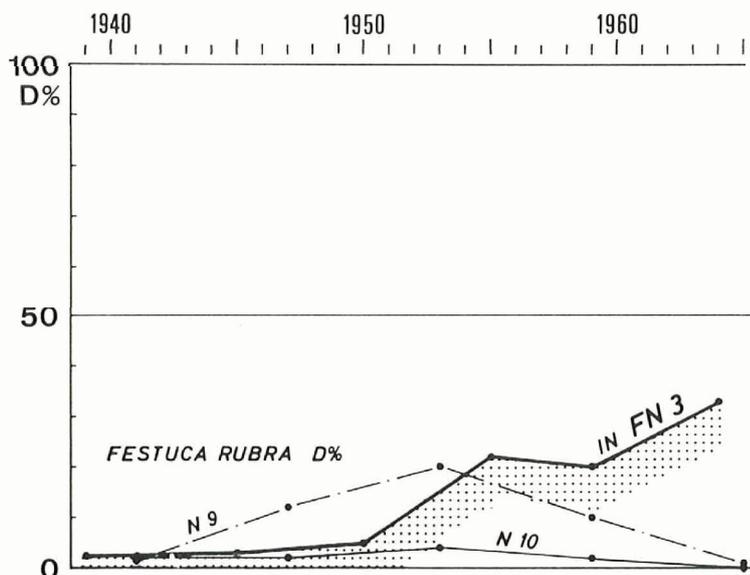


Fig. 31  
Verhalten von *Festuca rubra* (D%) in FN 3 (Nardirs-Rasen mit starker Störung ab 1950–1955).  
Vergleichskurven: N 9, *Nardetum* mit Störungsüberwindung; N 10, *Nardetum*, ungestört.

### III<sup>1-3</sup>, Festuceto-Nardetium-Phase FN 3, 1955–1964 Abb. 4 2 4 5

Die in FN 3 etwa zwischen 1955 und 1959 vollzogene Entwicklung besitzt den Charakter einer erfolgreichen Störungsregeneration, die vorläufig in einen Stationärzustand einzulenken schien.

Die Fraktionsbewegungen 1945–1955, die in Fortsetzung des bisherigen Anlaufes rasch zu einem völligen Zerfall der Nardus-Dominanz geführt haben würden, sind jedenfalls 1955–1959 fast ganz zum Stehen gekommen. An der höher gelegenen Geländehöhe waren die einst ausgedehnten Erosionsstellen inzwischen grösstenteils wieder vernarbt durch frische Regenerationsweide. Damit aber war offenbar der erwähnte zusätzliche Nährstoffzuschuss (Einschlammung) nach FN 3 zurückgegangen oder ausgefallen. Mit ihr wird auch die Begünstigung der *Phleum*-(*Festuca*)-Entwicklung und damit die strukturelle Bedrängung von *Nardus* durch diese Arten aufgehört haben.

Die Folge war ein Zustand ohne bestimmte Dominanz einer Art oder Fraktion.

Im ganzen Ablauf zeigte FN 3 also klar, dass die *Nardetum*-Fraktion selbst tiefgreifenden Störungen bzw. bedrängenden Rasenpartnern gegenüber (Fraktion B und C) recht widerstandsfähig bleibt. Diese Widerstandsfähigkeit der restlichen *Nardetum*-Fraktion äusserte sich in FN 3 auch in strukturellen und sukzessionellen Begleitscheinungen, so im Festbleiben der Flächenanteile aller übrigen *Nardetum*-Fraktionsarten und besonders im Unversehrtbleiben der Gruppe der Dauerparvalenten (*Luzula multiflora*, *Potentilla aurea*, *Botrychium lunaria*, *Ranunculus grenierianus*, *Carlina acaulis*). Die Rasenzusammensetzung blieb im wesentlichen unverändert.

Immerhin verrät das Beispiel FN 3 **unmissverständlich**, dass selbst eine hochgradige **Dominanz** von *Nardus* und der *Nardetum*-Fraktion bei weitgehender struktureller **Festigung** (Phase I, 1939–1945) nicht **völlig** unerschütterlich ist, wie man es nach **den zahlreichen *Nardetum*-Dauerflächenbefunden** beinahe annehmen **könnte**.

Der Fall FN 3 zeigt aber, dass es **offenbar** ganz **aussergewöhnlicher** Einwirkungen bedarf, um **eine** in langer Entwicklung gefestigte *Nardus*-Dominanz zu vernichten.

Nebenbei liefert er einen **alpwirtschaftlich nutzbaren Ausblick**, wie mit geeigneter **Düngung** und einer strukturell **wirksamen** Förderung und Festigung der Fettrasen-Gramineen, die **Borstgrasweiden erfolgreich melioriert werden können**.

Die jüngste **Weiterentwicklung** der Dauerfläche FN 3, 1959–1964, brachte zwar nochmals eine Senkung des *Nardus*-Anteiles, **zugleich** aber eine Verringerung des *Phleum*-Anteils. **Letztere** mag hauptsächlich auf erneuter **Substratvermagerung**, teils auf ein starkes **Ausäsen zurückgehen**. Jedenfalls verstärkten nur die Hauptgräser der *Festucetum*-Fraktion ihr **Flächenpauschal (35 → 55 D%)**, unter Ausbildung einer (*Festuca*)-*Agrostis*-Fazies **hochhalmiger Struktur**, die **natürlich** immer noch die *Nardus*-Entfaltung zu **hemmen** vermochte.

Diese **jüngste** Veränderung trägt aber im ganzen doch die **Züge** einer **erfolgreichen «Regeneration nach starker Wildbeweidung»**, wie sie in anderen Beispielen (FN 1, N 1, N 7, N 9) als **Vorstufe** einer **späteren Wiedererstarkung von *Nardus*** mehrfach festgestellt ist.

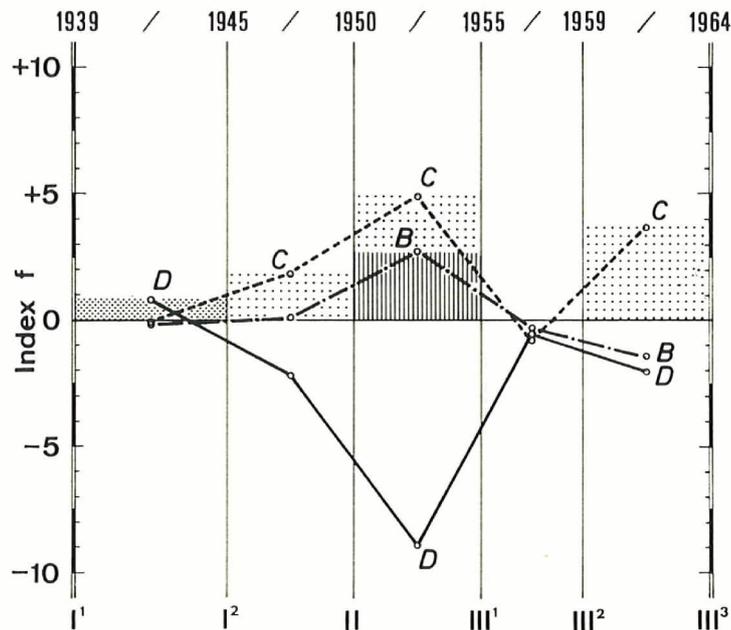


Fig. 32  
Fraktionsdynamik (Index f B, C, D) in FN 3, 1939–1964.

Die Störungsregenerationen im Nordus-Rasen ab 1945 erfolgten **auffällig** stossweise. Bei der stärksten Rasenumwandlung (Krise 1950/1955) war, neben C, die nitrophile *Phleum*-Fraktion B stark beteiligt, was auf temporäre Substratverbesserung schliessen lässt (vgl. Text). Im Intervall 1955–1959 kamen die Fraktionsbewegungen vorübergehend zum **Stillstand**, es blieb laut **Sukzessionsstabeile** bei fraktionsinternen Umlagerungen (*Achillea/Agrostis*) in C.

Gesamtbeurteilung FN 3 und Sukzessionsaussichten. Der von 1939 bis 1964 beobachtete Sukzessionsgang in FN 3 lieferte den Fall eines plötzlichen Rückschlags, der den Proberasen aus einer zunächst (1939-1945) regulären *Nardetum-Schonungsentwicklung* herausriss und in eine (prämatüre) Festuceto-Nardetum-Phase zurückversetzte. Von letzterer ist anzunehmen, dass sie bei Ausbleiben von **Fremdeinflüssen** künftig spontan zur vollen Wiederherstellung der früheren Nardus-Dominanz und zur Ausbildung der typischen *Nardetum-Verhältnisse* führen wird.

Bei Fortbestehen der starken Hirschbeweidung in diesem Alpbezirk und der damit immer wieder zu erwartenden **Rasenverkahlung** am Böschungshang über dem **muldigen** Flächenstandort FN 3 ist auch künftighin mit gelegentlichen **Phleum-Wellen**, auf die verschärfte **Beweidung** und *Festuca-Agrostis*-Regenerationsstadien folgen, zu rechnen.

So oder so bleibt aber das Beispiel FN 3 ein örtlich abweichender Fall und wird die Vorstellung von der normalen **Spontanentwicklung** der unbehelligten *Nardus-Schonungsweide* nicht widerlegen **können**.

Die völlig störungsfreie **autogene Rasenentwicklung** steuert auch an diesem Standort in Richtung *Nardetum*. Diese These **wird** sowohl durch die ungestörte Frühphase unserer Beobachtung **wie** durch die in manchen Einzelheiten sichtbar **gewordene Regenerationsfähigkeit** des Bestandes gegenüber den **allogenen Störungen** gestützt.

Der von 1939 bis  
plötzlichen Rück-  
regulären *Nardetum*-  
o-*Nardetum*-Phase  
iben von Fremdein-  
n *Nardus*-Dominanz  
wird.

ezirk und der damit  
über dem **muldigen**  
*um*-Wellen, auf die  
folgen, zu rechnen.

er Fall und wird die  
igsten *Nardus*-Scho-

ch an diesem **Stand-**  
**gestörte** Frühphase  
ar **gewordene Rege-**  
en gestützt.



Abb. 40. FN 3, 6. August 1939 *Nardetum*-Phase (I<sup>1</sup>) mit viel *Nardus* (90 D%) und wenig *Fesiuca rubra* (2,5 D%). *Veronica chamaedrys* 8 D%, *Phleum alpinum* 2 D%. Man beachte die Ähnlichkeit der Rasenphysiognomie mit jener der *Nardetum*-Flächen N 1-6 desselben **Kontrolljahres** 1939.

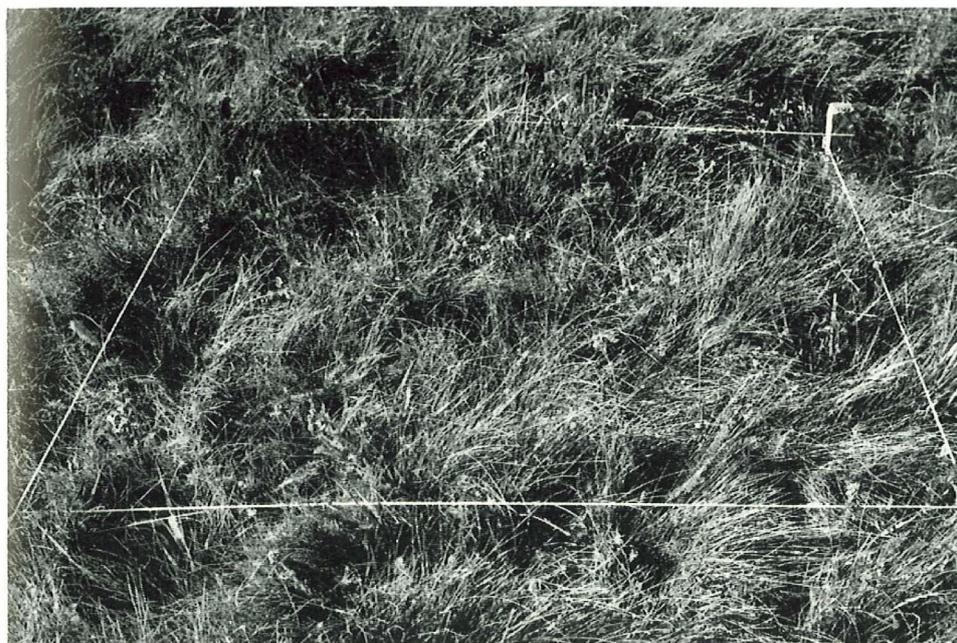


Abb. 41. FN 3, 7. August 1950: **Übergangsphase** (II). In diesem üppigen Rasenstadium ist der **Flächenanteil** der *Festucetum*-Fraktion vergrößert (von 11 auf 20 D%), jener von *Phleum* von 2 auf 5 D% gestiegen, dagegen *Nardus* von 92 auf 83 D% gefallen.



Abb. 42. FN 3, 25. Juli 1955; Festuceto-Nardstum-Phase, *Achillea*-Fazies (III<sup>1</sup>). Üppiger Entwicklungszustand mit reichlich *Phleum* (15 D%, als örtliches Kontrollmaximum der Art), und *Festuca rubra* (22 D%). Nardus-Anteil stark vermindert (40 D%).

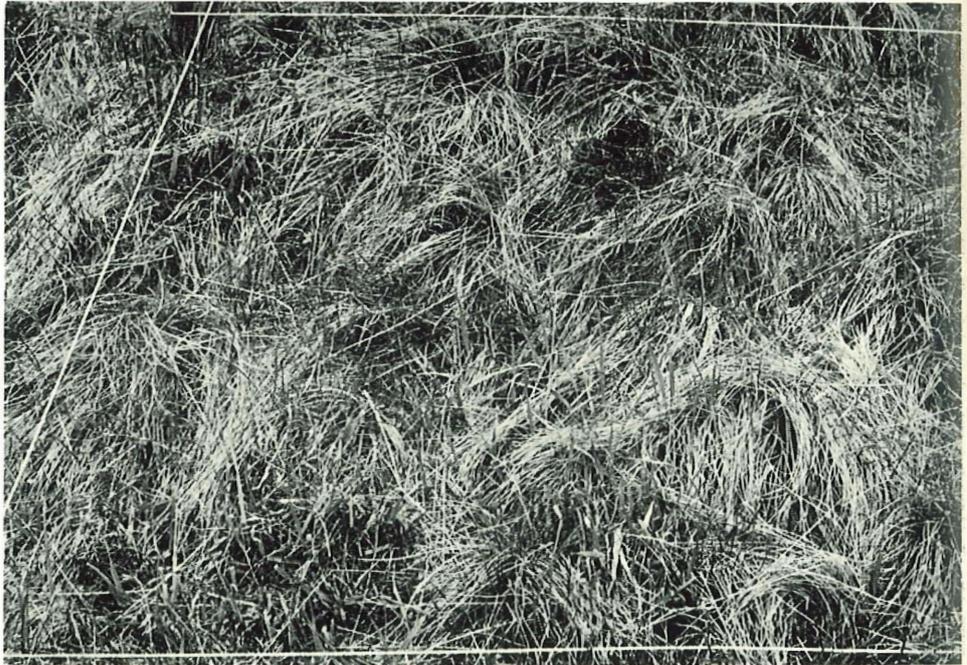


Abb. 43. FN 3, 8. Juni 1957; Festuceto-Nardetum-Phase in stark graminoser Fazies (III<sup>1-2</sup>). Vorfrühlings-Aspekt mit totem Nardus-Filz, durch den die Blattspitzen von *Festuca* und *Phleum* stossen, letztere vom Wild bestäubt.



II<sup>1</sup>). Üppiger Ent-  
mum der Art), und



er Fazies (III<sup>1-2</sup>).  
n von *Festuca* und



Abb. 44. FN 3, 14. August 1959: *Festuceto-Nardetum*-Phase, *Agrostis*-Fazies (III<sup>2</sup>). Hochhalmige Rasenstruktur (*Agrostis tenuis* 15 D%, *Festuca rubra* 20 D%, *Phleum alpinum* 14 D%). *Nardus* ist sichtlich raumbedrängt und zeigt steile Blattstellung (schlanke «Pinselhorste»).



Abb. 45. FN 3, 30. Juli 1964: Fortsetzung der *Festuceto-Nardetum*-Phase, mit Wildstörungen und graminosen Regenerationseffekten (*Festuca* 33 D%, *Agrostis tenuis* 22 D%) jedoch verminderten Anteilen von *Phleum* (7 D%) und *Nardus* (28 D%).

#### 4. Lückiger Nardetum-Rasen mit *Hieracium pilosella* unter Reservatsbedingungen

Dauerflächenbeobachtung PiN 1, 1939–1964, und PiN 2, (1922) 1944–1959

Auf allen einstigen Alpweideflächen des Parkgebietes fielen zu Beginn der Dauerflächenkontrollen allenthalben Flecken auf, die zwischen den geschonten und entsprechend hochgewachsenen übrigen Weiderasen durch ihre niedrige und meist lückige Besiedelung abstachen. Solche Flecken fanden sich besonders häufig auf buckeligen Geländepartien und stark besonnten Böschungen. In trockenen Sommern gehören sie zugleich zu den Stellen frühen Vergilbens und Vertrocknens.

Die Zusammensetzung dieser Flecken, an der zumeist Erdmoose und Flechten (Cladonien-Thalli) einen faziell bestimmenden Anteil besaßen, weist ebenfalls auf starke örtliche Erwärmung und Trockenheit dieser zumeist flachgründigen Stellen. Ziemlich deutlich, trotz physiognomischer Übereinstimmung, sind die Unterschiede der floristischen Zusammensetzung mit dem Wechsel des Gesteinsuntergrundes. Ein Beispiel aus einer Weide über Karbonat-Schutt von Alp Stabelchod steht seit 1927 in der Dauerfläche S 11 in Kontrolle (*Tortella-Cladonia symphyrcarpia*-Stadium, J. BRAUN-BLANQUET, 1931, p. 31).

Als Gegenstück aus einer *Nardetum*-Magerweide über silikatreichem (*Verrukano*)-Untergrund auf Alp La Schera unterstanden die im folgenden besprochenen zwei Dauerflächen PiN 1 und PiN 2 der Daueruntersuchung.

Das Phänomen der oft sehr scharfen Umgrenzung dieser Rasenblößen liess zunächst an mosaikartig wechselnde und entsprechend vegetationsdifferenzierende Standortunterschiede denken. Andererseits musste diese, im Zuge der allgemeinen Weideauflassung so auffallend niedrig und lückig gebliebene, meist gräserarme, aber kryptogamenreiche Vegetation ganz besonders die Frage nach dem sukzessionellen Schicksal wachrufen. Es liess sich vermuten, dass hier vielleicht irgendwelche Initialstufen der örtlichen Rasenentwicklung vorlagen

#### Pilosella-Nardetum-Dauerfläche PiN 1. Sukzessionstabelle VIII

(Ausgangszustand 1939: *Hieracium pilosella*-Rasen in Weidelücke)

##### a) Phasenbestimmung 1939–1964

Dauerinventar. Bei allen Wandlungen, die aus der Sukzessionstabelle hervorstechen, bewahrte die 25jährige Rasenentwicklung einen beachtlichen Inventarkern, eine Leitgruppe, die diesem Sukzessionsablauf floristisch eine überraschend hohe Konstanz verleiht. Von den 22 Gefässpflanzender Gesamtliste waren 10 Arten in allen sechs Etappenkontrollen vertreten, zwei weitere Arten in fünf Aufnahmen. Listenminimum 1939: 13 (10 + 3) Arten, Listenmaximum 1955: 19 (10 + 9) Arten. Auch von den 7 Kryptogamen der Fläche zeichnen sich 3 Arten (*Polytrichum juniperinum*, *Cladonia pyxidata*, *Cetraria islandica*) durch volle Perduranz aus.

Am Dauerinventar PiN 1 waren drei Rasenelemente beteiligt: Die Fraktion B (Fettmatte) mit *Phleum alpinum*; die *Festucetum*-Fraktion C mit 5 Arten: *Festuca rubra*, *Achillea millefolium*, *Galium pumilum*, *Cerastium arvense*\* und *Potentilla crantzii*\*.

## pilosella

2) 1944–1959

Beginn der Dauer-  
onten und entspre-  
d meist lückige Be-  
auf buckeligen Ge-  
nern gehören sie zu-

oose und Flechten  
weist ebenfalls auf  
gründigen Stellen.  
die Unterschiede der  
rundes. Ein Beispiel  
1927 in der Dauer-  
2. J. BRAUN-ELAN-

lichem (*Verrukano*)-  
chenen zwei Dauer-

össen liess zunächst  
zierende Standorts-  
neinen Weideaufblas-  
aber kryptogamen-  
nen Schicksal wach-  
stufen der örtlichen

## stabelle VIII

eidelücke)

sionstabelle hervor-  
chen Inventarkern,  
raschend hohe Kon-  
Arten in allen sechs  
en. Listenminimum  
en. Auch von den 7  
*juniperinum*, *Cladonia*

t: Die Fraktion B  
it 5 Arten: Festuca  
Potentilla *crantzii*\*

und die Nardetum-Fraktion D mit 4 Arten: *Carex ericetorum*\*, *Luzula multiflora*, *Hieracium pilosella*, *Senecio abrotanifolius*, sowie spdt. *Veronica fruticans*\* und *Nardus stricta*. Hierzu (D) wären weiter die oben genannten **perduranten** Kryptogamen zu schlagen. Die mit \* bezeichneten Arten sind in den FN-Flächen nicht oder nicht **perdurant** vertreten, kennzeichnen also besonders den **PiN**-Typ.

Bei der Fahndung nach den festen Zügen **M Mengenverhältnis** bemerkt man, dass auch in dieser Hinsicht die Nardetum-Fraktion im kontrollierten **Sukzessionsabschnitt** dauernd überwog. Hieraciuna *pilosella* blieb hier durchwegs die faziell wichtigste Art. Doch auch bei dieser Art schwankte der Flächenanteil beträchtlich (40–95 D%), sank aber nie stark unter die **Prävalenzschwelle** zurück, so dass die Stelle mit der Dauerfläche, bei **allen** Verwandlungen, bis heute als ein **hellgrauer** Fleck M gelblichen **Gramineenrasen** erhalten blieb.

Als zweitwichtigster Flächenbestandteil geht aus Tabelle VIII das **azidophil-humicole** Moos Polytrichum *juniperinum* (6–35 D%) hervor. Von den Blütenpflanzen hielt sich **ausser** *H. pilosella* einzig Festuca rubra (mit 2–30 D%) beständig über einem nennenswerten **Minimum**. Festuca *rubra* trat erst seit Kontrolle 1945 (14 D%) stärker hervor: Zu **Kontrollbeginn** enthielt die Fläche überhaupt keine Gräser als faziell bestimmende Elemente.

Besonders bemerkenswert ist, dass selbst diese lückige und unruhige Fläche über die 2½ **Kontrolldezennien** eine beachtliche Gruppe von Arten aufwies, die dauernd auf Tiefstwerten blieben, so (C) *Cerastium arvense*, Potentilla *crantzii*, *Galium pumilum* sowie (D) *Luzula multiflora*, *Senecio abrotanifolius*, *Veronica fruticans*, und unter den Flechten *Cetraria islandica*. Über die **mutmasslichen** Ursachen dieses Tiefbleibens **vgl. u.**

## Phasenakzente

**Phleetum-Fraktion (B):** *Phleum* (+ . 1 . + . 1 . 8 . + D%) war fast durchwegs mit geringsten D%-Werten vertreten, gab aber der Etappe um 1959 eine fazielle Note.

Die **Festucetum-Fraktion (C)** beteiligte sich mit den ± gestaffelten **Entfaltungswellen** folgender Arten an der **Phasengliederung**. An der **Expansionsbewegung** von Festuca rubra (2 . 14 . 18 . 18 . 30 . 21 D%) fallen zwei kräftige Vorstöße auf, ein erster im Intervall **1939/1945**, ein späterer 1955/1959. Durch den letzten Vorstoss gelangte die Art auf ihren Maximalstand, von dem sie bis zum Kontrollabschluss wieder etwas zurückfiel. **Entsprechend** lassen sich die früheste Beobachtungszeit um 1939 als Festuca-arme und die zuletzt ab 1959 erfasste als Festuca-reiche Epoche von der **dazwischenliegenden**, mindestens zehnjährigen Zeit einer mittelstarken Festuca-Beteiligung (14–18 D%) abtrennen.

Die Zwischenzeit (Kontrolle 1945–1955) ist im übrigen durch eine leichte Welle der **Festucetum-Dikotylen** Achillea millefolium (+ . 4 . 6 . 6 . 2 . 1 D%) ausgezeichnet (Achillea-Phase).

Wie bei Festuca ist auch im **Festucetum-Pauschal** eine dreistufige Progression erkennbar (2 . 19 . 24 . 24 . 32 . 22 D%), jedoch der Rückgang 1959–1964 noch deutlicher sichtbar.

Die Nardetum-Fraktion (D) beteiligte sich wie folgt an der Phasengliederung. Hieraciunz pilosella (95 . 42 . 44 . 50 . 45 . 40 D%) beherrschte das Flächenbild zu Beginn der Beobachtung (1939) ganz und gar. Beendet wird diese Pilosella-Phase schon **1939/1945** mit einem ± jähen Rückgang der Art auf weniger als die Hälfte des Vor-

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1959	1964	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	95	100	95	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% +	1	+	1	8	+	P
C) <i>Festuca rubra</i>	2	14	18	18	30	21	P
<i>Agrostis tenuis</i>	+	+	+	—	—	+	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	—	+	+	+	+	
<i>Achillea millefolium</i>	+	4	6	6	2	1	P
<i>Cerastium arvense</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Potentilla crantzii</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Leontodon hispidus</i>	+	1	—	—	—	—	
<i>Myosotis alpestris</i>	—	+	+	+	—	+	
<i>Gentiana nivalis</i>	—	—	—	+	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	—	1	4	13	20	30	(P)
<i>Carex ericetorum</i>	+	3	3,5	+	+	1	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	1	+	+	+	+	P
<i>Carex ornithopoda</i>	—	—	+	+	—	—	
<i>Hieracium pilosella</i>	95	42	44	50	45	40	P
<i>Senecio abrotanifolius</i>	1	+	+	+	+	1	P
<i>Veronica fruticans</i>	+	+	+	+	+	—	(P)
<i>Erigeron alpinus</i>	—	[+]	+	+	—	—	
<i>Potentilla aurea</i>	—	—	+	+	1	1	
<i>Euphrasia drosocalyx</i>	—	—	[+]	+	+	—	
<i>Euphrasia minima</i>	—	—	—	—	+	—	
K) <i>Polytrichum junipwinum</i>	35	30	28	18	8	6	P
<i>Bryum spee.</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Cladonia pyxidata</i>	1	8	2,5	+	+	+	P
<i>Cladonia macrophyllodes</i>	+	3	+	+	—	—	
<i>Cladonia symphyrcarpia</i>	+	3	1	+	—	—	
<i>Cetraria islandica</i>	+	1,5	+	+	+	+	P
<i>Peltigera rufescens</i>	—	—	+	+	1	0,5	

## PiN 1, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1939	1945	1950	1955	1959	1964	P	V
Total 1939-1964: 22	13	15	18	19	16	15	10	12
Fraktionsanteile: B) 1	1	1	1	1	1	1	1	0
C) 10	7 +1	8 <sup>-1</sup> <sub>+1</sub>	8 <sup>-1</sup> <sub>+1</sub>	8 <sup>-2</sup> <sub>+1</sub>	6 +2	8	5	5
D) 11	5 +1	6 +3	9 +1	10 <sup>-2</sup> <sub>+1</sub>	9 -3	6	4	7
Inventardynamik (Ziffer i)	2	5	3	5	5			

964	Perdurante (subperd.) Arten	
95		
	P	
21	P	
+		
+		
1	P	
+	P	
+	P	
+	P	
—		
+		
—		
30	(P)	
1	P	
+	P	
—		
40	P	
1	P	
—	(P)	
—		
1		
—		
—		
6	P	
—		
+	P	
—		
+	P	
0,5		

964	P	V
15	10	12
1	1	0
8	5	5
6	4	7

PiN 1, Auswertung der **Mengenverhältnisse**

I) <i>Etappenzustände</i>	1939	1945	1950	1955	1959	1964
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
<i>Phleotum</i> -Fraktion	+	1	+	1	8	+
<i>Festucetum</i> -Fraktion	2	19	24	24	32	22
<i>Nardetum</i> -Fraktion	96	47	<b>51,5</b>	63	66	73
Fraktionsformeln	(b)	(b)	(b)	(b)	b	(b)
	(c)	C	C	C	C	C
	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
<b>Graminiden</b>	2	20	<b>25,5</b>	32	58	52
<b>Herbiden</b>	96	47	50	56	48	43
<b>Moose, Flechten</b>	36	<b>45,5</b>	<b>31,5</b>	18	9	7
II) <i>Intervallbewegung</i>	1939/45	1945/50	1950/55	1955/59	1959/64	
Allgemeine Flächendynamik (Index v)						
	<b>12,8</b>	<b>2,9</b>	<b>3,9</b>	<b>9,1</b>	<b>6,8</b>	
<b>Regressionsbetrag</b> (v <sup>-</sup> )	-9,0	-0,6	-0,7	-2,3	-4,4	
<b>Progressionsbetrag</b> (v <sup>+</sup> )	+3,8	+2,3	+3,2	+6,8	+2,4	
Fraktionsdynamik (Index f)						
<i>Phleotum</i> -Fraktion	f <sup>B</sup>	+0,2	-0,2	+0,2	+1,8	-1,6
<i>Festucetum</i> -Fraktion	f <sup>C</sup>	+2,8	+1,0	0	+2,0	-2,0
<i>Nardetum</i> -Fraktion	f <sup>D</sup>	-8,2	+0,9	+2,3	+0,8	+1,4

PiN 1, Phasenbezeichnung	1939	1945	1950	1955	1959	1964
	I	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>	III <sup>1</sup>	III <sup>2</sup>
	Phase mit <b>Pilo-sella</b> -Prävalenz	<b>Achillea</b> -Phase . . . . . <i>Cladonia</i> -Fazies		Fazies mit <b>Nardus</b> -Ausweitung	<b>Festuca-Nardus</b> -Phase. . . . . <i>Phleum</i> -Fazies	

Anmerkung zu **Sukzessionstabelle VIII**

Lokalitnation PiN 1: I-m<sup>2</sup>-Fläche, Neigung 14°, S-Exposition auf **Hangvorwölbung**. Terrain frei **windexponiert**, **austrocknungsfähige Moränenböschung**. **Bodentiefe** gering, durchschnittlich etwa 8 cm (3-14 cm). Sandig-humoser Oberboden, pH etwa 5,5. Sichere **Winterschneedecke** (6. April 1955: 135 cm).

Aufnahmedaten der **Listenkontrollen**: 7. August 1939; 27. Juli 1945; 4. August 1950; 31. Juli 1955; 11. August 1959; 30. Juli 1964. Alle Aufnahmen von B. Srüssli.

Tabelle 5  
Perduranzvergleich PiN 1 und PiN 2

PiN 1, 1939-1946 (6 Aufnahmen)		PiN 2, 1944-1959 (4 Aufnahmen)	
B) <i>Phleum alpinum</i>	P	<i>Phleum alpinum</i>	4/4
C) <i>Festuca rubra</i>	P	<i>Festuca rubra</i>	4/4
<i>Achillea millefolium</i>	P	<i>Achillea millefolium</i>	4/4
<i>Cerastium arvense</i>	P	<i>Cerastium arvense</i>	4/4
<i>Galium pumilum</i>	P	<i>Galium pumilum</i>	4/4
<i>Potentilla crantzii</i>	P	<i>Potentilla crantzii</i>	4/4
		<i>Agrostis tenuis</i>	4/4
		<i>Myosotis alpestris</i>	4/4
		<i>Euphrasia drosocalyx</i>	4/4
		<i>Veronica chamaedrys</i>	4/4
		<i>Lotus corniculatus</i>	4/4
D) <i>Nardus stricta</i>	(P)	<i>Nardus stricta</i>	4/4
<i>Carex ericetorum</i>	P	<i>Carex ericetorum</i>	4/4
<i>Luzula multiflora</i>	P	<i>Luzula multiflora</i>	4/4
<i>Hieracium pilosella</i>	P	<i>Hieracium pilosella</i>	4/4
<i>Senecio abrotanifolius</i>	P	<i>Senecio abrotanifolius</i>	4/4
<i>Veronica fruticans</i>	(P)	<i>Veronica fruticans</i>	4/4
		<i>Potentilla aurea</i>	4/4
		<i>Erigeron alpinus</i>	4/4
		<i>Thymus serpyllum</i>	4/4
		<i>Antennaria dioeca</i>	4/4
		<i>Carlina acaulis</i>	4/4
		<i>Botrychium lunaria</i>	4/4

wertes. Einige Ähnlichkeit zur Pilosella-Reihe zeigt auch jene von *Polytrichum* (35 . 30 . 28 . 18 . 8 . 6 D%).

Einen besonders kräftigen Zug in den Sukzessionsverlauf brachte *Nardus* mit seiner durchgreifenden Progression (— . 1 . 4 . 13 . 20 . 30 D%). In ihrer Ausgeglichenheit lieferte diese Bewegung aber keine Akzente für diese Phasengliederung. Um 1959 haben die Gräser *Nardus* und *Festuca* (zusammen mit 50 D%) das einst stark prävalente *Hieracium pilosella* (nun 45 D%) überholt, was als Beginn einer Phase III, der *Festuca-Nardus*-Phase gelten kann. Mit dieser Phase III erreichte die Dauerfläche einen vollen Phanerogamen-Schluss. Auf diesen Entwicklungsabschnitt fällt auch eine leichte Erstarbung von *Potentilla aurea* (— . — . + . + . 1 . 1 D%) und *Peltigero rufescens* (— . — . + . + . 1 . 0,5 D%).

Anteiländerungen einzelner *Nardetum*-Komponenten lassen namentlich die Phase II noch feiner unterteilen. Der Phasenbeginn war vor allem durch die Thallus-Entwicklung einiger *Cladonia*-Arten ausgezeichnet (*Cladonia*-Fazies II<sup>1</sup>, 1945). In Kontrolle 1950 war die Fazies schon wieder am Abklingen (Flechten-Pauschal 1 . 15,5 . 3,5 . + . 1 . 0,5 D%).

Ungefähr mit dem Flechtenmaximum traf auch eine *Carex ericetorum*-Welle (+ . 3 . 3,5 . + . + . 1 D%) zusammen. Zugleich war in jenem Stadium die Phanerogamen-Deckung der Probefläche (1945: 67%, 1950: 75%) am geringsten.

Gegen Ende der *Achillea*-Phase (Kontrolle 1950–1955, 11<sup>8</sup>) traten, neben *Hieracium pilosella* und *Achillea*, die Graser *Festuca* (1%D%) und *Nardus* (13 D%) etwas kräftiger hervor.

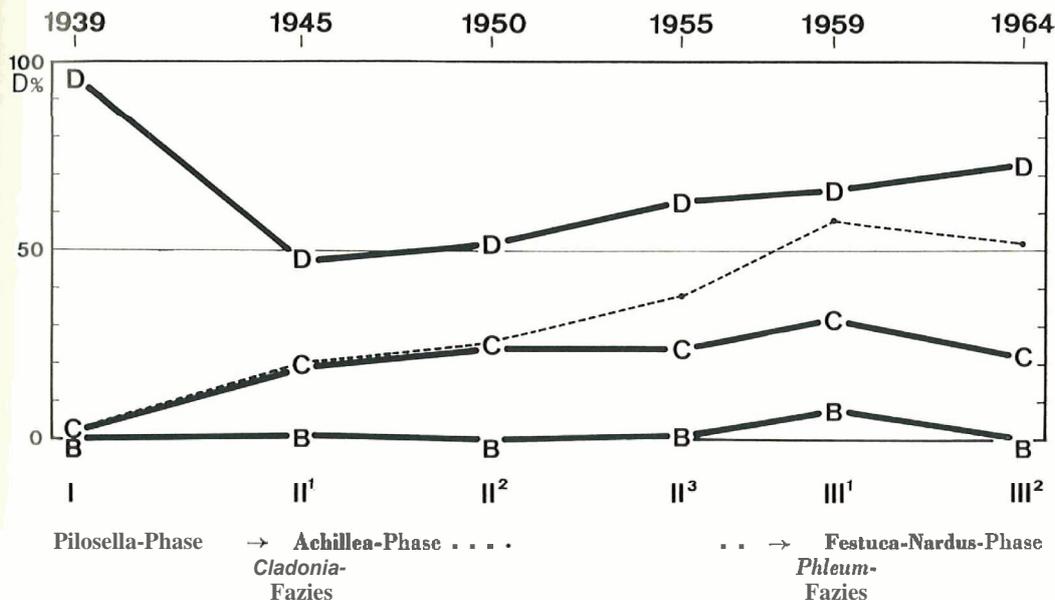
Für die Überblickgewinnung sei auch das Verhalten der **Fraktionspauschale** berücksichtigt. Die **Nardetum-Fraktion** (96.47, 51,5.63.66.73 D%) begann mit einem ausgesprochenen Hochstand, fiel dann (Pilose-&-Schwund) im Übergang zu *Cladonia*-Fazies unvermittelt ab, um dann Schritt um Schritt langsam wieder aufzusteigen. In dieser fraktionellen Sicht bemerkt man eine klare Bewegung, die von einem Höhepunkt zu eher scharfen Krise führte, auf die darauf eine ausgeglichene Progression folgte.

Anders das **Festucetum-Pauschal** (2.19.24.24.32.22 D%), das zur Zeit der *Nardetum*-(*Pilosella*)-Krise seinen kräftigsten Aufschwung erfuhr, dann aber während mindestens 10 Jahren nur schwache Fortschritte machte und nur noch 1955–1959 vorübergehend einen Impuls erlebte.

Abgesehen von der *Pilosella*-Fazies und ihrem Zusammenbruch beherrschte somit die **Nardetum-Fraktion** (D) mit einer durchgehenden Progression, die selbst in Phase III vielleicht noch nicht zum Abschluss gelangt ist, die beobachtete Dauerflächenentwicklung. Die **Festucetum-Fraktion** (C) griff nur in beschränkter Form in den Ablauf ein, sie scheint mit Beginn der III. Phase ihren Höhepunkt erreicht zu haben.

Mit dem Phasenwechsel gingen floristische Inventarveränderungen einher. Der artenärmsten *Pilosella*-Phase I fehlten mehrere erst in Phase II oder Phase III vorhandenen Arten. Nur in der (lockern) *Achillea*-Phase (II) wurden registriert: *Gentiana nivalis*, *Carex ornithopoda*, *Erigeron alpinus*. Im Laufe dieser Phase II verschwanden ans der Fläche *Agrostis tenuis*, *Leontodon hispidus*.

Fig. 33 Sukzessionsdiagramm PM 1 1939–1964



4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4  
4/4

*Polytrichum* (35.30)

*Nardus* mit seiner Ausgeglichenheit. Um 1959 haben stark prävalente III, der *Festuca*-fläche einen vollen Ertrag eine leichte Ertrag *Peltigera rufescens*

entlich die Phase II *Callus*-Entwicklung. In Kontrolle 1950 5.3,5. + .1.0,5

*Ericetorum*-Welle um die *Phanerogamen*.

Während Phase II<sup>1</sup> tauchte Nardus auf, ab Phase II<sup>a</sup> *Anthoxanthum*, *Potentilla aurea*, *Euphrasia drosocalyx* sowie *Peltigera rufescens*.

Erst in der **graminosen** Phase III wurde *Euphrasia minima* festgestellt; **hingegen** fehlten nun *Gentiana nivalis*, *Carex ornithopoda* sowie die **Rasenblößen** besiedelnden Flechten *Cladonia macrophyllodes* und *Cladonia symphy carpia*.

Numerisch fällt im Inventar eine allgemeine Artenzunahme bis 1955 auf, von minimal (1939) 13 bis maximal (1955) 19 Arten. In Phase III folgte eine Abnahme (bis 15 um 1964). Bestandesökologisch bezeichnend für die einzelnen Phasen ist z. B. die Anreicherung mancher für lockere und offene Bestände typischer Arten während der **Achillea-Phase**, ebenso das späte Verschwinden dieser Arten im graminosen **Flächen-**zustand. Zu bemerken ist ebenfalls ein zunehmendes Eintreffen  $\pm$  **azidophil-graminico-**ler Arten (*Nardus*, *Potentilla aurea* und *Euphrasia minima*; letztere mag um eine Nuance azidophiler sein als *Euphrasia drosocalyx*).

Im Artenverhältnis von **Pin 1** (Fig. 90) fällt auf, dass das Fraktionsinventar C über die Kontrollzeit hin ziemlich ausgeglichen blieb und nur leicht oszillierte (6–8 Arten), wogegen die Artenzahl der Fraktion D um 1955, also in der letzten Kontrolltappe der *Achillea*-Phase ihren Höchststand erreichte (10 Arten) und namentlich zahlreiche **Lückenbesiedler** aufwies, die dann **hernach** in der graminosen Phase wieder verschwanden.

#### b) Phasenstruktur, Syndynamik in **Pin 1**, 1939–1964

##### I, Phase mit **Pilosella-Prävalenz**, 1939 Abb. 46

Rasenstruktur. Die Flächenphysiognomie der ersten Kontrolltappe war beherrscht durch *Hieracium pilosella*, dessen Rosetten und beblätterte Kriechtriebe **damals** sehr ausgeglichen über eine mehrere Quadratmeter grosse Fläche ausgebreitet waren. Diesen **Überzug** durchbrachen nur da oder dort einige kleine Horste von *Festuca rubra*.

In rund 35% der Probefläche überkleidete *Hieracium pilosella* einen büstendichten, etwa 1 cm hohen Rasen von *Polytrichum juniperinum* ssp. *alpinum*, so dass das 2–3 cm hohe **Rasenprofil** in diesen Partien deutlich **zweischichtig** war (**Detailansicht** der Flächenecke links unten in **Abb. 51**).

Dominanzbeurteilung. In dem zu 100% geschlossenen Proberasen war 1939 ein hoher **Ausgeglichenheitsgrad** erreicht, wie er zweifellos nur als Ergebnis eines jahrelang ungestörten Wachstums und Ausgleichs verständlich ist. In den damals verflorenen zweieinhalb Jahrzehnten der Reservation war dieser, **als Wildäsung** nicht interessante Rasen offenbar weitgehend unbehelligt geblieben (Schonungsentwicklung). Ganz anders vor der Reservatszeit. In der Epoche der Viehbeweidung mit ihrer starken **Trittwirkung**, waren die **Verdichtungsprozesse** auf derart flachgründigem (buckligem) **Weideterrein** zweifellos besonders stark behindert, bzw. weitgehend unterbunden.

Auffallend ist nun, dass im 1939 vorliegenden Rasen **ausser** dem *Hieracium* nur 12 weitere Gefässpflanzen siedelten, und dass diese **darin** meist nur in Spuren vertreten waren, während häufige Arten der Umgebung ganz fehlten. Diese Spärlichkeit der Beimischung mag sich vor allem daraus erklären, dass die Besiedler dieser austrocknenden Gelände buckel von Zeit zu Zeit einer scharfen lokalökologischen Selektion unterlagen, so dass hier viele Arten nicht oder höchstens kurzfristig aufkamen und nur zu spärlicher

**Entfaltung** gelangten. Um so beachtlicher ist unter diesen extremen Bedingungen der **Besiedlungserfolg von *Hieracium pilosella* und *Polytrichum juniperinum***. Wie weit diese zwei **flächenmässig wichtigsten Arten die Rasenstruktur** wirksam beherrschten und ihrerseits (als **Dominanzgefüge**) das **Fussfassen** weiterer Arten und die **Mengenentfaltung (mikroklimatisch, chemisch usw.)** entscheidend **beeinflussten**, ist schwer **ZU** sagen. Nach dem auffälligen **Unterschied der Mengenteile** ist man geneigt, auch in diesem **Rasenbeispiel** mit gewissen **Bedrängungseffekten zu rechnen**.

Besonders fragt **man sich** aber, **weshalb** hier gerade **die in** den umgebenden **Weiderasen** massenhaft vorhandenen und **reichlich samenbildenden** Gräser, 1939, d.h. nach zweieinhalb Jahrzehnten der **Schonung** immer noch fehlten (*Nardus*), oder (wie *Festuca rubra*) **noch nicht erfolgreicher zur Entfaltung** gelangt waren.

Nach dem **einen Etappenbefund** 1939 war selbstverständlich eine **befriedigende** Beurteilung der **Dynamik** und Gleichgewichtsverhältnisse unmöglich, da die **Reaktionsweise** der beteiligten **Artengruppen** noch gänzlich **unbekannt** war. Im besonderen musste die **Frage** offen **bleiben**, wie **weit** das angetroffene Inventar- und **Mengenverhältnis** des **Flächenausschnittes** schon einem **Dauerzustand** oder einem **kurzen Übergangsstadium** entsprach, in welchem **vielleicht** gewisse **damals spärliche** Arten eben im Begriff standen, sich ausgiebiger zu entfalten.

## II, Achillea-Phase (Kontrolletappen 1945, 1950, 1955)

### 1 1 *Cladonia*-Fazies 1945 Abb. 47

Die Struktur der Pilosella-Phase und das in ihr 1939 angetroffene **Prävalenzverhältnis** war in den Kontrollbefunden des Sommers 1945 weitgehend zerstört, offensichtlich durch äussere **Natureinflüsse (Wildevirkungen, Dürreeffekte)**. Die Gelegenheit, eine unversehrte Weiterentwicklung der Pilosella-Phase für das eben verflossene Intervall syndynamisch bilanzieren zu können, hatte sich nicht ergeben, dafür war es möglich geworden, das Art- und Fraktionsverhalten unter gestörten Verhältnissen näher zu prüfen.

Der Grad der allgemeinen Flächendynamik war im **Veränderungsschritt 1939/1945** beträchtlich (Index  $v$  12,8). Die regressiven Beträge überwogen (Index  $v$  -9,0) stark und bestanden zur Hauptsache aus dem Rückgang von *Hieracium pilosella* (95  $\rightarrow$  42 D%, Index  $s$  -8,8), Fig. 35, p. 185.

Progressionsschritte in Störungsphasen sind von besonderem Interesse. Hier wurden solche namentlich von Graminiden vollzogen und zwar von **Arten** aller drei **Flächenfraktionen**, so von Phleum (Fraktion B), von *Festuca rubra* (C) als überhaupt erfolgreichster Art in diesem Schritt (2  $\rightarrow$  14 D%), sowie von *Carex ericetorum* (D) und *Nardus* (D), letztere jetzt (mit 1 D%) neu in der Fläche. Unter den Dikotylen dagegen hatte nur *Achillea* (C) einen nennenswerten Fortschritt gemacht ( $s = +0,6$ ). Auch im **Flächenbild** fiel die Schafgarbe (4 D%) durch ihre starke und bereits recht ausgeglichene Ausbreitung auf.

Unter den Kryptogamen hatte *Polytrichum juniperinum* (35  $\rightarrow$  30 D%) namhafte Flächenverluste zu verzeichnen und fiel ausserdem durch kümmerliche Vitalität und Braunverfärbung auf, so **z. B.** an Stellen minimaler Bodentiefe (Dürreeffekt, evtl. plus Beschädigung durch Wildtritt, Harn).

Dagegen hatten Cladoitien (vgl. Tab. VIII) und *Cetraria islandica* ihren **Flächenanteil** insgesamt von rund 1 D% auf 15,5 D% erhöht (*Cladonia pocillum* und *Cladonia*

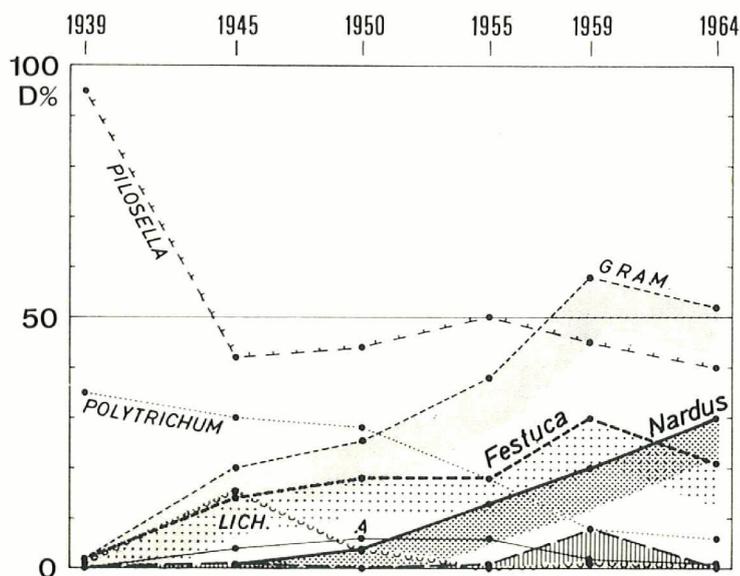


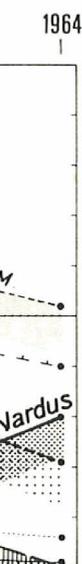
Fig. 34  
Spezielle Verhaltensvergleiche (D%) strukturell wichtigster Arten im Lücken-Nardetum Pi 1, 1939–1964. (LICH. = Flechten-Thalli; senkrechte Schraffur: *Phleum alpinum*; A = Achillea.)

niacrophylloides reichlich fruct.)! Diese Flechten hatten sich vorwiegend im *Polytrichum*-Rasen eingenistet. Wildeinflüsse mögen (z. B. durch Düngerwirkung) die Progressionen von *Phleum* und *Festuca rubra* begünstigt haben.

Für die Flechten wie für *Festuca rubra* mag auch der nasse Sommer 1944 förderlich gewesen sein. Die Monate unmittelbar vor Kontrolle 1945 waren dagegen sehr trocken (Buffalora Juni 78 mm, Juli 31 mm Niederschlag).

Über die Ursachen der plötzlichen Flechtenzunahme 1939–1945 ergaben sich aus den Sukzessionsumständen keine greifbaren Anhaltspunkte (Änderung der chemischen Substratverhältnisse?). Möglich, dass Analysen aus anderen Dauerflächenserien genauere Hinweise über das syndynamische Verhalten der Lichenen in Weideblößen liefern werden. Zur raschen Beendigung der Flechtenfazies (1945–1950) haben sehr wahrscheinlich die seit den frühen 40er Jahren verstärkten und zum wichtigen Dauerfaktor gewordenen mechanischen Wildwirkungen (Trittschäden) wesentlich beigetragen. Später kam zunehmend auch eine Verdrängung durch erstarkte Gräserhorste (*Festuca* und *Nardus*) dazu. Jedenfalls wurden in PiN 1 bis heute keine neuen Flechtenentfaltungen vom früheren Ausmass beobachtet.

Im weitem Verlauf der Achillea-Phase (II<sup>2-3</sup>, Kontrolle 1950, 1955) waren im Rasen von PiN 1 immer wieder Spuren leichter Wildeinflüsse und strukturelle Reaktionen auf solche zu beobachten. In den Progressionen zeigte sich aber einstweilen keine sichtbare Betonung irgendeiner der drei Rasenfraktionen, woraus eine bestimmte Entwicklungstendenz zu erkennen gewesen wäre. Abb. 4849.



...Nardetum PiN 1,  
...um; A = Achillea.)

...im *Polytrichum*-  
...die Progressionen

...er 1944 förderlich  
...egen sehr trocken

...ergaben sich aus  
...ng der chemischen  
...ichenserien genau-  
...eideblößen liefern  
...haben sehr wahr-  
...tigen Dauerfaktor  
...tlich beigetragen.  
...serhorste (*Festuca*  
...en Flechtenentfal-

...1955) waren im  
...strukturelle Reak-  
...a aber einstweilen  
...us eine bestimmte

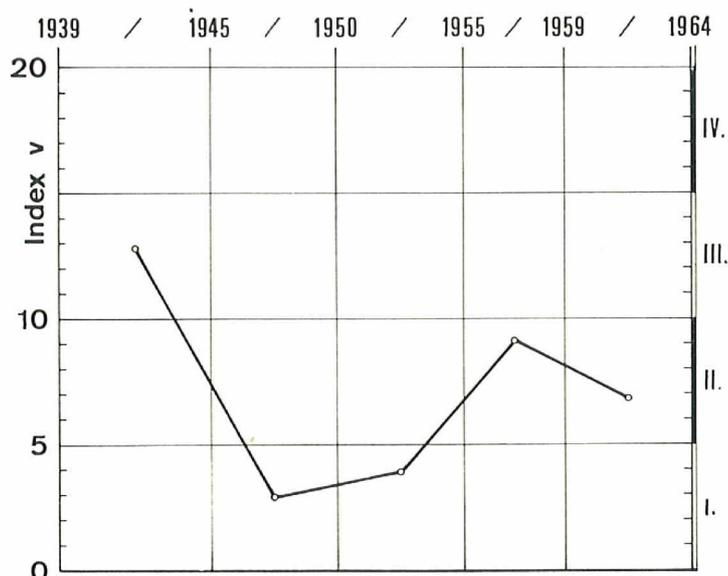


Fig. 35

Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) in der *Pilosella-Nardetum*-Dauerfläche P i 1, 1939–1964. Ausser bei Dürrewirkungen (1939/1945) blieb die Flächendynamik im langsamen Verfestigungsprozess dieses Lückennardetums mässig bis schwach.

Die allgemeine Flächendynamik 1945/1950 und 1950/1955 blieb bemerkenswert schwach (Index  $v$  2,9 bzw. 3,9): Das Rasenwachstum schien sich auf die vermehrten Wildeinflüsse umgestellt zu haben, andererseits waren schärfere Dürrekrisen ausgeblieben. Fig. 35.

*Hieracium* hatte seinen Anteil bis 1955 von 44 auf 50 D% erhöht, *Achillea* von 4 auf 6 D%. Beide Werte sind nach dem heutigen Rückblick Höchststände dieser herbosen Phase geblieben.

Auch die schon erwähnte Inventarzunahme 1945–1955 (15 → 19 Arten) lässt sich in diesem Fall als Ausdruck einer ruhigen Entwicklung verstehen.

Als sukzessionell bemerkenswertestes Ereignis wurde in Kontrolle 1955 eine ansehnliche *Nardus*-Erstarkung registriert. Diese Art, die 1939 noch ganz fehlte, hat 1950/1955 ihren Anteil von 4 auf 13 D% vermehrt. *Festuca* hingegen war im gleichen Zeitraum ohne Fortschritte geblieben, so dass man sich fragen konnte, ob auch *Nardus* weiterhin progressiv bleiben würde oder ob der Vorstoss 1950/1955 ( $s + 1,8$ ) nur eine vorübergehende Regung bleiben würde.

### III, *Festuca-Nardus*-Phase

III<sup>1</sup>, Fazies mit *Phleum alpinum* (8 D%), Kontrolle 1959 Abb. 50, 1960

Schon nach dem äusseren Aussehen musste sich der Flächenbestand wesentlich gewandelt haben. Der Rasen war dichter, sowie stärker graminös geworden (Gramineenpauschal 38 + 58 D%). Der Listenvergleich zeigt, dass nicht nur *Nardus* erneut einen

Schritt voran getan hatte (13 → 20 D%), sondern mit ihr auch *Phleum* (1 → 8 D%) und namentlich *Festuca* 18 → 30 D%), also alle Hauptgräser der drei Rasenfraktionen.

Hieraciunt (50 → 45 D%) und *Achillea* (6 → 2 D%) waren im Zuge dieser erfolgreichen Vergasung zurückgefallen, ebenso *Polytrichum* (18 → 8 D%). Der Aufschwung von *Phleum* verrät, dass auf diesem sonst so magern Platz Wilddünger an der Wandlung nicht unwesentlich beteiligt sein musste.

Der Index  $v(9,1)$  verrät eine nicht geringe Belebung der Flächendynamik, bei starkem Überwiegen der Progressionswerte ( $v^- 2,3$ ;  $v^+ 6,8$ ).

### III<sup>2</sup>, Etappe 1964

Erst die Kontrolle 1964 nach iveitern 5 Jahren erbrachte die volle Bestätigung dafür, dass der Erstarkungsschritt 1955/1959 nicht eine zufällige Regung war, sondern den tatsächlichen Auftakt einer nachhaltig fortschreitenden strukturellen Rasenverfestigung darstellte. Diese erfolgte in Form einer Positionsverbesserung der *Nardetum*-Fraktion in einem wichtigen Graminisierungsprozess, bei dem u. a. der Lückensiedler *Hieraciuna pilosella* durch das unaufhaltsam vorrückende Borstgras ersetzt wurde. Im Vorstoss 1959/1964 erreichte *Nardus* sein bis jetzt kräftigstes Progressionsmass (Index  $s +2,0$ ), so dass man angesichts dieser erneuten Temposteigerung immer weniger geneigt ist, mit einem baldigen Verebben dieser Expansionswelle zu rechnen. Das weitere Geschehen wird aber von den künftigen Sukzessionsumständen abhängen.

Aus dem bisherigen Verlauf lassen sich aber wesentliche Anhaltspunkte über die örtlich massgebenden spontanen Entwicklungstendenzen gewinnen. So fällt im Überblick über die Fraktionsbewegungen z. B. auf, dass die Entfaltung von *Phleum* (Fraktion B), wie sie 1959 registriert wurde, (wie oft in andern Beispielen) nicht von Dauer war (Ausweidung, Düngerschwind).

Doch auch *Festuca* ist vom 1959er Stand (30 → 21 D%) zurückgefallen. Die Art, und mit ihr die *Festucetum*-Fraktion (bzw. *Achillea*), mag als Wegbereiter der *Nardetum*-Entwicklung gewirkt haben, scheint nun aber das Feld der *Nardetum*-Fraktion (1945-1964: 47 . 51,5 . 63 . 66 . 73 D%) zu überlassen, die seit der *Pilosella*-Krise unaufhaltsam vorrückte. Als unbeliebte Wildäsung wird der *Nardus*-Rasen auch künftighin kaum stark gefährdet sein; um so weniger als er durch die Vermehrung und Erstarkung der *Nardus*-Horste trittresistenter geworden ist. Ein wichtiges Moment in der Bestandesökologie der neuen Struktur wird die allmähliche Vermehrung und Sicherung der Feinerde-Akkumulation im nun verfestigten Gramineenrasen darstellen.

Vermutlich wird die *Nardus*-Entfaltung trotz allem nicht in einem Zuge zur vollständigen Flächenfüllung führen, sondern vorher abgebremst werden. Denn auch künftig werden von Zeit zu Zeit Dürreschäden auftreten und sich mindestens auf den flachgründigsten Stellen hemmend auf *Nardus* auswirken. Jedenfalls ist damit zu rechnen, dass auf Jahrzehnte hinaus abwechselnd kleinere oder grössere Komplexe des *Pilosella*-Rasens die vom *Nardus*- bzw. Graminiden-Rasen unerfüllten Restpartien besetzen werden (= *Pilosella*-Variante der *Nardetum*-Entwicklung auf extremen Standorten).

Nach dem jüngsten und bisher örtlich stärksten Progressionsindex von *Nardus* (1959/1964  $s +2,0$ ), d. h. bei einem Zuwachs von 2 dm<sup>2</sup> pro m<sup>2</sup>-Fläche im Jahr, wäre theoretisch eine etwa 90%ige *Nardus*-Besetzung frühestens im Sommer 1994 zu erwarten. Doch wird diese Optimalentwicklung bei den behindernden Sukzessionsumständen schwerlich realisiert werden (fragmentarische Sukzession).

m (1 → 8 D%) und  
senfraktionen.

Zuge dieser erfolg-  
8 D%). Der Auf-  
Wilddünger an der

dynamik, bei star-

Bestätigung dafür,  
war, sondern den  
turellen Rasen-  
esserung der *Nard*-  
u. a. der Lückenbe-  
Borstgras ersetzt  
gstes Progressions-  
steigerung immer  
isivelle zu rechnen.  
ständen abhängen.

tspunkte über die  
innen. So fällt im  
ltung von Phleum  
spielen) nicht von

allen. Die Art, und  
ter der *Nardetum*-  
rn-Fraktion (1945-  
n-Krise **unaufhalt-**  
h künftighin kaum  
nd Erstarkung der  
in der **Bestandes-**  
icherung der Fein-

em Zuge zur voll-  
i. Denn auch künf-  
indestens auf den  
ist damit zu rech-  
ere Komplexe des  
en Restpartien be-  
ng auf extremen

ndex von *Nardus*  
che im Jahr, wäre  
immer 1994 zu er-  
en Sukzessionsum-

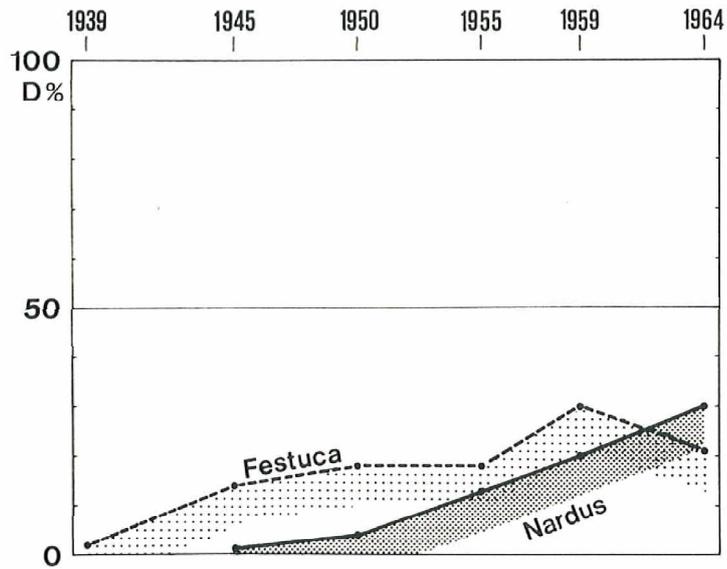


Fig. 36  
Das Verhalten von *Festuca rubra* und *Nardus siricta* (D%) in Fläche PiN 1, 1939–1964. Progressionsstaffelung während der Konsolidierungsprozesse im zeitweise trockenheitsgefährdeten Lücken-Nardetium.

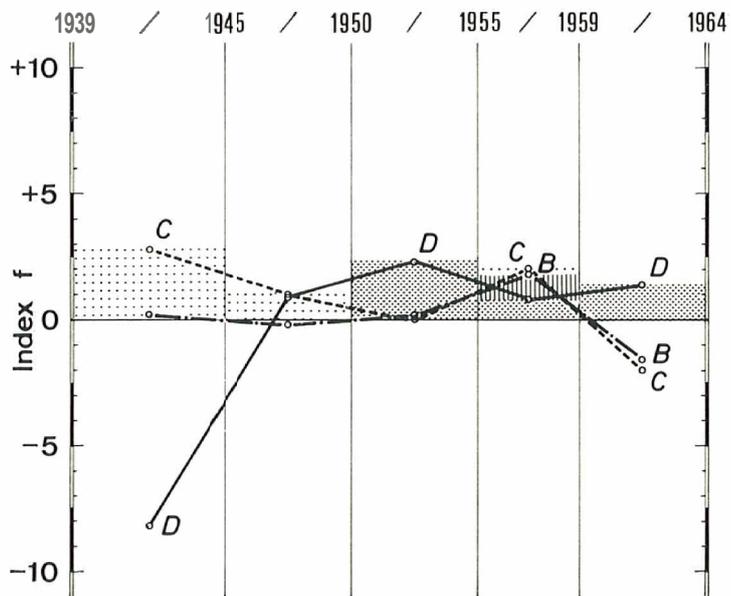


Fig. 37  
Fraktionsdynamik (Index f<sup>B, C, D</sup>) in PiN 1.  
Wechsel zwischen *Festuceum*-(C)- und *Nardetum*-(D)-Vorstößen in den Verfestigungsprozessen des Lücken-Nardetums. 1955–1959 verband sich mit einer D/C-Progression eine vorübergehende *Phleum*-Erstarkung.

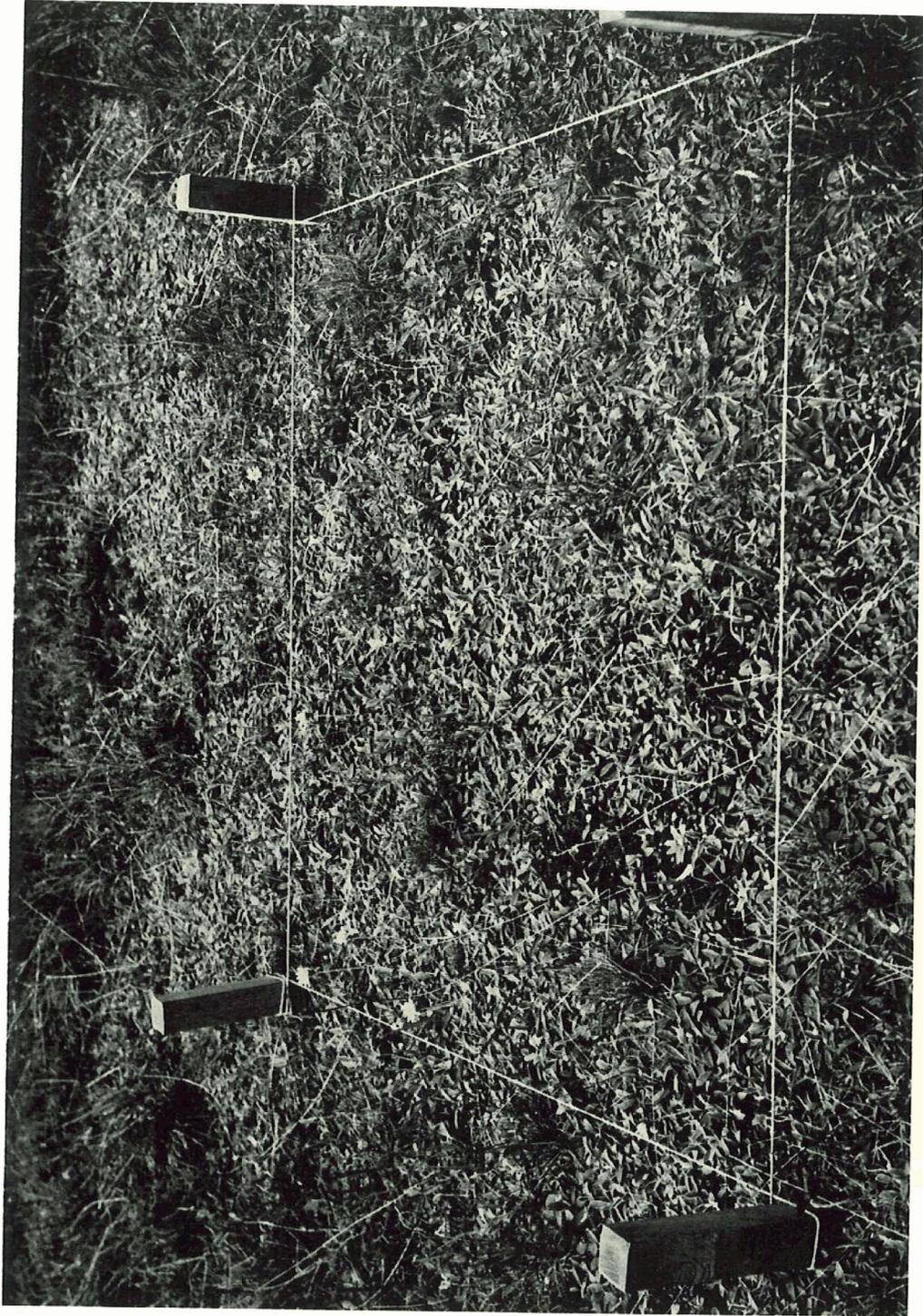


Abb. 46. PIN I, 6. August 1939: Lücken-Nardetum in *Pilosella*-Phase mit minimaler Gräser-Besetzung (I). *Pilosella* 95 D%; dunkle Partien dichter Moos-Rasen von *Polytrichum juniperinum*. Nardus, in der Umgebung reichlich, fehlt diesem Flächenstadium.

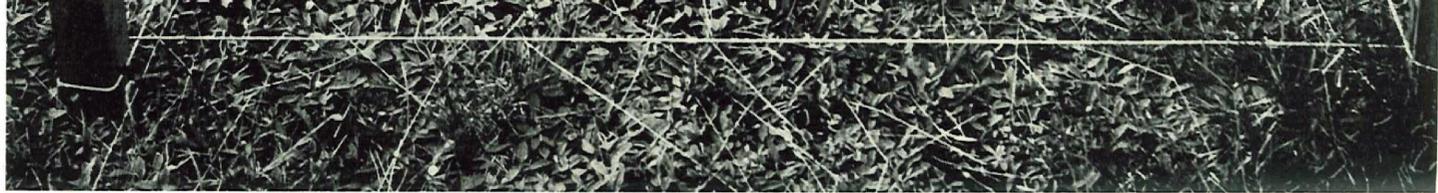


Abb. 46. PiN 1, 6. August 1939: Lücken-Nardetum in *Pilosella*-Phase mit minimaler Gräser-Besetzung (I). *Pilosella* 95 D%; dunkle Partien dichter Moos-Rasen von *Polytrichum juniperinum*. *Nardus*, in der Umgebung reichlich, fehlt diesem Flächenstadium.

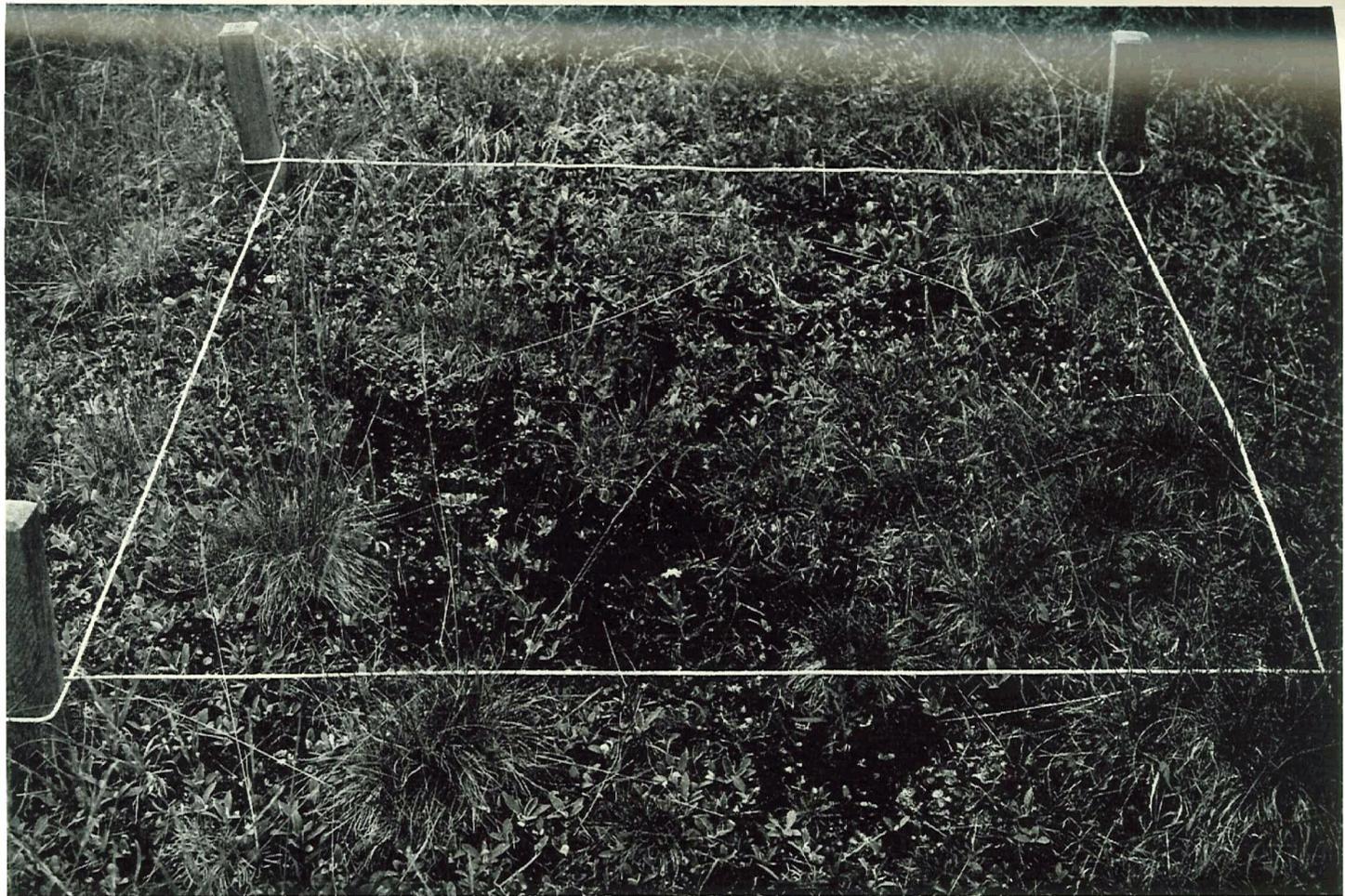


Abb. 47. P i 1, 27. Juli 1945: Achillea-Phase (11<sup>1</sup>), Cladonia-Fazies. *Pilosella*-Anteil auf 42 D% reduziert. *Polytrichum* teils abgestorben. Vorübergehende Flechten-Entfaltung (16,5 D%). *Festuca rubra*-Anteil verstärkt (14 D%). *Nardus* 1 D%.



Abb. 48. PIN 1, 9. August 1950: Fortsetzung der *Achillea*-Phase (II<sup>2</sup>) mit leichter *Pilosella*-Ausweitung (auf 5 D%), *Nardus* 4 D%.



Abb. 48. PiN 1, 9. August 1950: Fortsetzung der *Achillea*-Phase (II<sup>3</sup>) mit leichter *Pilosella*-Ausweitung (auf 5 D%). *Nardus* 4 D%.

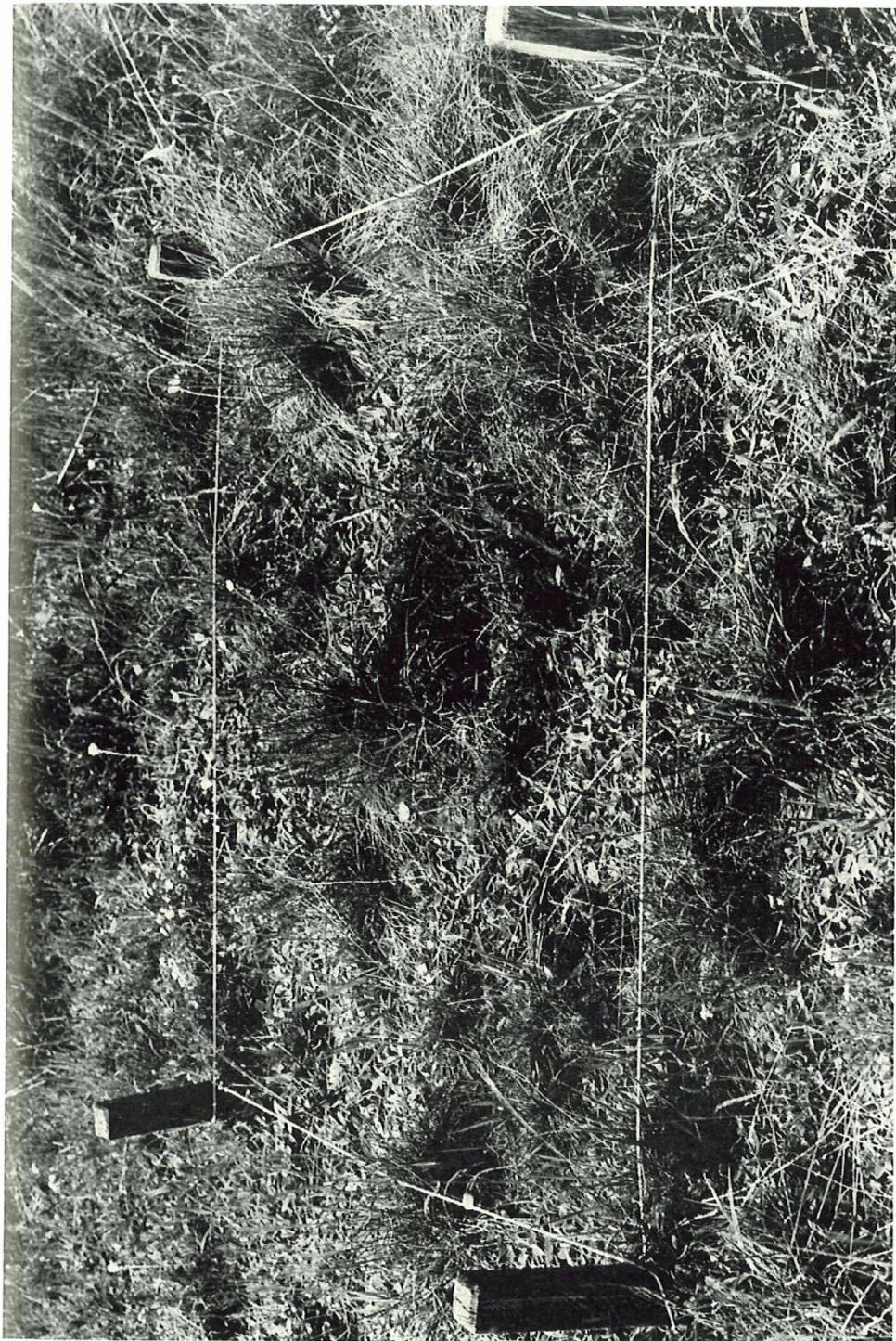


Abb. 49. PiN 1, 27. Juli 1955: *Achillea*-Phase, Fazies mit *Nardus*-Ausweitung (II<sup>3</sup>). *Nardus* besetzt nun 13 D%, *Pilosella* 50 D%, *Festuca* blieb auf 18 D%.



Abb. 50. PiN 1, 27. August 1960: *Festuca-Nardus*-Phase, *Phleum*-Fazies (etwa III). Die Gräser sind prävalent geworden (1959 pauschal 58 D%, bzw. *Festuca* 30 D%, *Phleum* 8 D%, *Nardus* 20 D%). *Pilosella* und *Polytrichum* sind zurückgegangen.



Abb. 50. **PfN I**, 27. August 1960: *Festuca-Nardus*-Phase, *Phleum*-Fazies (etwa III<sup>1</sup>). Die Gräser sind prävalent geworden (1959 pauschal 58 D%, bzw. *Festuca* 30 D%, *Phleum* 8 D%, *Nardus* 20 D%). *Pilosella* und *Polytrichum* sind zurückgegangen.

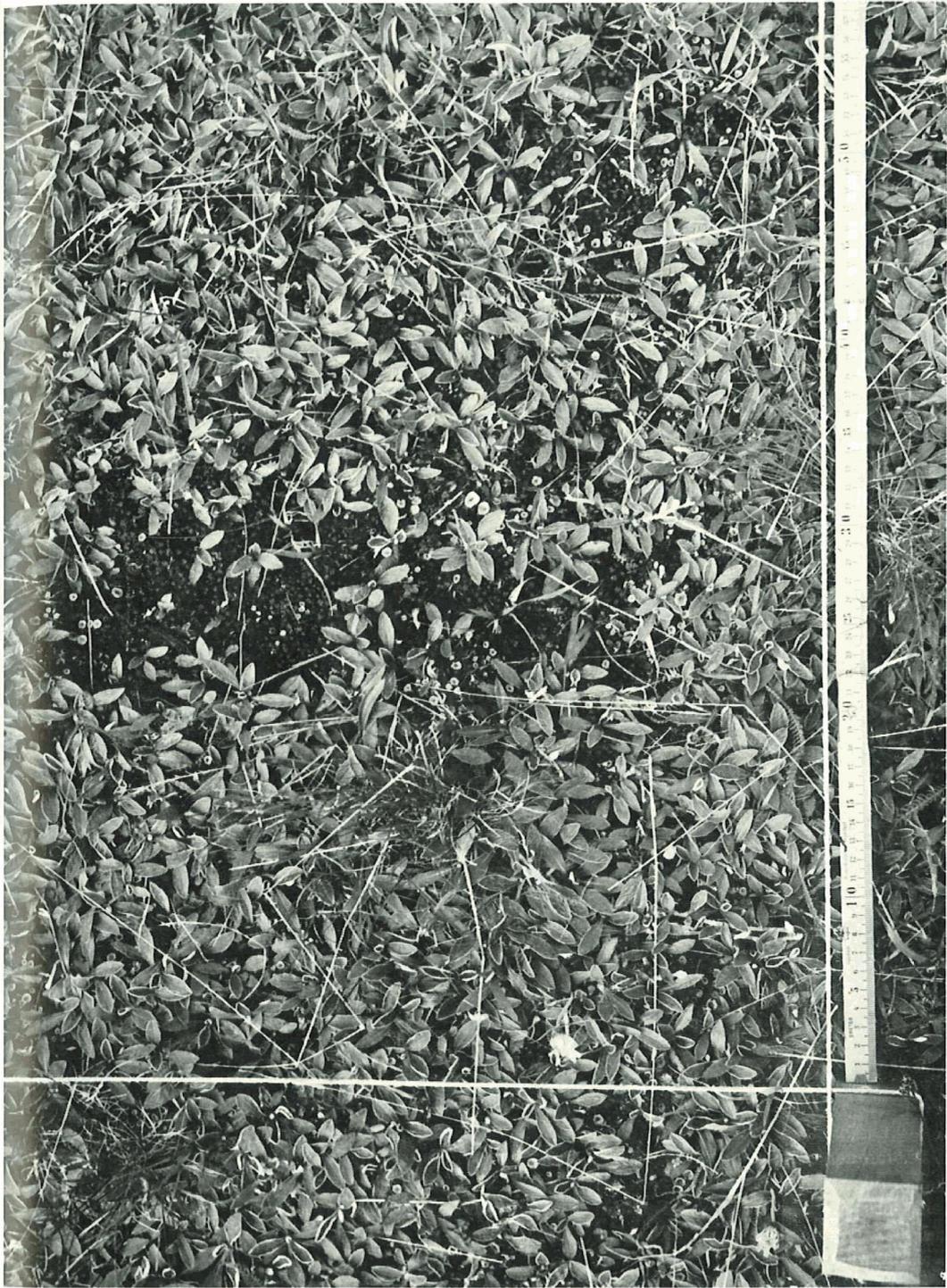


Abb. 51. **PfN I**, Flächenviertel, 6. August 1939: *Pilosella*-*Polytrichum*-Rasen mit geringer Beimischung anderer Arten (*Festuca rubra*, *Cladonia pyxidata*).

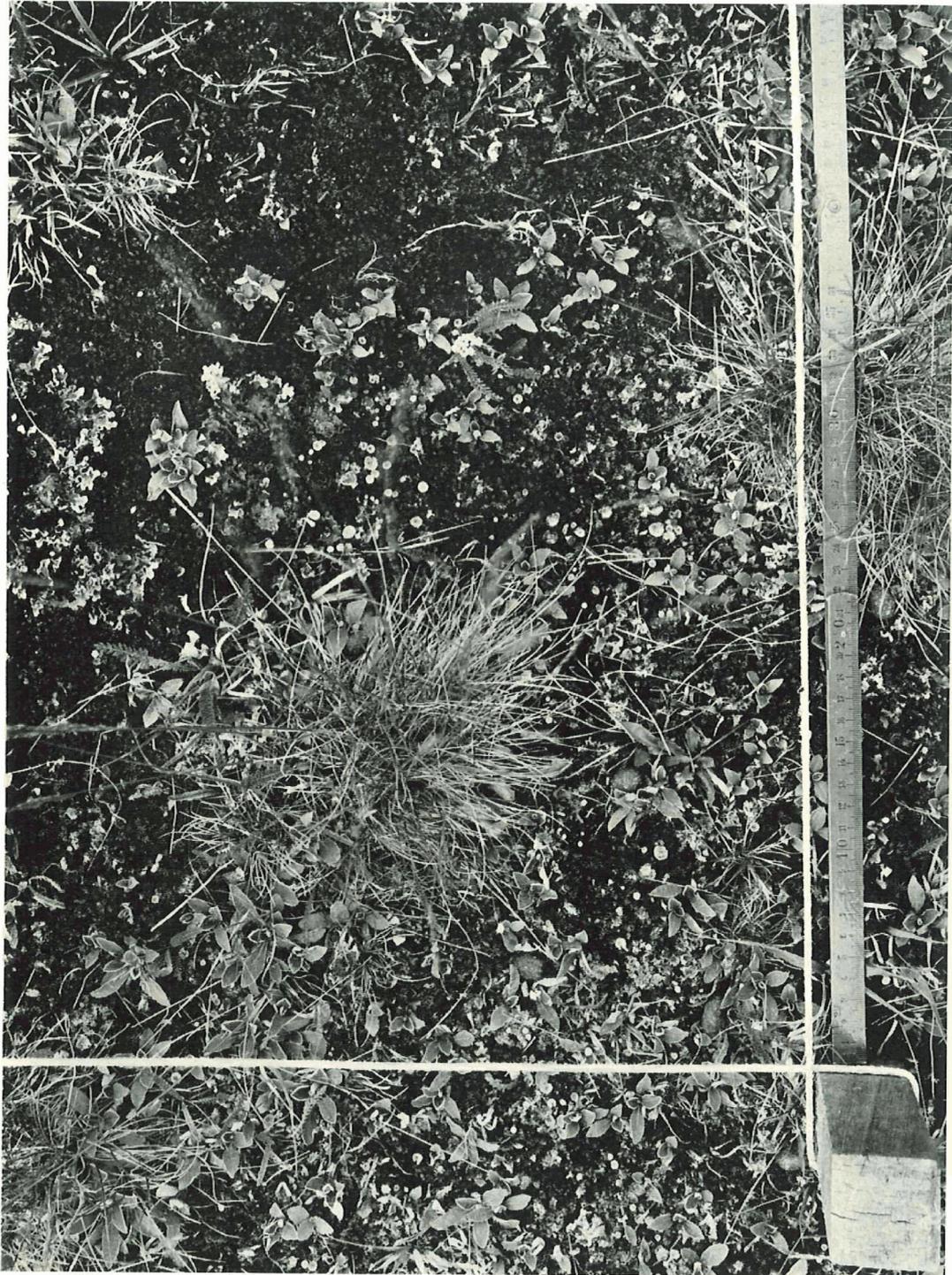


Abb. 52. PIN 1, gleicher Ausschnitt wie in Abb. 51, 27. Juli 1945: Fazies mit stark vermindertem *Pilosella*-Anteil, mit Erstarbung von *Festuca rubra commutata* und temporärer Flechten-Entfaltung (*Cladonia*, *Cetraria islandica*).



Abb. 52. PiN 1, gleicher Ausschnitt wie in Abb. 51, 27. Juli 1945: Fazies mit stark vermindertem *Pilosella*-Anteil, mit Erstarkung von *Festuca rubra commutata* und temporärer Flechten-Entfaltung (*Cladonien*, *Cetraria islandica*).



Abb. 53. PiN 1, gleicher Ausschnitt wie vor. Abb., 10. August 1950: Fortsetzung der *Achillea*-Phase mit vermindertem Flechten-Anteil.



Abb. 54. P1N 1, gleicher Ausschnitt wie vor. Abb., 27. Juli 1955: Fortsetzung der *Achillea*-Phase mit Gräservermehrung.



Abb. 54. PIN I, gleicher Ausschnitt wie vor. Abb., 27. Juli 1955: Fortsetzung der *Achillea*-Phase mit Gräservermehrung.



Abb. 55. PIN I, gleicher Ausschnitt wie vor. Abb., 27. August 1960: *Festuca-Nardus*-Phase mit fortgeschrittener Vergrasung, an der temporär auch *Phleum* (breitblättrig) beteiligt ist.

### Pilosella-Nardetum-Dauerfläche PiN 2. Sukzessionstabelle IX

Diese Dauerfläche, angelegt im Jahre 1922 (vgl. J. BRAUN-BLANQUET, 1931, p. 61, S 14 a), erfuhr erst seit dem Sommer 1944 methodisch die gleiche Kontrolle wie die übrigen **Rasenquadrate** unserer Serie. Obwohl PiN 2 nur etwa 0,8 m<sup>2</sup> misst und auch der **Kontrollturnus** nicht genau übereinstimmt, liefert die Auswertung von PiN 2 (1944–1959) brauchbare Ergebnisse und Vergleichsmöglichkeiten zu PiN 1 (1939–1964). Erst von dieser neuern Aufnahmeserie aus soll anschliessend auch ein **vergleichender** Blick auf die vorausgegangene Periode (1922–1936) geworfen werden.

#### a) Diagnostische **Phasenbestimmung** der Kontrollperiode 1944–1959

Dauerinventar. Das Totalinventar dieser **Kleinfläche** PiN 2, 1944–1959 (4 Aufnahmen), ist mit 40 Gefässpflanzen nahezu doppelt so gross als jenes der **1-m<sup>2</sup>-Fläche** PiN 1. Das Dauerinventar 1944–1959 ist mit 22 Perduranten in den **Vergleichsabschnitten** sogar genau doppelt so gross als das jener Fläche. Entsprechend ist auch die relative Inventarfestigkeit (1944–1959) in diesem zweiten **Lücken-Nardetum** (mit nur 81,8% Wechselinventar) auffallend hoch, **selbst** wenn man berücksichtigt, dass die Bezugszeit kürzer ist. Vgl. dazu Übersichtstabelle 26 und Fig. 91.

Die **Einzellisten** der Kontrollreihe schwankten zwischen 26 (22 + 4) um 1950 und 30 (22 + 8) Arten um 1955.

Der Perduranzvergleich (Tab. 5) zeigt, dass die in PiN 1 durchlaufenden **Arten** fast ausnahmslos auch in PiN 2 dem dauerhaften Grundstock angehören. Sowohl die Festucetum-Fraktion (mit 8 gegenüber 5 in PiN 1), als vor allem die Nardetuin-Fraktion (mit 13 gegenüber 5 in PiN 1) war in PiN 2 ausgiebiger **vertreten**. Im **Fraktionsverhältnis** (Fraktionsspektrum) verrät dieses zweite Beispiel eine grosse **Übereinstimmung** mit den **Nardetum-Flächen** der Serie N 1–5 (C:D im Mittel = 7,6:13,6).

Hinsichtlich der Beständigkeiten im Mengenverhältnis wich die Fläche PiN 2 von PiN 1 etwas ab. Die Fraktion B (d.h. *Phleum alpinum*) blieb in diesem zweiten Beispiel flächenmässig stets bedeutungslos (durchwegs parivalent), was wohl auf stärkere Vermagerung bzw. minimale örtliche **Wilddüngung** deutet.

Von Arten der Fraktion C hielt einzig Festuca *rubra* ansehnliche **Deckungswerte** aufrecht (9,5–25 D%), die, abgesehen von etwas höherem Minimalwert (PiN 1: 2 D%), hier ähnlich waren wie in der Vergleichsfläche. Agrostis *tenuis* schwankte zwischen + und 6 D%. Alle übrigen 7 Perduranten der Fraktion C blieben parivalent.

Fraktion D. *Nardus* (2740 D%) und *Hieracium pilosella* (22,5–55 D%) waren die faziell wichtigsten Flächenelemente (ihr Pauschal: 60 . 82 . 75 . 62,5 D%) in PiN 2. Im Gegensatz zu PiN 1 stand hier das Borstgras schon seit Beginn unserer eigenen Kontrollen (1944: 30 D%), offenbar aber schon Jahrzehnte früher (vgl. u.) auf einem **Flächenanteil**, den es in PiN 1 erst 1964 erreichte.

PiN 2 besass dauernd eine sehr stattliche Parivalentengruppe (17 Arten), die überwiegend dem engeren **Nardetum-Element** entstammte (Fraktionsverhältnis 1944–1959 B/C/D:1/6/10 Arten).

Mit dieser tabellarischen Konstanzprüfung ist in PiN 2 für den Zeitraum 1944–1959 eine jener auffällig stabilen Grundproportionen (Prä/parvalenz-Konstellation) nachgewiesen, die hier (noch weit stärker als jene in den FN-Flächentypen) an die **Extrem-Verhältnisse** der typischen **Nardetum-Strukturen** erinnert. Vgl. N 1–5, N 7–11.

## tabelle IX

UET, 1931, p. 61,  
Kontrolle wie die  
misst und auch  
von PiN 2  
PiN 1 (1939–1964).  
in vergleichender

1944–1959 (4 Auf-  
der 1-m<sup>2</sup>-Fläche  
den Vergleichsab-  
hend ist auch die  
*ardetum* (mit nur  
tigt, dass die Be-

4) um 1950 und

enden Arten fast  
ren. Sowohl die  
*ardetum*-Fraktion  
Im Fraktionsver-  
Übereinstimmung  
3,6).

die Fläche PiN 2  
in diesem zweiten  
as wohl auf stär-

Deckungswerte  
t (PiN 1: 2 D%),  
unkte zwischen +  
valent.

5 D%) waren die  
5 D%) in PiN 2  
erer eigenen Kon-  
) auf einem Flä-

Arten), die über-  
hältnis 1944–1959

traum 1946/1959  
nstellation) nach-  
) an die Extrem-  
, N 7–11.

## Phasenakzente 1944–1959

Die Phasengliederung des Ausschnittes 1944–1959 ist in PiN 2 weniger tiefgreifend als in PiN 1. Es handelt sich hauptsächlich um fazielle Schwankungen, in welchen teils die *Festucetum*-Gräser, teils *Hieracium pilosella*, vorübergehend stärker entfaltet waren. Eine «Flechten-Fazies» (mit *Cladonia symphyrcarpia*, *Cetraria islandica*, *Polytrichum juniperinum*) um 1944 tritt nur andeutungsweise in Erscheinung und fände in Tabelle PiN 2, ohne Kenntnis der parallelen *Cladonia*-Fazies von PiN 1, wohl gar keine Beachtung.

Unter den Arten der Fraktion C geben *Festuca rubra* (25 . 9,5 . 15 . 13,5 D%) und *Agrostis tenuis* (6 . + . + . 1,5 D%) der Etappe 1944 ein betont graminoses Gepräge (man vergleiche den *Festuca*-Vorstoss 1939–1945 in PiN 1). *Festuca*-Nmdus-Phase 1944.

Fraktion D. Der Nardus-Wert (30 . 27 . 30 . 40 D%) blieb über längere Zeit nahezu stationär auf rund 30 D%. Erst auf die Etappe 1959 fiel ein verstärkter Nardus-Akzent (Nardus-Phase, Analogie zu PiN 1 III<sup>1</sup>).

Ebenfalls in einer gewissen Analogie zur «*Achillea*-Phase» PiN 1 hebt sich der mittlere Abschnitt unserer Kontrollreihe PiN 2 (Kontrolle 1950, 1955) durch seine herböse Physiognomie ab. In dieser Zeit trat hier vor allem *Hieracium pilosella* (30 . 55 . 45 . 22,5 D%) stärker in Erscheinung.

Eindeutig phasenbezogene Inventarverschiebungen, welche den unterscheidbaren Phasen auch floristisch ein besonderes Gewicht gäben, sind nicht zu bemerken.

## b) PiN 2, Struktur und Syndyamik der Phasen

I, *Festuca*-Nardus-Phase Kontrolle 1944

In der *Festuca*-Nardus-Phase (Kontrolle 1944) betrug die Gesamtdeckung der Phanerogamen 97 D%, und die Rasenphysiognomie war mit 62% überwiegend graminos. Nardus stand hier um 1944 mit 30 D% auf einem viel beträchtlicheren Flächenanteil als in der Vergleichsfläche PiN 1 um 1945 (1 D%!). Ausser etwas Hirschlosung waren keine Spuren von Wildeinwirkung oder anderen Einflüssen auf Standort und Rasenstruktur bemerkbar. Nach der 1944 vorliegenden unversehrten Rasenstruktur musste die Flächenbesiedlung seit vielen Jahren einen ungestörten Verlauf genommen haben. Trotzdem war das Rasenmuster bemerkenswert unausgeglichen geblieben. Die Frage, wie weit in dieser Unausgeglichenheit der Durchmischung und im unvollständigen Phanerogamenschluss ein blosser Übergangszustand vorlag, oder ob hier ein mosaikartiges Dauerstadium erreicht war, das die örtlich extremen und uncinheitlichen Substratverhältnisse widerspiegelte, stand hier im Vordergrund.

II, *Pilosella*-Nardus-Phase Kontrolle 1950 und 1955 Abh. 56 und 57

II<sup>1</sup>, Etappe 1950. Die nächste Flächenkontrolle fand den Mosaikrasen äusserlich insofern verändert vor, als die graminose Komponente stark zurückgegangen war, die herböse, d. h. zur Hauptsache *Hieracium pilosella*, stark zugenommen hatte.

Unter den Gräsern hatte besonders *Festuca rubra* (25 → 9,5 D%) eine starke Verminderung erfahren (Nardus 30 → 27 D%). Als Anlass für diese Gräserückgänge kommen in erster Linie Trockenheitswirkungen im Intervall 1944/1950 in Frage. Da aber ein analoger *Festuca*- oder *Nardus*-Rückgang in PiN 1 zu jener Zeit 1945–1950

Kontrolljahre	1944	1950	1955	1959	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	97	94	95	85	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% +	+	+	1	P
C) <i>Festuca rubra</i>	25	9,5	15	13,5	P
<i>Agrostis tenuis</i>	6	+	+	1,5	P
<i>Poa alpina</i>	—	—	—	+	
<i>Cerastium arvense</i>	+	+	1	+	P
<i>Lotus corniculatus</i>	1,5	+	1	+	P
<i>Myosotis alpestris</i>	+	+	+	+	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	1	+	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	1	+	+	1	P
<i>Potentilla crantzii</i>	+	+	+	—	(P)
<i>Trifolium repens</i>	+	—	—	+	
<i>Polygala alpestris</i>	—	+	+	—	
<i>Gentiana verna</i>	—	+	+	—	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	—	—	
<i>Trifolium pratense</i>	+	—	—	—	
<i>Minuartia verna</i>	+	—	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	30	27	30	40	P
<i>Carex verna</i>	+	—	+	+	(P)
<i>Carex ericetorum</i>	1	+	+	+	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	+	+	+	P
<i>Luzula spicata</i>	—	—	+	+	
<i>Hieracium pilosella</i>	30	55	45	22,5	P
<i>Senecio abrotanifolium</i>	4	4	2	1	P
<i>Veronica fruticans</i>	2	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	+	+	+	+	P
<i>Antennaria dioeca</i>	+	+	+	+	P
<i>Erigeron alpinus</i>	+	+	+	+	P
<i>Thymus serpyllum</i> s.l.	+	1	+	+	P
<i>Carlina acaulis</i>	+	+	+	+	P
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+	P
<i>Euphrasia drosocalyx</i>	+	+	+	+	P
<i>Euphrasia minima</i>	—	—	+	—	
<i>Alchemilla hybrida</i>	+	—	—	+	
<i>Gentiana campestris</i>	—	—	—	+	
<i>Crocus albiflorus</i>	—	—	+	+	
<i>Thesium alpinum</i>	—	—	+	—	
<i>Ranunculus grenierianus</i>	—	—	+	—	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	+	—	
<i>Veronica officinalis</i>	—	—	—	+	
K) <i>Polytrichum juniperinum</i>	1	+	+	+	P
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	+	+	+	P
<i>Cladonia symphy carpia</i>	2	+	+	+	P
<i>Rhinodina mniaraeu</i>	—	+	—	—	
<i>Cetraria islandica</i>	1	+	+	—	(P)

## PiN 2, Auswertung der Artenzahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1944	1950	1955	1959	P	V
Total 1944-1959: 40	29	26	32	30	22	18
Fraktionsanteile: B) 1	1	1	1	1	1	—
C) 16	13 <sup>-3</sup> +2	12 <sup>-1</sup>	11 <sup>-3</sup> +2	10 <sup>-4</sup>	8	8
D) 23	15 <sup>-2</sup>	13 <sup>+7</sup>	20 <sup>+3</sup>	19	13	10
Inventardynamik (Ziffer i)	7	8	12			

Perdurante  
(subperd.)  
ArtenP  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
(P)P  
(P)  
P  
PP  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
PP  
P  
P  
(P)P V  
22 18  
1 -  
8 8  
13 10**PiN 2**, Auswertung der Mengenverhältnisse

	1944	1950	1955	1959
I) <i>Etappenzustände</i>				
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)				
<i>Phleecium</i> -Fraktion	+	+	+	1
<i>Festucetum</i> -Fraktion	34,5	9,5	17	16
<i>Nardetum</i> -Fraktion	67	87	77	63,5
Fraktionsformeln	(b)	(b)	(b)	(b)
	C	c	C	C
	D	D	D	D
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)				
Graminiden	62	36,5	45	56
Herbiden	39,5	60	49	24,5
Moose, Flechten	4	+	+	+
II) <i>Intervallbewegung</i>	1944/50	1950/55	1955/59	
Allgemeine Flächendynamik (Index v)	9,5	4,7	10,2	
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-5,2	-2,6	-6,8	
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+4,3	+2,1	+3,4	
Fraktionsdynamik (Index f)				
<i>Phleecium</i> -Fraktion f <sup>B</sup>	0	0	+0,2	
<i>Festucetum</i> -Fraktion f <sup>C</sup>	-4,1	+1,5	-0,3	
<i>Nardetum</i> -Fraktion f <sup>D</sup>	+3,3	-2,0	-3,4	

	1944	1950	1955	1959
<b>PiN2</b> , Phasenbeziehung	I	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	III
	<b>Festuca-Nardus-Phase</b>	<b>Pilosella-Nardus-Phase</b>	<b>herbosa Fazies</b> <b>festucosa Fazies</b>	<b>Nardus-Phase</b>

## Anmerkung zu Sukzessionstabellen IX und IXa

Lokalsituation **PiN 2**: Flächengröße etwa 0,8 m<sup>2</sup>, Oberfläche leicht konvex, 17° geneigt, SSE-exponiert. Austrocknungsfähiges Moränenterrain. Bodentiefe gering, im Durchschnitt etwa 8 cm (3–20 cm). Sichere **Winterschneebedeckung** (Stichprobe 6. April 1955: etwa 120 cm).

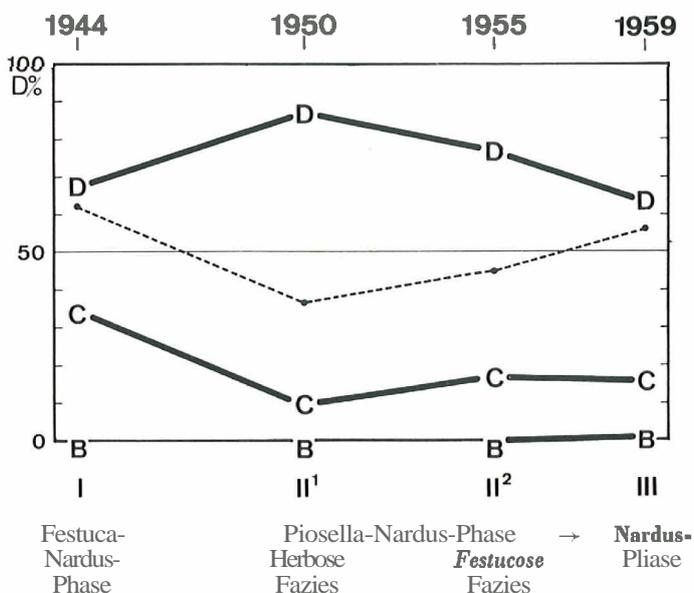
Aufnahmedaten der Listenkontrollen. Ältere Aufnahmen von J. BRAUN-BLANQUET (S 14a): 6. August 1922; 27. Juli 1927; 3. September 1929; 1. September 1932; 31. August 1936. Aufnahmen von B. STÜSSI: 12. August 1944; 11. August 1950; 31. Juli 1955; 13. August 1959.

## IXa Sukzessionstabelle der Dauerfläche PIN 2, 1922-1959 (nach Abd.-Dominanz-Skala)

Kontrolljahre		1922	1927	1929	1932	1936	1944	1950	1955	1959	Pdz. 9/9	
B)	<i>Phleum alpinum</i>	AD	—	—	—	+	+	+	+	+	1	
C)	<i>Festuca rubra</i>		—	1	1	2	1	2	2	2	2	8
	<i>Agrostis tenuis</i>		2	1	1	1	1	1-2	+	+	1	9
	<i>Poa alpina</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	+	
	<i>Cerastium arvense</i>		+	+	1	1	1	1	1	1	+	9
	<i>Lotus corniculatus</i>		+	+	+	1	+	1	+	1	+	9
	<i>Galium pumilum</i>		+	+	1	1	+	1	1	1	1	9
	<i>Erigeron alpinus</i>		+	1	+	+	+	+	+	+	+	9
	<i>Campanula scheuchzeri</i>		+	+	+	+	+	+	—	—	—	
	<i>Myosotis alpestris</i>		—	+	+	1	+	+	+	+	+	8
	<i>Potentilla crantzii</i>		—	+	—	+	+	+	+	+	—	
	<i>Achillea millefolium</i>		—	+	—	+	+	1	1	1	+	7
	<i>Polygala alpestris</i>		—	—	—	+	—	—	+	+	—	
	<i>Veronica chamaedrys</i>		—	—	—	—	+	+	+	+	1	
	<i>Trifolium pratense</i>		—	—	—	—	+	+	—	—	—	
	<i>Trifolium repens</i>		—	—	—	—	—	+	—	—	+	
D)	<i>Nardus stricta</i>		1	2	2	2	3	3	2-3	2-3	3	9
	<i>Carex verna</i>		+	+	+	+	+	+	—	+	+	8
	<i>Carex ericetorum</i>		—	—	—	—	—	1	+	+	+	
	<i>Luzula multiflora</i>		+	+	+	+	+	1	+	1	1	9
	<i>Luzula spicata</i>		—	—	—	—	+	—	—	1	1	
	<i>Hieracium pilosella</i>		4	3	3	3	3	3	4	3-4	2-3	9
	<i>Senecio abrotanifolius</i>		2	2	2	1	1	1-2	1-2	1	1	9
	<i>Antennaria dioica</i>		+	+	+	+	+	+	1	+	+	9
	<i>Thymus serpyllum</i> s.l.		+	+	+	+	+	+	1	1	+	9
	<i>Carlina acaulis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
	<i>Botrychium lunaria</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
	<i>Arabis corymbiflora</i>		+	+	—	+	+	—	—	—	—	
	<i>Veronica fruticans</i>		—	1	1	+	+	1	1	+	+	8
	<i>Euphrasia drosocalyx</i>		—	1	—	1	+	+	1	1	1	7
	<i>Euphrasia minima</i>		—	—	—	—	—	—	—	+	—	
	<i>Minuartia verna</i>		—	+	+	+	+	+	—	—	—	
	<i>Hieracium auricula</i>		—	+	—	—	—	—	—	—	—	
	<i>Gentiana verna</i>		—	—	+	+	—	+	+	—	—	
	<i>Alchemilla hybrida</i>		—	—	—	+	—	+	—	—	+	
	<i>Gentiana campestris</i>		—	—	—	+	+	—	—	—	+	
	<i>Coeloglossum viride</i>		—	—	—	+	+	—	—	—	—	
	<i>Potentilla aurea</i>		—	—	—	—	+	+	+	+	+	
	<i>Crocus albiflorus</i>		—	—	—	—	—	—	—	+	+	
	<i>Thesium alpinum</i>		—	—	—	—	—	—	—	+	—	
	<i>Ranunculus grenierianus</i>		—	—	—	—	—	—	—	+	—	
	<i>Potentilla erecta</i>		—	—	—	—	—	—	—	+	—	
	<i>Veronica officinalis</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	+	
K)	<i>Polytrichum juniperinum</i>		+	+	1	1	+	1	+	+	+	9
	<i>Cladonia symphylicarpa</i>		+	1	+	1	1	+	+	1	+	9
	<i>Cladonia pyxidata</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
	<i>Rhinodina mniaraea</i>		+	+	+	+	+	—	+	—	—	
	<i>Cladonia cariosa</i>		+	—	—	+	+	—	—	—	—	
	<i>Cladonia macrophyllodes</i>		—	—	1	1	+	—	—	—	—	
	<i>Cetraria islandica</i>		—	—	1	1	+	1	+	+	—	

Fig. 38 Sukzessionsdiagramm PiN 2 1944-1959

1955	1959	Pdz. 9/9
+	1	
2	2	8
+	1	9
+	+	
1	+	9
1	+	9
1	1	9
+	+	9
+	+	
+	+	8
+	+	
1	+	7
+	+	
+	1	
+	+	
+	+	
+	+	9
+	+	9
+	+	9
+	+	9
+	+	9
+	+	9
+	+	8
1	1	7
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	9
1	+	9
+	+	9
+	+	9
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	
+	+	



nicht registriert ist, sind in PiN 2 andere zufällige Schadenwirkungen als Schwundursache in Betracht zu ziehen. So denkt man beim Verschwinden von *Trifolium repens*, *T. pratense* usw. besonders an (selektives) Ausweiden durch das Wild. Die ausgiebige Entfaltung von *Pilosella* setzte jedenfalls Raumverluste der herrschenden Gräser voraus, die vielleicht durch Frühsommerbeweidung erreicht wurden.

Die lebhaften Veränderungen finden ihren Niederschlag in dem relativ hohen flächendynamischen Index ( $v$  9,5), und die Passivität des Geschehens kommt im Überwiegen des regressiven Anteils ( $v^- -5,2$ ,  $v^+ +4,3$ ) zum Ausdruck. Schon diese Zahlen lassen vermuten, dass sich die Struktur-Verhältnisse auch in dieser zweiten PiN-Fläche im Flusse befanden und kein starres Dauerstadium vorlag. In welcher Richtung die Veränderungen treiben, welche Änderungsschritte sich später als sukzessionsbestimmend erweisen würden, blieb vorläufig ungewiss.

II<sup>2</sup>, Etappe 1955. Der Flächenzustand 1955 war gegenüber dem von 1950 nur wenig verschieden (Fortsetzung der *Pilosella*-Nardus-Phase). Immerhin hatte die graminose Rasenverfestigung einige Fortschritte erzielt. Deutlich hatte *Festuca* zugenommen (9,5 → 15 D%), in geringerem Ausmass auch *Nardus* (27 → 30 D%). Umgekehrt verzeichneten mehrere Lücken-Dikotylen Rückgänge (ausser *Hieracium pilosella* auch *Senecio abrotanifolius*, *Veronica fruticans*), so dass man insgesamt den Eindruck von einem langsamen graminosen Verfestigungsschritt gewinnt. Der relativ tiefe flächendynamische Index ( $v$  4,7) weist ebenfalls auf einen ruhigen (d. h. offenbar ungestörten) Entwicklungsablauf jener Epoche 1950-1955.

III, *Nardus*-Phase, Kontrolle 1959 Abb. 58

Auch dieser neue Zustand ist als das Ergebnis einer relativ ungestörten, jedoch intensivierte Entwicklung aufzufassen. Die Anfänge der hier festgestellten **Bewegungen** vermag man rückblickend z.T. schon im vorhergehenden Intervall 1950/1955 zu erkennen. 1955–1959 hatten sie sich erfolgreich fortgesetzt. So hatte namentlich *Nardus* seine Flächenposition durch einen beachtlichen Vorstoss von 30 auf 40 D% zu verstärken vermocht (spezifischer Index  $s +2,5$ ).

Die Festucetum-Gräser behaupteten ihren Stand pauschal, wobei *Agrostis tenuis* einen kleinen Festuca-Ausfall wettmachte.

Gegenüber dem *Nardus*-Zuwachs fällt der grosse (bis jetzt stärkste **Rückschlag** von *Hieracium pilosella* auf (45 → 22,5 D%, Index  $s -5,6$ ). Er ist wohl vorwiegend eine Folge struktureller Verdrängung in den erstarkten Gramineen-Rasenzentren. Ausserdem mögen bei diesem **Entwicklungsschritt** auch **Düngerwirkungen** im Spiele gewesen sein, worauf Reaktionen von *Phleum* (+ → 1 D%) und *Poa alpina* (neu aufgetreten) deuten mögen.

## PiN 2, Zusammenfassende Beurteilung des 15jährigen Sukzessionsverlaufs 1944–1959

Der Entwicklungsgang in PiN 2 ist zwar in mancher Hinsicht verschieden von dem in PiN 1 von 1939 bis 1964, doch die in beiden Abläufen erkennbaren Grundtendenzen entsprechen sich durchaus.

Der Index  $v$  in PiN 2 (1944–1959: 9,5 . 4,7 . 10,2) hielt sich ungefähr in der gleichen Grössenordnung wie in PiN 1. Die Flächendynamik war somit auch in diesem, in mancher Beziehung stärker gefestigten Rasen von PiN 2 zeitweise ziemlich lebhaft. Jedoch scheint sie hier stärker durch den Wechsel zwischen Trockenheitsschäden und darauffolgende (kürzere) Regenerationseffekte gekennzeichnet, als durch spontane durchgreifende Entwicklungsprozesse, wie sie den Sukzessionsablauf in PiN 1 beherrschen. Fig. 39.

Aufschlussreich ist wiederum die syndynamische Gegenüberstellung der Fraktionsbewegungen.

Fraktion B (*Phleum*) hat in PiN 2 laut Tabelle nie eine stärkere Belebung erfahren, erlosch aber niemals ganz, was auf die dauernd eben noch hinreichenden edaphischen Bedingungen schliessen lässt. In diesem futtermässig wenig verlockenden Rasenbezirk von PiN 2 und Umgebung kam es wohl äusserst selten zu einem längeren äsenden Verweilen des Wildes und einer faziell-strukturell stärker wirksamen Düngerbeeinflussung.

Fraktion C (pauschal 34,5 . 9,5 . 17 . 16 D%) verhielt sich im ganzen ziemlich labil. Das Pauschal stand um 1944 auf einem Maximum (34,5 D%) und erfuhr gleich 1944–1950 einen starken Rückschlag durch Trockenschäden, auf die nur allmählich und teilweise eine Wiedererstarkung folgte: Die Festucetum-Fraktion besass in PiN 2 eine besonders rückschlagsgefährdete Position. (In PiN 1 wurde die Fraktion C bis 1959 nie regressiv; Rückgänge erfuhr sie dort erst in den Verdichtungsprozessen der Festuca-Nardus-Phase III, mit der ausgiebigen *Nardus*-Entfaltung.)

Der Fraktion D (67 . 87 . 77 . 63,5 D%) gelang in PiN 2 1944/1950 zwar ein kräftiger Vorstoss, er erschöpfte sich aber praktisch in einer Ausweitung von *Hieracium pilosella* (30 → 55 D%).

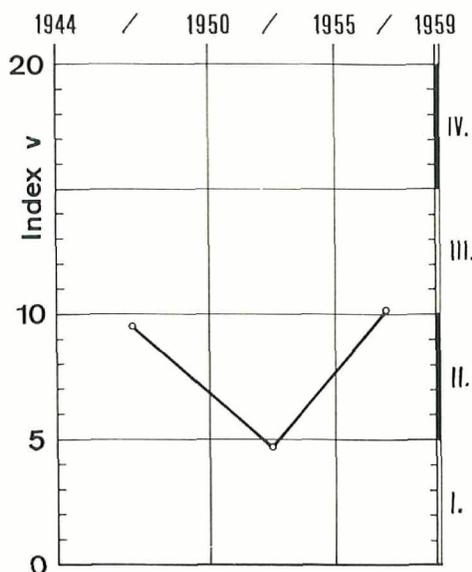


Fig. 39  
Allgemeine Flächendynamik PiN 2, 1944–1959.  
(Ähnliche Intensitätsstufe wie in PiN 1 in den Verfestigungsphasen.)

Ein strukturell-sukzessionell bedeutsamerer Erfolg war der Fraktion D erst 1955/1959 in Form der *Nardus*-Ausweitung (30 → 40 D%) beschieden.

Im Vergleich zu PiN 1, wo sowohl *Phleum* (Fraktion B) zeitweise bis 8 D% erreichte, und wo sich auch die *Festucetum*-Fraktion lange Zeit als recht progressionsfreudig erwies (1939–1959: 2 → 32 D%), scheinen für die anspruchsvolleren Rasenfraktionen B und C in PiN 2 (edaphisch und vielleicht auch mikroklimatisch) ungünstige Lokalbedingungen bestanden zu haben, die hier selbst kurzfristige Expansionen unterbanden.

Auch die *Nardetum*-Fraktion in PiN 2, schon seit Kontrolle 1944 stark graminos zusammengesetzt, erwies sich hier zwar nicht aktiver als in PiN 1, jedoch als viel widerstandsfähiger (gegen Dürreeinflüsse usw.), was wohl vor allem darauf beruht, dass *Nardus* in PiN 2 seit langem ein wesentliches Element im Grundbestand der Fraktion war, während in PiN 1 bis zur jüngsten Etappe die strukturell unbeständige *Pilosella* überwog.

NB. Aus aufnahmetechnischen Gründen lässt sich leider nicht mehr feststellen, ob die auffällige *Pilosella*-Katastrophe in PiN 1 1939–1945 auch in PiN 2 eine Parallelerscheinung besaas. Falls jene Krise in PiN 1 ausschliesslich dürrebedingt war, hätte es zu gleicher Zeit auch in PiN 2 mindestens andeutungsweise zu ähnlichen *Pilosella*-Rückschlägen kommen müssen. Da jedoch als Mengenwert für *Pilosella* in der aus dem Jahr 1936 stammenden Flächenliste (Aufnahme J. BR.-BL.) nur die Angabe AD 3 (Stufenbereich 25–50 D%) vorliegt, lässt sich die Änderungsbewegung bis 1944 (30 D%) leider nicht sicher bestimmen, jedenfalls aber keinesfalls als krassen Rückgang auslegen.

Ausser Zweifel steht hingegen, dass sich der *Festuca*-Wert (1936 AD1 (= unter 10 D%) → 1944: 25 D%) in jener Zeit in PiN 2 **erhöht** hat (in PiN 1, 1939/1945: 2 → 14 D%), was wohl doch als übereinstimmende Reaktion auf die **Klimaverhältnisse** der frühen 40er Jahre (**Wirkung** des feuchten Sommers 1944?) verstanden werden darf.

Insgesamt kommt man nach der **fraktionsdynamischen** Analyse somit **zum Schluss**, dass sich das strukturelle Gefüge von PiN 2 in der 15jährigen Beobachtungsperi-

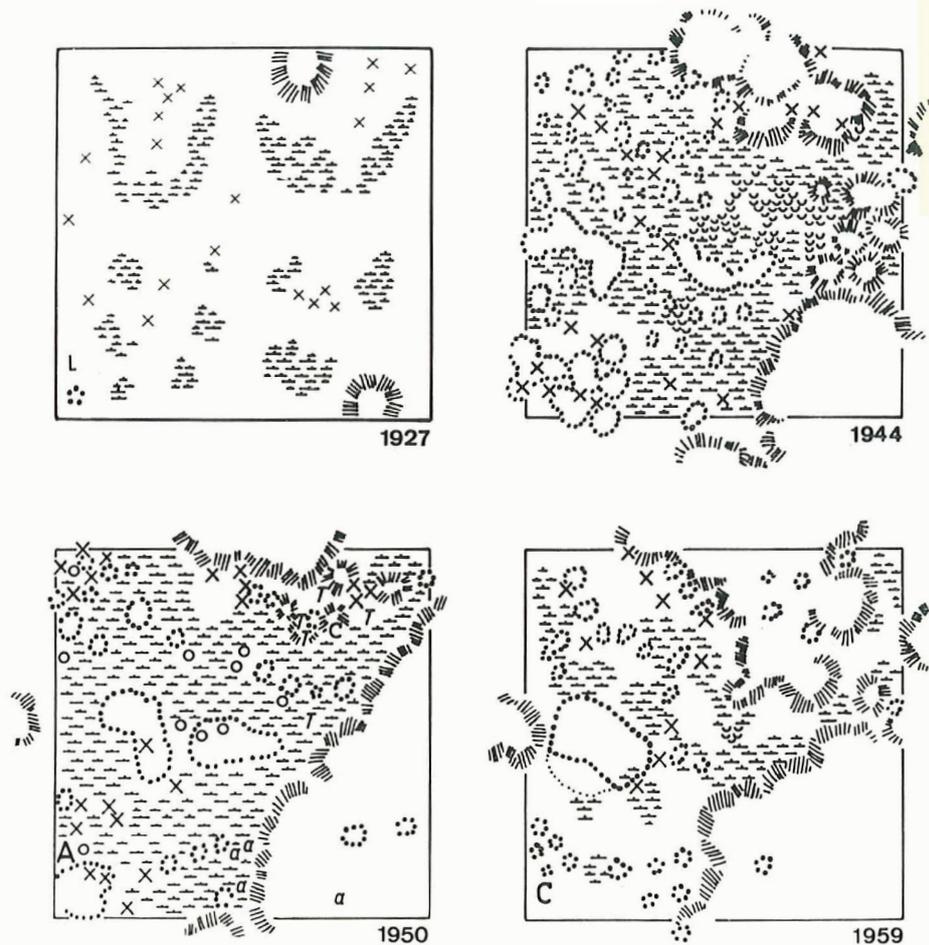


Fig. 40  
Zustandsskizzen der Dauerfläche PiN 2 (etwa 0,8 m<sup>2</sup>).

1927 (nach BRAUN-BLANQUET, 1931, p. 61): Lückige Phase mit reichlich *Pilosella* (AD 3), etwas *Senecio abrotanifolius* (Signatur ×) sowie zwei Gruppen von *Nardus* (Schraffenumrahmung) und einem kleinen Horst von *Festuca rubra* (Punktumrahmung) als Initialen der Graminisierung. L = *Luzula multiflora*. *Cladonia symphyrcarpia* AD 1 (nicht eingezeichnet). 1944: *Festuca-Nardus*-Phase (*Nardus* 30 D%), Signatur ∞ Flechten-Thalli. 1950: *Pilosella*-Fazies. Signaturen: A = *Ajuga pyramidalis*, a = *Antennaria dioeca*, C = *Carlina acaulis*, T = *Thymus*, O = *Euphrasia drosocalyx*. 1959: *Nardus*-Phase mit Graminiden-Anreicherung und *Pilosella*-Verminderung. (Flächenskizzen 1944–1959 von B. Stüssli.)

1 (= unter 10D%)  
1945: 2 → 14D%),  
Verhältnisse der frühen  
Jahre darf.

Leitet zum Schluss,  
Beobachtungsperi-



*psella* (AD 3), etwas  
Anreicherung) und  
er Graminisierung.  
W: *Festuca-Nardus*-  
zies. Signaturen:  
mus, O = *Euphra*-  
ella-Verminderung.

ode (1944–1959) im **ganzen** kaum wesentlich verschoben hat, sondern dass die sukzessionelle Entwicklung in Gestalt eines  $\pm$  labilen Schwebezustandes ungefähr auf derselben Stufe stehen blieb.

Eine entschiedene Dominanzposition wurde in PiN 2 von keiner der mengenmäßig stärker vertretenen Arten erreicht, auch nicht von *Nardus*. Diese sukzessionell wichtigste Fraktionsart, die z. B. in PiN 1 mit ihrem kraftvollen Durchbruch den gesamten Entwicklungsprozess beherrschte, ist hier in PiN 2 während der längsten Zeit unserer Kontrollperiode (1944–1955) stationär geblieben.

Die im Vergleich zu den echten *Nardetuin*-Rasen in PiN 2 noch recht unvollständige fraktionelle *Nardetum*-Dominanz (vgl. N 1–11) verstärkte sich seit 1944 nicht (Pauschal 67 . 87 . 77 . 63,5 D%). Die hierbei erreichte **Strukturstabilität** mag das Höchstmass darstellen, das einstweilen unter den extremen **Lokalbedingungen** überhaupt zu verwirklichen ist. Die **graminose** Verbindung *Nardus* + *Festucetuin*-Gramineen in PiN 2 (1944–1959: 61 . 36,5 . 45 . 45 D%) hielt sich durchschnittlich auf der Stufe, die dieses Artenpauschal in PiN 1, 1959–1964, in der strukturell reifsten Phase III (*Festuca*-*Nardus*-Phase) erreicht hat (50–51 D%)!

#### Inventarverhältnisse in PiN 2

Wie bereits in der diagnostischen Tabellenuntersuchung erwähnt wurde, zeichnet sich die Artenverbindung der Dauerfläche PiN 2 durch ausgesprochene Reichhaltigkeit und hohe **Ortskonstanz** aus, was sicher ebenfalls Zeichen eines Gleichgewichtes mit den Standortsverhältnissen ist.

Wie schon eingangs erwähnt wurde, beherbergte die **Kleinfläche** PiN 2, 1944–1959, mit 22 Arten (Gefässpflanzen ohne Flechten und Moose) ein doppelt so reiches **Dauerinventar** als PiN 1 (1939–1964). Das ist eine Zahl, die dem durchschnittlichen **Dauerinventar** der artenreichen *Nardetuin*-Flächen N 1–5 (*Nardetum*-Serie I La Schera) entspricht. Nach diesen Konstanzdaten darf wohl angenommen werden, dass in PiN 2 mindestens seit 1944 eine gewisse inventarielle Sättigung erreicht ist. Die Tatsache, dass **darin** insbesondere auch die sukzessionell bewährten *Nardetum*-Arten i. e. S. (Fraktion D) das **Hauptgewicht** besaßen, geht aus dem inventariellen Spektrum der Tabelle 6 deutlich hervor und rückt dieses Dauerflächenstadium eng an die echten *Nardetum*-Verhältnisse heran.

Tabelle 6 Inventarvergleiche (Artenzahlen)

	PiN 1	PiN 2	Serie N 1–5	
			Durchschnitt	Amplitude
Totalinventar	22	40	43,2	38–49
Dauerinventar	11	22	22,4	17–28
Wechselinventar	11	18	21	17–27

#### Fractionelle Gliederung des Dauerinventars

	PiN 1	PiN 2	Ø N 1–5	Ø N 7–11	Ø FN 1–3
Fraktion B	1	1	0,6	–	0,7
C	5	8	7,6	9	7,3
D	5	13	13,2	5,4	6,3

## Phasenbestimmung der älteren Kontrollserie 1922–1936

## Sukzessionstabelle IXa

Anlage und Kontrollbeginn dieser Kleinfläche erfolgten zu einem Zeitpunkt, als der Alprasen schon eine achtjährige Schonungsentwicklung hinter sich hatte. (Aufnahmen von J. BRAUN-BLANQUET.) Obwohl sich die Kontrollreihe von 1922 bis 1936 auf Flächen-erhebungen stützt, die nach der fünfstufigen *Abundanz-Dominanz*-Skala gemacht wurden, so lässt sich die Phasenfolge dieser Vorläuferserie in grossen Zügen klar erkennen. Eingehendere Aussagen über Dominanzverhältnisse und Syndynamik der Einzelabschnitte sind jedoch nicht möglich.

## Dauerinventar 1922–1936

Der Tabelle ist zu entnehmen, dass vom Totalinventar (der 33 Gefässpflanzen) ihrer 15 Arten durchgehends in allen Listen von 1922 bis 1936 enthalten waren (Dauerinventar). Das Wechselinventar jener Periode (18 Arten bzw. 120%) war relativ klein. Vgl. Tab. IXa. Das Verhältnis weist auf eine recht bedeutende Inventarfestigkeit jener frühen Entwicklungsphase 1922 bis 1936. Der Umfang des Etappeninventars stieg dabei beträchtlich an, von 1922 mit 16 (15 + 1) Arten auf 30 (15 + 15) Arten um 1936!

Im Dauerinventar jener Zeitspanne standen sich die Fraktionen C und D mit 6:9 perduranten Arten gegenüber. Das zeigt klar und deutlich, dass das Schwergewicht floristisch schon seit Kontrollbeginn im Sommer 1922 auf der *Nardetum*-Fraktion lag.

Konstanz im Mengenverhältnis. Es waren ebenfalls perdurante Arten der *Nardetum*-Fraktion, welche seit Kontrollbeginn das Gesicht der Probefläche prägten. *Nardus stricta* war noch relativ schwach vertreten, stieg aber 1922–1936 von AD 1 auf AD 3, d.h. sie besass also 1922 einen Deckungswert von weniger als 5 D%, um 1936 sodann einen solchen zwischen 25 und 50 D%.

*Hieracium pilosella* war stets die faziell wichtigste Art jener Beobachtungsperiode, fiel aber 1922–1936 von AD 4 auf AD 3, d.h. von einem Wert zwischen 50 und 75 D% auf einen solchen zwischen 25 und 50 D% zurück. Stets war auch *Senecio abrotanifolius* (AD 1 oder 2) in ansehnlichen Mengen in der Fläche (= höchstens 25 D%).

Auch das *Festucetum*-Gras *Agrostis tenuis* scheint ständig mit nennenswerten Anteilen vertreten gewesen zu sein (Minimum AD 1). Ausser *Agrostis* (1922 AD 2) und *Festuca rubra* (1922 nicht erwähnt), die um 1932 (AD 2) zwischen 5–25 D% besetzte, schien aber keine andere *Festucetum*-Art auch nur zeitweise über die AD-Stufe 1, also über 5 D%, hinaus gelangt zu sein.

Sicher als dauerparivalent zu bewerten wären 7 Arten; so aus Fraktion C: *Campanula scheuchzeri*, aus Fraktion D: *Carex verna*, *Luzula multiflora*, *Antennaria*, *Thymus*, *Carlina* und *Botrychium lunaria* (alle 1922–1936 stets mit +). Als weitere schwach vertretene Arten (zeitweise AD 1) wären dieser Tiefstwertgruppe noch folgende drei C-Arten anzuschliessen: *Galium pumilum*, *Cerastium arvense*, *Lotus corniculatus*.

## Phasengliederung 1922–1936 (1944)

Die edaphisch anspruchsvolle Fraktion B (*Phleum alpinum*) fand sich erst im 10. Jahr jener frühern Kontrollperiode in der Aufnahmeliste (Sommer 1932), was wohl auf einen Vermagerungszustand dieser Stelle schliessen lässt. Das heisst aber nicht, dass diese Art auch in der Bewirtschaftungsperiode vor 1914 mit ihren gelegentlichen Viehdüngereinflüssen und zoochoren Einschleppungen, an dieser Stelle dauernd gefehlt haben muss.

Fraktion C. In der **Erstkontrolle** 1922 fehlten noch *Festuca rubra* und *Myosotis*, beide Arten fanden sich aber in **allen spätern Aufnahmelisten** ab Kontrolle 1927. Für *Agrostis* ist in der **Erstkontrolle** 1922 der Wert **AD 2** angegeben. Wenn **dies** einem **Deckungsgrad zwischen 5–25 D%** entsprach, so ist das ein Anteil, den das **Straussgras** bis heute nie **mehr** erreichte. Die Fraktion C umfasste 1922 nur 6, um 1936 aber 12 Arten.

Die stärkste **Flächenbeteiligung** scheint die **Festucetum-Fraktion** um 1932 besessen zu haben: 1 Art, *Festuca rubra* mit **AD 2 (Deckungsklasse 5–25 D%)**, 5 Arten, nämlich *Agrostis* cf. *tenuis*, *Cerastium arvense*, *Galium*, *Myosotis*, *Lotus* je mit **AD 1 (bis 5 D%)**. Nachher, in **Kontrolltappe** 1936, ist diese Fraktion zwar **artenreicher**, aber **flächenmässig** wieder schwächer vertreten. Ihr **pauschaler Deckungswert** scheint laut **Gesamttabelle** erst gegen Kontrolle 1944 (Pauschal C **34,5 D%**) wieder gestiegen zu sein. Die **1932er** Etappe ist tabellarisch somit durch eine deutliche **Festuca-Welle** ausgezeichnet. Damals sind **offensichtlich** die **graminosen** Elemente erstmals stärker zur Geltung **gekommen**. Man geht wohl nicht fehl, als Grund für die 1932 festgestellte **Graminiden-Entfaltung**, neben den allgemeinen **Festigungsprozessen**, eine stärkere örtliche **Wildbeeinflussung (Dünger)** anzunehmen, **zumal** in jener Kontrolltappe auch erstmals **Phleum** in der Fläche registriert wird.

Fraktion D. **Sehr** bemerkenswert ist, dass sich für jene ältere **Kontrollperiode** 1922–1936 **anhand** der AD-Reihe eine klare **Nardus-Progression** nachweisen lässt (**AD 1 . 2 . 2 . 2 . 3**), was einer **Flächenentfaltung** von einem Wert von unter 5 D% um 1922 auf einen solchen **über 25 (25–50) D%** um 1936 entspricht. In unserer eigenen **Kontrollreihe** wurden um 1944 für **Nardus** 30 D% und **schliesslich** um 1959 **40 D%** festgestellt. Diese **Nardus-Progression** in **PiN 2** von **1922** bis 1936 resp. 1959 verlief also **gedehnter** als die **kürzere** und **raschere** in **PiN 1**, war aber ebenso entschieden **ausgerichtet** wie jene, so **dass** offenbar hier wie **dort** eine sehr wichtige Spontantendenz zum Ausdruck gelangt.

Lückenbesiedler-Dikotylen (*Senecio abrotanifolius*, *Veronica fruticans*, *Hieracium auricula*, *Minuartia verna*, ebenso einzelne Flechten und *Polytrichum*) zeigten **Regressionen** oder **gänzlichen Ausfall** während der **Rasenverdichtung**.

Umgekehrt fällt das **Fussfassen** oder die **Anteilvergrößerung** einiger strenger **Rasensbewohner** im Laufe der **nardosen Rasenerstarkung** auf (*Galium*, *Veronica chamaedrys*; *Luzula spicata*, *Crocus*, *Alchemilla hybrida*, *Potentilla aurea*, *Ranunculus grenierianus*, *Potentilla erecta*, *Euphrasia drosocalyx*, *Veronica officinalis*).

Sehr klar erkennbar ist in der **Sukzessionstabelle** 1922–1936, wie auf die schon erwähnte **Festuca-Welle** (1932) **unmittelbar** ein **Nardus-Anstieg** (1932–1936 **AD 2 + 3**) folgt.

Dieses Phänomen einer oft der **Nardus-Entfaltung** vorangehenden **Festuca-Welle** ist auch in der **Dauerfläche PiN 1** sowie mehrfach in den **Nardetum-Flächen** festgestellt, so dass hier eine gewisse **Regelmässigkeit spürbar** wird, ohne **dass** dieser Staffelung **zugleich** eine strenge Zwangsläufigkeit zugrunde zu liegen braucht.

#### PiN 2, Schema der Phasenfolge 1922–1959 (alte und neue Kontrollserie)

1922–1927	1932	1932–1936	1944	1950–1955	1955–1959
Phase mit <i>Pilosella</i> und <i>Senecio abrot.</i>	<b>Festuca-Welle</b>	Erste <b>Welle</b> der <b>Nardus-Erstarkung</b>	<b>Festuca-Nardus-Phase</b>	<b>Pilosella-Nardus-Phase</b>	Zweite <b>Nardus-Welle</b>
	Lückiges Stadium	+	Stadium mit teilweise konsolidiertem Gramineen-Rasen		

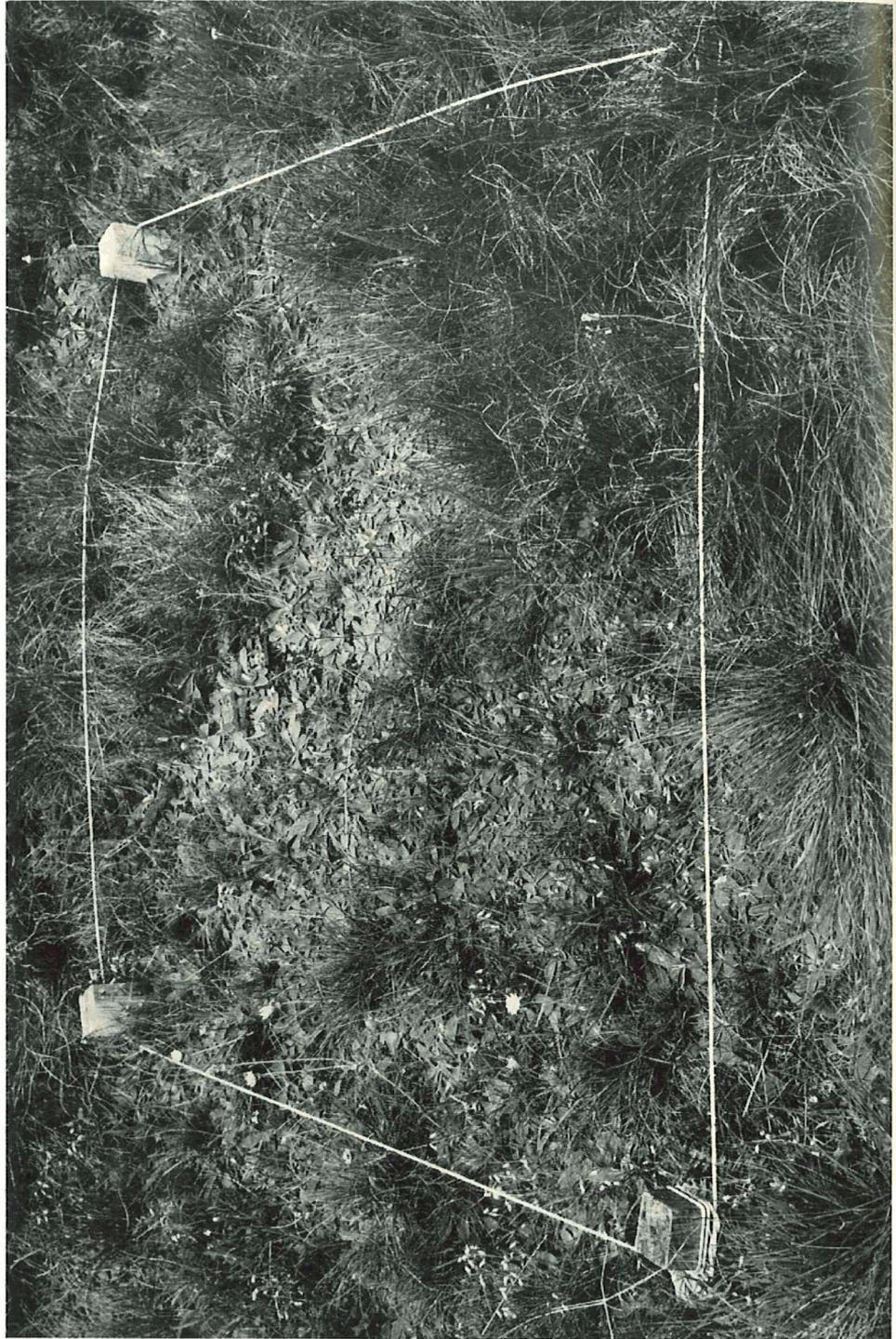


Abb. 56. PIN 2, 11. August 1950: *Pilosella-Nardus*-Phase, herböse Fazies. *Pilosella* ist mit 55 D%, *Nardus* mit 27 D%, *Festuca* mit 9,5 D% vertreten.

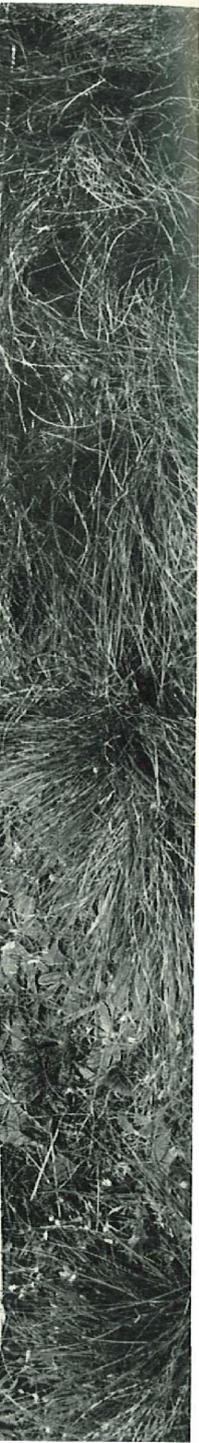


Abb. 56. PiN 2, 11. August 1950: *Pilosella-Nardus*-Phase, herbose Fazies. *Pilosella* ist mit 55 D%, *Nardus* mit 27 D%, *Festuca* mit 9,5 D% vertreten.



Abb. 57. PiN 2, 25. Juli 1955: *Pilosella-Nardus*-Phase, festucose Fazies. *Pilosella* 45 D%, *Nardus* 30 D%, *Festuca* 15 D%.



Abb. 58. PiN 2, 13. August 1959: *Nardus*-Phase. An der fortgeschrittenen Flächenvergrasung ist *Nardus* mit 40 D%, *Festuca* mit 13,5 D% und *Phleum* mit 1 D% beteiligt. *Pilosella* ist nur noch mit 22,5 D% vertreten. Vgl. Fig. 40.

## 5. Borstgras-Magerweide (*Nardetum*) unter Reservatsbedingungen *Nardetum*-Gruppe I, Dauerflächen N 1 – N 6, 1939–1965

### Bemerkung zur Lokalität

Diese erste Gruppe von *Nardetum*-Dauerflächen befindet sich am Westhang des Munt la Schera, im nördlichen Randbereich der Hauptweide, auf etwa 2070 m Meereshöhe. Wie die übrigen hier besprochenen Dauerflächen liegt auch diese Serie auf silikatreichem Untergrund. Auch an dieser Stelle der Moränenterrasse spielt der dolomitische Gehängeschutt aus dem Oberbau des Munt la Schera keine wesentliche Rolle. Die ausgeglichen feinerdige Auflagenschicht des podsoligen Weidehumusbodens ist im Durchschnitt mindestens 10–15 cm mächtig (pH-Werte um 5,5). Boden und Untergrund sind gut durchlässig, Spuren von Hangvernässung sind im ganzen Gelände nirgends zu bemerken. Der kontrollierte Weideausschnitt empfängt alljährlich eine gesicherte Winterschneedecke von mindestens 1 m Mächtigkeit. April-Stichprobe (6. April 1955): 1,10 m. Vegetationsbeginn: Kaum je vor Anfang Juni. Die Stichprobe vom 10. Juni 1957 erfasste den Aufblühbeginn von *Carex ericetorum*, *C. ornithopoda*, *Anemone vernalis*, *Homogyne alpina*.

Die 6 Quadratmeter-Flächen liegen nur wenige Schritte auseinander und genießen zweifellos hochgradig übereinstimmende Lokalbedingungen, so dass sie für eine sukzessionelle Vergleichsauswertung beste Voraussetzungen bieten. Während in den bisher besprochenen Beispielen zwei oder drei Sukzessionsparallelen zur Gegenüberstellung kommen, wird in dieser und der folgenden *Nardetum*-Gruppe ein Serienvergleich auf breiterer Grundlage möglich.

### *Nardetum*-Dauerfläche N 1. Sukzessionstabelle X

(Ausgangszustand 1939: *Phleo-Nardetum*)

#### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

Dauerinventar. Mit 27 perduranten Arten besass N 1 unter allen hier behandelten Sukzessionsflächen das umfangreichste Dauerinventar. Es stand in der Vergleichszeit um 6 Arten über dem Mittel dieser Lokalserie (*Nardetum* N 1–5 21,2), um 12 über dem der *Nardetum*-Serie II (N 7–11) und war mehr als dreimal so umfangreich als jenes der Flächen PF 1 und PF 2 (*Phleto-Festucetum*) oder der Lägerflurfläche De 1 (7–9 Arten). Damit ist nicht nur ein Charakterzug des örtlichen Sukzessionsablaufes N 1 hervorgehoben. Dieser Fall weist zugleich hin auf die Möglichkeit des Perdurierens relativ grosser *Nardetum*-Inventare.

Neben dem umfangreichen festen Grundstock beherbergte die Fläche 1939–1965 nur 19 Arten labiler Präsenz (Wechselinventar), wovon 7 Arten jedoch in fünf der sechs Kontrollen registriert worden sind (Subperduranz). Totalinventar 46 Gefässpflanzen (+5 Kryptogamen). Etappeninventar der Einzelkontrollen, minimal (1939): 35 (27 + 8) Arten, maximal (1955): 41 (27 + 14 Arten).

Mit nur 70,4% labilem Zusatz steht N 1, 1939–1965, hinsichtlich der relativen Inventarfestigkeit an erster Stelle der Vergleichsserie N 1–5 (Durchschnitt 113,6%; das Maximum 166,7% in N 2). Vgl. Tab. 26.

Über die floristische Zusammensetzung und Differenzierung des Dauerinventars N 1 gibt der Tabellenvergleich nähere Auskunft (Sukzessionstabellen X–XV). Neben *Phleum alpinum* (Fraktion B) und *Daphne striata* (Element einer provisorischen «Zwergstrauch-Fraktion» E), enthält N 1 10 beständige Arten der *Festucetum*- und 15 der *Nardetum*-Fraktion. Der Serienvergleich N 1–5 zeigt, dass namentlich die *Festuce-*

## Bedingungen 1939–1965

hang des Munt la  
he. Wie die übrigen  
tergrund. Auch an  
s dem Oberbau des  
geschichte des pod-  
tig (pH-Werte um  
ng sind im ganzen  
alljährlich eine ge-  
obe (6. April 1955):  
Juni 1957 erfasste  
*omogyne alpina*.  
geniessen zweifellos  
nelle Vergleichsaus-  
Beispielen zwei oder  
und der folgenden

le X

en hier behandel-  
n der Vergleichs-  
1,2), um 12 über  
umfangreich als  
erflurfläche De 1  
zessionsablaufes  
des Perdurierens

ne 1939–1965 nur  
n fünf der sechs  
5 Gefässpflanzen  
1 (1939): 35 (27

der relativen  
schnitt 113,6%;

Dauerinventars  
X–XV). Neben  
r provisorischen  
stucetum- und 15  
ilich die *Festuce-*

turn-Fraktion etwas reichlicher beteiligt war als in den übrigen Flächen, die Nardetum-Fraktion aber keineswegs schwächer als in jenen (N 2–5: 5–8 Perdurante von C, 8–15 von D).

Floristisch differenziert ist das Dauerinventar N 1 durch folgende je höchstens in ein bis zwei andern Flächen der Serie perdurante Arten. Von Fraktion C: *Campanula scheuchzeri*, *Potentilla crantzii*, *Polygala alpestris*, *Poa alpina*, *Achillea millefolium*, vor allem aber *Trifolium repens*, das mit einer kurzfristigen Ausnahme (Kontrolle 1960, N 3), den übrigen Dauerflächen der Serie ganz fehlte, und *Myosotis alpestris*, die in den andern Flächen nur unbeständig auftrat. Von Fraktion D: *Hieracium auricula*, *Luzula multiflora*, *Campanula barbata*, *Hieracium pilosella*, *Soldanella alpina*, *Ranunculus grenierianus* und (ausschliesslich hier pdt.) *Carex ericetorum*.

Als Hinweis auf die Bestandesökologie in N 1 sei das Ausharren von *Phleum alpinum* und *Trifolium repens* hervorgehoben, das verrät, dass diese Nardetum-Stelle N 1 während der Kontrollperiode dauernd  $\pm$  nährstoffreich blieb. Die meisten übrigen Arten weisen mindestens auf einen humusreichen Boden. *Soldanella* und *Carex ericetorum*, jenes eine mikrotherme, dies eine thermophile Art, vertrugen sich hier allerdings in einer seltsamen Dauerverbindung, in einer Standortsgemeinschaft, wie sie ökologisch wohl nur in Zusammenhang mit dem Feinmosaik der Struktur solcher Horstbestände verständlich ist.

**Mengenkonstanz.** Mit der inventariellen Festigkeit verband sich 1939–1965 eine bedeutende fazielle Gleichförmigkeit des Ablaufes. Das Mengenverhältnis dieses typischen *Nardetums* war dauernd überlegen durch die Nardetum-Fraktion, bzw. zu  $\frac{3}{4}$  durch *Nardus* selbst beherrscht (75–87 D%). Von den übrigen Arten dieser Fraktion hielt nur *Potentilla aurea* (3–8 D%) ein nennenswertes Minimum aufrecht.

Von Arten anderer Fraktionen (C, B) beteiligten sich nur *Festuca rubra* (2–8 D%) und, viel weniger konstant, *Phleum alpinum* (1–14 D%) an der Flächengestaltung von N 1.

Auffallend reich war in N 1 die Zahl der Arten, die 1939–1965 streng auf geringsten Werten (unter 2 D%) verblieben: Von den 27 Arten des Dauerinventars waren es 19 Arten, also gut  $\frac{2}{3}$ ! (Nur N 4 besass in der Vergleichsperiode ebensoviel Dauerparvivalente). Diese unauffällige Gruppe bestand in N 1, neben *Daphne striata*, aus 12 *Nardetum*- und 6 *Festucetum*-Arten.

Ergebnis der tabellarischen Beständigkeitsanalyse N 1 1939–1965: Grosser Artenreichtum mit festem Mengenverhältnis, bei hochgradiger Flächenvorherrschaft von *Nardus* (75–87 D%) und zahlreichen Arten mit dauernd geringsten Anteilen, kurz, eine kontinuierliche Prävalenz/Parvivalenzkonstellation.

Phasenakzente. Bei der grossen Inventar- und Mengenkonstanz wird man in der Flächentabelle kaum noch Anzeichen einer tiefgreifenden Wandlung erwarten, um so genauer aber nach feineren Phasenakzenten und Sukzessionsbewegungen fahnden.

Unter den Arten der *Nardetum*-Fraktion ist *Nardus* (75 . 75 . 75 . 85 . 87 . 85 D%) im Intervall 1950/1955 durch einen deutlichen Progressionsschritt ausgezeichnet, womit sich eine Phase I (1939–1950) mit geringerer *Nardus*-Prävalenz (75 D%) gegen eine Phase II (1955–1965) mit verstärktem Anteil (85–87 D%) abhebt.

Mit den Verschiebungen gingen andere Veränderungen einher. Im Übergang zu Phase II, teils schon am Ende der ersten Phase, zeigten *Ranunculus grenierianus* (+ . + . 1 . 1 . 1 . + D%) und *Thymus* (+ . + . + . 1 . 1 . + D%) etwelche Erstarkung.

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1960	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	98	93	100	100	100	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% 14	3	1	1	1	2,5	P
C) <i>Festuca rubra</i>	2	5	3	8	3	6	P
<i>Agrostis tenuis</i>	4	1	1	+	+	1,5	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	1,5	1	+	5	2,5	P
<i>Poa alpina</i>	1	+	+	+	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	+	1	1,5	3	+	—	(P)
<i>Galium pumilum</i>	+	1	+	+	+	+	P
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	1	1	3,5	P
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Myosotis alpestris</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Polygala alpestris</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Potentilla crantzii</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Trifolium pratense</i>	+	—	+	+	+	+	(P)
<i>Cerastium arvense</i>	+	—	+	+	—	—	
<i>Lotus corniculatus</i>	—	+	+	+	+	+	(P)
<i>Gentiana verna</i>	—	+	—	—	+	+	
D) <i>Nardus stricta</i>	75	75	75	85	87	85	P
<i>Carex ornithopoda</i>	+	+	1	2	+	+	P
<i>Carex ericetorum</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	5	4	3	3,5	3	3,5	P
<i>Leontodon helveticus</i>	1	+	+	+	+	1	P
<i>Senecio abrotanifolius</i>	+	1	4	1	1	+	P
<i>Ranunculus grenieranus</i>	+	+	1	1	1	+	P
<i>Campanula barbata</i>	+	+	1	+	+	+	P
<i>Thymus alpinus</i>	+	+	+	1	1	+	P
<i>Soldanella alpina</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Hieracium pilosella</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Hieracium auricula</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Crepis aurea</i>	+	+	+	+	—	—	
<i>Euphrasia minima</i>	+	—	+	+	+	+	(P)
<i>Viola rupestris</i>	+	+	+	+	—	—	
<i>Alchemilla hybrida</i>	+	+	—	—	—	—	
<i>Gentiana campestris</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	+	+	+	+	1	(P)
<i>Phyteuma betonicifolium</i>	—	+	+	+	+	0,5	(P)
<i>Homogyne alpina</i>	—	+	+	+	+	1	(P)
<i>Coeloglossum viride</i>	—	+	—	—	+	+	
<i>Nigritella nigra</i>	—	—	—	+	—	—	
<i>Antennaria dioeca</i>	—	—	—	+	—	+	
<i>Erigeron alpinus</i>	—	+	+	+	—	+	
E) <i>Vaccinium myrtillus</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Daphne striata</i>	+	+	+	1	1	0,5	P
F) <i>Pinus mugo</i>	—	—	—	—	—	2	
K) <i>Heterocladium squarrosulum</i>	—	—	—	+	—	(+)	
<i>Lophozia lycopodioides</i>	—	+	—	+	+	+	
<i>Cetraria islandica</i>	—	+	+	+	+	—	
<i>Cladonia symphy carpia</i>	+	+	+	—	—	—	
<i>Cladonia pyxidata</i>	—	—	—	+	+	+	

**N 1, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)**

<b>Etappeninventar</b>	1939	1945	1950	1955	1960	1965	P	V
Total 1939-1965: 46	35	38	38	41	38	39	27	19
Fraktionsanteile: B) 1	<b>1</b> <sup>-2</sup>	<b>1</b> <sup>-1</sup>	<b>1</b>	<b>1</b> <sup>-1</sup>	<b>1</b>	<b>1</b>	1	0
C) 15	13 <sup>+2</sup>	13 <sup>+2</sup>	<b>14</b>	14 <sup>+1</sup>	14 <sup>-1</sup>	13	10	5
D) 27	<b>20</b> <sup>+5</sup>	<b>23</b> <sup>+1</sup>	<b>22</b> <sup>+2</sup>	<b>24</b> <sup>+2</sup>	<b>21</b> <sup>+2</sup>	<b>22</b>	15	12
E) 2	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b> <sup>+1</sup>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	1	1
F) 1	0	0	0	0	0 <sup>+1</sup>	1	0	1
Inventardynamik (Ziffer i)	11	6	3	9	5			

**N I, Auswertung der Mengenverhältnisse**

I) *Etappenzustände*

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
<i>Phleetum</i> -Fraktion	14	3	1	1	1	2,5
<i>Festucetum</i> -Fraktion	8	9,5	6,5	12	9	13,5
Nordetuni-Fraktion	81	80	85	93,5	93	92
<i>Vaccinieluni</i> -Fraktion	+	+	+	1	1	0,5
<i>Pinetum</i> -Fraktion	—	—	—	—	—	2,0
Fraktionsformeln						
	b	b	(b)	(b)	(b)	b
	c	c	c	c	c	c
	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>
	(e)	(c)	(e)	(c)	(e)	(f)
Nach <b>Wuchsformen</b> (D%, Pauschalbeträge)						
Bäume	—	—	—	—	—	2
Zwergsträucher	+	+	+	1	1	0,5
<b>Graminiden</b>	97	85,5	82	96	96	97,5
Herbiden	6	7	10,5	10,5	7	10,5
Moose, Flechten	+	+	+	+	+	+

II) *Intervallbewegung*

	1939/45	1945/50	1950/55	1955/60	1960/65
Allgemeine Flächendynamik (Index v)					
	<b>3,9</b>	<b>2,6</b>	<b>5,4</b>	<b>3,5</b>	<b>4,5</b>
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-2,8	-1,3	-1,2	-2,1	-1,6
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+1,1	+1,3	+4,2	+1,4	+2,9
Fraktionsdynamik (Index f)					
<i>Phleetum</i> -Fraktion f <sup>B</sup>	-1,8	-0,4	0	0	+0,3
<i>Festucetum</i> -Fraktion f <sup>C</sup>	+0,3	-0,6	+1,1	-0,6	+0,9
Nordetuni-Fraktion f <sup>D</sup>	-0,2	+1,0	+1,7	-0,1	-0,2
<i>Vaccinietum</i> -Fraktion f <sup>E</sup>	0	0	+0,2	0	-0,1
<i>Pinetum</i> -Fraktion f <sup>F</sup>					+0,4

**N I, Phasenbezeichnung**

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	I <sup>3</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>
	<b>Nardetum-Phase I</b> . . . . .			<b>Nardetum-Phase II</b> . . . . .		
				(Nardus-extrem)		
	Phleum-Fazies		<i>Senecio</i> -Fazies	<i>Festuca rubra</i> -Fazies	<i>Anthoxanthum</i> -Fazies	<i>Trifol. repens</i> -Fazies

Anmerkung zu Sukzessionstabelle X

Lokalsituation N 1: 1-m<sup>2</sup>-Fläche, 20° geneigt, WSW-Exposition. Frei besonnt, einstweilen ohne direkte Föhrenbeschattung geblieben. Bodenmächtigkeit etwa 10 cm (3–15 cm).

Aufnahmedaten der **Listenkontrollen**: 13. August 1939; 30. Juli 1945; 9. August 1950; 29. Juli 1955; 23. August 1960; 25. August 1965. Alle Aufnahmen von B. Stüssli.

Unter den **Zwergsträuchern** vermehrte *Daphne striata* (+. +. +. 1. 1. 0,5 D%) mit dem Phasenwechsel ihren Anteil. Neu erschien zu jener Zeit *Vaccinium myrtillus* (— . — . — . + . + . +).

Auch in den übrigen **Rasenfraktionen** (B, C) bemerkt man Mengenverschiebungen, die die getroffene **Phasentrennung** unterstreichen oder noch eine feinere Unterteilung rechtfertigen.

Phase I begann mit einem auffälligen **Phleum**-Wert (14. 3. 1. 1. 1. 2,5 D%), wodurch sich jene erste Etappe um 1939 als **Phleum-Fazies I<sup>1</sup>** abhebt. Seiicicium *abrotanifolium* (+. 1. 4. 1. 1. + D%) war deutlich progressiv in Phase I und fiel dann zurück in Phase II, wobei die Etappe 1950 (I<sup>3</sup>) durch diese Art einen faziellen Akzent erhielt.

Der Beginn der **Nardus-reichen** Phase II (Kontrolle 1955) ist ausser durch *Nardus* durch **Verstärkungen** einiger *Festucetum*-Arten betont, so von *Achillea millefolium* (+. 1. 1,5. 3. +. — D%) und namentlich von *Festuca rubra* (2. 5. 3. 8. 3. 6 D%); **Festuca-Fazies (II<sup>1</sup>)**. Auch *Trifolium repens* (+. +. +. 1. 1. 3,5 D%) erfuhr im Übergang zu Phase II eine erste **Anteilvergrößerung**.

Das Zusammentreffen mehrerer Progressionsschritte 1950–1955 fiilrte zu einer Wiedervervollständigung des vorher (Kontrolle 1945, 1950) leicht gelockerten Rasenschlusses der Phase II.

Im spätern Verlauf der Phase II (1960) machte sich *Anthoxanthum odoratum* (1. 1,5. 1. +. 5. 2,5 D%) faziell hemerkbar (II<sup>2</sup>), und die Etappe 1965 (II<sup>a</sup>) ist durch *Trifolium repens* und *Phleum* gekennzeichnet – sowie durch eine 2%-Deckung von *Piitus mugo*.

Ein gruppenweises Alternieren von Arten, das den Phasenwechsel deutlicher unterstriche oder ihm das **Gewicht** eines **Assoziationswechsels** gäbe, ist in der **Sukzessionstabelle N 1** nicht erkennbar. Die **inventarielle** Bewegung (Ziffer i) war zur Zeit des **Phasenwechsels** sogar am geringsten.

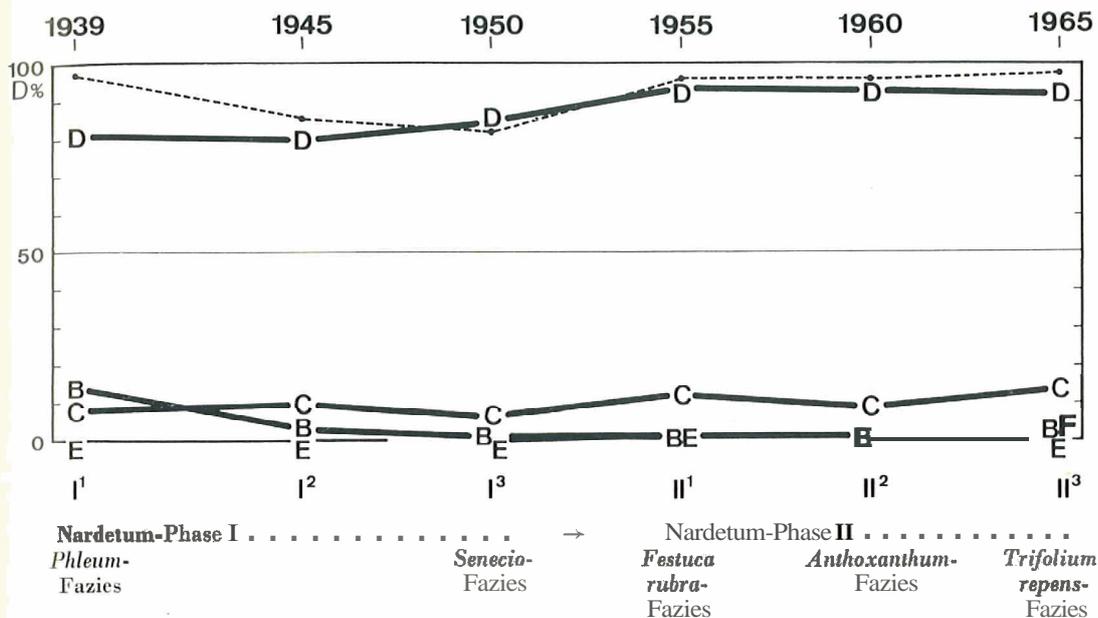
Die Phasensichtung zeigt aber, dass die Vegetation der Dauerfläche N 1, 1939 bis 1965, trotz der Beständigkeit des **Grundverhältnisses** keineswegs starr blieb, sondern in lebendiger Bewegung stand.

## b) Phasenstruktur, Syndynamik

Nardetum-Phase I (*Nardus* 75 D%), 1939–1950

I<sup>1</sup>, **Phleum-Fazies** 1939. Abb. 59. Die **Nardetum-Fraktion** stand in den zwei ersten Kontrolletappen auf einem etwas geringeren Pauschalwert (1939: 81 D%, 1945: 80 D%) als später. Dagegen war die Etappe 1939 durch den höchsten in N 1 festgestellten **Phleum**-Wert (14 D%) ausgezeichnet, bzw. durch ein bedeutendes **Graminiden**-Pauschal der Fraktionen B und C (zusammen 22 D%). Der Anteil der hochhalmigen **Fett- und Mischweidegräser** war hier später nie mehr hoch.

Fig. 41 Sukzessionsdiagramm N 1 1939-1965



Diese örtlich besonders üppige Rasenentwicklung im sonst magern Nardetuni-Feld war offensichtlich das Ergebnis einer vorausgegangenen lokalen Wilddüngerbeeinflussung.

I\*, 1945: Bei übrigens starrer Bewahrung der 75 D%-*Nardus*-Dominanz fiel 1939 bis 1945 der *Phleum*-Anteil stark zurück (14 → 3 D%) während sich das *Festucetum*-Element etwas verstärkte (8 → 9,5 D%). Die leichten *Beweidungsstörungen* und Regenerationsprozesse haben offensichtlich ihren Fortgang genommen.

I³, 1950: *Senecio abrotanifolius*-Fazies, Abb. 60. Bei immer noch unverändertem *Nardus*-Anteil ist die Beimischung von *Phleum* und jene der *Festucetum*-Gramineen auf einen *Minimalbestand* gesunken. Die freigewordenen Zwischenhorstflächen des *Nardus*-Bestandes waren vermehrt durch Herbitiden (vornehmlich der Fraktion D) besetzt (Herbitidenpauschal 10,5 D%).

Syndynamik der Phase I 1939-1950

Die Wandlung der Phase I verlief ruhig (Index v 3,1 und 2,6). Der Überblick über den 11jährigen Ablauf anhand der Fraktionsspektren zeigt, dass ausser kurzfristigen *faziellen* Veränderungen eine durchgehende Tendenz vorliegt.

	1939	1945	1950
Phase I: B	14	3	1
C	8	9,5	6,5
D	81	80	85
E	+	+	+

Die herrschende *Nardetum*-Fraktion (D) verstärkte ihr Pauschal bis 1950 deutlich, wobei die *Nardus*-Werte auf 75 D% verblieben.

Physiognomisch das auffälligste Ereignis war das Erlöschen der *Phleum*-Fazies zwischen 1939 und 1945. Die *Phleum*-Rückgänge, wie die internen Anteilverschiebungen in der Fraktion C, lassen sich nur B T. als Wirkung edaphischer Veränderungen erklären. Der rasche *Phleum*-Rückgang war in diesem Fall in erster Linie eine Folge spezifischen Ausweidens durch das Hirschwild.

Es muss angenommen werden, dass die *Phleum*-Fazies ihre Entstehung einer leichten Wilddüngung kurz vor 1939 verdankt. Viel weniger für sich hätte die Annahme, dass die nitrophile Situation eine späte Nachwirkung der einstigen Viehbeweidung darstellte. Nur an Orten stärkster Düngeranhäufung (ehemaliger Läger, vgl. Dauerflächen De 1 und De 2) ist mit einer derart langen Nachwirkung zu rechnen.

Auch die Ausweitung der *Festucetum*-Fraktion 1939–1945 erweist sich in dieser Übersicht als vorübergehendes Phänomen, zu verstehen als Reaktion auf Beweidung und zoogene Rasenlockerung (*festucose* Regeneration ausgeäster *Phleum*-Partien). *Nardus* entfaltete 1939–1950 keine besondere Aktivität, sondern blieb während der Phase 3 stationär. Einige Dikotylen der Fraktion D fanden Raum zu leichten Ausweitungen (*Potentilla aurea*, *Senecio abrotanifolius*, *Campanula barbata*, *Ranunculus grenierianus*).

#### Phase II (mit extremer *Nardus*-Vorherrschaft)

II<sup>1</sup>, *Festuca rubra*-Fazies 1955. Die Rasenphysiognomie 1955 erweckte den Eindruck einer in den letzten Jahren ungestörten Entwicklung. Der Rasen war dichter, höher und halmiger geworden.

#### Syndynamik der Phasenwechself I/II, 1950/1955

Die syndynamische Analyse des Intervalls 1950/1955 vermag zu zeigen, dass diese Entwicklung in Form eines relativ kräftigen Impulses erfolgte.

Die vorher durchwegs schwache Flächendynamik hatte 1950/1955 vorübergehend eine Belebung erfahren (Index v: 3,1 . 2,6 . 5,4 . 3,5 . 4,5). Fraktionell lassen sich in diesem Übergang folgende Teilbewegungen erkennen.

	1950	/	1955	Fraktionsindex
B	1		1	0
C	6,5		12	+1,1
D	85		93,5	+1,7
E	+		1	+0,2

Schon während der Phase I schied die Fraktion B (*Phleum*) praktisch aus dem Wettlauf aus. Die Aktivität war deutlich an die edaphisch weniger anspruchsvollen (und weideresistenteren) Fraktionen bzw. Arten übergegangen:

Im Übergangsintervall 1950/1955 vollführten die *Nardetum*- und die *Festucetum*-Fraktion ihre kräftigsten örtlichen Progressionen. Im einzelnen ist auffällig, wie namentlich *Nardus* 1950/1955 plötzlich einen beachtlichen Flächenzuwachs erfuhr (Index B +2), in Verbindung mit den Progressionen typischer Regenerationsarten der Fraktion C, wie *Festuca rubra* (s +1), *Achillea* (sowie *Trifolium repens*). Die gleichzeitigen Rückgänge von *Senecio abrotanifolius*, *Campanula barbata* sind vermutlich eine Folge der

graminosen Rasenverdichtung. Nach einem längern Graminidenrückgang in Phase I war es im Übergang 1950/1955 gleich zum kräftigsten örtlichen Graminisierungsschritt von 82 auf 96 D% gekommen (Index g: +2,8). An der Wiederherstellung des allgemeinen Rasenschlusses waren die Gräser wesentlich beteiligt.

Dieser Phasenwechsel 1950/1955 zeigt in höchstem Masse die Kennzeichen eines spontanen (autogenen) Entwicklungsschrittes und der Aktivität von *Nardus* und *Festuca rubra*, der Hauptgräser der Fraktionen C und D.

Es handelt sich um einen jener charakteristischen Entwicklungsschübe, wie sie in ± störungsfreien Erholungsphasen in Nardeten nach örtlichen Beweidungseinflüssen mehrfach beobachtet worden sind. Hier in N 1 hatte offensichtlich eine Verminderung der Weidestörungen in den Jahren 1950 bis 1955 diese typischen Schonungseffekte hervorgerufen.

### Syndynamik der Phase II 1955–1965

Nach dem Übergangsintervall mässigte sich das Änderungstempo wieder (Index v 1955/1960: +3,5) und belebte sich später (1960/1965: +4,5) nur wenig.

Ausser leichten Wildbeweidungen wurden in Phase II keine Störungen sichtbar. Mit dem Rückgang von *Phleum* und der *Nardus*-Vermehrung hat der Rasenfleck seine Anziehungskraft als Asungsplatz verloren. Für ein langsames Weiterlaufen der allgemeinen Stabilisierungsprozesse in dieser Phase II spricht auch die Reihe der Fraktionsspektren. Die *Nardetum*-Fraktion und insbesondere die dominierende Art (*Nardus* 85 → 87 D%) behaupteten ihre Position. Die geringen Unterschiede des *Nardetum*-Pauschals liegen innerhalb der Fehlergrenze.

1955	1960	1965	1955	1960	1965
1	1	2,5	(b)	(b)	b
12	9	13,5	c	c	c
93,5	93	92	D	D	D
1	1	0,5	(e)	(e)	(e)
-	-	2			(f)

Fläche H 1 blieb in Phase II zu 96–97,5 D% von Graminiden besetzt. Einige ± raumbedürftige Arten verloren an Fläche oder verschwanden (*Carex ornithopoda*, *Senecio abrotanifolius* bzw. *Achillea*). Abb. 61 und 62.

Damit hat sich das Dominanzverhältnis in Phase II mindestens bis 1960 noch verschärft. Um 1939 waren 30 (von 35) Arten parivalent gewesen, um 1960 standen 34 (von 38) Gefässpflanzen der Fläche auf Tiefstwerten von + bis 1 D%, um 1965 waren es 31 (von 39) Arten.

Ausser der dominanten *Nardus* besaßen um 1960 nur noch *Anthoxanthum* (5 D%) sowie *Festuca rubra* und *Potentilla aurea* (mit je 3 D%) nennenswerte Flächenanteile. Erst 1960/1965 folgten, wohl in Zusammenhang mit neuen Wildeinwirkungen, leichte Wiedererstarkungen, so bei *Phleum*, *Trifolium repens*. Mit der allgemeinen Vergrößerung und Ausweitung der Föhrenguppen konzentrierten sich die Wildbesuche auf die noch freien Rasenpartien. Die Folge war, dass es 1960/1965 auch in N 1 wieder zu leichten (zoogenen) Dominanzlockerungen und zu Entfaltungen von Begleitarten kam.

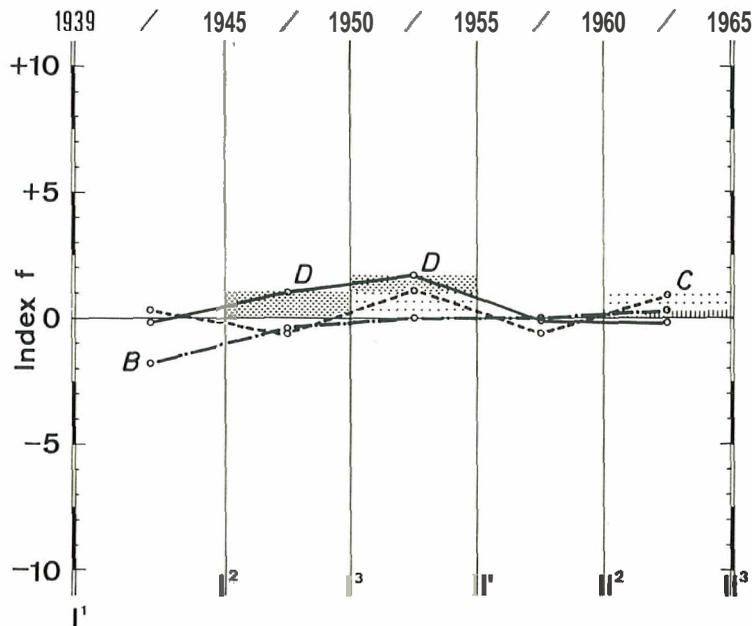


Fig. 42

**Fraktionsdynamik** (Index  $f^B, C, D$ ) in N L *Nardetum*-Fläche offener Lage. Mit **Wildeinflüssen** in Zusammenhang standen die Regenerationsschübe von D und C, ebenso das Schwinden einer, Phleum-Fazies, das 1939/1945 im Diagramm erfasst ist.

Nach dem Höhepunkt in Kontrolle 1955 (41 Arten) hatte sich das **Flächeninventar** in der kurzen Verfestigungsphase 1955/1960 insgesamt um 3 Arten vermindert, d.h. 6 Arten (**u.a.** die Rosettenpflanzen *Crepis aurea*, *Viola rupestris*, *Antennaria dioeca* usw.) fielen aus, 3 andere Arten (*Gentiana campestris*, *Gentiana verna*, *Coeloglossum*) fanden sich ein.

Seit Kontrolle 1955 stand auch *Vaccinium myrtillus* (mit **Flächenwert +**) auf der Liste; diese sukzessionell sehr bemerkenswerte Art hatte zur Zeit der grössten Rasenlockerung, bzw. während des Regenerationsprozesses 1950/1955, in Dauerfläche N I Eingang gefunden.

N I, 1939–1965,  
Dauerzustand oder makrogenetischer Sukzessionsschritt ?

Struktur. Zweifellos sind die in N I erfassten Veränderungen mehrheitlich temporäre und wenig tiefgreifende **Wandlungsprozesse**, die im Rahmen einer langfristigen **Sukzessionsbeurteilung** belanglos sind.

Hauptresultat der Sukzessionsanalyse N I ist die auch im makrogenetischen Aspekt hochgradige **Stabilität** der *Nardetum*-Konstellation. Die strukturelle Selbständigkeit dieses Gleichgewichtszustandes wird angesichts der erfassten Schritte aktiver **Störungsüberwindung** besonders eindrücklich.

Inventar. Das umfangreiche Dauerinventar weist mit seiner **26jährigen** Stabilität **ebenfalls** auf Gleichgewichtsfestigkeit. Der bescheidene Artenwechsel ist eine natürliche Begleiterscheinung der strukturellen Störungen und der Wiederverdichtung. Zu **Inventarverschiebungen** (Alternanzen), die einen sukzessionellen Schritt über den **Nardetum-Zustand** hinaus dokumentieren würden, kam es in N 1, 1939–1965 nicht.

Das Phänomen des andauernd hohen Artenreichtums der Fläche N 1 (Maximum der **Nardetum-Serie**) mag sich **z.T.** aus den **günstigen** Nährstoffverhältnissen dieses Rasenflecks (*Phleum*, *Trifolium repens* in Pdz.) erklären. Vgl. als Gegenstück N 2. Wiederholte zoochore Sameneinschleppung **wird** das ihrige dazu beigetragen haben. Letztlich waren auch hier die räumlich-strukturellen Bestandesverhältnisse bestimmend: Bei den ständigen leichten **Rasenlockerungen** blieb der partiell beweidete Bestand dem Ausharren raumbedürftiger Arten günstig, bzw. ihrer Wiederansiedlung gut zugänglich. In der lockern Phase I, bzw. bis zum **Beginn** der Verdichtungsphase **II**, erfuhr die Fläche eine fortschreitende **Inventarvergösserung** (35, 38, 38, 41 Arten).

Erst während der extremen Nardus-Dominanz und Rasenverdichtung in Phase **II** (1955–1960) **folgte** eine **Inventarverminderung** (41 → 38), **wobei** raumfordernde Elemente der Kurzweide wie *Cerastium arvense*, *Crepis aurea* verschwanden.

Übrigens ist bezeichnend, wie in dieser Probestfläche mit **wiederholten Regenerationsprozessen** sich die Arten der Festucetum-Fraktion besonders zahlreich behaupteten. Wie eingangs erwähnt, waren sie es, welche der Fläche N 1 zur Spitzenstellung hinsichtlich Dauerinventarumfang 1939–1965 verhalfen (27 Arten, darunter 10 der Fraktion C).

Allen diesen Inventarbewegungen fehlt aber die Tendenz einer **Fortentwicklung** in einen andern Vegetationstyp.

Auch Mengenveränderungen von kleineren oder grösseren **Artengruppen** bzw. Fraktionen, die ihrerseits als **Entwicklungsanlauf** über die Stufe des **Nardetums** hinaus interpretiert werden dürften, **liessen** sich nicht ausfindig machen. Der 1945–1965 erhöhte Nardus-Wert (75–85 D%) spricht im Sinne einer verstärkten Nardetum-Stabilisation.

Die **minime** Vermehrung des Zwergstrauchanteils (*Daphne striata* 1950–1955 + → 1 D%) erfolgte in einer **Übergangsphase** und beschränkte sich auf eine lokalökologisch abweichende Rasenstelle. Schon 1960–1965 fiel *Daphne* wieder zurück.

**Ebensowenig** kann das versteckte Fussfassen von *Vaccinium myrtillus* ernstlich als Symptom einer bevorstehenden **Verstrauchung** und **Überwindung** der Nardetum-Phase gedeutet werden, so verheissungsvoll sich dieser **Artnamen** in der Listentabelle ausnimmt. Der kümmerliche Zustand der **Heidelbeerpflanze** (1965: 3 cm hoch, Vitalität 1–2), die in den 10 Jahren nicht die geringste **Ausweitungstendenz** verriet, spricht sehr dagegen, sie als Vorläufer oder Wegbereiter des Heidelbeer-Bergföhrenwaldes (*Mugo-Vaccinietum*) zu werten. Es ist sogar eine grosse Frage, ob dieses Einzelexemplar einer ungestörten Weiterentwicklung des Nardetum-Rasens standhalten **wird**. Erst unter strukturell völlig veränderten Verhältnissen, z. B. zusammen mit einer künftigen **Erstarkung** der folgenden Art, dürften die Expansionsaussichten günstiger **werden**.

Hier muss jedoch einschränkend bemerkt werden, dass dieser Befund über das Verhalten von *Vaccinium myrtillus* selbstverständlich nicht vorbehaltlos auf klimatisch andersartige Gebiete übertragen und generalisiert **werden** kann. Die in N 1 festgestellte Inaktivität und strukturelle Unterlegenheit dieser **Zwergstrauchart** gilt wohl keineswegs für Nardeten der feuchten Nordalpenlagen. Nach Erfahrungen aus den Glarner Alpen müsste das Auftreten der Heidelbeere in Nardeten dort als Signal für

1965

II<sup>3</sup>

Wildinflüssen in  
Schwinden einer

Flächeninven-  
ten vermindert,  
*Antennaria dioeca*  
, *Coeloglossum*)

wert +) auf der  
grössten Rasen-  
fläche 1 Ein-

heitlich tempo-  
ier langfristigen

etischen Aspekt  
urelle **Selbstän-**  
**Schritte aktiver**



































Abb. 65. N 2, 10. August 1950: Rasendetail in der Flächenecke oben rechts mit *Juniperus nana*.

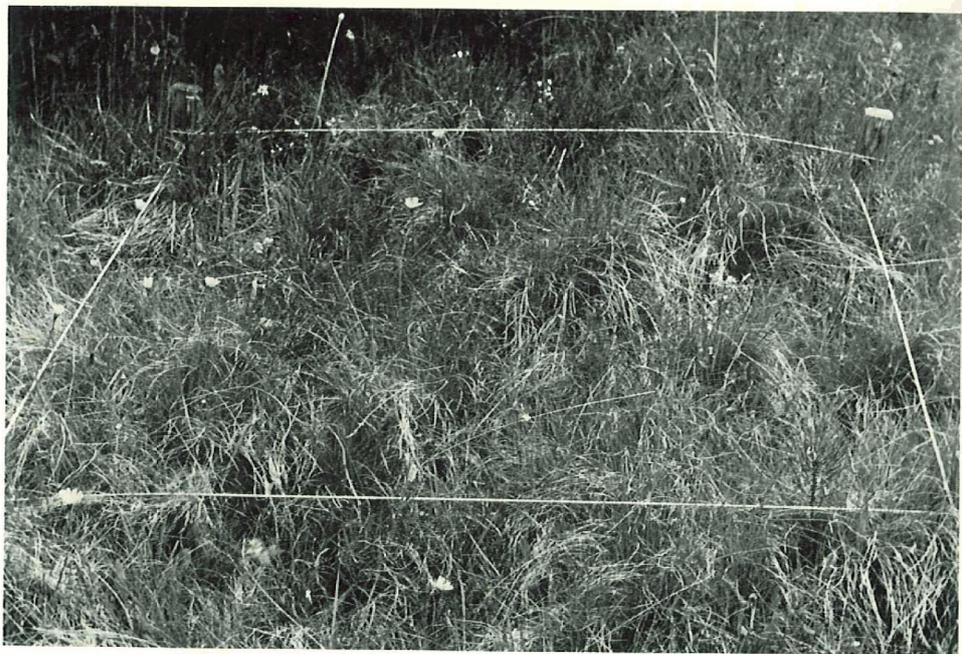


Abb. 66. N 2, 26. Juli 1955: *Nardetum*-Phase (II<sup>2</sup>). Der grasige Anteil hat sich weiter verstärkt (*Nardus* 85 D%), *Empetrum* weiter verringert (2,5 D%).



mit *Juniperus nana*.



ich weiter verstärkt



Abb. 67. N 2, 16. Aug. 1960: Nardetum-Phase II, *Anthoxanthum*-Fazies. *Nardus* 88 D%, *Empetrum* 0,5 D%, *Pinus mugo* 2,5 D%. Die stark graminose Fläche im vermehrtem Schatten des SE benachbarten Bergföhrengbüsches.

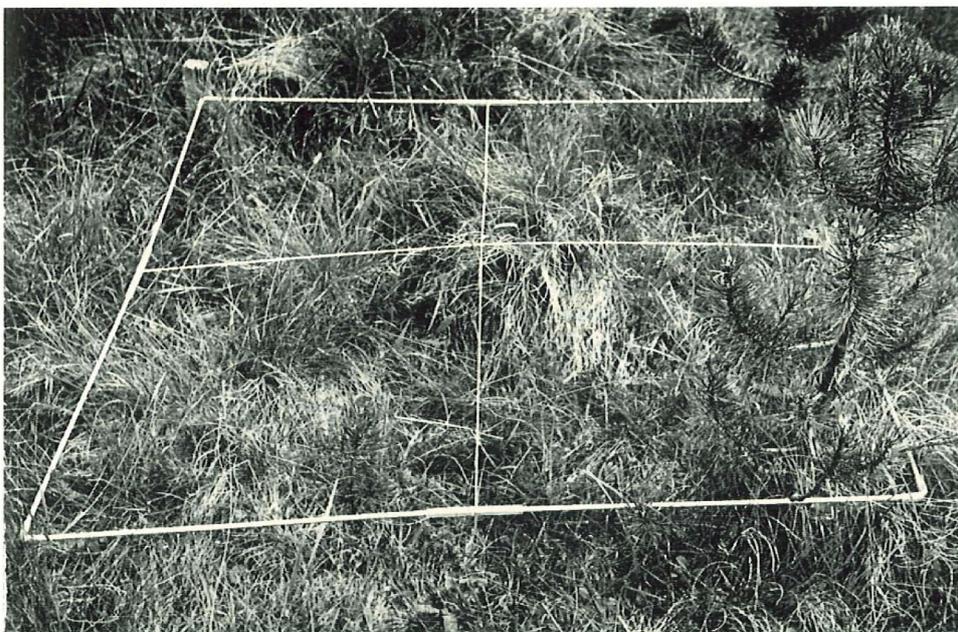


Abb. 68. N 2, 27. Aug. 1965: *Pineto-Nardetum*-Phase III. Unter weiter verstärktem Föhren-Einfluss hat sich der Anteil der hochhalmigen Gräser vermehrt (*Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* und *Phleum*, zusammen 5 → 20 D%), jener von *Nardus* verringert (88 → 64 D%).

















































## Dauerfläche N 5. Sukzessionstabelle XIV

Ausgangszustand 1939: Nardetum mit *Vaccinium vitis-idaea* (10 D%)

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

Dauerinventar. Nicht nur im Rahmen der Nardeten, sondern unter **allen** Dauerflächen dieser Arbeit, erwies sich N 5, 1939–1965, als die artenreichste. Ihre Gesamtliste enthält 50 Arten (**Gefäßpflanzen**, exklusive Moose, Flechten und Pilze). **Umfangreich** war vor allem das **Wechselinventar** (28 Arten bzw. **127,3%**), während sich das Dauerinventar mit 22 Arten auf dem allgemeinen Durchschnitt der Beispiele N 1–5 hielt.

Im **fraktionellen** Verhältnis des Dauerinventars von N 5, mit  $2\frac{1}{2}$ mal so viel **Nardetum**-Arten als Festucetum-Arten (15:6), war der Nardstum-Charakter der **Fläche** stark betont. Sämtliche Festucetum-Arten **gehören** zum **geläufigen Allgemeinbesitz** unserer **Nardetum-Flächen** (*Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Achillea millefolium*, *Galium pumilum*, *Lotus corniculatus*).

Selbst unter den labilen Begleitern, **d.h.** auch im **Gesamtinventar**, fehlten fremde Beimischungen. Das Dauerinventar N 5, 1939–1965, ist durch folgende Arten **gegenüber** demjenigen anderer Flächen der Serie N 1–5 ausgezeichnet: *Achillea millefolium* (perdurant nur noch in N 1), *Lotus corniculatus* (pdt. auch in N 3 und N 4), sowie durch *Euphrasia minima* und *Alchemilla hybrida*, die in keiner der übrigen Flächen **perdurant** vorkamen (letztere überhaupt nur noch temporär in N 1 und N 2 vorhanden).

Umgekehrt fehlte dieser **innerhalb** der Serie I wohl trockensten und besterwärmten **Nardetum-Fläche** N 5 die **mikrotherme**, feuchtigkeitsliebende *Soldanella alpina* (perdurant in N 1 und N 4).

Das **Mengenverhältnis** von N 5 blieb im Laufe der **Kontrollzeit** etwas weniger **gleichförmig** als in **allen** übrigen Nardetum-Beispielen. Vor allem der Nardus-Wert verhielt sich in N 5 elastischer als in **andern** Fällen, doch blieb die Prävalenz bis 1960 bewahrt (Durchschnitt **74,2 D%**, Minimum 60 D%, **Maximum** 85 D%); 1960/1965 sank der Nardus-Wert auf 45 D%.

**E i** faziell beständiger Anteil von Hieracium *pilosella* kann als weitere Besonderheit dieser Dauerfläche gelten (4–9 D%). Dadurch, und mit dem **beträchtlichen** Pauschal an Nardstum-Dikotylen überhaupt (10 . 13 . 17,5 . 16 . 17 . 17,5 D%), erinnert N 5 an die Probefläche der **PiN**-Serie, (Ebenso mit dem hohen Moos-Flechten-Anteil und dem unvollständigen Phanerogamen-Schluss.)

Seit **Kontrollbeginn** spielte stets **auch** *Vaccinium vitis-idaea* in N 5 eine Rolle als Flächenelement (**Listenwerte** 1–10 D%). Hingegen waren keine Arten der **Festucetum-Fraktion** oder weiterer Fraktionen **faziell** dauernd von Bedeutung.

**Nardus** und mit Abstand Hieracium *pilosella* sowie *Vaccinium vitis-idaea* waren somit **mengenmässig** in N 5, 1939–1965, die wichtigsten Dauerbestandteile,

Die Zahl der Dauerparivalenten entspricht etwa dem Durchschnitt dieser **Flächengruppe**. Von den 15 **parivalenten** Arten des Dauerinventars entstammen 11 Arten der Nardetum-Fraktion und 4 Arten der **Festucetum-Fraktion**.

Die **Prä/Parivalenz-Konstellation**, wie sie alle typischen **Nardetum-Beispiele** kennzeichnet, war auch hier verwirklicht, jedoch etwas weniger extrem als in den übrigen Dauerflächen dieser Serie.













Bei der **teilweisen Rasenverfestigung** vermochte *Vaccinium vitis-idaea* seinen **Flächenanteil** zu behaupten und *Empetrum* erneut in die Fläche **einzudringen** (Randimmigration).

Auch andere Arten (*Phleum*, *Ajuga pyramidalis*, *Veronica aphylla*) fanden in wiedergefestigten **Rasenpartien** (z.T. erneut) Eingang. Dabei wurde die Inventarbilanz 1955/1960 **stark positiv** (+10, -2), und die **Artenliste** (1960 mit 36 Gefäßpflanzen) stieg auf das **Maximum** der ganzen Beobachtungsperiode.

Das Nardetum-Inventar dieses **immigrationsoffenen Flächenstadiums** blieb auch jetzt unverfälscht. **Als einzige** Art, die in der ganzen **Flächenserie N 1-5** und im **ganzen** Zeitraum 1939-1965 sonst nie zur **Kontrolle kam** und deshalb am ehesten als «fremdes» Element gelten könnte, fand sich 1960 in N 5 *Cirsium acule* vor (1 Stück, steril).

#### Zwischenprognose nach Bilanz 1960

1. Die unbestrittene **Regenerationskraft** des hochgradig **wildstrapazierten Nardetum-Rasens** liess für den Fall fehlender **oder nur mässiger Störungen** auf autogene **Dauerhaftigkeit und Weiterbestehen** schliessen.

2. In Wirklichkeit war damit **zu rechnen**, dass die **Wildstörungen** noch lange von **grossen Einfluss blieben**. Mindestens **stellenweise** (Partie im **Rotwild-Zwangswechsel**) würde so **der Pin-Charakter** der **Nardetum-Fläche** unter **zodynamischer Herrschaft** auf lange Zeit hinaus weiterbestehen.

3. Für das **künftige sukzessionelle Schicksal** des **Nardetum-Bestandes**, unter den gegebenen **Umständen**, konnte der **inzwischen erfolgte Neuerwerb** von *Pinus mugo* entscheidend werden: Am **Kontrolltermin** 1960 standen innerhalb der **Flächenbegrenzung**

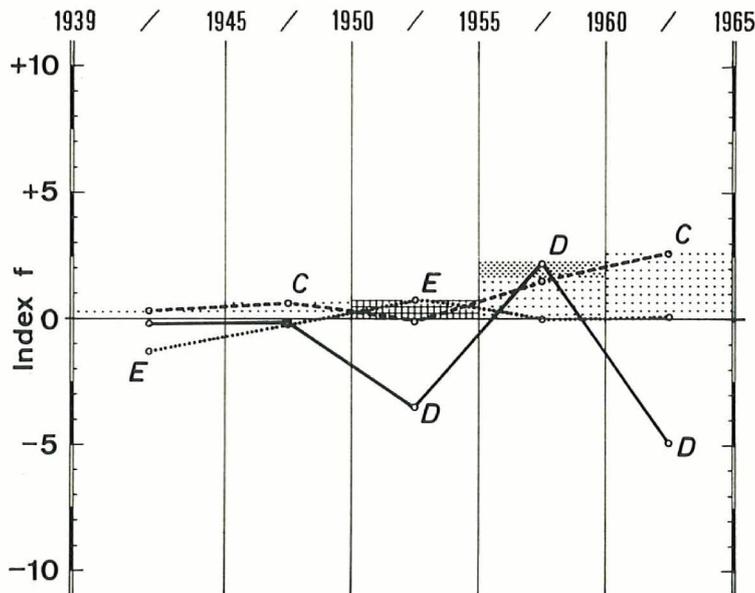


Fig. 51  
Fraktionsdynamik (Index f<sup>C, D, E</sup>) in N5, Nardetum mit **Wildstörungen** seit Kontrollbeginn, dazu (ab 1960) Pinus-Kontakt (C-Vorstoss).

(rechts unten **und** links der Quadratmitte) bereits zwei *Pinus mugo*-Jungpflanzen von 2 bzw. 3 Jahren. **Ausserdem überragte** ein Zweig einer **ausserhalb** (links oben) wurzelnden jungen **Bergföhre** die **Fläche N 5** (**Projektionswert 1 qdm**).

**III<sup>2</sup>, Pineto-Nardetum-Phase, Festuca-Fazies.** Kontrolle und Bilanz von 1965 brachten **Einblick in klärende Entwicklungsschritte**. Zunächst **sei** (vgl. Tabelle) auf den bisher **nie** erreichten Höchststand der allgemeinen Flächendynamik ( $v 10,9$ ) in N 5 1960/1965, **hingewiesen**. Die Bewegungen **hatten** jetzt ein **Mass erreicht**, das vergleichsweise demjenigen in den **durch Beweidungs- und Regenerationsprozesse** gekennzeichneten Phasen der De- und **PF-Typen** entspricht.

Die **Flächendynamik** war in diesem jüngsten Beobachtungsabschnitt lebhafter als seinerzeit im **Krisenintervall 1950/1955**. Sie überstieg **damit** den Rahmen einer ruhigen spontanen **Rasentwicklung** und lässt schon deshalb nach äussern Einwirkungen **Aus-schau** halten. Vgl. Diagramm Fig. 58.

Die Inventar**dynamik** **hingegen** hatte sich gleichzeitig vermindert (**Ziffer i 8**).

Bei der eingehenden Untersuchung dieses Schrittes erkennt man, dass abermals ein neuer Zug in das örtliche Geschehen gekommen war. Nach der leichten Erstarkung vor 1960 ist *Nardus* wieder regressiv geworden und hat durch einen starken Flächenverlust ( $70 \rightarrow 45$  D%) die absolute **Vorherrschaft verloren**.

Die **spezifische Nardus-Regression** (Index  $s -5,0$ ) war die bisher **stärkste** an **dieser Stelle**. Sie entspricht den zeitgleichen **Nardus-Rückschlägen** in N 2 und N 3, den **Nardetum-Flächen** im vermehrten **Föhrenschaten**.

Fraktionell betrachtet wird der Änderungsschub in N 5 in seinen Besonderheiten **durchschaubar**. Man gewahrt, dass die *Nardetum*-Fraktion D zwar beträchtlich zurückfiel, dass sie als ganzes (pauschal 62,5 D%) aber dominant blieb. Die spezifischen *Nardus*-Verluste waren nur zu einem kleinen Teil von Regressionen dikotyler Arten begleitet.

Zu kräftigen Progressionen hat 1960/1965 aber die *Festucetum*-Fraktion ausgeholt. Ihre schon 1955–1960 erfolgreiche Zunahme ( $5 \rightarrow 12,5$  D%, Index  $f +1,5$ ) hat sich weiter verstärkt ( $12,5 \rightarrow 25,5$  D%, Index  $f +2,6$ ). *Festuca rubra*:  $8 \rightarrow 20$  D%, Index  $s +2,4$ .

Wie Einzelheiten im **Flächengefüge** 1965 deutlich verrieten, **gab** es **teils** Partien mit **erfolgreicher Rasenverfestigung**, **in** welchen es zu **spezifischen** Ausweitungen kam, teils (unter Hirschtrittwirkung) vermehrte Strukturstörungen mit **Anteilrückgängen**.

Es hatte sich im Meterquadrat eine lokale Differenzierung externer Einflussbereiche herausgebildet: Die durch das Föhrenwachstum noch stärker (jetzt auf etwa  $1\frac{1}{2}$  m) eingeeengte Passage brachte vor allem der südlichen Flächenhälfte vermehrte *Nardetum*-Störungen durch die Hirschdurchgänge. Umgekehrt war das nördliche Flächen-drittel in den **Schutz** der örtlichen Föhrenaussaat gelangt und entging so mehr und **mehr der** scharfen Trittwirkung. Zugleich war aber dieser Rasenstreifen zur Trauf- und Schattzone geworden, wobei die Rasenstruktur sich in derselben Richtung wandelte, wie es mit den *Nardetum*-Rasen in Dauerflächen N 2, N 3 und schon seit langem besonders in N 6 geschehen ist, nämlich zur festucosen Gebüschaumfazies. Sie liegt hier südseits einer Bergföhrengruppe und mag daher ökologisch weniger extrem sein. Rasenhöhe in der Saumzone (25.8.65): 15–20 cm, im übrigen Dauerflächenbereich vorwiegend 5–6 cm. Abb. 81, 1965.

In den  $\pm$  trittgeschonten Flächenpartien, teils schon beschattet, teils noch gut besonnt, vermochte sich auch *Vaccinium vitis-idaea* auf seinem bisherigen Stand zu halten;

hier gedieh *Daphne striata* ziemlich gut. **Daselbst** gelang es, ausser den *Festucetum*-Gräsern, auch einigen Dikotylen der Fraktion D (*Seirecio abrotanifolius*, *Ranunculus grenierianus*, *Potentilla aurea*, *Leontodon helveticus*) ihre bescheidenen Anteile etwas zu heben.

Nardus erfuhr in dieser Saumpartie eine ähnliche Bedrängung wie in N 2, N 3, N 6, erlitt also sowohl in den **hirsch-** wie in den **föhrenbeeinflussten** Teilen der Dauerfläche N 5 merkliche Verluste.

*Pinus mugo* hat 1960/1965 ihren Deckungswert in N 5 auf 2,5 D% erhöht, teils durch hereinragende Astspitzen des benachbarten *Pinus*-Gebüschs, teils durch zwei in der Fläche selbst aufgegangene **Jungföhren** (20 und 17 cm hoch). Die im Hirschwechsel stehenden Exemplare waren vorläufig unversehrt geblieben. (Jährlicher Wipfelzuwachs des jüngeren, **5jährigen** Exemplars 1963, 1964, 1965: 3 · 5 · 3,5 cm.)

Mit aller Klarheit zeigte das **Kontrollintervall** 1960/1965, dass dieser neueste **Entwicklungsabschnitt** in N 5 durch den Faktor «**Hirsch**» und den Faktor «**Föhreneinfluss**» geprägt war, hinsichtlich des letztgenannten Einflusses wohl vergleichbar den **Dauerflächen** N 2, N 3 und N 6. Die **beiden** von aussen modifizierend in die örtliche Nardetum-Entwicklung eingreifenden Sukzessionsagentien sind nun aber als so lebenskräftig und beharrlich einzuschätzen, dass sie mit höchster Wahrscheinlichkeit auch den künftigen Werdegang bestimmen werden.

Aber auch über die strukturelle Selbständigkeit und Zähigkeit der Nardetum-Rasen lieferte die Fläche N 5 eine wertvolle Dokumentation. Selbst nach den langjährigen Störungen blieb der Nardetum-Charakter des Rasens erhalten, hinsichtlich der floristischen Ausstattung wie bezüglich der fraktionellen Nardetum-Vorherrschaft, die vorläufig durch keine andere abgelöst wurde.

Beide **Faktorengruppen** (Hirsch, Föhren) waren aber schon im früheren **Entwicklungsgeschehen** in N 5 ± wirksam im Spiele. Die **Hirscheinwirkungen** wurden seit langem in Rechnung gestellt. Rückschauend kommt man zum Schluss, dass auch die **Föhreneinflüsse** die örtliche **Flächenentwicklung** schon seit langem in leicht modifizierender Weise mitbestimmt haben (Förderung von *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca rubra* usw.), wenn auch deren Auswirkung als solche erst seit etwa 10 Jahren deutlicher sichtbar wurde.

#### Anzeichen makrogenetischer Sukzessionstendenzen in N 5 ?

Auch in N 5 bestanden die Sukzessionsbewegungen zur Hauptsache aus strukturellen Störungen und deren **Regeneration**, also auf zyklischen Prozessen. Nach allem lässt sich kaum bezweifeln, dass der Nardetum-Rasen in N 5, ohne externe (zoogene und **föhrenbedingte**) Störungen, weitgehend stabil geblieben wäre.

Die (fraktionelle) Nardetum-Dominanz blieb selbst unter den Fremdeinflüssen (Wild, Föhren) bis heute erhalten. Die anfänglich (bis etwa 1950/1955) als «**Zerfallsanzeichen**» ins Auge gefassten Veränderungen **erwiesen** sich nach den **späteren Beobachtungsergebnissen** als leicht reparable Schäden, auf die tatsächlich **Wiedererstarungsprozesse** folgten. Erst die vermehrt über die Fläche vorwachsende **Föhrengeschicht** brachte die Wende zu Phase **III**.

Die Inventarbewegungen erschöpften sich in einem zwar starken aber vollständig fraktionsinternen **Artenwechsel**, der sich hauptsächlich innerhalb Fraktion D abspielte. Es kam nicht zu einem definitiven Abtausch phasendifferenzierender Arten, noch zu Gewichtsverlagerungen im Fraktionsspektrum. Die Entwicklung 1939–1965 lässt sich

darum auf keinen Fall als **eine** dem *Nardetum*-Rasen entspringende Wandlung, niemals als eine über das typische *Nardetum* hinausweisende **Autogenese** verstehen.

*Vaccinium vitis-idaea*, Frage der Herausbildung einer Zwergstrauch-Dominanz.

Die Preiselbeere fiel mit der zoogenen *Nardetum*-Auflockerung 1939–1950 von 10 auf 1 D% zurück; in der Lückenphase 1950–1955 holte das Sträuchlein wieder auf (5 D%). Diese, unter **erschweren Bedingungen** bewiesene **Regenerationsfähigkeit** weist **zweifello**s auf dessen **recht starke** Position in diesem **flachgründigen**, föhrennahen *Nardetum*-Rasen.

Die generell wichtige Frage, ob der *Vaccinium*-Anteil auch unter ruhigeren Aussenumständen im ganz unbehelligten *Nardus*-Rasen derart hätte zunehmen können, dass eine spontane **Wandlung zum Zwergstrauchbestand** erfolgt wäre, lässt sich nicht sicher beurteilen. **Nach** den **Ergebnissen** aus den **andern** Flächen bestand dafür wenig **Aussicht**.

Zu vermuten ist **immerhin**, dass sich **in** der flachgründigen und darum für eine extreme *Nardus*-Dominanz nicht ganz geeigneten Fläche kleinere Gruppen von *Vaccinium vitis-idaea* behauptet hätten. An den Stellen mit einer massiven *Nardus*-Erstarkung und einer allmählichen Erhöhung der Bodenmächtigkeit wäre dieser Zwergstrauch aber zweifellos auf eine ähnliche untergeordnete Rolle gedrängt worden, wie er sie z. B. in **Dauerfläche** N 4 von 1939–1965 **inne** hatte (+ D%).

*Pinus mugo*, **Waldbildung**. Die Auseinandersetzung zwischen *Nardus* und Zwergstrauch in N 5 wird voraussichtlich nicht zwischen diesen zwei Partnern allein ausgetragen werden. Schon nach dem Feldbefund 1960 war damit zu rechnen, dass künftig *Pinus mugo* **richtungsweisend** eingreifen und die Bestandesentwicklung bald in **zunehmendem Masse bestimmen würde**. Schon damals überragten *Pinus*-Äste den nördlichen **Rande** der **Dauerfläche**, **ebenso** wurde innerhalb der Fläche *Pinus*-Jungwuchs festgestellt (**Kontrolle 1960**).

**Wiederum** zeigt N 5 klar, dass das Eintreffen dieser sukzessionswendenden Baumart sich nicht als die **unausweichliche** Konsequenz einer autogenen Entwicklung des Dauerflächenbestandes verstehen lässt. Das Keimen und Erstarken in der Fläche war in der blössigen *Nardetum*-Phase um 1955 begünstigt. Lückenbildungen hätten aber auch zu einem ganz andern Zeitpunkt das Aufgehen von *Pinus* erleichtert. Da die fragliche *Nardetum*-Rasenlockerung zoogen ausgelöst worden ist, geht die eingeleitete Sukzessionswende auf Konto **Wildeinfluss**, der (indirekt) das Aufgehen von *Pinus* begünstigt hat. Ebenfalls als flächenfremdes allogenenes Sukzessionsagens ist die randliche Überwachsung der Fläche durch *Pinus*-Äste zu bewerten.

Wandlung, niemals  
erstehen.

auch-Dominanz.

1939–1950 von 10  
Auchlein wieder auf  
tionsfähigkeit weist  
ligen, föhrennahen

r ruhigeren Aussen-  
ahmen können, dass  
est sich nicht sicher  
l dafür wenig Aus-

darum für eine ex-  
pen von *Vaccinium*  
us-Erstarkung und  
Zwergstrauch aber  
wie er sie z. B. in

*Nardus* und Zwerg-  
sternern allein ausge-  
hnen, dass künftig  
ung bald in zuneh-  
ste den nördlichen  
Jungwuchs festge-

wendenden Baum-  
a Entwicklung des  
in der Fläche war  
abildungen hätten  
erleichtert. Da die  
ht die eingeleitete  
nen von *Pinus* be-  
s ist die randliche



Abb. 78. N 5, 8. August 1939: *Nardetum*-Phase I, mit *Vaccinium vitis-idaea* (10 D%). Im unvollständig von *Nardus* (85 D%) beherrschten Rasen besitzen krautige Arten der *Nardetum*-Fraktion (10 D%) einen beträchtlichen Flächenanteil (*Hieracium pilosella*, *Antennaria dioeca*, *Alchemilla hybrida*, *Carlina acaulis* usw.).

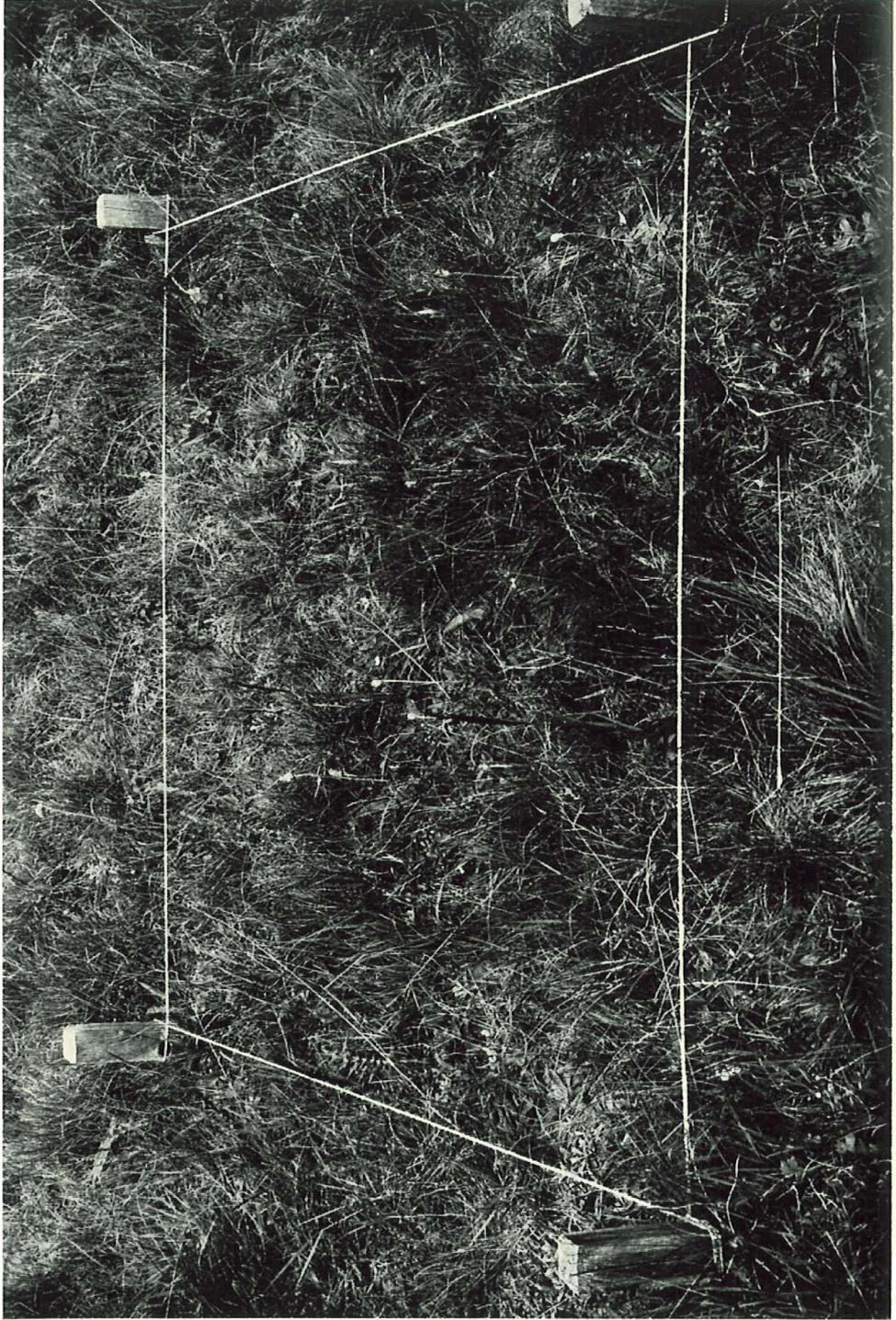


Abb. 79. N 5, 8. August 1950: Lückige *Nardetum*-Phase I<sup>4</sup>, Fazies mit *Hieracium pilosella* (9 D%). *Nardus* bedeckt 75 D%, *Vaccinium vitis-idaea* nur noch 1 D%.

Abb. 79. N 5, 8. August 1950: Lückige Nardetum-Phase I<sup>4</sup>, Fazies mit *Hieracium pilosella* (9 D%). *Nardus* bedeckt 75 D%, *Vaccinium vitis-idaea* nur noch 1 D%.

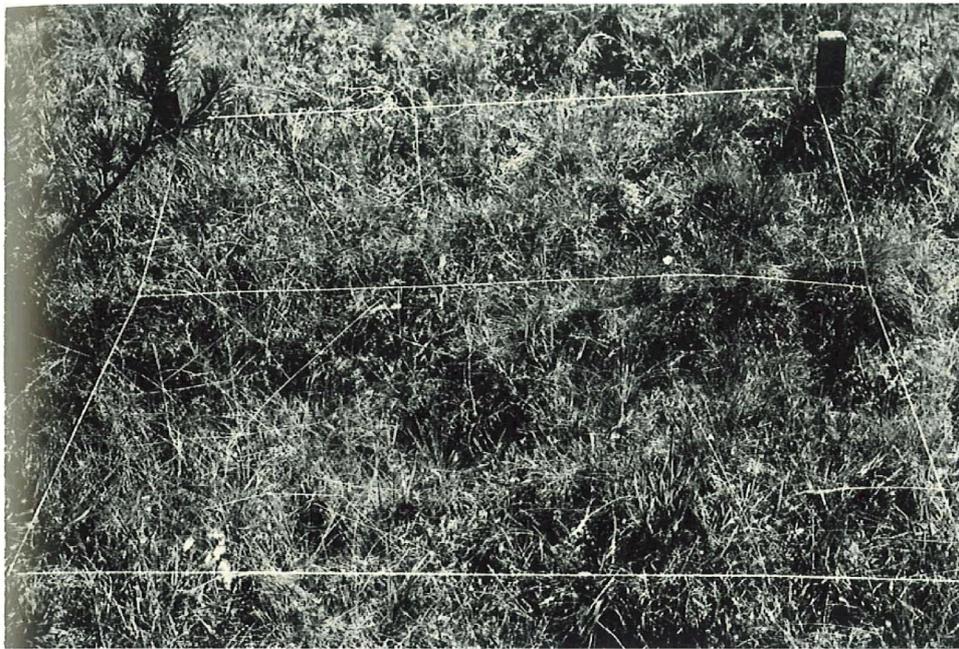


Abb. 80. N 5, 16. August 1960: *Pineto-Nardetum*-Phase III<sup>1</sup>, *Festuca rubra*-Fazies. Nach Überwindung einer Lücken-Phase (II) um 1955 (Hirschwechsel), ist der Rasen 1960 fast vollständig verdichtet. Am Graminidenpauschal sind *Nardus* mit 70 D%, die *Festucetum*-Gräser mit 12,5 D% beteiligt, die Nardetum-Dikotylen mit 17 D%. *Pinus mugo*: Beginnendes Übergreifen von Ästen. In der Dauerfläche aufgegangen: 2 Stück, 2- bis 4jährig.

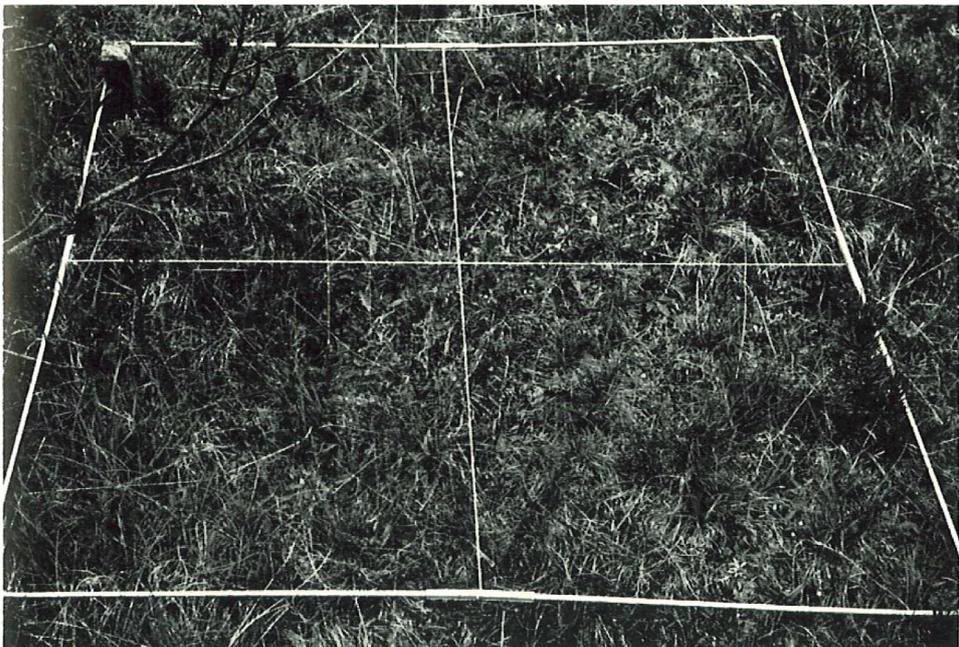


Abb. 81. N 5, 21. August 1965: Fortsetzung des Bergföhren-Einmusses und der Hirsch-Durchgänge. Schwund von *Nardus* (auf 45 D%), Vermehrung von *Festuca rubra* (auf 20 D%).

## Nardetum-Dauerfläche N 6. Sukzessionstabelle XV

(Ausgangszustand 1939: Nardetum mit jungen Bergföhren)

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1939–1965

Fläche N 6 wurde in nächster Nähe junger Bergföhren angelegt, damit die sich vergrößernden Büsche inskünftig das Sukzessionsgeschehen mitgestalten konnten.

Dauerinventar. Die Gesamtartenliste umfasst 41 Gefässpflanzen (+3 Moose und 4 Flechten). Das Dauerinventar 1939–1965 zählt 18, das Wechselinventar 23 Gefässpflanzen (127,8%). Trotz ihrer äusseren Wandlung in den 26 Jahren der Kontrolle blieb das Inventar also bemerkenswert fest; die relative Inventarfestigkeit übertraf sogar jene der unbesuchten Nardetum-Fläche N 2.

Die Artenzahl der Einzelaufnahmen schwankte zwischen 24 (18 + 6) Arten in Kontrolle 1965 und 31 (18 + 13) Arten in Kontrolle 1955. Auch floristisch stimmt das Dauerinventar hochgradig mit dem der übrigen Dauerflächen der Serie (N 1–5) überein. Als vollständig differenzierende Perdurante enthielt N 6, 1939–1965, einzig *Pinus mugo*. An Zwergsträuchern besass N 6 dauernd *Vaccinium vitis-idaea* wie N 4 und N 5 und *Daphne striata* (wie N 1 und N 4). (Dagegen fehlten *Juniperus nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum nigrum* von 1939 bis 1965 vollständig.)

Von den Rasenfraktionen D und C war das Nardetum mit 9, das *Festucetum* mit 6 Arten am Dauerinventar beteiligt. Auch dieses Fraktionsverhältnis (D:C) gleicht dem der unbesuchten Nardetum-Flächen dieser Serie (N 1–5 [8–15]: [5–10], im Durchschnitt 12,4:7,2).

Hinsichtlich des Mengenverhältnisses wird man geringe Beständigkeiten erwarten. Die Tabelle zeigt, dass trotz der *Pinus*-Überwachsung 1939–1965 eine grosse Zahl von Arten fest auf ihren ( $\pm$  geringen) Flächenanteilen ausharrten. Von fazieller Bedeutung war, ausser *Nardus* (Minimum 13 D%), nur *Vaccinium vitis-idaea*, dieses vor allem ab Kontrolle 1960 bis 1965 (5–20 D%).

In der *Festucetum*-Fraktion (C) brachten es einzig die 3 Hauptgramineen (*Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanimum odoratum*) und auch diese nur zeitweise zu nennenswerten Anteilen. *Poa alpina*, *Galium pumilum*, *Achillea millefolium* blieben ausgeglichen in Dauerparvivalenz.

Von den 12 Perduranten der Nardetum-Fraktion erwiesen sich 6 Arten als dauerparivalent (*Carex ornithopoda*, *Antennaria dioeca*, *Senecio abrotanifolius*, *Leontodon helveticus*, *Phyteuma betonicifolium*, *Selaginella selaginoides*).

Von den Zwergstraucharten blieb *Daphne striata* beständig schwach vertreten (+ bis 1,5 D%), *Vaccinium vitis-idaea* dagegen etwas kräftiger (1,5–20 D%).

Die meisten Kryptogamen der Fläche zeigten geringe und unbeständige Anteile (dauerparivalent waren z. B. *Cladonia furcata*, *Polytrichum juniperinum*).

Ergebnis: Eine grosse Zahl von Arten (10 Parivalente) aus den Rasenfraktionen war in diesem allmählich von Bergföhren überwachsenen Nardetum-Bestand auch mengenmässig stationär geblieben. Die Dauerfläche bewahrte 1939–1965 trotz ihrer äusserlich auffälligen Verwandlung eine beachtliche Inventar- und Mankonstanz auf echter Nardetum-Grundlage.

### Phasensichtung

*Pinus mugo*. Wie kaum anders zu erwarten, beherrscht die massive Bergföhrenprogression die Phasengliederung (+.18 . 50 . 65 . 85 . 100 D%). Obwohl der Schwung

der *Pinus*-Ausweitung im 3. Intervall (1950/1955) durch Schneebruchschaden leicht gedämpft wurde, überschritt der *Pinus*-Wert noch im gleichen Intervall die 50%-Schwelle (vermutlich um 1951). Phasenübergang 1/11.

**Zwergstrauch-Fraktion.** In den Sukzessionstabellen wurden die **Zwergstrauch**-arten fraktionell vereinigt. N 6 zeigt jedoch, dass sie nach ihrem syndynamischen Verhalten nur bedingt zusammengehören, und sie nach Vorliegen weiterer **Dauerflächenergebnisse** aus zwergstrauchreichen Beständen künftig vielleicht besonderen Gruppen zugeteilt werden müssen. *Vaccinium vitis-idaea* (2.1.5.5.9.15.20 D%), anfangs schwach vertreten, verstärkte seinen Flächenanteil mit der *Pinus*-Ausweitung und bedeckte in der Schlusskontrolle ein **Flächenfünftel**.

Der niedrige Anteil von *Daphne striata* zeigte eine flache Kulmination zu Beginn des Übergangs (Kontrolle 1945 und 1950) und **darauf** ein Zurückgleiten in der *Pinus*-beherrschten Phase (+.1.5.1.5.1.0.5.0.5 D%).

**Nardetum-Fraktion.** Gegensätzlich zum *Pinus* mugo-Aufstieg ging die *Nardus*-Deckung zurück (95.88.70.30.28.13 D%). Die Zeit bis zum Intervall 1950/1955 ist noch durch *Nardus*-Prävalenz ausgezeichnet, der nachher folgende Abschnitt ebenso eindeutig durch **Nardus-Subvalenz**. I. Nardetum-Phase / II. *Pineto-Nardetum*-Phase. Das **Absinken** von *Nardus* unter die 50%-Linie erfolgte im Sommer 1952.

Keine weitere Art der *Nardetum*-Fraktion ging völlig gleichsinnig mit *Nardus* zurück. Schwach angedeutet ist eine Analogie bei *Carlina acaulis* (2.3.2.5.2.1.— D%). Andere Arten der Fraktion zeigen teils konträre Schritte oder Bewegungen mit zeitlich verschieden gelagerten Gipfeln. *Hieracium pilosella* erreichte zu Ende der *Nardetum*-Phase einen Höchststand (2.2.5.7.+.+. — D%), sank aber nachher **plötzlich** auf geringe Spuren zurück und verschwand schliesslich. Umgekehrt **gewannen** Homogyne (+.+.1.2.2.9 D%), *Phyteuma betonicifolium* (+.+.+.2.1.1 D%) und *Potentilla aurea* (1.5.1.1.1.2.5.3 D%) in der *Pinus*-Phase zeitweise an Fläche (fraktionsinterne Gewichtsverlagerung).

Wie sich erst im strukturellen Kapitel näher ausführen lässt, hängt diese **Uneinheitlichkeit** teils mit der **zonenweisen** Differenzierung der Flächensukzession zusammen. Vgl. u.

**Festucetum-Fraktion.** Uneinheitlich reagierten auch die (z.T. **mengenlabilen**) **Festucetum**-Arten während des *Nardus*/*Pinus*-Wechsels. Gegen Ende der *Nardus*-Phase und während der frühen *Pinus*-Phase kam es zu Gräserprogressionen. *Festuca rubra* (+.1.2.3.5.3.22 D%), *Agrostis tenuis* (+.1.2.1.4.4 D%). Nur schwach und vorübergehend verstärkte die Dikotyle *Achillea millefolium* (+.+.1.1.+.+ D%) ihren Anteil; ähnlich *Anthoxanthum odoratum* (+.+.+.1.3.+ D%).

Selbst *Phleum* (+.—.—+.0.5.+ D%) erfuhr in der *Pineto-Nardetum*-Phase (1955–1960) eine leichte Belebung. Die Gramineen-Impulse in der *Pinus*-Phase bilden ein Gegenstück zur erwähnten Progression von *Vaccinium vitis-idaea* und einiger *Nardetum*-Dikotylen (Homogyne, *Potentilla aurea*, *Senecio abrotanifolius*).

Im Arteninventar ging mit der **Pinus-Überwachung** ein relativ geringer Wechsel vor sich. Die höchste Ziffer i (12) fällt auf das Intervall 1950/1955, in welchem *Pinus* die Prävalenz-Schwelle überschritt. Während im Kommen und Gehen vieler Arten, **z. B.** der nicht beständigen *Festucetum*-Arten, vermutlich der Zufall stark mitspielte, lassen sich aus dem allmählichen Abtausch mancher *Nardetum*-Arten **bestandesökologische** Verschiebungen herauslesen (Verschwinden licht- und wärmeliebender, bzw. Auftauchen **mikrothermer** Arten). Hervorgehoben sei das Ausfallen von *Carex ericetorum*,

Kontrolljahre	1939	1945	1950	1955	1960	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	100	
Feldschicht	100	99,5	93	54	61	75	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% +	—	—	+	0,5	+	
C) <i>Festuca rubra</i>	+	1	2	3,5	3	22	P
<i>Agrostis tenuis</i>	+	1	2	1	4	4	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+	+	1	3	+	P
<i>Poa alpina</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	1	1	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Polygala alpestris</i>	+	—	+	+	—	—	
<i>Cerastium arvense</i>	—	—	+	—	—	—	
<i>Lotus corniculatus</i>	—	—	+	—	—	—	
<i>Potentilla crantzii</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Myosotis alpestris</i>	—	—	—	+	—	—	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	—	—	—	+	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	95	88	70	30	28	13	P
<i>Carex ornithopoda</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Carex ericetorum</i>	+	+	+	—	—	—	
<i>Luzula multiflora</i>	+	+	—	+	—	—	
<i>Carlina acaulis</i>	2	3	2,5	2	1	—	(P)
<i>Hieracium pilosella</i>	2	2,5	7	+	+	—	(P)
<i>Potentilla aurea</i>	1,5	1	1	1	2,5	3	P
<i>Homogyne alpina</i>	+	+	1	2	2	9	P
<i>Phyteuma betonicifolium</i>	+	+	+	2	1	1	P
<i>Antennaria dioeca</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Senecio abrotanifolius</i>	+	+	+	+	+	2	P
<i>Leontodon helveticus</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Euphrasia minima</i>	+	+	+	+	+	—	(P)
<i>Androsace obtusifolia</i>	+	+	+	+	—	—	
<i>Hieracium auricula</i>	+	+	+	—	—	—	
<i>Botrychium lunaria</i>	+	—	+	—	—	—	
<i>Coeloglossum viride</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Gentiana campestris</i>	+	—	—	—	—	—	
<i>Thesium alpinum</i>	—	+	—	—	—	—	
<i>Soldanella alpina</i>	—	—	+	+	+	+	
<i>Campanula barbata</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	—	—	+	+	+	
<i>Polygonum viviparum</i>	—	—	—	—	+	—	
<i>Thymus alpigenus</i>	—	—	—	—	—	0,5	
E) <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2	1,5	5	9	15	20	P
<i>Daphne striata</i>	+	1,5	1,5	1	0,5	0,5	P
F) <i>Pinus mugo</i>	+	18	50	65	85	100	P
K) <i>Polytrichum juniperinum</i>	+	[+]	+	+	+	+	(P)
<i>Heterocladium squarrosulum</i>	+	+	+	—	+	—	
<i>Eurhynchium diversifolium</i>	+	+	—	—	—	—	
<i>Cetraria islandica</i>	+	+	+	+	—	—	
<i>Cladonia furcata</i>	+	+	+	+	+	+	P
<i>Cladonia pyxidata</i>	—	+	+	+	+	+	
<i>Peltigera rufescens</i>	—	+	+	—	—	—	

## N 6, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar		1939	1945	1950	1955	1960	1965	P	V
<b>Total 1939-1965:</b>	41	30	26	29	31	27	24	18	23
Fraktionsanteile:	B) 1	1 <sup>-1</sup>	0	0 <sup>+1</sup>	1	1	1	0	1
	C) 12	7 <sup>-1</sup>	6 <sup>+3</sup>	9 <sup>-2</sup>	10 <sup>-3</sup>	7	7	6	6
	D) 25	19 <sup>-3</sup>	17 <sup>-2</sup>	17 <sup>-3</sup>	17 <sup>+1</sup>	16 <sup>-4</sup>	13	9	16
	E) 2	2 <sup>+1</sup>	2 <sup>+2</sup>	2 <sup>+3</sup>	2	2	2	2	0
	F) 1	1	1	1	1	1	1	1	0
Inventardynamik (Ziffer i)		6	7	12	6	5			

## N 6, Auswertung der Mengenverhältnisse

I) Etappenzustände	1939	1945	1950	1955	1960	1965
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
<i>Phlegetum</i> -Fraktion	+		—	+	0,5	+
<i>Festucetum</i> -Fraktion	+	2	5	6,5	10	26
<i>Nardetum</i> -Fraktion	100	94,5	81,5	37	34,5	28,5
<i>Vaccinietum</i> -Fraktion	2	3	6,5	10	15,5	20,5
<i>Pinetum</i> -Fraktion	+	18	50	65	85	100
Fraktionsformeln	(b)	(c)	c	(b)	(b)	(b)
	(c)	(c)	c	c	c	C
	D	D	D	D	D	D
	(e)	e	e	e	E	E
	(f)	F	F	F	F	F
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
Bäume	+	18	50	65	85	100
Zwergsträucher	2	3	6,5	10	15,5	20,5
Herbiden	5,5	6,5	12,5	8	6,5	15,5
Moose, Flechten	+	+	+	+	+	+

II) Intervallbewegung	1939/45	1945/50	1950/55	1955/60	1960/65	
Allgemeine Flächendynamik						
(Index v)		5,1	12,5	14,7	7,8	13,7
Feldschicht (exkl. Pinus)		2,1	6,1	11,7	3,8	10,7
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )		-1,3	-3,7	-9,8	-1,2	-3,9
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )		+3,8	+8,8	+4,9	+6,6	+9,8

Fraktionsdynamik (Index f)						
<i>Phlegetum</i> -Fraktion	f <sup>B</sup>			+	+0,1	-0,1
<i>Festucetum</i> -Fraktion	f <sup>C</sup>	+0,3	+0,6	+0,3	+0,7	+3,2
<i>Nardetum</i> -Fraktion	f <sup>D</sup>	-0,9	-2,6	-8,9	-0,5	-1,2
<i>Vaccinietum</i> -Fraktion	f <sup>E</sup>	+0,2	+0,7	+0,7	+1,1	+1,0
<i>Pinetum</i> -Fraktion	f <sup>F</sup>	+3,0	+6,4	+3,0	+4,0	+3,0

N 6, Phasenbezeichnung	1939	1945	1950	1955	1960	1965
	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	I <sup>3</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>
	Nardetum-Phase . . . . .			Pineto-Nardetum-Phase . . .		
				(Pinus mugo prävalent)		
				V. vitis id.-Fazies		

Perdurante  
(subperd.)  
ArtenP  
P  
P  
P  
P  
P  
PP  
P(P)  
(P)  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
(P)P  
P  
P  
(P)

P

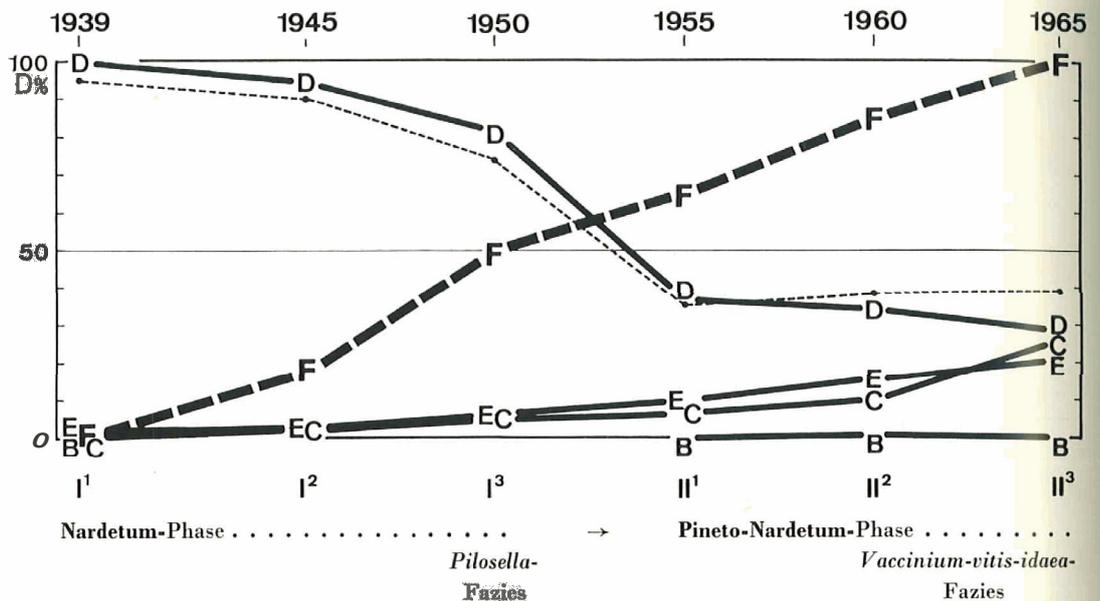
## Anmerkung zu Sukzessionstabelle XV

Lokalsituation N 6: 1-m<sup>2</sup>-Fläche. Kleinrelief, etwas unausgeglichen, durchschnittlich 25° geneigt, am Unterrand bis 30° abgehöcht. Diese Probefläche wurde 1939 so angelegt, dass sie randlich von jungen Bergföhren (*Pinus mugo*) knapp berührt wurde, so dass man in der Dauerkontrolle mit einer allmählichen Überwachsung rechnen durfte. Zunächst (1939) noch gut besonnt, gelangte N 6 mit ihrer Überwachsung mehr und mehr in den Gebüschschatten. Im Sommer 1964 war N 6 völlig überwachsen. Vgl. Fig. 53. Bodenmächtigkeit durchschnittlich 9 cm (3–16 cm).

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: 11. August 1939; 29. Juli 1945; 8. August 1950; 29. Juli 1955; 21. August 1960; 25. August 1965. Alle Aufnahmen von B. Stüssli.

*Hieracium auricula*, *Botrychium lunaria*, *Coeloglossum viride*, *Gentiana campestris*, *Thesium alpinum* mit Phase I; und umgekehrt das Sesshaftwerden von *Soldanella alpina*, *Campanula barbata*, *Ajuga pyramidalis* in Phase II.

Fig. J2 Sukzessionsdiagramm N 6 1939–1965



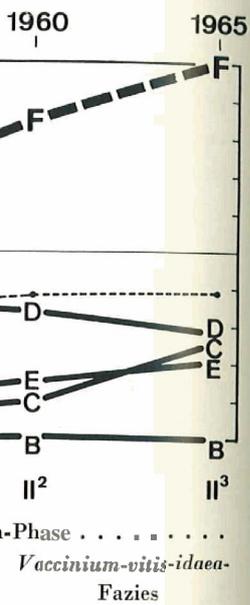
## b) Phasenstruktur, Syndynamik

I, Phase mit *Nardus*-Prävalenz (Kontrolle 1939–1950)

In den Beispielen N 1–5 beweist das Horstgras *Nardus stricta* seine Fähigkeit der Gestaltung stabiler Rasenstrukturen hinlänglich. Das Beispiel von N 6 zeigt auf seine Weise, wie zäh das *Nardetum* seine Struktur und Zusammensetzung unter Föhreneinflussung zu behaupten vermag.

durchschnittlich 25%  
 angelegt, dass sie  
 in der Dauer-  
 9) noch gut besonnt,  
 en. Im Sommer 1964  
 ch 9 cm (3-16 cm).  
 15; 8. August 1950;  
 ÜSSL. .

*atiana campestris*,  
 en von *Soldanella*



ne Fähigkeit der  
 6 zeigt, auf seine  
 unter Föhrenbe-

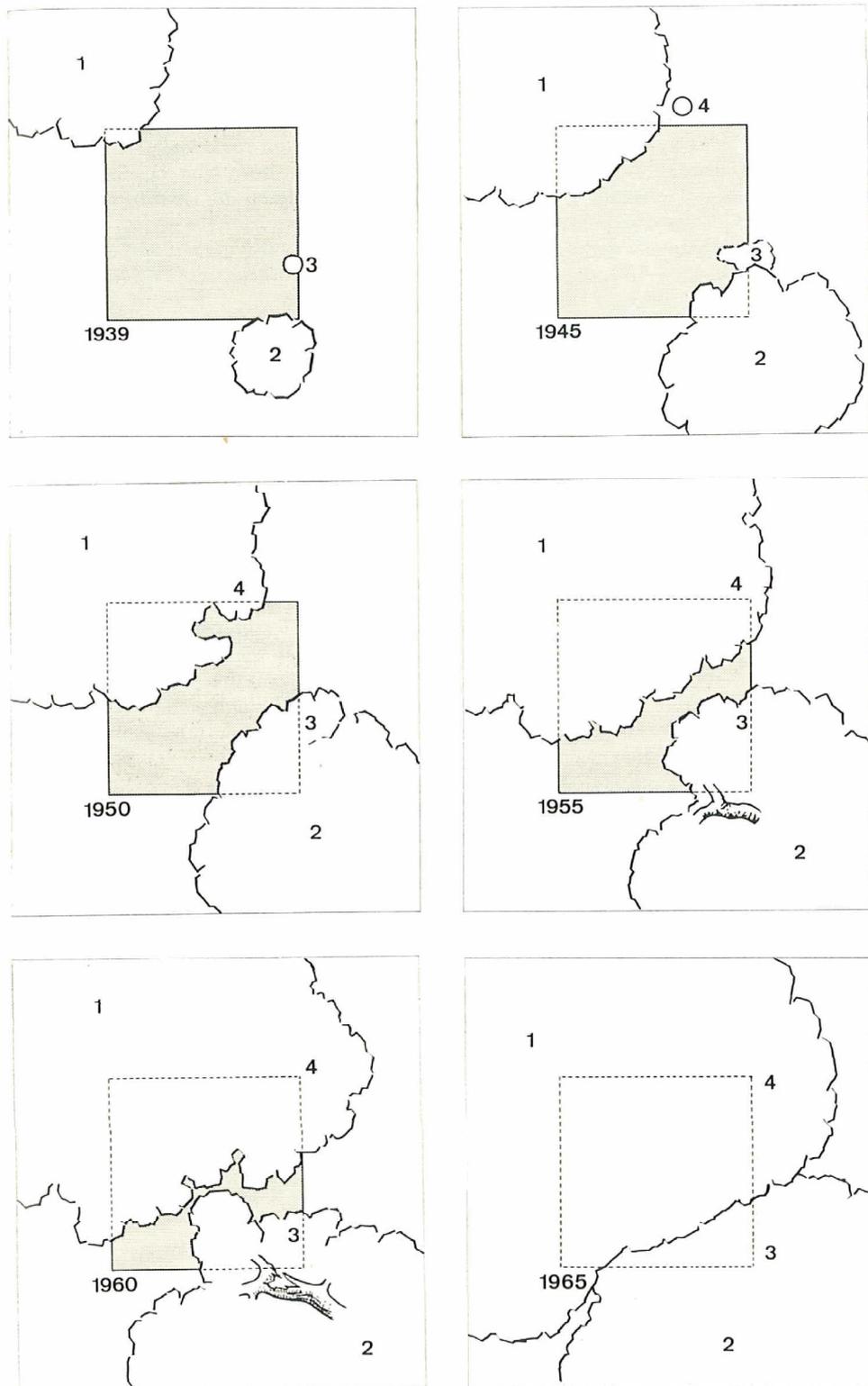


Fig. 53 Stadien der Überbuschung der *Nardetum*-Dauerfläche N 6 mit *Pinus mugo*.

In den Jahren der beginnenden Überwachung durch das Föhrengebiisch erfuhr der Rasen nur geringste fazielle Veränderungen. Die diagnostizierte «*Nardetum*-Phase» (1939 bis etwa 1952) bewahrte noch vollständig die Verfassung einer ungestörten *Nardetum*-Phase (Typus von N 4). Im freiliegenden Flächenrasen funktionierten die strukturellen Stabilisierungs- und Regenerationstendenzen weiter. Nur in den wenigen Flächenpartien mit vollständiger Föhrenüberwachung erlosch die strukturgestaltende Wirkung der *Nardus*-Dominanz.

Die Flächendynamik der Feldschicht des ersten Intervalls 1939/1945 blieb unauffällig zurück (Index v 2,1); der mindestens teilweise stark beschattete *Nardetum*-Rasen verharrte praktisch noch in einem Ruhezustand.

Erst die Bilanz 1945/1950 verrät verstärkte Mengenveränderungen in der Feldschicht (Index v 6,1). Überprüft man die Wandlung detailliert, so etwa zunächst im Hinblick auf die Wuehsformgruppen, gewahrt man (von 1939/1945 bis 1945/1950) einerseits eine Zunahme im Anteil des *Pinus*-Gebüschs, der Zwergsträucher und Herbidens, wogegen das Graminidenpauschal (trotz leichter *Festuca*- und *Agrostis*-Zunahme) zurückging.

Die fraktionelle Analyse zeigt, dass sowohl die Fraktion E (vor allem *Vaccinium vitis-idaea*), wie die *Festucetum*-Fraktion C, damals leicht zunahm, und dass aber die *Nardetum*-Fraktion D (hauptsächlich *Nardus*) abnahm. Vgl. Sukzessionsdiagramm. Schon bei der Phasensichtung war aufgefallen, dass die Arten der *Nardetum*-Fraktion auf die Föhrenüberwachung ungleich reagierten. Dabei ist hierfür neben der verschiedenen ökologischen Reaktionsweise der Arten auch die Lage zu den Überwachungszonen zu berücksichtigen, Zusammenhänge, die im Listenresultat riatiirlich nicht ersichtlich sind. So kam es auch, dass hier sowohl *Homogyne* wie namentlich *Hieracium pilosella* innerhalb der pauschal zurückgehenden *Nardetum*-Fraktion progressiv blieben: *Homogyne* in schattigen Stellen, *Hieracium pilosella* in den föhrenoffenen des gelockerten *Nardus*-Rasens. In derartigen Fällen vermag das photographische Flächenbild die tabellarischen Ergebnisse zu ergänzen. Abb. 83 und 84.

Die strukturelle Wandlung spielte sich unter folgenden zonalen Verschiebungen ab. *Pinus* verdrängte mit ihren untersten, den Boden berührenden Ästen schrittweise den *Nardus*-Bestand, vollständig jedoch erst an Stellen dichter Überwachung.

In dem sich alljährlich um Trieblänge erweiternden Zuwachsbereich und unmittelbar vor den Zweigspitzen (Halbschatten, Traufbereich usw.) luxurierte der Rasen; in dieser engeren Saumzone war er höher als in entfernteren freien Rasen. Besonders fiel die Halmverlängerung der *Festucetum*-Gramineen auf (Einzlhalme von *Festuca rubra* bis 1 m), ebenso die üppige vegetative Zwergstrauchentwicklung (*Vaccinium vitis-idaea*).

Im entfernteren unüberschirmten Nrdetrinz-Rasen von N 6 machte sich die Föhrennähe (ähnlich wie in N 5) durch eine leichte *Nardus*-Auflockerung bemerkbar, wobei sich, je nach Beschattungsgrad, *Homogyne* oder *Pilosella* und *Achillea* entfalteten (Kontrolle 1950: zusammen 7%). Vgl. Abb. 84, Vordergrund links. Spuren von Hirschwechsellern verrieten, dass zoogene Störungen an den Lockerungen mitbeteiligt waren. Auch mit Wurzelwirkungen von *Pinus* ist zu rechnen.

Stammwärts unter dem dichten Dach der Föhrenzweige, und ziemlich scharf begrenzt gegen die rasenaktivierende Saumzone, folgte der fast kahle, von toten *Pinus*-nadeln und -zweigen überstreute Flächenabschnitt. In dieser lichtärinsten Flächenpartie vermochten nur wenige Arten des *Nardetum*-Rasens (zerstreut und bei beschränkter Vitalität) auszuharren. Von hier nach aussen umfasst das Zonierungsschema in typischen Fall drei Stadien: 1. die vollbeschattete Zone, 2. die Saumzone mit *Festucetum*-Zwergstrauch-Optimum, 3. den entfernteren *Nardetum*-Rasen (unüberdeckt, doch zeitweise beschattet).

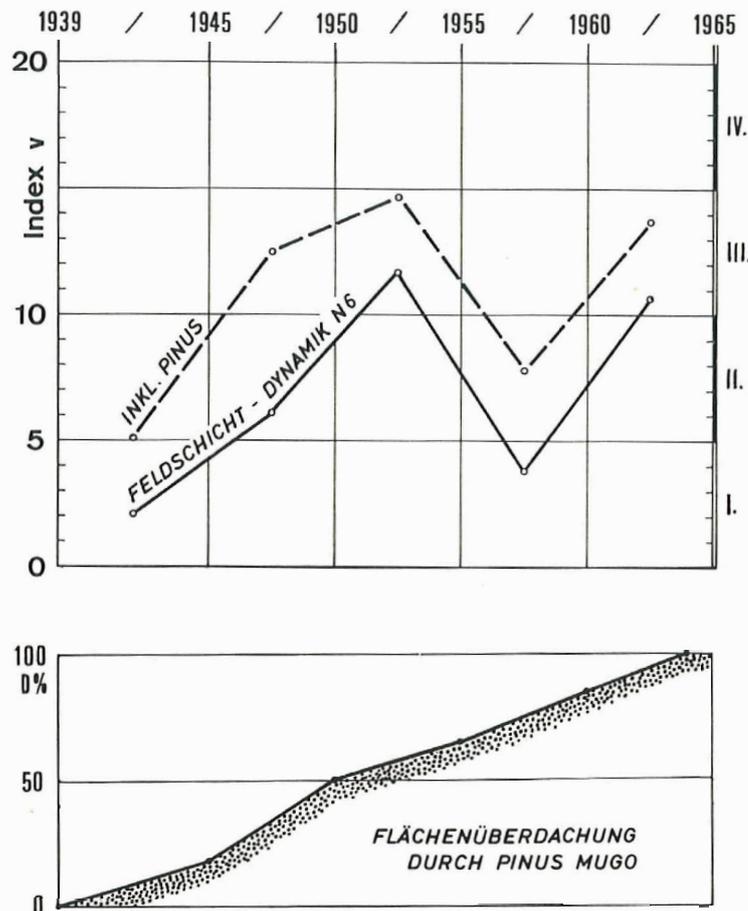


Fig. 54  
Allgemeine Flächendynamik (Index v) in N 6, 1939-1965.

Zu Kontrollbeginn typisches Schonungs-Nardetum, nachher zunehmend überwachsen vom *Pinus-mugo*-Gebüsch (1964: 100%). Im Intervall 1955-1960 kamen die Umwandlungsprozesse in der Feldschicht nahezu zum Stillstand (Lockerung der *Pinus*-Überdachung durch Astbrüche).

Im Tempo der Pinusausweitung **verschoben** sich diese Zonen, so dass sich die freie **Rasenpartie** der Dauerfläche mehr und mehr verkleinerte.

In N 6 waren es zuerst zwei **Jungföhrenguppen** (Nr. 1 in der Quadratecke links oben und Nr. 2 rechts unten), welche den Nardetum-Rasen bedrängten und ihn schon gegen Ende der **I.** Phase mehrheitlich dem ökologischen Regime der Saumzone unterstellten. Die Analogie **zu** den neuerdings (1965) in mehreren Dauerflächen dieser Serie (N 2, N 3, N 5) nachgewiesenen Saumfazies ist offensichtlich.

Selbst in der üppigen Saumfazies von N 6 kam es vorübergehend zu den bereits erwähnten Auflockerungen mit relativ reichlich herbosen Elementen (**I**<sup>3</sup> 1950, *Pilosella-Eazies*, Abb. 84).

II, Phase mit **Pinus-Prävalenz** (Kontrollen 1955, 1960, 1965)

Im Intervall 1950/1955 erlangten die Föhren das **Übergewicht** im Anteilverhältnis. Skizze Fig. 53, **Abb. 84/85**.

Mit Pinus zusammen (und nun in klarem Gegensatz zur lichtliebenden Daphne) befand sich auch *Vaccinium vitis-idaea* 1945/1950/1955 in beschleunigter Entfaltung, ebenso die *Festucetum*-Gräser (*Festuca*, bisweilen *Agrostis* und *Anthoxanthum*), zeitweise sogar *Phleum*.

Ein **Astbruch** an der um 1950 112 cm hohen **Buschföhre** rechts unten (Nr. 2 der Fig. 53) störte den ausgeglichenen Gang der zonalen Verschiebung. Der Schaden entstand durch **Schneebelastung** und vorbeiwandelnde Hirsche. Der Schwung des **Föhrenvorstosses** wurde (vgl. Tab. XV) dadurch etwas abgebremst; er erreichte auch nachher nicht mehr das frühere Mass, weil sich die **Gebüschkronen** gegenseitig zu durchwachsen begannen. Intensität der **Pinus-Progression** 1939–1965, Index s:  $+3 \cdot +6,4 \cdot +3 \cdot +4 \cdot (+3)$ . Der Spitzenwert der **Föhrenausschüttung** fiel in die Zeit zwischen 1945 und 1950.

Das Höchstmass der summarischen **Flächendynamik** der Feldschicht hingegen wurde erst im darauffolgenden Intervall 1950/1955 (Phasenwechsel) erreicht. Index v der Feldschicht (ohne Pinus) 1939–1960:  $2,1 \cdot 6,1 \cdot 11,7 \cdot 3,8 \cdot 10,7$ . Die erhöhte Feldschichtdynamik folgte mit Verzögerung auf die maximale Pinus-Progression im **fünfjährigen Bilanzierungsturnus**.

Mit der verschärften **Sukzessionsbewegung** im Intervall 1950/1955 traf auch der stärkste Inventarwechsel zusammen (Ziffer i: 6.7.12.6.5).

Auf die **Fraktionsbewegungen** hin untersucht, zeigt es eich, dass die Nardetum-Fraktion in jenem kritischen **Übergangsintervall 1950/1955** ihren bis heute schwersten Rückschlag erlitt. Mit einem Index f  $-8,9$  ist es nicht nur der höchste Schwundbetrag in dieser, sondern innerhalb der Nardetum-Probeflächen unserer Vergleichszeit überhaupt. **Überwiegend** beruht er auf einem spezifischen Rückgang von *Nardus* selbst (mit s  $-8,0$ ). Es war ein Zusammenbruch (70  $\rightarrow$  30 D%) auf ein schwaches Flächendrittel (vgl. Abb. 85 links unten). Ein **grosser** Teil dieses restlichen Nardetum-Rasens hat sich aber zugleich mit diesem **Schritt**, trotz der etwas gemässigten Pinusprogression, weiter zur Saum-Fazies umgewandelt, indem auch dieser Flächenabschnitt unter **bestandesökologisch** stark veränderte Verhältnisse gelangte (Wärme, Licht, Feuchtigkeit, Schneeverhältnisse usw.).

Unter den Arten der Feldschicht war es *Vaccinium vitis-idaea*, das in der **neuen** Situation der Phase II die ergiebigste Ausweitung erfuhr. Ein noch grösseres **Ausweitungstempo** erreichte der Zwergstrauch 1955/1960 (s  $+1,2$ ), d. h. in der Zeit günstiger **Saumzonenentwicklung**.

Unter den *Festucetum*-Gräsern blieb *Festuca rubra* in Phase II (3,5–3 D%) bis 1960 stationär, während *Agrostis* und *Anthoxanthum*, da vermutlich weniger **schattenempfindlich** als *Festuca*, jetzt (Kontrolle 1960, 3 bzw. 4%) ihren Höchststand erlangten. **Abb. 86**.

In der neuesten Kontrolle des Sommers 1965 überraschte *Festuca* mit einer enormen Positionsverstärkung. Im übrigen verlief die sukzessionelle Wandlung 1960/1965 in N 6, fraktionsdynamisch betrachtet, ganz im bisherigen Kurs. Alle Reaktionsgruppen (C, D, E, F) bewegten sich im gleichen Sinne wie seit 1939: Die Pinetum-, *Vaccinietum*- und *Festucetum*-Fraktionen **waren** weiterhin **progressiv**, die *Festucetum*-Fraktion aber viel energischer als bisher (f  $+3,2$ ). Ebenso hat die Nardetum-Fraktion ihren Rückgang fortgesetzt, jedoch nur wenig beschleunigt.

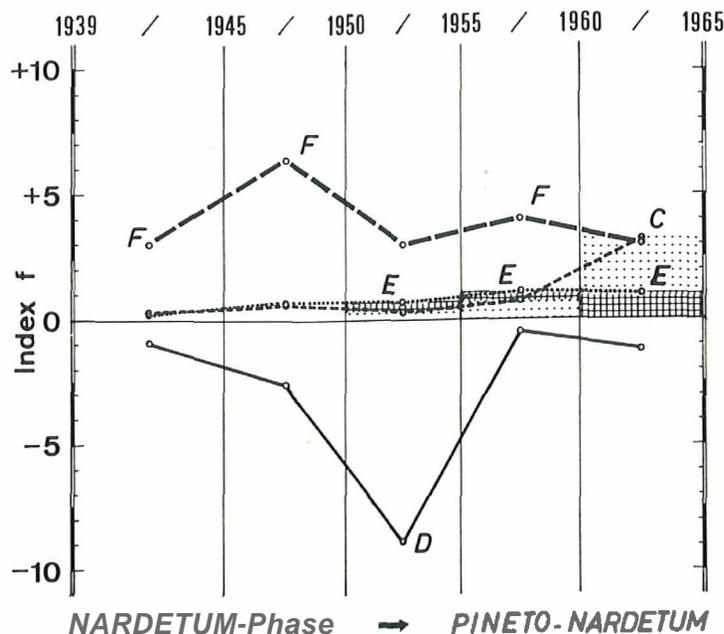


Fig. 55  
Fraktionsdynamik (Index f C, D, E, F) in N 6, 1939–1965, *Nardetum* mit fortschreitender, schliesslich mit vollständiger *Pinus*-Überwachsung.

Seit dem ersten Kontrollintervall kräftige *Pinus*-Ausweitung und wechselnde *Nardetum*-Rückschläge sowie langsame Steigerung der *Festucetum*-(C)- und *Zwergstrauch*-(E)-Progression (Saumfazies).

Diese unterschiedliche Tempowandlung hängt mit strukturellen Veränderungen zusammen, die aus den Zahlenreihen der Aufnahmelisten nicht zu ersehen sind.

*Pinus*, ab 1964 nun 100%ig deckend, hat im jüngsten Entwicklungsschritt den Einfluss auf die Feldschicht insofern geändert, als die tiefsten in die Feldschicht hereinwachsenden Äste (vor allem von Nr. 1 der Fig. 53) ihre Nadeln verloren oder ganz abstarben (*Herpotrichia*-Schaden?), so dass der unterste Kronensaum des *Pinus*gebüsches wieder lichter wurde. Abb. 87. Wohl teils in Zusammenhang mit stofflichen Auswirkungen dieser Absterbeprozesse, erfuhr die Saumzone eine Wandlung, deren sichtbarster Effekt in N 6 die enorme *Festuca*-Entfaltung war. Das mag verständlich machen, weshalb das Aufschnellen des *Festuca*-Wertes in N 6 nicht vollständig den *Festuca*-Erstärkungen in N 2, N 3 und N 5 entspricht. Wenn auch diese Prozesse hier grössermässig mit jenen übereinstimmen (vgl. Übersichtsdiagramm), so waren sie doch unter etwas verschiedenen Flächenumständen zustande gekommen.

Die teilweise Entnadelung und Auslichtung der untersten Äste ist zweifellos auch Anlass dafür, dass die Deckung der Feldschicht in N 6, 1960/1965, wieder (61 → 75 D%) gestiegen ist. (Graminiden stationär um 39 D%, Herbiden vermehrt, 6,5 → 15,5 D%.) Die Saumzone hat sich in Abweichung vom bisherigen Verschiebungsschema, kroneneinwärts ausgedehnt. Im dicht mit toten Föhrennadeln bestreuten Halbschatten

der abgestorbenen Grundäste zeigten Dikotylen, so ausser *Vaccinium vitis-idaea* besondere *Homogyne* und *Senecio abrotanifolius*, ein günstiges Gedeihen. Vgl. Tab. XV.

Auf dem Nadelboden der Kernschattenzone (*Pinus* Nr. 1) wurden am 25. August 1965 folgende Arten in sterilen Exemplaren notiert: *Soldanella alpina* (grossblättrig, Spreitendurchmesser bis 4 cm), *Senecio abrotanifolius*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Homogyne alpina*, *Festuca rubra*, sehr spärlich *Potentilla aurea* und *Potentilla crantzii*, ein vergilbtes Blatt von *Phyteuma betonicifolium*. *Vaccinium vitis-idaea* und *Senecio abrotanifolius* reichten bis an den Stammfuss der Bergföhre heran.

**Tabelle 7**  
Dauerfläche N6, 1939-1960, Höhe und Vertikalzuwachs der Bergföhrenexemplare Nr. 1-4

Exemplar	Höhe der Wipfelspitze über dem Boden in cm				
	1939	1945	1950	1955	1960
1	85	108	120	136	170
2	71	94	112	133	(110)
3	17	35	49	74	(90)
4	—	32	53	71	85

Exemplar	Jährlicher Zuwachs (Mittel)			
	1939/1945	1945/1950	1950/1955	1955/1960
1	3,8	2,4	3,2	6,8
2	3,8	3,6	4,2	—
3	3,0	2,8	5,0	(3,2)
4	(5,3)	4,2	3,6	2,8

*vitis-idaea* be-  
Vgl. Tab. XV.  
5. August 1965  
lättrig, Sprei-  
*Homogyne al-*  
ein vergilbtes  
*abrotanifolius*

1960

170  
(110)  
(90)  
85

1955/1960

6,8  
—  
(3,2)  
2,8



Abb. 82. N 6, 8. August 1939: *Nardetum* mit 95% *Nardus*-Deckung. *Pinus mugo* am Flächenrand: Exemplar Nr. 1 links oben (ausserhalb) 85 cm hoch, Nr. 2 in Ecke rechts unten (ausserhalb) 71 cm hoch, Nr. 3 wenig oberhalb der letzteren (knapp innerhalb des rechten Flächenrandes) 17 cm hoch. Numerierung wie in Fig. 53.



Abb. 83. N 6, 1. August 1945: *Nardetum* mit 88 D% *Nardus*-Deckung. *Pinus* hat 18 D% erreicht. Höhe der *Pinus*-Exemplare: Nr. 1: 108 cm, Nr. 2: 94 cm, Nr. 3: 35 cm, Nr. 4: 32 cm.



Abb. 83. N 6, 1. August 1945: *Nardetum* mit 88 D% *Nardus*-Deckung. *Pinus* hat 18 D% erreicht. Höhe der *Pinus*-Exemplare: Nr. 1: 108 cm, Nr. 2: 94 cm, Nr. 3: 35 cm, Nr. 4: 32 cm.

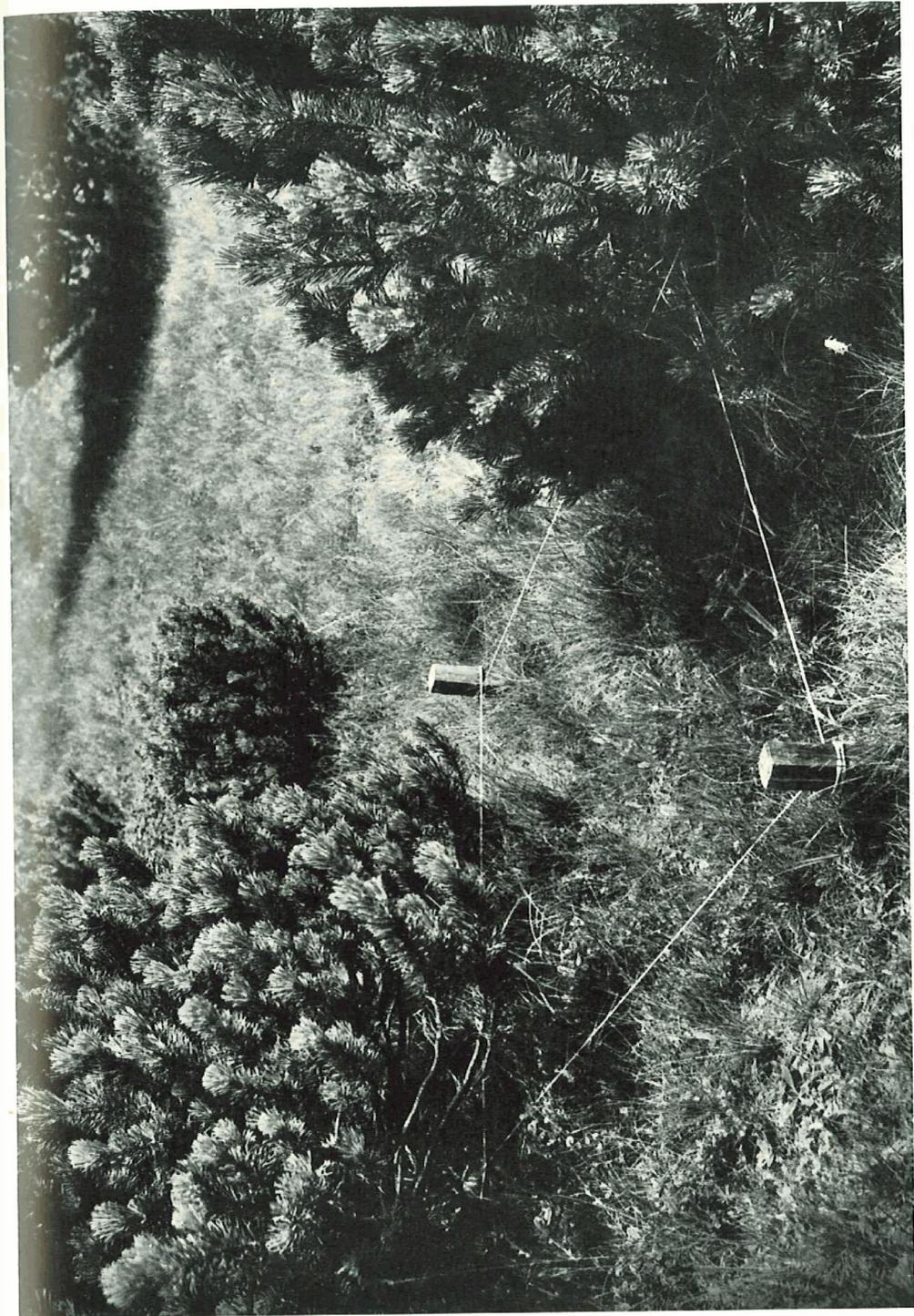


Abb. 84. N 6, 8. August 1950: Die Bergföhren überdecken 50 D%; der *Nardetum*-Rasen besetzt 90 D%, teils als *Gebüchsaum-Fazies*, teils als *Pilosella-Fazies*. Letztere ist auch ausserhalb der Probefläche erkennbar. *Pinus* (Busch) Nr. 1: 120 cm hoch, Nr. 2 (kräftig aufgeschossen): 112 cm, Nr. 3 (in Nr. 2 eingeschlossen): 49 cm.



Abb. 85. N 6, 26. Juli 1955: *Pinus* überdeckt mehr als die halbe Fläche (65 D%), *Nardus* nur noch 30 D%.



Abb. 85. N 6, 26. Juli 1955: Pinus überdeckt mehr als die halbe Fläche (65 D%), *Nardus* nur noch 30 D%.



Abb. 86. N 6, 20. Aug. 1960: Pinus 85 D%; der sichtbare *Nardetum*-Rest als Gebüschsaum-Fazies ausgebildet. Pinus Nr. 1 (darin Nr.4) ein breiter Busch, ca. 170 cm hoch, Nr. 2 und Nr. 4 durch Schneedruck und Hirsche beschädigt.



Abb. 87. N 6, 24. August 1965; *Pineto-Nardetum*-Phase (III<sup>3</sup>). Die **Föhrenüberdachung** ist seit 1964 **vollständig**. Bei Kontrolle 1965 hält *Nardus* 13 D%, *Festuca rubra* 22 D%, *Agrostis tenuis* 4 D% besetzt.

### Übersichtsauswertung der Nardetum-Dauerflächenserie I, N 1 – N 6, 1939–1965

Schon im Laufe der Einzeldarstellungen bemerkt man in den sechs **Sukzessionsbeispielen** N 1–6 **Übereinstimmungen** und Besonderheiten. Der **Serienvergleich** macht es möglich, örtliche **Zufälligkeiten** und **störungsbedingte** Abweichungen als solche auszu-sondern und generelle **Entwicklungstendenzen** der **Flächenserie** aufzudecken.

Konstanz der Sukzessionsumstände? Um jeweils **auch** die Frage der Spontaneität der **Veränderungsschritte** und **Entwicklungsläufe** beleuchten zu können, ist es notwendig, wenigstens in **grossen** Zügen über Konstanz oder Inkonstanz der **Aussen-umstände** der betreffenden **Entwicklungsabschnitte** Bescheid zu wissen.

In der **Nardetum-Serie I** (N 1–6) sind die **äusseren** Bedingungen der **Rasenentwicklung** während der Beobachtungszeit 1939–1965 offensichtlich **nicht** konstant gegliedert. Ganz allmählich, und erst im vieljährigen Vergleich **augenfällig** sichtbar, wurde die ehemals offene Weidefläche teilweise von **Berghöhren** überwachsen. Damit in Zusammen-hang ergab sich **ohne** Zweifel eine langsame Verschiebung der **mikroklimatischen** Be-

dingungen der **Rasenentwicklung**, sowohl im allgemeinen, wie besonders in der unmittelbaren Föhrenumgebung (Saumzone). Die zunehmende Entfaltung der Bergföhren in diesem Weidegelände ist in zahlreichen photographischen Detail- und **Übersichtsaufnahmen** 1939–1965 festgehalten.

1. Wie aus Abbildung 88 zu ersehen, war dieser Weidebezirk bei **Kontrollbeginn** um 1939 (26. Sommer der Reservation) erst spärlich von **jungen** und jüngsten Bergföhren besetzt. Aus ihrem **Alter** zu schliessen, waren sie grösstenteils erst in der Reservatszeit aufgegangen. Vorher in der **Alpungszeit** war der **Baumwuchs**, wie dies für **waldnahe** Weidegebiete meist notwendig ist, künstlich zurückgehalten worden. Die föhrenfreie, gut besonnte Rasenfläche überwog 1939 bei weitem. (Pilaus-Bedeckung im **Flächenbereich** etwa 15 D%, höchste Bergföhrengruppe W von N 2 und N 3 etwa 2,5 m hoch, jene E darüber 1,3 m hoch.) Zu jener Zeit war der Nordetum-Rasen, mit Ausnahme einzelner Zwergstrauchflecken (N 2) oder Stellen mit geringen Beweidungsmodifikationen (N 1, N 5), von äusserst gleichmässiger Gestalt, und in dieser Ausgeglichenheit und Verdichtung offensichtlich das Produkt eines jahrzehntelang ungestörten Spontanausgleichs. Selbst die Dauerfläche N 6, welche mit **Absicht** unmittelbar **neben** jungen Bergföhren angelegt wurde, enthielt 1939 den typischen Nardetuna-Rasen. Entsprechend dürfen wir im Serienvergleich mit einer einheitlichen Ausgangsbasis rechnen (**Schonungsrasen** 1939 mit Bebuschunginitialen).

2. Im Laufe der gut 2½ Jahrzehnte unserer Kontrolle hat sich der **Bergföhrenbewuchs** in diesem Weideabschnitt Schritt für Schritt vermehrt (Abb. 89–92, 1950–1965). Die zuerst nur spärlich mit kleinen Bergföhren besetzte Weide ist allmählich in ein fortgeschrittenes **Bebuschungsstadium** mit erstarkten und ausgeweiteten **Föhrengruppen** getreten. Noch bewahren die Rasenpartien zwischen den Föhrengruppen den Zusammenhang. Seit Jahren werden aber **einzelne** Partien ± stark beschattet, und gleichzeitig wandelte sich das **Mikroklima** dieser ganzen Weidezone mit Verstärkung der Bebuschung ohne Zweifel erheblich (Licht- und **Wärmeverminderung**, Erhöhung der Luftfeuchtigkeit usw.). Es versteht sich von selbst, dass Veränderungen, die durch diese Föhrenbebuschung ausgelöst wurden, vom **Nardetum** aus beurteilt, nicht als freie **Bestandesentwicklung** gelten können, sondern allogene Sukzessionschritte darstellen.

Es **wird** voraussichtlich noch mehrere Jahrzehnte dauern, bis die Baum- und Gebüschgruppen gegenüber der Rasenfläche überwiegen werden, und sich diese in isolierte und stärker beschattete Einzelplätze auflösen **wird** (Waldschatten-Nardeten). Die kräftige Zunahme der Bergföhren lasst nicht **daran** zweifeln, dass die Weiterentwicklung raschen Schrittes in diese Richtung führt.

3. In der Mehrzahl der Dauerflächen (N 2, N 3, N 5) wurden im jüngsten Kontrollabschnitt, ausser den generellen Veränderungen, schliesslich noch strenger lokalisierte Reaktionen in der **Rasenentwicklung** festgestellt, zustande gekommen in Zusammenhang mit direktem Föhrenkontakt. In N 6 sind diese Auswirkungen auf das **Nardetum** seit 26 Jahren (1939–1965) untersucht. Abb. 82–87.

Als weitere **Fremdeinflüsse**, die allerdings meist nur beiläufig und unregelmässig in die Rasenentwicklung eingriffen, sind **auch** die **Wildbesuche** mit ihren diversen Einwirkungen auf die Vegetation zu berücksichtigen. Von einer bestimmten **Allgemeinwandlung** der **Wildbeeinflussung** im Beobachtungsablauf kann in dieser Lokalität nicht gesprochen werden. Immerhin scheint die **Wildfrequenz**, nach Spuren in den Flächen zu schliessen, um 1950–1955 einen gewissen Höhepunkt erreicht zu **haben**, wobei sie **sich** mit der vermehrten **Bebuschung** mehr und mehr auf bestimmte Standplätze und Durchgänge konzentriert hat. Im Vergleich zu den starken Wildbeweidungen in



daehung ist seit  
„ *Agrostis tenuis*

erie I,

ukzessionsbei-  
leich macht es  
solche auszu-  
cken.

age der Spon-  
können, ist es  
z der **Aussen-**

Rasenentwick-  
tant gegliedert.  
wurde die **ehe-**  
in **Zusammen-**  
matischen Be-



Abb. 88. Allgemeinübersicht über die Lokalität mit den Dauerflächen N 1-N 6 im Zeitpunkt des Beginns der Sukzessionskontrolle (26. Sommer der Reservation). Photographiert 12. August 1939. Derselbe Standpunkt auch in allen späteren Vergleichsaufnahmen; Blickrichtung NE. Die freien Rasenflächen (*Nardetum*) herrschen hier gegenüber den Gruppen des Bergföhren-Jungwuchses (*Pinus mugo* var. *arborea*) noch bei weitem vor.



Abb. 89. *Nardetum*-Gruppe I, 9. August 1950 (Besonnungsverhältnisse um 08.30 h). Der *Nardetum*-Rasen ist üppig entwickelt, mit überragenden Halmen von *Festuca rubra commutata*. Die 1939 vorhandenen Föhren sind auffällig erstarkt, neuer Jungwuchs ist wenig dazugekommen.



6 im Zeitpunkt  
apliert 12. Au-  
ckrichtung NE.  
rgföhren-Jung-



i).Der Narde-  
atata. Die 1939  
nmen.



Abb. 90. *Nardetum*-Gruppe I, 25. Juli 1955. Rasenentwicklung äusserlich ähnlich wie 1950. Bergföhren-Stämmchen teils mit Schneedruckwirkung.



Abb. 91. *Nardetum*-Gruppe I, 16. August 1960. Üppig graminose Rasenentwicklung, stellenweise mit *Phleum*. Vereinzelt sind junge Bergföhren aufgewachsen. Der Baum links im Bild (mit Meterstab) ist etwa 5,5 m hoch.



Abb. 92. *Nardetum*-Gruppe I, 27. August 1965. Die Fläche des *Nardetum*-Rasens ist durch die Bergföhreirei gegenüber früher (vgl. besonders 1939) schon stark eingengt und beschattet. Reichlich vermehrter Föhren-Jungwuchs.



Abb. 93. Vertikalschnitt durch den *Nardetum*-Rasen, einige Meter südlich der *Nardetum*-Flächengruppe I. 29. Juli 1955.

den fetten Rasentypen (De und PF) war die Beweidung hier jedoch sehr gering. Zu einer vieljährigen oder auch nur kürzern Dauerbeweidung kam es nirgends. Es blieb hier bei alpha- und **punktweiser beta-Äsung**, bei **Trittwirkungen** (N 5) und gelegentlichen **Düngereinflüssen**, die alle das Gesamtergebn nicht wesentlich **beeinflussen**, aber als örtlich modifizierende Faktoren im **Übersichtsvergleich** nicht übersehen werden dürfen.

Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) Tab. 8, Fig. 56 ff.

Die in der Analyse der **Einzelflächen** angewandten Gesichtspunkte liefern auch die Grundlage für die **Übersichtsgewinnung** und ermöglichen es, in der Serienauswertung bezüglich dieser oder jener Erscheinung Regel und Ausnahme zu unterscheiden. Einen ersten **Überblick** über die Vielfalt des Geschehens verschafft die Überprüfung der allgemeinen Flächendynamik. Das **Übersichtsdiagramm** (Fig. 56) zeigt einmal, dass die **Flächendynamik** in den **Nardetum**-Flächen N 1-5 während der ersten vier Beobachtungsintervalle (1939-1960) im allgemeinen gering blieb (Amplitude des Index  $v$  **0,8-6,6**). Im jüngsten Intervall **1960/1965** schnellte sie **darauf** in drei Flächen (N 2, N 3, N 5) jäh empor (**auf  $v$  9,6-10,9**), und zwar in jenen Flächen, die in dieser Zeit in unmittelbarem **Föhrenkontakt** geraten sind. In den weiterhin **freiliegenden** (noch  $\pm$  unbeschatteten) Flächen N 1 und N 4 aber ist die Flächendynamik auch **1960/1965** auf dem bisherigen Stand geblieben. Fig. 58.

Tabelle 8

Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) in der **Nardetum-Serie I** 1939-1965

	1939 / 1945 / 1950 / 1955 / 1960 / 1965					Reihenmittel
N 1	3,9	2,6	5,4	3,5	4,5	4,0
N 2	3,0	5,6	3,0	3,9	9,6	5,0
N 3	1,3	1,6	2,9	4,7	9,7	4,0
N 4	0,8	0,9	4,9	4,2	3,7	2,9
N 5	3,6	3,5	6,6	4,9	10,9	5,9
N 6	2,1	6,1	11,7	3,8	10,7	6,9
Intervallmittel Index $v$						
N 1-5	2,5	2,8	4,6	4,2	7,7	4,4
N 1, N 4	2,4	1,8	5,2	3,9	4,1	3,5
N 2, N 3, N 5	2,6	3,6	4,2	4,5	10,1	5,0

Der aktivierende **Einfluss** der direkten **Föhrennachbarschaft** ist somit offensichtlich. Das steile Aufsteigen der  $v$ -Kurven von N 2, N 3 und N 5 entspricht nicht **zufällig** der Intensivierung der Feldschichtdynamik in N 6 während der Phasen der kräftigen **Pinus-Überwachsung** (Fig. 54, 58).

Eine ganz schwache Belebung der **Flächendynamik** ist aber schon in der **im grossen** ganzen ruhigen Zeit zwischen 1939 und 1960 zu bemerken, so mindestens in einzelnen Flächen. Am ausgeglichensten erfolgte dieses Anlaufen, wie aus der **Übersicht** klar hervorgeht, in N 3 (Fig. 58). Es liegt nahe, **darin** eine allgemeine Reaktion auf die zunehmende Feldbebuschung zu suchen, neben der in dieser Fläche schon ziemlich früh auch **Direkteinflüsse** des enger benachbarten Föhrengebüsches wirksam wurden.



as ist durch die  
schattet. Reich-



der Nardetum-

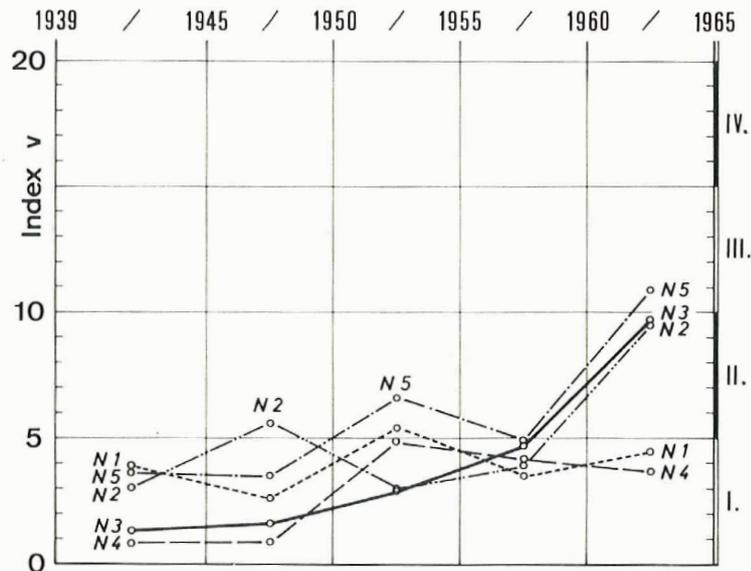


Fig. 56  
 Serienübersicht der allgemeinen Flächendynamik (Index  $v$ ) der Nardetum-Flächen Serie I, N1-N5, 1939-1965.

Im Vergleich mit der *Nardetum*-Serie II, die im Beobachtungsverlauf ohne Verstärkung des allgemeinen Baueinflusses blieb (vgl. unten), weist sich dieses Bebuschungsphänomen als eine Besonderheit der *Nardetum*-Serie I aus. Nur ganz zu Beginn der Kontrollreihe (1939-1945) lag hier der Index  $v$  in N 3 (und N 4) vergleichsweise auf jener niedrigen Stufe, auf der er z.B. in der sukzessionell äusserst ruhigen *Nardetum*-Fläche N 10 der Serie II die ganze Beobachtungszeit über, von 1941-1965, verblieb. In der Lokalität der Serie I sind offenbar schon 1939-1945 nur die freiesten *Nardetum*-Plätze noch ganz ohne aktivierende Einflüsse des Bebuschungsklimas geblieben. Diese zunächst rein formal aufgedeckten Zusammenhänge mit der Wandlung der Sukzessionsumstände werden im folgenden des näheren zu prüfen sein.

Dass für die leichteren Schwankungen der Flächendynamik nicht allein die Föhreneinwirkungen entscheidend waren, zeigt der Kurvenvergleich der Beispiele N 1, N 4 und N 5, an deren unregelmässigem Oszillieren Wildeinflüsse mitbeteiligt gewesen sind (z. B. je 1950-1955). In N 2, 1945-1950 (*Empetrum*-Fläche), mag der spontane Phasenwechsel eine vorübergehende Belebung (Fig. 43 und 58) mit sich gebracht haben. Alle diese örtlichen Ereignisse stören etwas die Ausgeglichenheit im Bild der Serienübersicht und bewirken namentlich, dass die Mittelwertkurve der *Nardetum*-Flächen N 1-5 (Fig. 82) nicht vollständig ausgeglichen ansteigt, wie dies für eine reine Föhren/*Nardetum*-Relation wohl zu erwarten wäre.



Flächen Serie I,

uf ohne Ver-  
dieses Behü-  
r ganz zu Be-  
4) vergleichs-  
sserst ruhigen  
on 1941-1965,  
r die freiesten  
klimas geblie-  
Wandlung der

n die Föhren-  
iele N 1, N 4  
gewesen sind  
tane Phasen-  
t haben. Alle  
rienübersicht  
ächen N 1-5  
öhren/Narde-

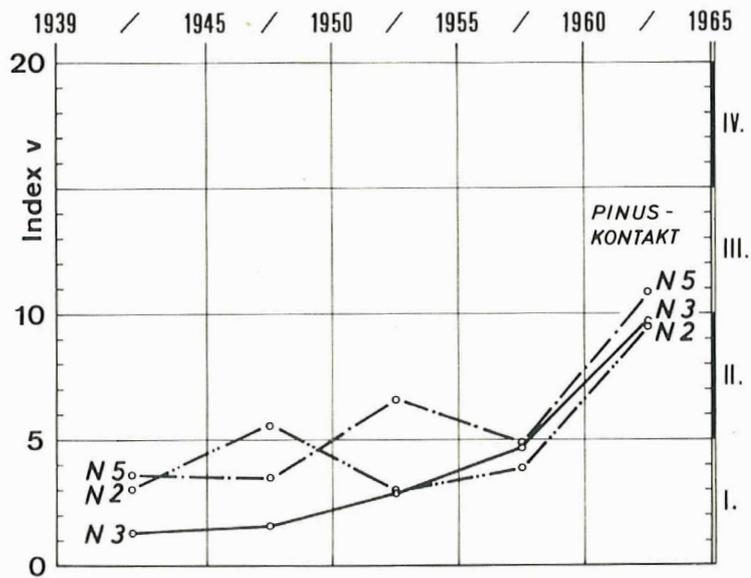
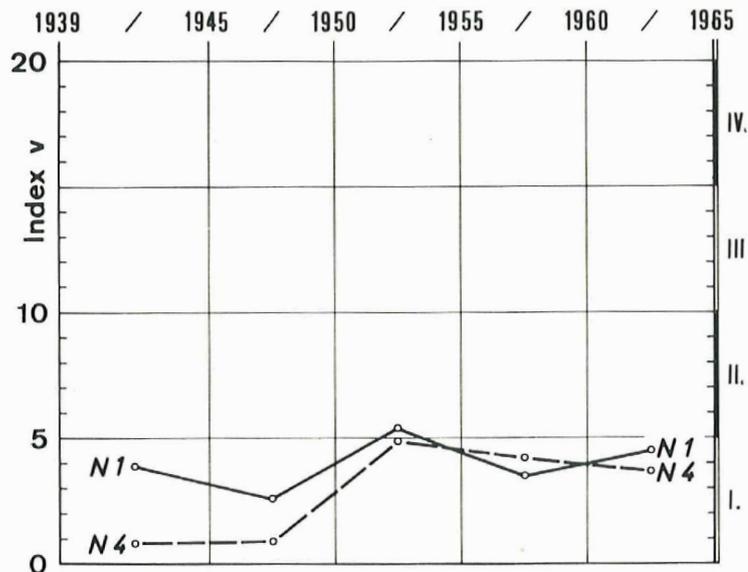


Fig. 57 und 58  
Die allgemeine Flächendynamik in den 1939-1965 freiliegenden Nardetuni-Flächen (N 1, N 4) und in den gegen Kontrollende von Bergföhren beschatteten *Nardetum*-Flächen (N 2, N 3, N 5).

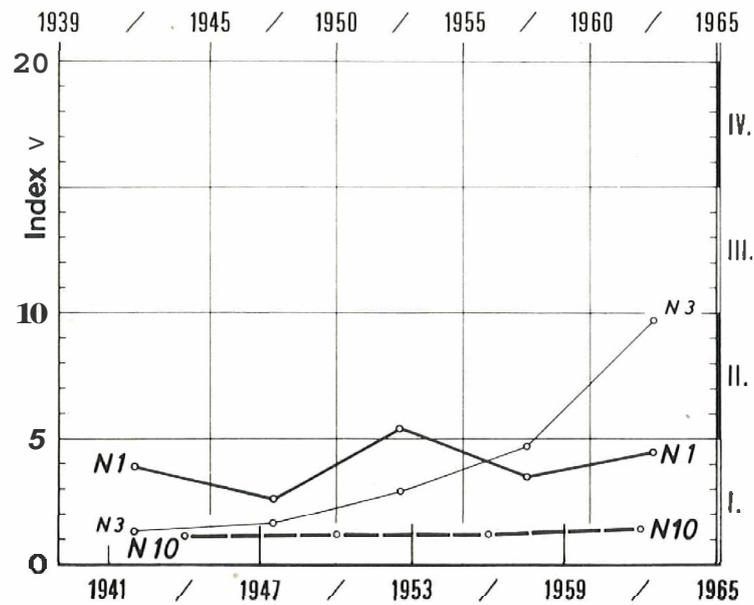


Fig. 59  
Vergleich der Flächendynamik (Index  $v$ ) charakteristischer Sukzessionsbeispiele der *Nardetum*-Serie I und II.

**N1:** Schonungs-Nardetum, bisweilen leicht beweidet, jedoch in baumfreier Lage; **N3:** Schonungs-Nardetum, ab etwa 1950 zunehmend unter Einfluss benachbarter Bergföhren; **N10:** Schonungs-Nardetum, das (1941–1965) ohne besondere Einwirkungen blieb.

Tabelle 9  
Nardus-Deckung (D%) 1939–1965 in N 1–6, Serienübersicht  
Nardetum-Serie I

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1	75	75	75	85	87	85
N 2	70	72	80	85	88	64
N 3	96	94	92	90	87	60
N 4	95	93	94	87	85	83
N 5	85	81	75	60	70	45
Mittelwert N 1–5	84,2	83,0	83,2	81,4	83,4	67,4
N 6	95	88	70	30	28	13

**Flächenbeherrschung** und strukturelle Dominanz von *Nardus* in den **Nardetum-Phasen N 1-6**

In der Serienübersicht der speziischen Flächenwerte von *Nardus* (Fig. 60) mögen zunächst die Vielfalt und besonders die **zeitweisen** Anteilunterschiede in den **Einzelflächen** in die Augen springen. Höchst bemerkenswert ist jedoch das mehrfache Zusammentreffen und Zusammenstreben der *Nardus*-Kurven im Bereich höchster Deckungsgrade (85-96 D%), so dass der **Übersichtsvergleich** die übereinstimmende **Dominanzfähigkeit** sehr nachdrücklich bestätigt.

Für die Beurteilung der strukturellen und sukzessionellen Rolle von *Nardus* wird man sich gerade auf diese **Phasen** höchster *Nardus*-Deckung (optimale *Nardetum*-Phasen) besonders beziehen, wogegen die offenkundigen Sonderfälle (Abläufe in N 6, N 2, mit Föhren- und Zwergstrauchkomplikaationen und N 5, N 1, mit eindeutigen Wildstörungen) **nur** mit entsprechendem Vorbehalt in Vergleich gezogen werden können. Damit rückt die noch ausgeglichene **Kontrollzeit** vor 1960 als eigentliche Auswertungs-**grundlage** in den Mittelpunkt der Betrachtung, während das in mehreren Flächen abweichende Bilanzintervall **1960/1965** mit akuter, **föhrenbedingter** Sukzessionsablenkung, als aufschlussreicher Kontrastfall zu den zwei Dezennien ruhiger Entwicklung, einer besonderen Betrachtung bedarf. Den hochgradig ungestörten Schonungsphasen vor 1960 sind wichtigste Gemeinsamkeiten eigen.

In den Flächen N 1 bis N 4 (Fig. 60) laufen die *Nardus*-Kurven bis zu den Kontrollen von **1955** und **1960** aus recht unterschiedlicher Ausgangslage (1939: 70-96 D%) in bemerkenswerter Konvergenz auf einen übereinstimmend hohen Deckungswert (85-90 D%) zusammen. Was liegt näher, als **darin** den unmittelbaren

965  
IV.  
III.  
II  
I.  
965

der *Nardetum*-

N3: Schonungs-  
10: Schonungs-

1960	1965
87	85
88	64
87	60
85	83
70	45
83,4	67,4
28	13

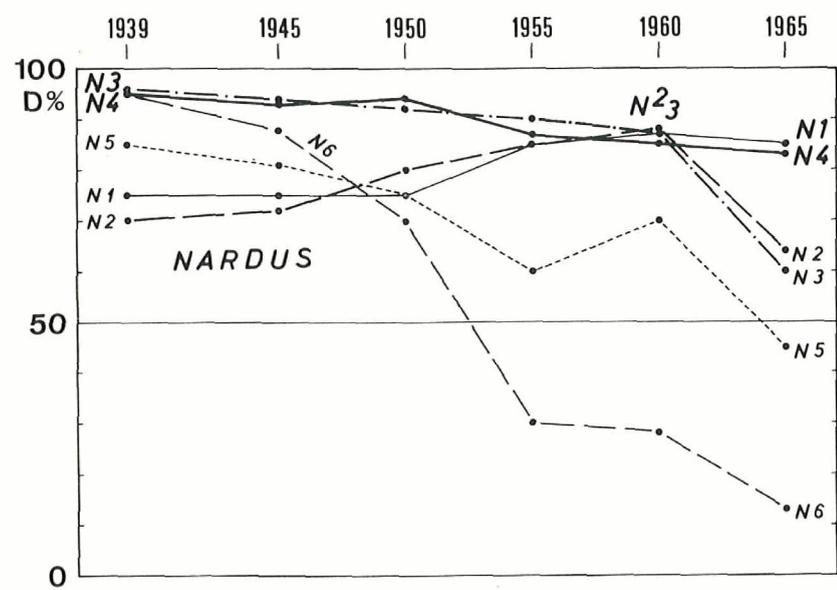


Fig. 60  
*Nardus*-Deckung (D%) in den *Nardetum*-Dauerflächen N 1-N 6, 1939-1965. Serienübersicht.

Ausdruck einer **autogenen** Standardisierungsbewegung zu sehen und die Phasen höchster Nardus-Deckung über 85 D% als die strukturell optimalen Nardetum-Phasen der Serie zu bezeichnen (Typen reservatsbedingter **Schonungsentwicklung** ohne Beweidung)!

Leicht zu erklärende Abweichungen enthalten N 5 und N 6. In Fläche N 5 stand zwar Nardus 1939 ebenfalls noch auf hoher Valenz (85 D%), verminderte aber schon ab 1945–1950, in deutlichem Zusammenhang mit den externen Einwirkungen (Wildstörung), ihren Deckungsgrad. In Fläche N 6 blieb die Nardus-Deckung (trotz früher **Bergföhrenüberwachsung**) noch länger **auf** höchsten Werten (1939–1945: 95 bis 88 D%). Mit Zunahme der **Pinus-Deckung** wich sie stark zurück. Diese **Anomalien** sprechen also nicht gegen die Regel.

Im Intervall 1960/1965 fiel Nardus fast allgemein, so ausser in N 5 und N 6 auch in N 2 und N 3 stark zurück: In allen vier Fällen war jetzt die örtliche **Föhrenbeschattung** erheblich vermehrt (Saumzonensituation). Der Nardus-Schwund in N 2, N 3, N 5 (Index  $s$  etwa  $-5,0$ ) war bedeutend, blieb jedoch hinter dem maximalen Rückschlagsbetrag von N 6, 1950/1955 ( $s$   $-8,0$ ). In N 1 und N 4 dagegen verlief die spezifische Nardus-Regression bis 1965 im langsamen **Schwundtempo** der früheren Phasen (Index  $s$   $-0,4$ ), auf das noch näher einzutreten sein wird.

Weniger leicht zu interpretieren sind z. T. die feineren Unterschiede im oben erwähnten Konvergieren der **Nardus-Kurven** N 1 bis N 4, 1939–1955. **Darin** mögen teils Prozesse der Rasenkonsolidierung, teils Wirkungen der allgemeinen **Feldbebuschung** ihren Ausdruck finden. So kann man das allmähliche Ansteigen in N 1 und N 2 nach der Einzeldarstellung (vgl. o.) als Fall einer ungestörten Dominanz-Vervollständigung nach **Überwindung** einer **Beweidungs-** bzw. Zwergstrauchphase verstehen.

Das sachte **gleichmässige Absinken** des Nardus-Wertes, das sich in N 4 über die ganze **26jährige** Gesamtperiode hinzog, und in dieser Zeit (1939–1965) von rund 95 D% nur auf 84 D% **herunterführte**, dieses fast unmerkliche Zurückgleiten ist in gewissen Entwicklungsabschnitten auch in N 3 (1939–1960) sowie in N 1 (1960–1965) festgestellt, d. h. es kennzeichnet allgemein die hochgradig normalisierten, im übrigen ungestörten **Nardetum-Phasen** dieser Lokalität. Dieses **Übereinstimmen** der ausgeglichenen Bewegung (typischer Regressionsgradient der «sanften» Nardus-Rückgänge  $s$   $-0,4$ ) kann nicht auf blossem Zufall beruhen, sondern lässt das Wirken ebenso stetiger **Entwicklungsfaktoren** vermuten. Unentschieden blieb aber vorerst, ob hier gleichsinnige Spontanveränderungen (strukturelle Ausgleichs- oder Reifeprozesse) sichtbar werden, oder ob eine Reaktion auf (ebenfalls stetig wirkende) gleiche äussere **Einflüsse** vorliegt.

Wieder ist es der Vergleich mit dem Nardus-Verhalten in N 7 bis N 11, der Serie II mit den von 1941 bis 1965 konstant hoch gebliebenen Nardus-Werten (95 D% und mehr), der zeigt, dass dieser **Nardus-Schwund** eine lokale Besonderheit des zunehmend **föhrenbesetzten** Nardus-Feldes I war. Das **schliesst** aber nicht aus, dass in Serie I zudem noch rein spontane, die Nardus-Prävalenz dämpfende Ausgleichsprozesse mit im Spiele waren.

Innerhalb der Serienübersicht N 1–6 heben sich die folgenden Flächen als besonders aufschlussreiches Vergleichspaar **heraus**: N 4 lieferte den Fall einer **Nardetum-Entwicklung** geringster **Föhrenbeeinflussung** und nur leichter Dämpfung der **Nardus-Vorherrschaft** (auf etwa 84 D% 1965); N 3 ist hingegen das typische Beispiel mit einer klar durch zunehmende **Baumbeeinflussung** modifizierten Sukzession, mit erst fast unmerklichem, dann starkem Nardus-Rückgang und damit **sukzessionswendenden** Verschiebungen im Graminiden-Anteil (Saumfazies). Fig. 60.

**Dominanzbedingte** Regulationseffekte. Auch in der Serienauswertung bestätigt sich übereinstimmend, dass die beigemischten Arten in den Nardetum-Dominanzphasen geradezu regelhaft streng auf Tiefstwerten ausharrten (Parvivalenzzustand). Im Serienaspekt zeigt sich, dass in den fünf Meter-Quadraten der Beispiele N 1–5 zusammen von 1939 bis 1960 volle 50 Arten (Gefässpflanzen) auf **Deckungswerten** unter 2,5 D% verblieben, bzw. 47 Arten je Anteile unter 2 D% einhielten.

Mögen bei dieser oder jener Art schon allein die lokalökologischen Verhältnisse als solche beschränkend auf die Flächenentfaltung gewirkt haben, so ist doch für eine **weit** grössere Zahl von Arten anzunehmen, dass sie **zufolge** strukturell-räumlicher Behinderung keine **grösseren** Flächenanteile zu erreichen und zu behaupten vermochten. In den Dominanzphasen war Nardus mit seiner strengen Standortbeherrschung sicher das Haupthindernis stärkerer Entfaltung.

Nur in dieser Sicht wird verständlich, dass von den zahlreich beigemischten Arten so wenige, und auch diese nur in Ausnahmefällen, die allgemeine **Toleranzgrenze** (der Parvivalenz) überschritten haben.

Am wenigsten starr an diese Schranke hielten sich *Festuca rubra* und *Anthoxanthum odoratum*. Die erstere erreichte in Nardus-Dominanzphasen mitunter 3–4 D% (N 1–4), letztere 5–6 D% (N 1–3). Das spricht sowohl für die ständige Entfaltungsbereitschaft dieser im **Nardetum-Rasen** stets **gegenwärtigen Begleitgräser**, wie zugleich für eine günstige Eingliederung ihrer Lebensform in das herrschende Rasengefüge. Die Fälle, in welchen Dikotylen der Fraktion C zu etwas gehobeneren Anteilen gelangten (*Achillea* und *Trifolium repens* mit 3 bzw. 3,5 D% in N 1), sind viel seltener und kennzeichnen bereits leicht wildmodifizierte Rasenzustände.

Sehr streng hielt sich der reiche **Artenschwarm** der Nardetum-Fraktion D auf Tiefstwerten. **Nur** die strukturell einschmiegsame *Antennaria dioeca* gelangte in den Flächen N 1–6 in mehr als einer Kontrollstufe bei höchster Nardus-Vorherrschaft über die allgemeine **Toleranzlinie**, so in N 2 und N 4 mit 3 D%, in N 3 mit 6 D%. Bei *Potentilla aurea* war es (mit 3 D%) in N 1 um 1960 der Fall.

Auch die Zwergsträucher waren in den Nardus-Dominanzphasen sichtlich entfaltungsbehindert. Knapp über der **Tiefstwertgrenze** stand *Daphne striata* zeitweise in N 4 (1945–1955: 2,5 D%).

Ein sehr typisches **Nardus-Dominanzverhältnis** bestand übrigens auch in der ersten Etappe der Nardetum-Phase der Fläche N 6 vor der **Pinus-Überwachsung**, als sämtliche Begleitarten auf parivalenten Anteilen standen. Selbst noch in Kontrolle 1945, als die Föhrenüberwachsung in N 6 schon kräftig begonnen hatte (18 D%) und der Nardus-Rasen auf 88 D% zurückgefallen war, hatten bloss *Carlina acaulis* und *Hieracium pilosella* ihre Anteile etwas erhöht (3 bzw. 2,5 D%).

In der **Übersichtsbetrachtung** wird somit die Parvivalenz als die normale Deckungsstufe der in den Nardetum-Phasen eingliederten Arten bestätigt. Und da selbst geringe Anteilserhöhungen der Beimischungen meist unverkennbar mit Lockerungen der Nardus-Dominanz zusammenhängen, liegt nichts näher, als die allgemeine Mengentiefhaltung dem reduzierenden und ausgleichenden **Dominanzeffekt** von Nardus *stricta* zuzuschreiben.

Die noch extremere Stufe im Zuge des **Dominanzausbaues**, der Fall gänzlicher **Ausmerzung**, konnte in der **Übersichtszusammenstellung** nur für wenige Arten als generelles Phänomen nachgewiesen werden. An Verdrängungseffekte denkt man etwa beim Erlöschen von *Cerastium arvense* in drei Nardetum-Flächen (N 1, N 3, N 4), dann beim Verschwinden von *Potentilla crantaii* in N 4 oder *Lotus* in N 2. Ebenso mag eine **do-**

**minanzbedingte** Verdrängung vorliegen beim Ausfall der **Rosettenpflanzen** *Viola rupestris* (N 1), *Veronica bellidioides* (N 2) oder *Carlina acaulis* und *Hieracium auricula* (N 3) usw.

Dagegen wird beim Verschwinden von *Carex ericetorum* (in N 2, N 3, N 4) eher die allgemeine **ökologische** Wandung der **Bestandesverhältnisse** (thermische Verschlechterung) durch die **Föhrenvermehrung** den Ausschlag gegeben haben.

**Fälle** eines **gänzlichen Verschwindens** aus Probeflächen während **Nardetum-Phasen** konnten wohl deshalb nicht häufiger angetroffen werden, weil die **Rasenkonsolidierung** in den **meisten Flächen** bei **Kontrollbeginn** schon längst erreicht und der strukturelle Ausgleich weitgehend **abgeschlossen** war.

Tabelle 10

Inventardynamik (Ziffer i) in N 1–6, 1939–1965, Serienübersicht

	1939	1945	1950	1955	1960	1965	Reihenmittel
N 1	11	6	3	9	5		6,8
N 2	10	9	4	9	8		8,0
N 3	6	7	7	10	6		7,2
N 4	6	7	9	9	6		7,4
NC	13	11	9	12	8		10,6
N 5	6	7	12	6	5		7,2
Etappen-Mittelwert N 1–5	9,2	8	6,4	9,8	6,6		8,0
N 1–6	8,7	7,8	7,3	9,2	6,3		7,9

#### Die Festucetum-Gramineen in N 1–6, Serienübersicht 1939–1965

Die **Festucetum-Gramineen** *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum* (vgl. p. 305) bedürfen in der **Übersichtsauswertung** noch einer besonderen Betrachtung. Sie gehören zu jenen **wenigen** Arten, welche mit *Nardus* in sämtlichen fünf **Dauerflächen** (N 1–5) dieser **Serie** 1939–1965 als **Perdurante** festgestellt sind, **d. h.** es ist anzunehmen, dass sie sich **praktisch** in jedem typischen Quadratmeter des **ausgeglichenen Nardetum-Feldes** dauernd behaupteten, *Festuca rubra* vielleicht sogar in **kleineren** **Ausschnitten**. *Poa alpina* dagegen, die weitere **Grasart** der **Festucetum-Fraktion**, hielt nur in **N 1** und **N 6** durch.

Schon aus den Einzelflächen wurde **deutlich**, dass die drei ersteren C-Gräser **strukturell** sehr **bedeutsame Nardetum-Elemente** verkörpern, die sich normalerweise **unauffällig** ins **Dominanzgerüst** von *Nardus* einfügen, sich **unter** besonderen Umständen als sehr **expansionsfähig** erweisen, Lücken und **Lockerungszustände** rasch zu **überwinden** **vermögen** (N 1 usw.), so dass sie bei der Erhaltung der Geschlossenheit des Rasens **allgemein eine wichtige Nebenrolle spielen**.

Die **Übersicht** (Tab. 10, Fig. 61) lässt erkennen, dass diese **Festucetum-Gramineen** in allen Flächen der **Serie** durchwegs lange im **Hintergrund** blieben und **namentlich** in den **Nardus-Dominanzphasen** kaum über **einen Pauschalanteil** von 10 D% hinaus gelangten (N 3, 1960: 11 D%).

**Einzig** in **N 1** besass diese **Gräsergruppe** schon seit 1939 einen bedeutenderen **Anteil** (8. 7,5. 5. 8. 8. 10 D%), der hier 1960/1965 **nur wenig** stieg. Dime **Fläche** liegt in einem nach wie vor offenen und vom Wild **ziemlich häufig** begangenen **Rasenplatz**, so dass die **relativ** hohe **Graminidenbeimischung** dieser **Gelegenheitsweide** sich ans den nie ganz **zur Ruhe** kommenden **Regenerationsprozessen** erklärt.

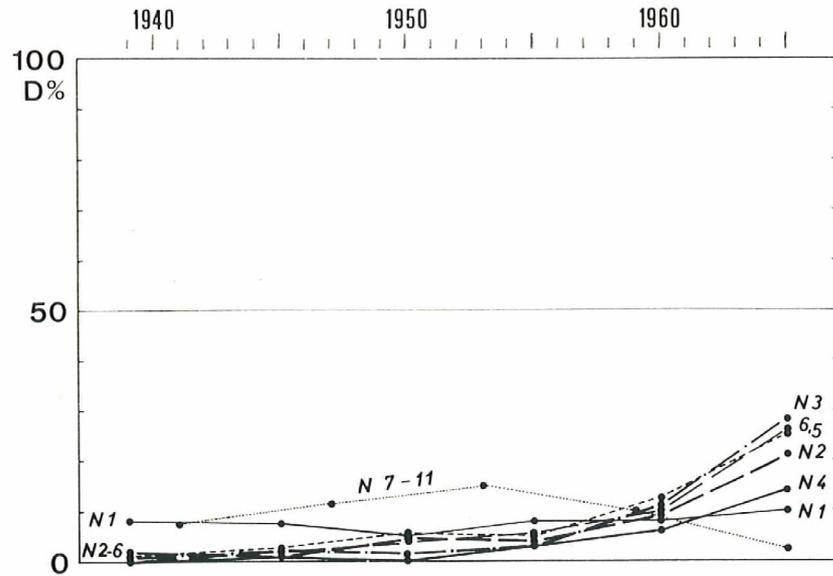


Fig. 61  
 Deckungswerte (D%) der *Festucetum*-Graminiden (Fraktion C) in den Nardetum-Flächen N1-6, 1939-1965, Serienübersicht. (Vergleichskurve: Mittel der *Festucetum*-Graminiden in N 7-11, 1941-1965.)

Tabelle 11  
 Pauschalwert (D%) der *Festucetum*-Gramineen in der Nardetum-Serie I, 1939-1965

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1*	8	7,5	5	8	8	10
N 2	2	1	4,5	4	9	21
N 3	1	2	1,5	3	11	28
N 4*	+	1	+	3	6	14
N 5	1	2,5	5,5	5	12,5	25
N 6	+	2	4	5,5	10	26

Index g <sup>C</sup>	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1*	-0,1	-0,5	+0,6	0	+0,4	
N 2	-0,2	+0,7	-0,1	+1,0	+2,4	
N 3	+0,2	-0,1	+0,3	+1,4	+3,4	
N 4*	+0,2	-0,2	+0,6	+0,6	+1,6	
N 5	+0,25	+0,6	-0,1	+1,5	+2,5	
N 6	+0,4	+0,4	+0,3	+0,9	+3,2	

\* Flächen ohne direkten Föhrenkontakt bis 1965.

pflanzen *Viola*  
*Hieracium auri-*

13, N 4) eher  
 hiermische Ver-  
 ben.

*Nardetum*-Phasen  
 konsolidierung  
 der strukturelle

sicht

5 Reihenmittel

- 6,8
- 8,0
- 7,2
- 7,4
- 10,6
- 7,2

8,0

7,9

*thum odoratum*  
 in Betrachtung.  
 in fünf Dauer-  
 d.h. es ist an-  
 ausgeglichenen  
 kleineren Aus-  
 on, hielt nur in

Gräser struktu-  
 eise unauffällig  
 den als sehr ex-  
 winden vermö-  
 asens allgemein

r-Gramineen in  
 entlich in den  
 naus gelangten

tenderen Anteil  
 gt in einem nach  
 die relativ hohe  
 he kommanden

Alle übrigen Probeflächen (N 2–6) enthielten von 1939 bis über die ersten 10–15 Jahre hin geringe Einschläge dieser Festucetum-Gräser (+ bis 2 D%), die bis 1955 auf einen Anteil von **nur 3–5,5 D%** stiegen. Eine sichtliche allgemeine Erhöhung erfuhren sie dann zwischen 1955 und 1960 (auf **6–12,5 D%**), ab 1960 sogar einen eigentlichen Aufschwung (1965 auf **14–28 D%**).

Zugleich **vergrösserten** sich 1960/1965 die Unterschiede von Fläche zu Fläche, wobei die Beziehung zur Flächenlage greifbar wurde: Die freiliegenden Nardeten N 1 und N 4 hatten den geringsten Zuwachs an **Festucetum-Graminiden** erfahren, die stärker föhrenbeschatteten (vorab N 6, auch N 2 und N 3) den kräftigsten. Aus Feldnotizen geht ausserdem hervor, dass an diesen Stellen mit der Expansion ein auffälliges Hochwachsen (Etiolament?) **dér Halmgräser** verbunden war (Festuca rubra-Halme von bis Meterlänge).

Nardus und die **Festucetum-Gramineen**. Da eine Bestandesverdichtung dieser hochhalmigen **Begleitgräser** das Borstgras, wie mehrfach beobachtet, in seiner Flächenentfaltung **beeinträchtigt**, so ist es nicht blosser Zufall, wenn es übereinstimmend die ausgesprochen hochrasigen Probeflächen und Entwicklungsphasen (**Föhrensaum-Fazies**) waren, in welchen Nardus die stärksten Rückgänge erlitt. In der **örtlichen** Massierung der **Festucetum-Gräser** muss eine Hauptursache der Nardus-Zurückhaltung liegen. Das **schliesst** nicht aus, dass z. B. in N 6 und N 5 ausserdem noch andere Nardus-hemmende **Einflüsse** wirksam waren (**Föhrenüberwachung** bzw. Hirschtritt).

Die Beispiele der Flächen N 24, 1960–1965, in welchen Nardus deutlich im Verhältnis zur Vermehrung der hochwüchsigeren (C-, B-) Gramineen zurückgegangen ist, weisen auf eine verhältnismässig einfache Relation hin.

Indirekt einen **Hinweis darauf**, dass an der starken **Nardus-Zurückdämmung** die genannten Gräser wesentlich beteiligt gewesen sein müssen, der Nardus-Schwund somit nicht allein der **Pinus-Überwachung** zugeschrieben werden darf, lieferte N 6, wo **Nardus** unter dem kräftig vorwachsenden Pinus-Rand (+ → 18 D%) der frühesten **Beobachtung**phase, bei noch tiefgebliebenem Pauschal der C-Gramineen (1939–1945 + → 2,5 D%), **verhältnismässig** langsam zurückwich (95 → 88 D%), langsamer jedenfalls als in N 2, N 3 und N 5 zwischen 1960 und 1965.

Der Flächenvergleich zeigt **jedenfalls** klar, dass Nardus einer blossen **Bergföhrenüberwachung** länger standzuhalten vermochte, als dem System Pinus plus Festucetum-Gramineen, dem gegenüber das Borstgras rascher unterlag. Die **Pineto-Nardetum**-Phasen lieferten (neben dem Beispiel FN 3) übrigens den bedeutendsten Fall einer Nardus-Regression.

Welches aber die eigentlichen ökologischen Ursachen sind, die diese Festucetum-Gräser **im Bergföhren-Saum** förderten und sie hier so aus ihrer Reserve (Parvalenz) heraustreten liessen, bis sie nun die **Dominanzstellung** von Nardus bedrohten, ist schwer zu sagen. Vermutlich spielte die Schatt- und **Traufelage** (mit Flugstaubeinspülung) eine wichtige Rolle. Die allzu einfache Erklärung etwa, **im Aufschnellen** der C-Gramineen-Kurve bloss den Witterungseffekt einer Feuchtsommerfolge sehen zu wollen, fällt bei einem vergleichenden Blick auf die Flächen N 7–11 der Serie **II** (Fig. 83) dahin, da diese Gräser dort zu jener Zeit keine Entfaltung, sondern ausgerechnet eine allgemeine **Schwundbewegung** zeigten. Das Phänomen dieser Gräserentfaltung in der Nardetum-Lokalität **I** muss somit in der Tat als Folge des lokalen Pinus-Aufwuchses aufgefasst werden. An der allogenen Natur der Nardus-Rückgänge, die mindestens indirekt auf den Baumwuchs zurückgehen, ist auf jeden Fall nicht zu zweifeln.

er ersten 10–15  
ie bis 1955 auf  
ührung erfahren  
gentlichen Auf-

Fläche, wobei  
eten N 1 und  
en, die stärker  
us Feldnotizen  
ffälliges Hoch-  
Halme von bis

chtung dieser  
einer Flächen-  
ereinstimmend  
(Föhrensaum-  
der örtlichen  
Zurückhaltung  
ndere Nardus-  
ritt).

ch im Verhält-  
gegangen ist,

nmung die ge-  
chwund somit  
N 6, wo Nar-  
ühesten Beob-  
39–1945 + →  
mer jedenfalls

n Bergföhren-  
us Festucetum-  
eto-Nardetum-  
en Fall einer

e Festucetum-  
(Parvivalenz)  
en, ist schwer  
spülung) eine  
C-Gramineen-  
ellen, fällt bei  
(83) dahin, da  
ne allgemeine  
er Nardetum-,  
ses aufgefasst  
s indirekt auf

Für die syndynamische Beurteilung der Nardetum-Phase können nur die Verhältnisse vor dem Wirksamwerden der Pinus-Einflüsse massgebend sein. Damals wurde die strukturelle **Nardus-Vorherrschaft** von keiner andern Rasenpflanze des Bestandes konkurrenziert oder beeinträchtigt. Es muss demnach angenommen werden, dass das **Nardus-Dominanzsystem** und damit der Nardetum-Rasen spontan, d. h. ohne Föhreneinflüsse und insbesondere ohne **Bedrängung** durch die im Föhrenschutz erstarkten Festucetum-Gramineen, hochgradig stabil geblieben wäre. Unter jenen Umständen aber **würden höchstens** Einwirkungen des Wildes den Rasen vorübergehend vom Standardzustand der **Dominanzphasen** abgebracht haben. Es wäre zu Abweichungen gekommen, die leicht wieder ausgeglichen worden wären (vgl. N 1).

Auch der «sanfte» Nardus-Rückgang (Index  $s = -0,4$ ) in der Zeit vor dem Wirksamwerden der direkten *Pinus*/*Gramineen*-Einflüsse spricht nicht gegen die Stabilität der Dominanz von Nardus. Selbst die Fortsetzung dieses fast unmerklichen Rückganges **würde** die strukturelle Vorrangstellung von Nardus noch lange nicht gefährdet haben.

Im Diagramm Fig. 62 werden die Kurven der Serienmittel N 1–5 des **Deckungswertes** von Nardus und der Festucetum-Gräser einander gegenübergestellt, um auch auf diese Weise eine allfällige Beziehung zwischen diesen Strukturelementen **aufzu-**decken. In grossen Zügen ist sie sicher vorhanden; die genaue Prüfung zeigt aber, dass zwischen den **beiden** Kurven keine völlig spiegelbildliche Symmetrie besteht.

Von 1939 bis 1955 gleitet zwar die Nardus-Kurve ungefähr ebenso sachte zurück, wie die andere langsam ansteigt, doch sind das in jenem Zeitraum so geringfügige Veränderungen, dass ihnen nur wenig **Aussagewert** zukommt. Deutlicher werden die Bewegungen im Intervall 1955–1960, in welchem nun beide Kurven ansteigen. Dieses

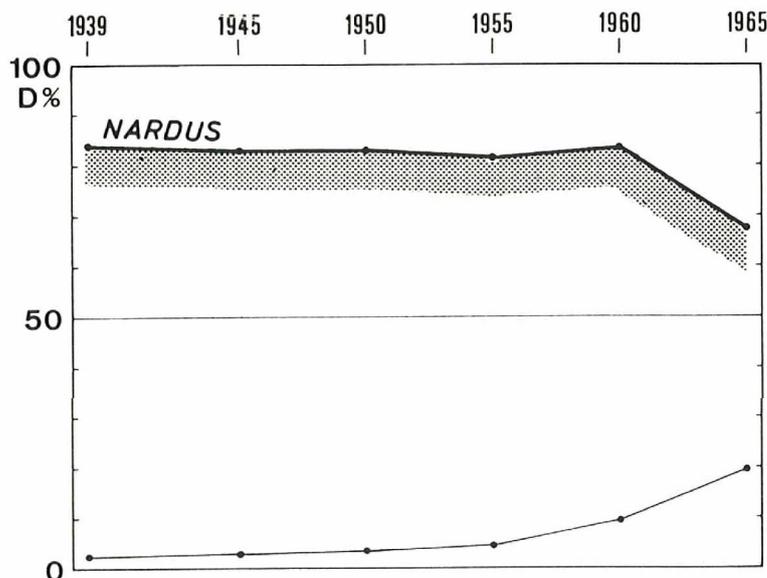


Fig. 62  
Nardus und *Festucetum*-Graminidenpauschal, Mittel der Deckungswerte (D%) in *Nardetum*-Serie N 1–5, 1939–1965.

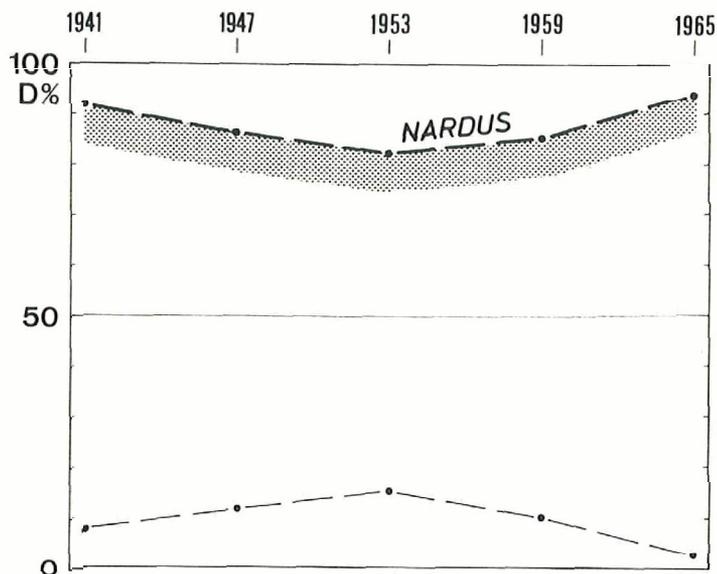


Fig. 63  
*Nardus* und *Festucetum*-Graminidenpauschal, Mittel der Deckungswerte (D%) in *Nardetum* Serie N 7-11, 1941-1965.

Verhältnis verrät, dass in einer Phase der allgemeinen Gräserverdichtung auch *Nardus* noch deutlich aktiv war (vgl. besonders N 5, N 2 und N 1 in Fig. 60). Nur in Fläche N 3 und N 4 zeigte *Nardus* 1955/1960 leichte Rückgänge, bei weiterem Ansteigen der *Festucetum*-Gramineen-Werte. Erst 1960/1965 ist nach den Durchschnittskurven in Fig. 62 (bzw. nach den Flächenkurven N 3, N 5, N 6, N 2, N 4 in Fig. 60 und Fig. 61) die Aktivität allgemein auf die *Festucetum*-Gramineen übergegangen, während *Nardus* in eine rapide Schwundbewegung geriet. In diesem Stadium kann man nun von einer zu Ungunsten von *Nardus* verlaufenden, allgemeinen Wende im strukturellen Dominanzverhältnis der Feldschicht sprechen.

**Durchschnitts-Diagramm der optimalen *Nardetum*-Phasen N 1 - N 4**  
 (*Nardus* 85 D% und mehr) Fig. 64, Tab. 12 und 13

Dieses aus den in Tabelle 11 zusammengestellten optimalen Dominanzphasen konstruierte Diagramm vermag überraschend deutlich zu zeigen, wie sich das sachte Absinken der prävalenten *Nardus*-Werte (Index  $s = -0,4$ ) an Stellen ohne direkte Föhren-einwirkung durchwegs über die ganze Kontrollzeit 1939-1965 hinzog. Diese langwährende und verschiedenorts übereinstimmende leichte Regressionsbewegung kann keine Zufallserscheinung sein, sondern ist offenbar das Ergebnis ebenso nachhaltiger und gleichmässig wirkender Ursachen.

Angesichts der Stetigkeit der Veränderungen denkt man besonders an Lockerungseffekte aus dem spontanen Zusammenwirken der Rasenelemente, oder an ein ganz gelindes Nachlassen der Dominanzkraft von *Nardus* aus physiologischen oder edaphisch-

Tabelle 12

Zusammenstellung der *Nardus*-Deckungswerte über 85 D% (bzw. 83–85 D%) aus strukturell optimalen Nardetum-Phasen der Serie N 1–6

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1	—	—	—	(85)	87	(85)
N 2	—	—	—	(85)	88	—
N 3	96	94	92	90	87	—
N 4	95	93	94	87	(85)	(83)
N 5	(85)	—	—	—	—	—
N 6	95	—	—	—	—	—
Mittel	95,5	93,5	93,0	88,5	87,3	(84)

Tabelle 13

Deckungswerte der *Festucetum*-*Graminiden* (Pauschal D%) während der optimalen Nardetum-Phasen (um und über 85-D%-*Nardus*-Deckung)

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1	—	—	—	(8)	8	(10)
N 2	—	—	—	(4)	9	—
N 3	1	2	1,5	3	11	—
N 4	+	1	+	3	(6)	(14)
N 5	(1)	—	—	—	—	—
N 6	+	—	—	—	—	—
Mittel	0,5	1,5	0,8	3	9,3	(12)

ökologischen Gründen. Falls man die Ursache aber mehr in einer Wandlung der äusseren Bedingungen sucht, wird man auch hier irgendwelche Auswirkungen der augenfälligen Verstärkung der Föhrenbewachsung vermuten und an erste mikroklimatische Veränderungen, an die Wirkung der Durchwurzelung des Rasengrundes usw. denken. Schwerlich konnte dagegen eine derart gleichmässige Verschiebung durch Wildeinflüsse hervorgerufen sein, da diese zeitlich und örtlich unregelmässig auf den Rasen einwirken.

Die Vermutung auf eine exogene Auslösung des stetigen minimalen *Nardus*-Rückganges durch die allgemeine Baumwuchsvermehrung in der Umgebung hat am meisten für sich. Die beste Stütze für diese Auffassung liefert vor allem der Vergleich mit der *Nardetum*-Serie II (vgl. unten), wo die Gebüsch- und Waldumgebung während der Beobachtungszeit weitgehend konstant blieb und zugleich eine *Nardus*-Regression fehlte. Bei Zurückführung des *Nardus*-Rückganges in N 1–5 auf verstärkte Föhreneinflüsse käme man daher zur These, dass bei Fehlen, bzw. bei Stabilbleiben eines anfänglichen Baumwachses, die *Nardus*-Dominanz als solche im Gelände der *Nardetum*-Serie I stabil und dauerhaft geblieben wäre.



%) in *Nardetum*

g auch *Nardus*  
Nur in Fläche  
Ansteigen der  
Kurven in Fig. 62  
und Fig. 61) die  
und *Nardus* in  
von einer zu  
strukturellen

nzphasen kon-  
las sachte Ab-  
uekte Föhren-  
langwährende  
g kann keine  
tig und gleich-

n Lockerungs-  
r an ein ganz  
der edaphisch-

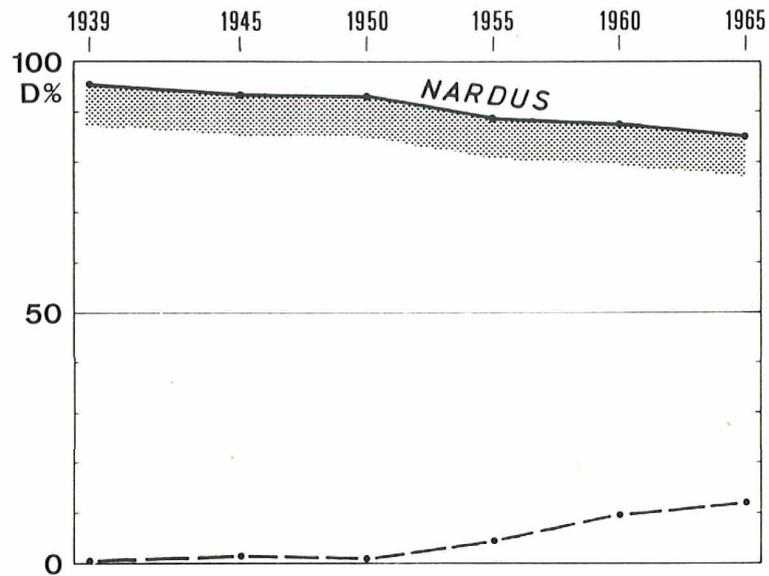


Fig. 64  
Schematisches Durchschnittsdiagramm für die *Nardetum*-Entwicklung ohne direkten Föhrenkontakt in der *Nardetum*-Serie I, konstruiert aus den Optimalphasen der Flächen N 1, 2, 3, 4, 6. *Nardus* und *Festucetum*-Graminidenpauschal (D%).

Tabelle 14  
*Festuca rubra* (D%) in den Nordtarn-Flächen N 1-6, 1939-1965,

	1939	1949	1950	1955	1960	1965
N 1	2	5	3	8	3	6
N 2	+	+	3,5	3	3	12
N 3	+	+	1,5	3	4	11
N 4	+	1	+	3	2,5	10
N 5	+	1,5	4,5	5	8	20
N 6	+	1	2	3,5	3	22

Spezifischer Index	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1		+0,5	-0,4	+1,0	-1,0	+0,6
N 2		0	+0,7	-0,1	0	+1,8
N 3		0	+0,3	+0,3	+0,2	+1,7
N 4		+0,2	-0,2	+0,6	-0,1	+1,5
N 5		+0,3	+0,6	+0,1	+0,6	+2,4
N 6		+0,2	+0,2	+0,3	-0,1	+3,8

Über das spezifische Verhalten von *Festuca rubra* in dieser Flächenserie geben Tab. 14 und Fig. 65 Auskunft. Daraus ist zu ersehen, dass die Art erst nach einem langen Tiefstand, um 1960–1965 einen Aufschwung vollzog, also ein ähnliches Verhalten zeigte wie der Pauschalwert der *Festucetum*-Fraktion.

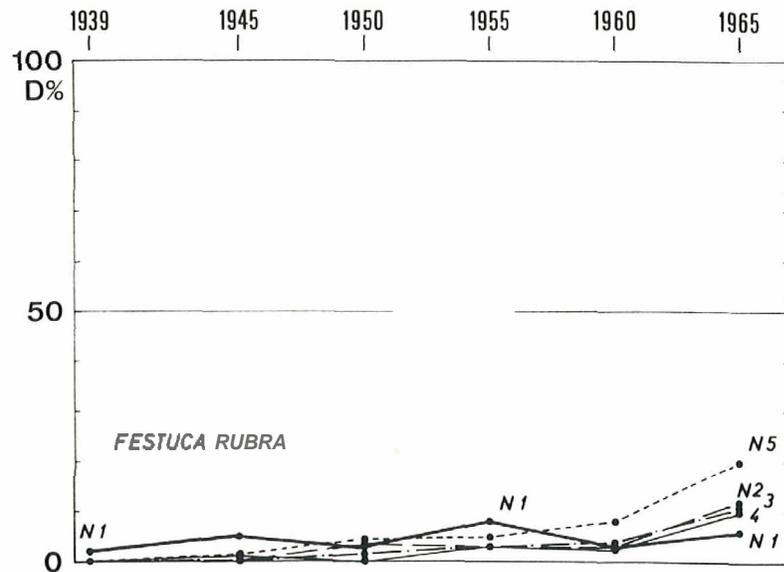


Fig. 65  
Deckungswerte von *Festuca rubra* (D%) in den *Nardetum*-Flächen N1–5, 1939–1965. Serienübersicht.

Im ausgedehnten Flächenvergleich des *Festuca*-Verhaltens in der *Nardetum*-Serie I, mit jenen in De, PF, FN, PiN, bemerkt man wiederum deutlich, dass das Entfaltungsvermögen von *Festuca rubra* in mageren Rasentypen allgemein gemässigt war. Es kam hier nirgends zu jenem stürmischen Vorpellen wie z. B. in den frisch abgeweideten fetten Rasentypen. Das nur allmähliche Hochkommen mag ausdrücken, dass es offenbar gegen einen starken Widerstand der kräftigen *Nardetum*-Rasenstruktur und der vorläufig ungebrochenen *Nardus*-Dominanz erfolgte. Zugleich wirkten wohl auch die ungünstigeren Bodenverhältnisse reduzierend auf die Stosskraft von *Festuca rubra*. Vgl. Fig. 8 und 18 (*Festuca rubra* bzw. *Festucetum*-Gramineen in De und PF) mit Fig. 65 (*Festuca rubra* in N1–5).

**Phleum-Dynamik (Fraktion B) in N1–6.** Die Serienübersicht (Tab. 15) zeigt, dass das Fettmattengras *Phleum alpinum* im mageren *Nardetum*-Rasen der Serie N1–5 im grossen ganzen eine sehr bescheidene Rolle spielte, was wohl ein Hinweis auf ein allgemeines Ungenügen der Substratverhältnisse ist. In N4, N5, N6 wurde *Phleum* nur spärlich und gelegentlich registriert. Nur in N1–3 war die Art perdurant. Stärkere Anteile kamen ausnahmsweise in N1 (1939: 14 D%) und in N3 (1965: 12 D%) zustande.

Sodann vermittelt die Tabelle eine gewisse Vorstellung über die Leichtigkeit der Entfaltung wie des Erlöschens örtlicher *Phleum*-Ansammlungen.

Tabelle 15  
Deckungswerte (D%) von *Phleum alpinum* in den Nardetum-Flächen N 1-6

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1	14	3	1	1	1	2,5
N 2	+	+	+	+	1	3
N 3	1	1	1	+	1	12
N 4	+	+	—	—	+	1
N 5	+	—	—	—	+	—
N 6	+	—	—	+	0,5	+

Als örtlich höchstes Progressionstempo in einem (ziemlich plötzlichen) Anschwellen wurde ein Index  $s +2,2$  erreicht (N 3, 1960/1965, Föhrenüberdachung evtl. plus Wilddüngung). Umgekehrt wurde der rascheste Phleum-Rückgang in dieser Serie in N 1, 1939/1945, nach einer wilddüngerbedingten Fazies festgestellt (Index  $s -1,8$ ).

Aus der gesamten Übersicht ergibt sich, dass *Phleum alpinum* in der Nardetum-Entwicklung dieser Serie niemals eine sukzessionsentscheidende, sondern höchstens temporär eine fazielle Rolle spielte. Aus den Flächenbefunden geht zudem hervor, dass *Phleum* diese Fazies-Effekte ganz offensichtlich in Abhängigkeit externer Einwirkungen (Wild, Pinus) erlangte. Indessen war *Phleum* in einzelnen Fällen (z. B. N 3, Nardetum-Saumfazies) mit den *Festucetum-Gramineen* zusammen, an der strukturellen Bedrängung von *Nardus* mitbeteiligt.

Tabelle 16  
Herbiden-Pauschale (D%) der Nardetuin-Flächenserie I, N 1-6, 1939-1965

	1939	1945	1950	1955	1960	1965	Mittel der Ktr.-Reihe
N 1	6	7	10,5	10,5	7	10,5	8,6
N 2	9,5	9	7,5	11,5	7,5	9	9,0
N 3	2	5	7,5	16,5	8	8,5	7,9
N 4	4,5	4	5,5	17,5	8	7,5	7,8
N 5	10	13	16,5	16	17	18	15,1
N 6	5,5	6,5	12,5	8,0	6,5	15,5	9,1
Mittelwert							
N 1-5	6,4	7,6	9,5	14,4	9,5	10,7	9,7
N 2-5	6,5	7,8	9,3	15,4	10,1	10,8	10,0
Änderungsindex N 2-5	+0,2	+0,3	+1,3	-1,1	+0,1		

Die Herbiden-Anteile (Tab. 16, Fig. 66) blieben in den Nardetum-Flächen N 1-6 einheitlich auf relativ geringer Stufe, nach der Zusammenstellung vorwiegend unter 10 D%. Dauerhaft auf etwas höheren Werten standen sie einzig in N 5 (10-18 D%), einer typischen Störungsfläche.

Eine **Gesamtänderungstendenz** 1939–1965 ist aus der Übersicht nicht erkennbar. Hingegen fällt bei einzelnen Flächen ein gleichzeitiges Kulminieren der Herbiden-Kurve in Etappe 1955 auf (N 3 und N 4 mit **16,5** bzw. **17,5 D%**). Nach den örtlichen Befunden standen diese Vermehrungen in Zusammenhang mit leichten **Wildstörungen**.

Auch der durchgängig stärkere Herbideinschlag in der Wildwechsel-Fläche N 5 ist ohne weiteres als Reaktion auf eine fortwährende leichte Lockerung des **Rasengefüges** durch das Wild zu verstehen. Der Serienvergleich bestätigt in jeder Hinsicht die Annahme, dass solche Herbiden-Anreicherungen eine typische und **wohl** die unmittelbarste **Störungsreaktion** darstellen (vgl. die herbosen Beweidungsphasen in De, **PF** usw.). In Phasen der **graminosen** Nardetum-Verdichtung ist hingegen eine Tendenz der Herbiden-Reduktion zu erkennen.

Wieder ist auch der Vergleich mit der **Nardetum-Serie II** (Fig. 67 und 85) interessant. Er zeigt, dass Serie I nur in der ersten Zeit unserer Kontrolle einen so tiefen Herbiden-Durchschnitt besass, **wie** er in Serie II die ganze Beobachtungszeit über die Regel war. **Sodann** fällt auf, dass die Herbiden-Werte in Serie I (sowie in FN 1–2), im Gegensatz **zur** stabilen Vergleichsserie II im Beobachtungsverlauf ziemlich unruhig wechselten. Das ist wieder ein Hinweis auf die Tatsache, dass der Nardetum-Rasen in Serie I etwas stärkeren strukturellen Störungen ausgesetzt war, **bzw.** sich überhaupt weniger hochgradig verfestigt hatte, als der sehr kompakte Nardetum-Rasen der Serie II, in dem die Herbiden nach 1947 durchwegs nur zu sehr beschränkten Anteilen gelangten. Auch **in** Serie II war die unausgeglichene und lockerste Fläche (N 11) die herbidenreichste (11–15,5 D%).

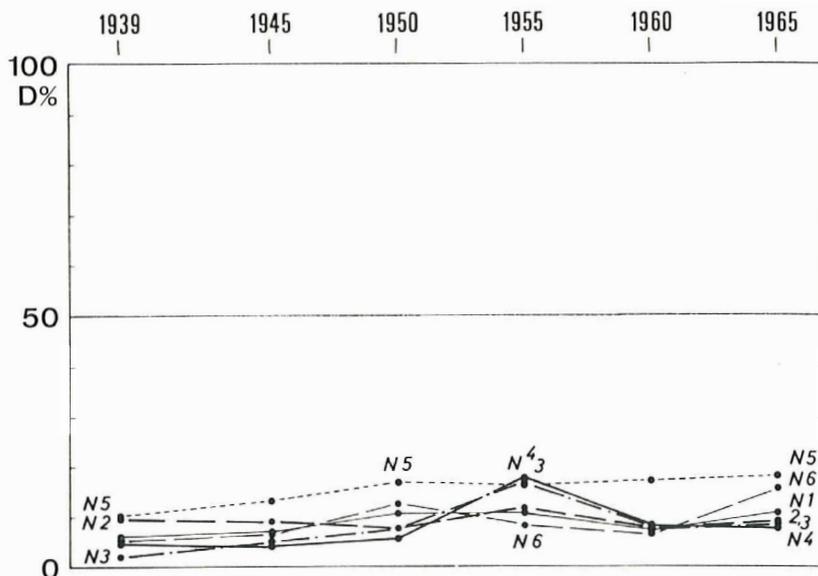


Fig. 66  
Deckungswerte des **Herbiden-Pauschals** (D%) in den **Nardetum-Flächen** N 1–N 6, 1939–1965, Serienübersicht.

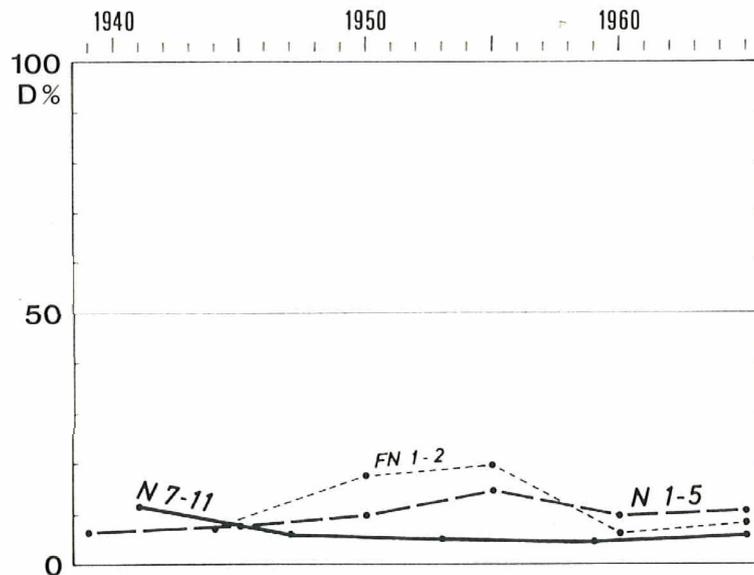


Fig. 67  
Mittel des Herbideii-Pauschals (D%) der Nordetum-Serie I (N 1-5) und II (N 7-11) sowie der Festuceto-Nardetum-Flächen FN 1 und 2

#### Fraktionsdynamik in der Serienübersicht N 1-6

In fraktioneller Sicht ist ein präziser Vergleich der Zuwachs- und Schwundtendenzen der Rasenelemente in weitgehender Unabhängigkeit von den spezifischen Einzelbewegungen möglich. Die generellen Bewegungstendenzen der lokalen Rasenentwicklung kommen in dieser Betrachtung am klarsten zum Ausdruck.

#### Dynamik der Nardetum-Fraktion (D), Fig. 68 und 69

Über die Intensität der Zuwachs- und Schwundbewegungen der Nardetum-Fraktion (Index  $f^D$ ) geben die zwei Übersichtsdiagramme Auskunft. Ihr Vergleich zeigt, dass sich die flächenbeherrschende Nardetum-Fraktion D in einzelnen Zeitabschnitten verschieden verhielt. In den drei frühesten Beobachtungsintervallen 1939-1955 war sie in allen damals  $\pm$  ungestörten Flächen (N 1-4) übereinstimmend progressiv, ja sie steigerte ihre Aktivität bis 1955 noch leicht, was nach den einzelnen Flächenergebnissen teils in einem strafferen Ausbau der Nardus-Dominanz (N 3, N 4) bestand, teils auf Regenerationen beruhte (N 1, N 2). In den eigentlichen Föhrenkontakt-Phasen (N 3, N 5) ist es 1955-1965 zu einer heftigen Schwundbewegung gekommen, die an jene der Föhrenfläche N 6 erinnert. In den freier gelegenen Flächen (N 1, N 4, N 2) war selbst in den zwei letzten Bilanzintervallen zwischen 1955 und 1965 nur eine schwache regressiv Bewegung festzustellen (Einfluss des Bebuschungsklimas bzw. der Gramineen-Konkurrenz Fraktion C, B).

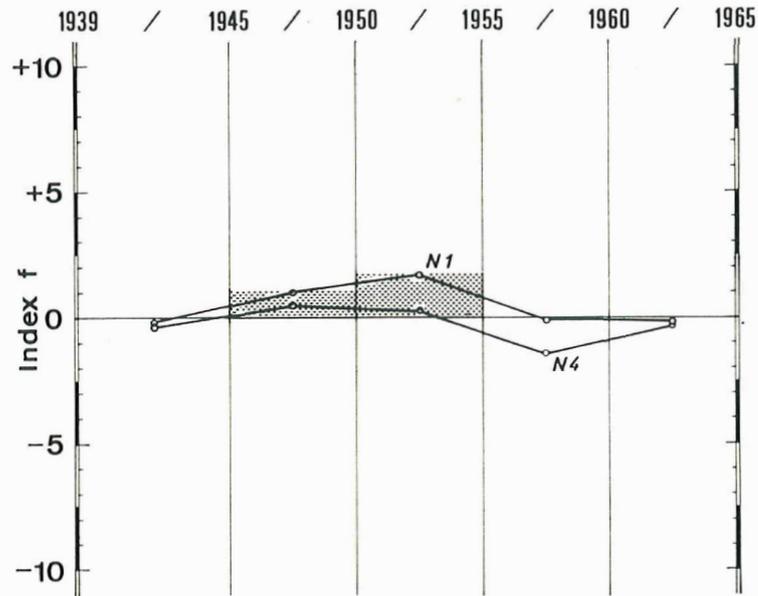


Fig. 68  
Vergleichsdiagramm der *Nardetum*-Fraktionsdynamik (Index  $f^D$ ) in N1 und N4, als *Nardetum*-Flächen ohne direkten Pinus-Kontakt (N1 mit leichten Beweidungsregenerationen 1945–1955).

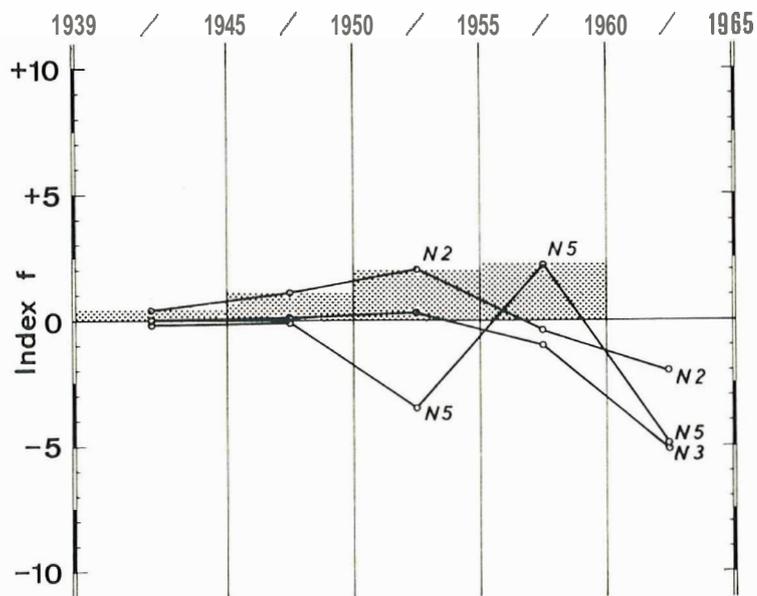


Fig. 69  
Vergleichsdiagramm der *Nardetum*-Fraktionsdynamik (Index  $f^D$ ) in N2, N3 und N5 (*Nardetum*-Flächen in Pinus-Kontakt gegen Ende der Kontrollperiode). N5 mit Wildstörungen (1950/1955) und Rasenregenerationen (1955/1960).

Die **Serienauswertung** weist somit auf eine unter den lokalen Umständen **enorme Standfestigkeit** der *Nardetum*-Fraktion, bzw. auf deren hier zähe **aufrechterhaltene Regenerationskraft**. Denn selbst in Lagen andauernd intensiver Wildwirkung eines Hirschwechsels (N 5) **hielten** sich Progressions- und Regressionschritte im Laufe der Beobachtungsreihe nahezu die Waage. Was für die spezifische *Nardus*-Dominanz festgestellt ist, gilt **somit** in noch höherem Masse für die ganze *Nardetum*-Fraktion.

**Extrapolationsversuch.** Erst unter dem offensichtlichen Druck des Bergföhreneinflusses, bzw. der Massierung der hochhalmigen Gräser der Fraktion C (und B) im engern Föhrenbereich, wich die dominante *Nardetum*-Fraktion in sukzessionsentscheidender Weise zurück (N 3, N 5, 1960/1965 Index  $f^D$ : -5,1, bzw. -4,9). Jetzt, unter den **neuen Umständen** wurde das Schwundmass plötzlich so gross, dass die konsequente **Fortsetzung** des **neuen** Kurses (*et. paribus*) an diesen Stellen schon in 10 Jahren einen Zerfall der *Nardetum*-Dominanz erwarten lässt (95 → 45 D%).

Für die **Strukturbeurteilung** der *Nardetum*-Phase ist es aber wichtig festzustellen, dass sich die *Nardetum*-Fraktion D in den ersten Intervallen der meisten Dauerflächen dieser Serie stationär bis leicht progressiv verhielt, was in Verbindung mit den übrigen Strukturmerkmalen (Prä/parvi-Verhältnis usw.) als ein Zeichen weitgehend erreichter Rasenverfestigung aufgefasst werden darf.

Falls diese Auffassung über das **Bestehen** letzter Verfestigungsprozesse richtig ist, **müssten** ihnen **entsprechend** in der **Schonungszeit** unmittelbar vor dem Kontrollbeginn (**Reservationszeit** von 1914–1939) wirkungsvolle Verdichtungsprozesse vorangegangen sein.

Da in der noch weiter zurückliegenden Viehepoche (vor 1914) mit grösster Sicherheit ein bedeutend lockerer Rasenschluss (Viehtritt und -beweidung) geherrscht hat, wäre der Verdichtungszustand 1939 zur Hauptsache das Ergebnis der in 25 Jahren der Weideruhe (1914–1939) vollzogenen Entwicklung. Nicht zu bezweifeln ist ferner, dass in dieser peripheren, weder jemals bewässerten noch gedüngten Randzone der Alp La Schera schon zur Viehzeit längst ein *Nardus*-reicher Magerrasen wuchs.

Man geht **wohl** nicht fehl, die hoch verlaufenden **Kurven** der *Nardetum*-Fraktion, und jene von *Nardus* im besonderen (Fig. 60), als Kulmination einer **langsam** aufsteigenden Welle aufzufassen, deren erster Impuls weit in früheren Jahrhunderten der **Viehzeit** gesucht werden **müsste**, einer Welle, die aber in der schonungsbedingten ***Nardus*-Verdichtung** der **frühen Reservationszeit** dann ihren steilsten Aufschwung **erfüllt**.

#### Dynamik der Festucetum-Fraktion (C)

Schon rein formal erweist sich die Fraktion C in der Serienzusammenstellung Fig. 70 und 71 als elastischer bewegt als die Fraktion D. Rasch aufeinander folgen sich **z. B.** kurze Rückgänge und Wiedererstarkungen in den leicht oszillierenden Kurven der **wildbeeinflussten** Flächen N 1 und N 5. Am ausgeglichensten hielt sich die Fraktion C in N 4 auf niedrigster Stufe, **gleichmässig** stieg sie an in N 3.

In der Serienübersicht (vor allem in den Beispielen N 2–4 und N 6) fällt ein wechselndes Verhalten in verschiedenen Zeitabschnitten **auf**, so die überall äusserst schwach bleibende Fraktionsaktivität in den ersten drei Intervallen von 1939–1955.

Andererseits bemerkt man übereinstimmende kräftige Vorstösse dieser *Festucetum*-Fraktion (C) in den spätern Phasen (nach 1955) mit den Bergföhrenkontakten.

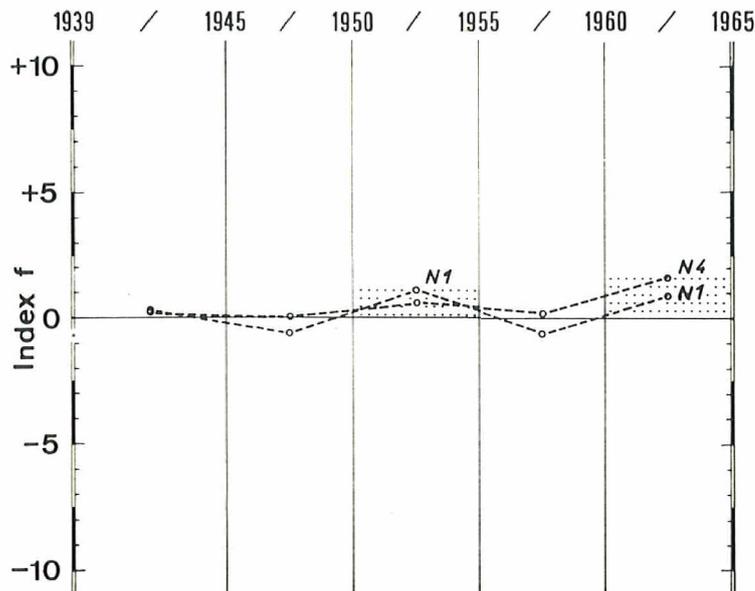


Fig. 70  
Vergleichsdiagramm der *Festucetum*-Fraktionsdynamik (Index  $f^C$ ) in N 1 und N 4.

Nardetum-Flächen ohne **Bergföhrenkontakt**, mit schwachen gelegentlichen C-Progressionen als Beweidungsreaktion.

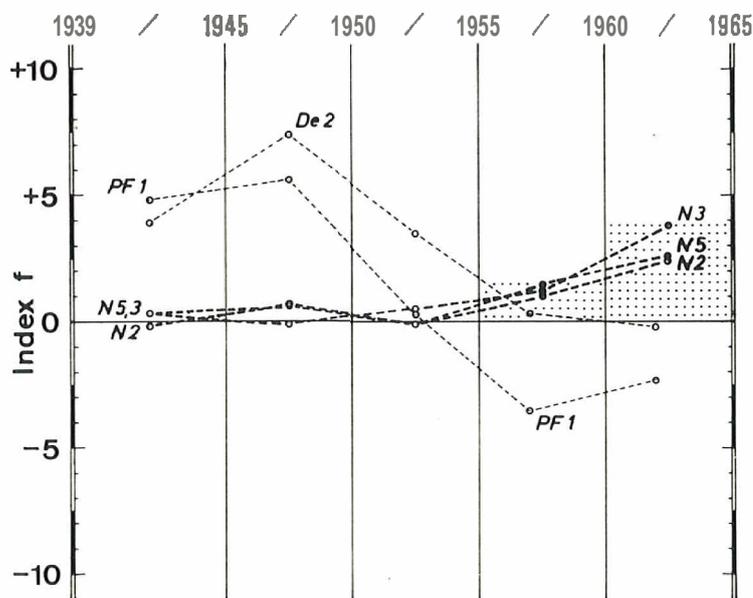


Fig. 71  
Vergleichsdiagramm der *Festucetum*-Fraktionsdynamik (Index  $f^C$ ) in N 2, N 3 und N 5.

Langsames Anlaufen und zunehmende Aktivierung der Dynamik des *Festucetum*-Elementes (C) 1955–1965 in den *Nardetum*-Flächen mit **Bergföhrenkontakt**.

Vergleichskurven: Dynamik der Fraktion C in **beweideter Lägerflur** und Fettweide der **Dauerflächen** De 2 und PF 1.

Die Herbiden beteiligten sich an den fraktionellen **Mengenschwankungen** allgemein nur wenig, so dass die **erwähnten** Progressionen in den Föhrenkontaktphasen in erster Linie auf Graminiden-Impulsen beruhten (*Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*).

Im Vergleich zu den stark beweideten Läger- und PF-Flächen (De 2, PF 1) mit ihren **kräftig** entfalteten Festucetum-Phasen fällt auf, wie hier, in der durch **Wildbeweidung** wenig modifizierten Nardetum-Entwicklung (N 2, N 3, N 5, N 6), die Entfaltungsvorstöße der Fraktion C gering blieben. Selbst in den Phasen des Föhrenkontaktes **waren** die Festucetum-**Vorstöße** weit schwächer (N 3, **maximaler** Index f +3,8) als in jenen, plötzlich durch das Wild in eine **Dauerkurzweide** **umgewandelten** Fettrasen, wo sich dieses Weideelement explosionsartig entfaltet (Index f<sup>c</sup> De 1, 1945/1950 +9,3). In den fraktionsdynamischen Diagrammen (Fig. 4, 7, 13 und 20) wird der kräftige Festucetum-Schwung in **gutgründigen** Weidetypen sehr **deutlich** sichtbar. Bei **Mitberücksichtigung** der Spezialdiagramme Fig. 8 und Fig. 18 ist ferner zu **erkennen**, dass *Festuca rubra* in den Fraktionsbewegungen die Hauptrolle **zufiel**.

Tabelle 17

Übersicht **über** die **Etappenwerte** der Festucetum-Fraktion (D%) in drei wichtigen Beobachtungsetappen der **Nardetum-Flächen** N 1-6

	1939	1960	1965	Index f 1960/1965
N 1	8	9	13,5	+0,9
N 2	2	9	21	+2,4
N 3	1	11	30	+3,8
N 4	1	6	14	+1,6
N 5	1	12,5	25,5	+2,6
N 6	+	10	26	+3,2
Gruppendurchschnitte	2,2	9,6	21,7	

#### Wandlung des Fraktionsverhältnisses C/D (*Festucetum*/*Nardetum*-Fraktion)

Vergleicht man den Verlauf der **Fraktionswerte** C und D zeitgleicher Abschnitte untereinander (Fig. 68 bis 71), so wird man der sehr unterschiedlichen Beziehungen gewahr. Lässt man zunächst wieder die Sonderfälle N 5 und N 6 beiseite, so bemerkt man in N 1-4 namentlich in den ersten drei **Intervallen** 1939-1955 bei D leichte **Zuwachstendenzen**, bei C dagegen ein **stationäres** Verhalten. In jenem Zeitabschnitt kommt in der Bewegungs-Konstellation eine Dominanz-Verfestigung von Fraktion D zum Ausdruck.

Vom vierten Intervall (1955/1960) an wird jedoch eine **plötzliche Richtungsänderung** bemerkbar: In allen Flächen (ausser N 1) gelangte die Festucetum-Fraktion zu einer **z. T.** sogar sehr starken Ausweitung. Umgekehrt bewegte sich die **Nardetum**-Fraktion jetzt in **allen** Flächen, ausser in N 5 (Regenerationsphase), **rückläufig**. Der Gegensatz des Fraktionskurses **wurde 1960/1965** noch ausgeprägter! Zur stärksten Divergenz der **Fraktionsbewegungen** D/C (**±** symmetrisch) kam es in den Flächen N 3, N 2, **d. h.** in jenen **Pinus-Kontaktflächen**, in welchen das Hineingleiten in die Saumzonen-Fazies ihren **ungestörtesten** Verlauf nahm.

Bemerkenswert am **Übersichtsergebnis** dieser Nardetum-Gruppe ist die Feststellung, dass die divergenten Fraktionskurven nicht symmetrisch auseinanderwichen, d. h. dass sich Regression und Progression zeitlich und im Ausmass nicht genau entsprachen, also eine gewisse Unabhängigkeit zeigten. In N 1 und besonders in N 4 stand dem deutlichen Festucetum-Impuls kein ebenso kräftiger **Nardetum-Rückschlag** gegenüber, so dass hier keine einfache Beziehung zwischen den zwei Bewegungen vorlag. Vor allem bestärken diese Befunde die Auffassung, dass die Festucetum-Fraktion viel unmittelbarer und kräftiger auf **äussere** (hier auf die Föhreneinflüsse) ansprach als die **Nardetum-Fraktion**, die den Bedingungsänderungen länger widerstand und offenbar erst beim Zusammentreffen mehrerer ungünstiger Umstände regressiv wurde (N 3, N 5).

Die Festucetum-Progression erscheint zeitlich als die frühere Reaktion auf den verstärkten Pinus-Bewuchs (1955/1960 N 2, N 3, N 5). Neben den veränderten ökologischen Bedingungen der **Föhrenüberwachsung** ist auch die strukturelle **Überlegenheit** der Festucetum-Gräser (und von Phleum, N 3) in der Profilbeherrschung des Rasens zu berücksichtigen.

#### Dynamik der Zwergstrauch-Fraktion (E)

In den wenigen Vergleichsfällen zeigt dieses Element ein auffällig einheitliches Verhalten, so dass ihm zweifellos ein bedeutender Aussagewert zukommt. Um so mehr, als die betreffenden Flächenbeispiele insgesamt durch weitgehend ungestörte Ausgleichsprozesse ausgezeichnet waren (N 2, N 6). Als Sonderbeispiel mit offensichtlich gestörtem Entwicklungsverlauf steht diesen zwei Flächen im **Übersichtsvergleich** die Fläche N 5 (mit Wildtrittschäden) gegenüber.

a) *Vaccinium vitis-idaea* lieferte in N 6 (Fig. 52, E) den Fall einer sehr ausgeglichenen Progression unter gleichzeitig kräftig anwachsendem **Pinus-Einfluss**. Die Beziehung zwischen der **Pinus-** und **Vaccinium-Deckungskurve** (D%) ist offenkundig. Durch die sehr unausgeglichene Regressionsbewegung der Graminiden der Fläche (im zusammenschumpfenden unüberdeckten Flächenraum) wurde die Expansionsbewegung des Zwergstrauches, wie das Diagramm (Fig. 52) zeigt, nicht im geringsten beeinflusst. Die Preiselbeere erweiterte ihren Flächenanteil im Schattensaum des sich ausweitenden Föhrengebüsches.

In allen Flächen mit ungestörtem Nardusrasen blieb *Vaccinium vitis-idaea*, falls überhaupt **darin** vertreten, dauernd stationär auf Tiefstwerten, d. h. dieser Zwergstrauch vermochte dort die **Rasenstruktur** und **Nardus-Dominanz** nicht zu gefährden.

b) Ein ähnliches Unvermögen zeichnete *Daphne striata* aus. Diese (lichtliebende) Zwergstrauchart erfuhr auch mit beginnender **Föhrenüberschattung** (N 6) keinen Expansionsimpuls.

c) *Empetrum nigrum*. Das sprechendste Beispiel geringer Widerstandskraft der Zwergsträucher im freibesonnenen Rasen der Nardus-Dominanzphasen lieferte *Empetrum* (N 2, vgl. Flächenbesprechung). Das Kurvendiagramm (D%) in Fig. 43, und besonders der Vergleich mit dem *Vaccinium*/Graminiden-Verhältnis in N 6 (Fig. 52) zeigen eindrücklich, dass im Fall von N 2 (Phase I, ohne Föhrenbeschattung) die **Schwundbewegung** der Rauschbeere mit der starken graminosen Rasenverdichtung in direktem Zusammenhang stand, so am auffälligsten 1945/1950 (graminose Zwergstrauch-**Erdrückung**). Die beginnende Föhrenbeschattung vermochte die Gräser in N 2, 1960/1965, zwar zu beeinträchtigen, *Empetrum* aber keinen Auftrieb zu geben.

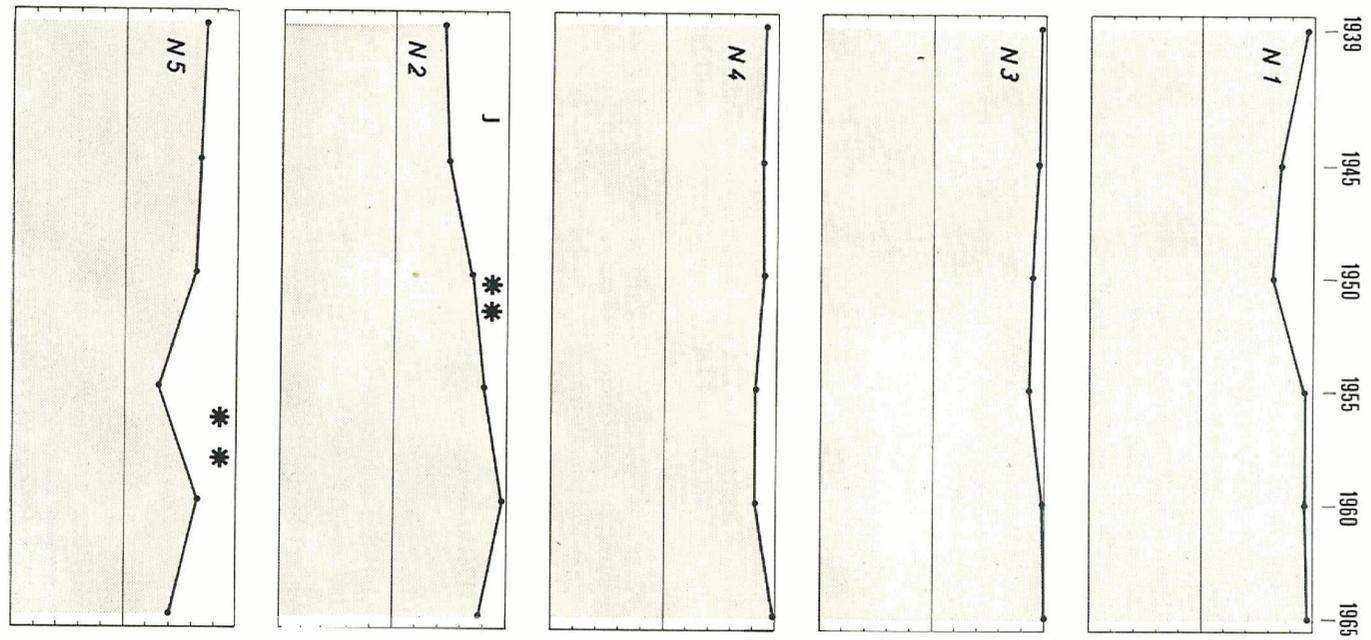


Fig. 72

Pauschale *Graminiden*-Bedeckung (D%) in den *Nardetum*-Dauerflächen N 1–N 5, 1939–1965.

In den Flächen N 1, N 3 und N 4 gingen in der 26jährigen Kontrollperiode keine Baumpflanzen auf. In N 2 wächst ab 1950/1955, in N 5 ab 1955/1960 *Pinus mugo* (\*); in N 2 keimte 1939/1945 *Juniperus nana* (J).

Fraktion F (*Pinus mugo*)

Da Baumpflanzen (*Pinus mugo*) nur ganz vereinzelt in den Dauerflächen aufgetreten sind, erübrigt sich eine **Serienauswertung**. Doch bestätigt gerade die Fallisolierung im Serienaspekt mit voller **Eindrücklichkeit**, wie sehr die Aufgänge junger Baumpflanzen in der insgesamt 5 (bzw. 6) m<sup>a</sup> messenden **Nardetum-Rasenfläche** von N1–5 (6) während der **26jährigen** Beobachtungszeit äusserst seltene Ausnahmen darstellen. Dieser erstaunlich spärliche Keimerfolg in einem **waldnahen** Gebiet mit seit Jahrzehnten wirksamem **Samenanflug**, lässt sich allein aus der enormen Widerstandskraft dieses Rasentyps der **Bergföhrenkeimung** gegenüber erklären.

Die Beispiele N 1, N 2 und N 6 (vgl. Einzeldarstellungen) zeigen, dass es strukturell bestimmter Sonderverhältnisse bedurfte, damit *Pinus mugo* in diesen Schonungs-Nardeten aufzugehen vermochte. Wie Fig. 72 veranschaulicht, bildete die hohe Nardus-Dominanz, sowie allgemein die dichte Gramineen-Besetzung, das wichtigste Hindernis der *Pinus*-Ansiedlung.

Einmal fest eingesessen, erweist sich natürlich *Pinus* als bestandbildender Baum dem **Nardetum** (wie der Festuceto-Nardetum-Fazies) **syndynamisch-strukturell** weit überlegen. Ist die **Nardetum-Sperre** einmal **durchbrochen**, so ist die Bahn zur Entwicklung einer *Pinus*-Dominanz frei.

Wie das Beispiel N 6 zeigte, ist ein anfänglich von kleinen **Jungföhren** umstandenes Meterquadrat bis 1964, also innerhalb 25 Jahren, vollständig überwachsen worden (maximaler Index  $s$  von *Pinus* +6,4). Doch war in der 1965 noch mit 75 D% deckenden Feldschicht von N 6 die **Nardetum-Fraktion** immer noch mit **28,5 D%** (*Nardus* 13 D%) beteiligt, die Festucetum-Fraktion mit 26 D% (*Festuca rubra* 22 D%), das Zwergstrauch-Element mit 20,5 D%. Diese starken Reste der Fraktionen D und C in N 6, 1965, ergänzen wesentlich das Bild von der selbst im vollen *Pinus*-Schatten noch bewiesenen hohen Widerstandskraft des ursprünglichen Rasengefüges. Für eine Generalisierung der in N 6 vorgefundenen Ergebnisse fehlen zur Zeit noch **Vergleichsfälle** aus anderen Dauerflächen.

Tabelle 18

Graminiden-Pauschal (D%) **Nardetum-Flächen** N 1–6, 1939–1965, Serienübersicht

	1939	1945	1950	1955	1960	1965
N 1	97	85,5	82	96	96	97,5
N 2*	72	74	84,5	90	98	88
N 3	98	97	94,5	93	99	100
N 4	95	94	95	91,5	91	99
N 5**	86	83,5	81,5	65	82,5	70
N 6	95	90	74	35,5	38,5	39

\* Mit Jungpflanze von *Juniperus nana* ab 1939–1945, von *Pinus mugo* ab 1950–1955.

\*\* Mit 2 *Pinus mugo* ab 1955–1960.

Fig. 72  
Pauschale Graminiden-Bedeckung (D%) in den **Nardetum-Dauerflächen** N 1–N 5, 1939–1965.

In den Flächen N 1, N 3 und N 4 gingen in der 26jährigen Kontrollperiode keine Baumpflanzen auf. In N 2 wächst ab 1950/1955, in N 5 ab 1955/1960 *Pinus mugo* (\*); in N 2 keimte 1939/1945 *Juniperus nana* (J).

## 6. Borstgras-Magerweide (Nardetum) unter Reservatsbedingungen Nardetum-Gruppe II, Dauerflächen N 7–N 11, 1941–1965

### Bemerkungen zur Lokalität

Diese II. Serie von *Nardetum*-Flächen liegt bei 1830 m, rund 1 km entfernt von Serie I, auf einer der kleinen Waldwiesen NW der Hauptweide La Schera im God la Schera. Die heute teils noch erkennbaren, teils vom Wald überwachsenen Weideflächen der Lichtungen und des lockeren Waldes mochten, ihrer geschützten Lage entsprechend, seinerzeit besonders als Wetterflucht- und Herbstweide benutzt worden sein. Das Gebiet steht wie La Schera seit 1914 unter Naturschutz.

Das mit dieser Dauerflächenserie N 7–11 belegte *Nardetum*-Feld befindet sich in einer Ausflachung des Geländerückens (silikatreiches Moränenterrain), der zum Piz la Schera hinunterzieht. Der die Waldwiese umsäumende lockere Nadelwald besteht vorwiegend aus *Pinus mugo* var. *arborea*. Der Bergföhre beigemischt sind z. T. ältere Bäume von *Picea excelsa*, *Pinus cembra*, *Pinus silvestris* var. *engadinensis* und *Larix decidua*.

Die fünf Dauerflächen dieser Serie eignen sich für sukzessionelle Vergleiche besonders gut, da sie, unter sich nur wenige Schritte voneinander entfernt, hochgradig übereinstimmende Bedingungen besitzen. Alle fünf Beispiele liegen horizontal im Gelände über einem tiefgründigen lehmigen Mineralboden (Grundmoräne?). Entsprechend der Lichtungssituation dieser Waldwiese genießen sämtliche Flächen einen bedeutenden Windschutz. Doch blieb die Waldlücke bis heute soweit offen, dass sie alle während der ganzen Kontrollzeit eine gute Besonnung erfuhren. Die winterliche Schneebedeckung ist alljährlich gesichert und beträchtlich. Die Flächen N 7–11 waren am Vergleichstag (6. April 1955) ziemlich übereinstimmend gut 1 m tief mit Schnee bedeckt.

### Nardetum-Dauerfläche N 7. Sukzessionstabelle XVI

#### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1941–1965

Dauerinventar. Die Flächen dieser II. *Nardetum*-Serie waren durchwegs artenärmer als jene der ersten Serie.

In N 7 zählte der dauerhafte Grundstock 1941–1965 15 Arten, ebensoviel der variable Inventarzusatz (100%). Listenminimum (1941): 20 (15 + 5) Arten, Maximum (1947): 24 (15 + 9) Arten.

Am Dauerinventar N 7 hatte die Fraktion C (mit 9) gegenüber Fraktion D (mit 6 Arten) einen relativ starken Anteil.

Gegenüber andern Beispielen der Serie ist N 7 durch folgende Sonderperduranten differenziert: *Senecio abrotanifolius* (war überhaupt nur hier perdurant); *Briza* (perdurant ausserdem in N 10 und N 11), *Trifolium repens* (N 9 und N 11), *Potentilla aurea* (perdurant in N 11), *Veronica chamaedrys* (N 8) usw. Die dikotylen Einschläge deuten in ihrer Verbindung auf das Bestehen gewisser Strukturlockerungen und Beweidungseinflüsse in der Kontrollzeit.

Hinsichtlich der Festigkeit des Mengenverhältnisses ist N 7 (1941–1965) mit den sukzessionell gleichförmigsten Nardeten der Serie I (N 4, N 1) vergleichbar. *Nardus* stand dauernd in hochgradiger Vorherrschaft (85–95 D%), alle weiteren perduranten Arten der Fraktion D blieben ebenso streng auf Tiefstwerten (*Luzula multiflora*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla aurea*, *Senecio abrotanifolius*, *Botrychium lunaria*). Als einzige Art der Fraktion stieg die subperdurante *Carex verna* vorübergehend über den Parvivalenz-Bereich (1941: 3 D%).

## lingungen 1-1965

von Serie I, auf  
Die heute teils  
und des lockeren  
etterflucht- und  
er Naturschutz.  
h in einer Aus-  
a hinunterzieht.  
inus mugo var.  
is cembra, Pinus

sonders gut, da  
mmende Bedin-  
ründigen lehmi-  
r Waldwiese ge-  
llücke bis heute  
ig erführen. Die  
n N 7-11 waren  
nee bedeckt.

## VI

chwegs arten-

elder variable  
imum (1947):

aktion D (mit

erperduranz  
Briza (perdu-  
otentilla aurea  
chläge deuten  
Beweidungs-

141-1965) mit  
shbar. Nardus  
u perduranten  
ultiflora, Poly-  
lunaria). Als  
end über den

Nur einige Arten der Fraktion C (*Festuca rubra* 2-8 D%, *Agrostis tenuis* 1-5 D%, *Anthoxanthum odoratum* 1-2,5 D%) brachten zeitweise leichte fazielle Schwankungen zustande, während *Briza media*, *Ranunculus acer*, *Trifolium repens* und *Galium pumilum* durchwegs auf Tiefstwerten verblieben.

Nach der tabellarischen **Perduranzuntersuchung** war eindeutig die **Nardetum-Fraktion** das feste Element des **Sukzessionsablaufes**.

**Phasensichtung.** In der Sukzessionstabelle N 7 fällt mehrfach ein **unruhiges**, bei geringen Ausschlägen verbleibendes Oszillieren der Reihenwerte einzelner Arten auf. Für *Nardus* (90.88.85.90.95 D%) ist ein leichtes **Absinken** bis um die Mitte der Beobachtungszeit (Tiefstand 1953) und **hernach** ein etwas kräftigeres Aufsteigen festgestellt. Von Nardetum-Arten markierten *Carex verna* (1. + . + . - . + D%) sowie *Polygonum viviparum* und *Potentilla aurea* (mit 1 bzw. 1,5 D%) den Kontrollbeginn, *Veronica officinalis* (- . + . 1 . + . 1 D%) umgekehrt die spätere Kontrollzeit.

Am gesamten Zusammenspiel fallen einige Gräser der Fraktion C dadurch auf, dass ihre Mengenwertesich konträr zu denen von *Nardus* bewegten, indem sie mit dem *Nardus*-Rückgang ihre Werte erhöhten und umgekehrt, so *Festuca rubra* (3.5.8.5.2 D%), *Agrostis tenuis* (3.5.2.1.1 D%) und *Briza* (+.2.2.2.1,5 D%). Andererseits betonten einige *Festucetum*-Dikotylen bemerkenswert deutlich die Anfangsetappe 1941 (*Veronica chamaedrys* 8, *Galium* 2, *Achillea* 3, *Lotus* 5 D%), wodurch jenes Stadium (trotz hoher **Nardus-Bedeckung!**) einen herbosen Akzent gewann. Der insgesamt hohe Pauschalanteil der Fraktion C (29,5 D%, 14 Arten) zu jenem Zeitpunkt fordert die **Abtrennung** einer Phase I (*Festuceto-Nardetum*-Phase um 1941), von der Nardetum-Phase (Phase II, 1947-1965) der folgenden **Kontrollzeit**. Dieser **Phasenwechsel** verlief aber gleitend; die erste **Hälfte** der II. Phase (1947-1953) bewahrte mit starken *Festucetum*-Gräseranteilen (II<sup>1-2</sup>) noch Anklänge an Phase I.

### b) Struktur und Syndynamik

Das **Nardetum-Dauerquadrat** N 7 war in allen Etappen der Kontrollperiode zu über 1/5 von *Nardus* beherrscht, so dass sich die Phasen strukturell wenig unterscheiden.

**Phase I.** Obwohl dieser Zustand, da einzig in Etappe 1941 erfasst, keine **Bewegungsbilanzierung** erlaubt, erkennt man **darin** doch eine **Übergangsstufe**, einen herbosen **Regenerationsschritt**, nach einer dem **Kontrollbeginn** vorausgegangenem (*Nardus*-)Dominanzlockerung. Nach **unsern** Gebietserfahrungen kommen als Ursachen der letzteren störende **Fremdeingriffe** verschiedener Art in Frage (ausser Wildeinflüssen auch Wirkungen des Durchgangsverkehrs und lagernder Touristen).

**Ganz analog**, wie aus verschiedenen Rasenflächen bekannt (De-, PF-, FN- und N-Typen), haben sich somit auch hier am ersten **Regenerationsschritt** der Blößen oder **Lockerungsstellen** namentlich die **Festucetum-Dikotylen** beteiligt (1941: 20 D%), und nur in geringem Masse *Nardetum*-Arten (*Carex verna*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla aurea*).

**Phase II.** Die Flächenstruktur zu Beginn der zweiten Phase darf dagegen als Ergebnis einer ungestörten Strukturfestigung aufgefasst werden, einer Entwicklung, in der die fortschreitende Rasenverdichtung rasch zu einer Reduktion der räumlich anspruchsvollen Beimischung geführt hat. Nur *Festucetum*-Gramineen (*Festuca rubra*, *Briza*, *Anthoxanthum*) haben den Regenerationsprozess mässig fortgesetzt, *Nardus* blieb **darin** noch unbeteiligt (1947/1953: 88 → 85 D%).

Kontrolljahre	1941	1947	1953	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	
C) <i>Festuca rubra</i>	D% 3	5	8	5	2	P
<i>Agrostis tenuis</i>	3	5	2	1	1	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1,5	1	1,5	2,5	1,5	P
<i>Poa alpina</i>	+	—	+	+	—	
<i>Briza media</i>	+	2	2	2	1,5	P
<i>Ranunculus acer</i>	2	2	2	1,5	1	P
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	+	2	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	8	1,5	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	2	1	1,5	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	3	1,5	+	+	+	P
<i>Lotus corniculatus</i>	5	—	+	1	—	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	—	+	+	+	(P)
<i>Trifolium pratense</i>	+	—	—	—	—	
<i>Cerastium arvense</i>	+	+	—	—	—	
<i>Polygala alpestris</i>	—	+	—	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	90	88	85	90	95	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Carex verna</i>	3	1	+	—	+	(P)
<i>Carex ericetorum</i>	—	—	+	+	+	
<i>Luzula spicata</i>	—	—	—	+	—	
<i>Polygonum viviparum</i>	1	+	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	1,5	+	+	+	+	P
<i>Gentiana campestris</i>	+	1	+	+	—	(P)
<i>Senecio abrotanifolius</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Crocus albiflorus</i>	+	—	—	—	—	
<i>Hieracium auricula</i>	+	—	—	—	—	
<i>Veronica officinalis</i>	—	+	1	+	1	(P)
<i>Hieracium pilosella</i>	—	—	—	—	+	
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	—	—	—	+	
K) <i>Brachythecium spec.</i>					+	

## N 7, Auswertung der Artenzahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1941	1947	1953	1959	1965	P	V
Total 1941-1965: 30	24	20	22	22	21	15	15
Fraktionsanteile: C) 15	14 <sup>-4</sup>	11 <sup>-2</sup>	12	12 <sup>-2</sup>	10	9	6
D) 15	10 <sup>-2</sup>	9 <sup>+3</sup>	10 <sup>-1</sup>	10 <sup>-2</sup>	11 <sup>+3</sup>	6	9
Inventardynamik (Ziffer i)	8	6	2	7			

Dauerfläche N 7

N 7, Auswertung der Mengenverhältnisse

		1941	1947	1953	1959	1965
<b>I) Etappenzustände</b>						
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
	Festucetum-Fraktion	29,5	19	17	13	9
	Nardetum-Fraktion	95,5	90	86	90	96
	Fraktionsformeln	C	C	C	c	c
		D	D	D	D	D
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
	Graminiden	100	100	98,5	100	100
	Herbiden	22,5	7	4,5	2,5	4
	Moose, Flechten	—	—	—	—	+
<b>II) Intervallbewegung</b>						
Allgemeine Flächendynamik (Index v)		1941147	1947153	1953159	1959165	1965165
		4,3	2,6	2,2	2,3	
	Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-3,5	-1,8	-1,1	-1,0	
	Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+0,8	+0,8	+1,1	+1,3	
Fraktionsdynamik (Index f)						
	Festucetum-Fraktion f <sup>C</sup>	-1,7	-0,3	-0,7	-0,7	
	Nardetum-Fraktion f <sup>D</sup>	-0,9	-0,7	+0,7	+1,0	
N 7, Phasenbezeichnung		1941	1947	1953	1959	1965
		I	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>	II <sup>4</sup>
		<b>Festuceto-Nardetum-Phase (herbos)</b>	Nardetum-Phase ..... (Festuca-Fazies)			

Anmerkung zu Sukzessionstabelle XVI

Lokalsituation N 7: 1-m<sup>2</sup>-Fläche, mit leicht unregelmässiger (buckeliger) Oberfläche. Insgesamt etwa 5° geneigt, WSW exponiert. Relativ günstige Besonnungslage. Schneedecke (6. April 1955): 100 cm.

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: 16. September 1941; 10. August 1947; 25. Juli 1953; 4. August 1959; 21. August 1965. Alle Aufnahmen von B. Strüssi.

Perdurante (subperd.)  
Arten

P  
P  
P  
  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
(P)

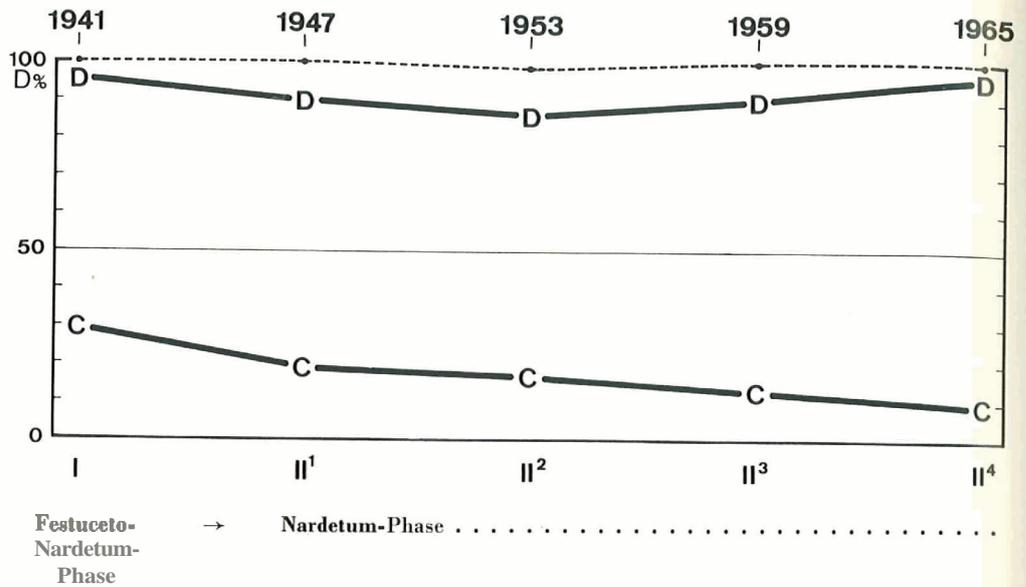
P  
P  
(P)

P  
P  
(P)  
P  
P

(P)

P V  
15 15  
  
9 6  
6 9

Fig. 73 Sukzessionsdiagramm N 7 1941–1965



Erst im spätern Verlauf der Phase II (1953–1965) folgte eine *Nardus*-Erweiterung, die von 80 auf 95 D% hinaufführte. Mit dieser kräftigen *Nardus*-Dominanzverstärkung und dieser Strukturverfestigung ging eine Verminderung des *Festucetum*-Pauschals einher. Alle Begleitpflanzen erscheinen ab 1959 auf Tiefstwerte zurückgedrängt, einzelne (Temporärbesiedler) fielen ganz aus. Der Entwicklungsschritt zeigt alle Anzeichen einer Dominanzverschärfung.

Die in der Schlusskontrolle festgestellte (ganz unvermittelte) Progression von *Trifolium repens* (+ . + . + . + 2 D%) erfolgte unabhängig davon, sie steht im Zusammenhang mit Düngereinflüssen der allerjüngsten Zeit (vgl. unten).

Bezeichnend für die relativ grosse Stabilität der Flächenstruktur bzw. den recht geringen Tiefgang der örtlichen Veränderungen sind die niedrigen flächendynamischen Werte (Index v 4,3 . 2,6 . 2,1 . 2,3). Nur der erste Wert hebt sich etwas ab und kennzeichnet jene relativ unruhige Übergangszeit. Das spätere Abklingen zeugt vom gemächlichen Verlauf der spätern strukturellen Ausgleichsprozesse bei der Dominanz-Festigung.

Konkrete Einblicke in das Zusammenspiel der Rasenelemente ergeben sich aus der Überprüfung der Fraktionsbewegungen. Die *Festucetum*-Fraktion (C), die bei Kontrollbeginn, trotz der Überwachung durch *Nardus*, fast  $\frac{1}{3}$  des Dauerquadrates besetzt hielt, glitt während der folgenden Kontrollzeit dauernd zurück (29,5 . 19 . 17 . 13,9). Im ersten Intervall mit dem stärksten Gradienten (Index  $f^C$  —1,8) erlitten besonders einige Dikotylen der Fraktion (*Veronica chamaedrys*, *Lotus*, *Achillea*) im dichten *Nardus*-Bestand starke Rückschläge. Da auch die herrschende *Nardetum*-Fraktion D (95,5 . 90 . 86 . 90 . 96 D%) in jener ersten Zeit (bis 1953) leicht zurückging, drängt sich die Annahme des Fortbestehens rasenlockernder Störungen auf. Deutlich aktiv wurde die Fraktion D nach unseren Tabellenwerten erst nach 1953, im 3. und besonders im

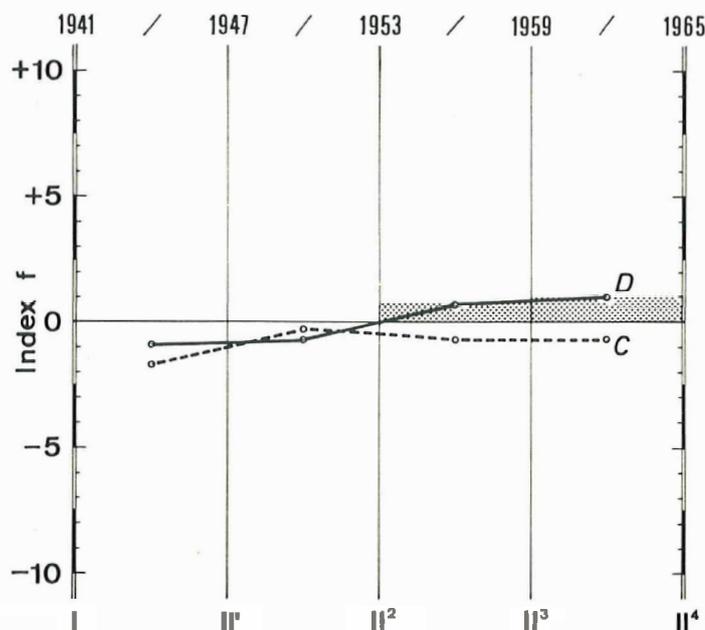
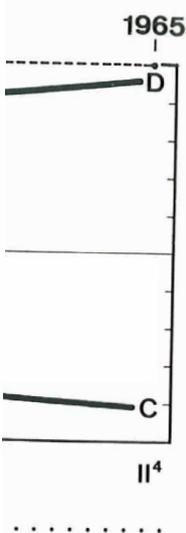


Fig. 74  
Fraktionsdynamik (Index  $f^{C, D}$ ) in Nordetum-Fläche N 7, 1941–1965.

4. Intervall ( $f^D +0,7$  bzw.  $+1,0$ ). In diesem **fortgeschrittensten** Regenerationsstadium wird die syndynamische Überlegenheit der **Nardetum-Fraktion** über Fraktion C **ganz** sichtbar, Fig. 74.

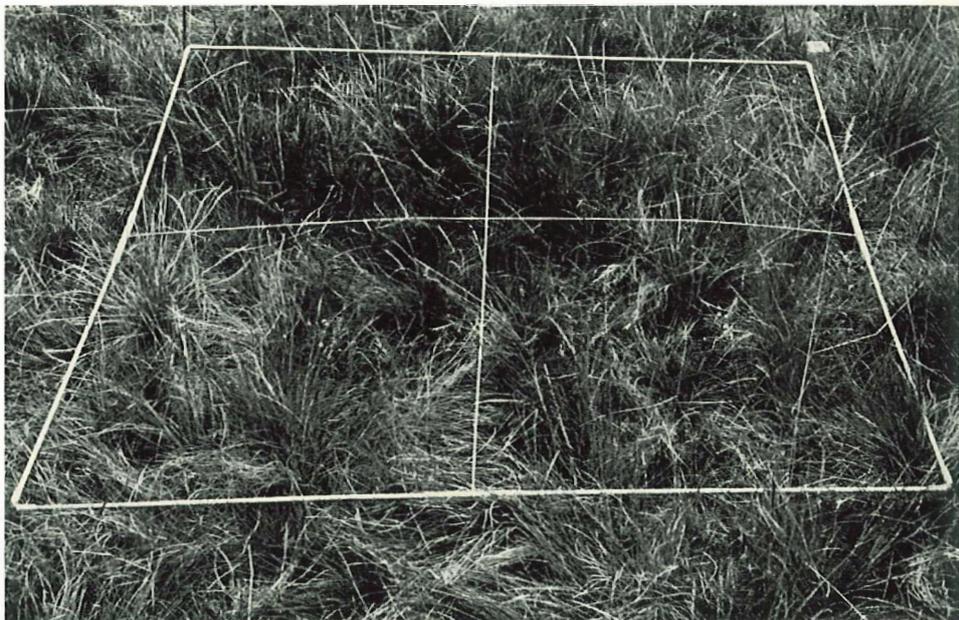
In dieser Divergenz der Fraktionsbewegungen ab etwa 1953 kommt die allgemeine Stabilisierungstendenz in Richtung der Nardetum-Dominanz klar zum Ausdruck, am deutlichsten in der Fortsetzung 1959–1965. Als vorher nie festgestellter **Entwicklungs-**zustand lag in Kontrolle 1965 eine extreme Rasenstruktur vor, in der Nardus zu 95% die Fläche beherrschte und sämtliche 20 übrigen Arten auf **Tiefwerte** von **höchstens** 2 D%, überwiegend aber auf solche unter 1 D% **verwiesen** waren (**Prä/parvi-Konstellation**)!

Bemerkenswert ist die Erhaltung des vollständig graminosen Flächenaspektes bei aller Wandlung. Die Herbidanteile glitten bis 1959 zurück (**22,5 . 7 . 4,5 . 2,5 . 4 D%**), am empfindlichsten im ersten Kontrollabschnitt 1941–1947, nachdem schon 1941 die Gräser die Rasenoberfläche beherrschten und die krautigen Arten überwachsen hatten.

Der extreme Dominanz-Zustand von 1965 ist somit in zäher anhaltender Progression erreicht worden, und auch die Ausgeglichenheit der **Gruppenbewegungen** weist auf eine weitgehend ungestörte **Strukturentwicklung**. Zu diesen langfristigen **Entwicklungser-**gebnissen waren aber in Kontrolle 1965 wieder Anzeichen von neuen Störungen getreten. Ausser  $\pm$  frischen Touristenabfällen sowie Spuren von Wilddungung zeugten Reste von Pferdedung in Flächennähe (1 m E) von **neuesten** Fremdeinflüssen. Ein grüner Rasenfleck, der sich vom stumpfen Gelb des **übrigen** Heiderasens auffällig abhob

und sich teils **ins Dauerquadrat** herein erstreckte, liess auf **Düngereinwirkung** (Harn) **schliessen**. Frische oder ältere **Beweidungsspuren** fehlten jedoch. Nach Angabe von Parkwächter H. (**21. August 1965**) hatte die in der Nähe gelegene Wegstelle gerade in jüngster Vergangenheit gelegentlich als Umschlagplatz **im Fuhrwerkverkehr** La **Drossa-Livigno** gedient. Angesichts solcher (und vielleicht **noch** anderer, der Kontrolle entgangener) **Einwirkungen** muss der bis 1965 vorliegende Effekt der **Vegetationsentwicklung** und die **darin trotz** allem zum **Durchbruch** gelangte Spontanität **doppelt hoch** bewertet werden. **Abb. 94.**

PS. Zu starke, und vor dem unkontrollierbare **Fremdeinflüsse** erschweren natürlich die **Sukzessionsuntersuchung**. Von **einer Weiterführung** der Kontrolle dieser ganzen **Flächenserie** im bisherigen Sinne wird man daher **angesichts** der zu grossen Zahl und Unberechenbarkeit **örtlicher** Störungsfaktoren absehen müssen. Der **Touristenverkehr** wird ja voraussichtlich noch **zunehmen** und wie der Grenzverkehr über Punt **dal Gall** (Staumauer) weiterhin Störungselemente mit sich bringen, so dass von einem reinen **«Naturexperiment»** in solchen **Dauerflächen** nicht mehr die Rede sein kann. **Die** bisher gewonnenen Resultate in der Serie **N 7–11, 1941–1965**, bilden aber **trotz** mancher **Vorbehalte** eine durchaus brauchbare **Ergänzung** zu jenen der Scheraserie (N 1–6).



**Abb. 94.** N 7, 21. August 1965: Nordeturn-Phase II<sup>4</sup>, Höhepunkt struktureller Festigung (*Nardus* 95 D%), jedoch mit leichten Störungsspuren aus jüngster Zeit (**Düngerwirkung**). **Artenzahl** am Zeitpunkt der Kontrolle: 21.

## Nardetum-Dauerfläche N 8. Sukzessionstabelle XVII

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1941–1965

Dauerinventar. Mit 31 Arten besass N 8 das reichste Totalinventar dieser II. Nardetum-Serie, mit 17 perduranten Arten das zweitstärkste Dauerinventar. Bei 14 Arten (82,3%) im variablen Zusatz (Wechselinventar) reiht sich diese Dauerfläche unter die inventarfestesten Sukzessionsbeispiele. Minimales **Etappeninventar** 1947 und 1953: 22 (17 + 5) Arten; Maximum 1965: 27 (17 + 10) Arten.

An der Zusammensetzung des Dauerinventars sind die Fraktionen C (Festucetum) und D (Nardetum-Fraktion) mit 10 bzw. 7 Arten beteiligt.

Zur Gruppe C werden auch *Festuca crassifolia* und *Trifolium montanum* gestellt, Arten, die allen übrigen Probeflächen fehlten, in N 8 aber 1941–1965 durchhielten. Diese zwei Besiedler trockener warmer Lagen zeichnen durch ihr Verbleiben die **mikro-klimatische** Situation von N 8 besonders aus (geschützte **Erwärmungslage** am Südfuss einer Jungföhren-Kulisse). Auf nachhaltige Düngereinflüsse (Wildwechsel) mag die Perduranz von *Ranunculus acer* hindeuten.

In der Listenreihe fällt wieder die Gleichförmigkeit des Mengenverhältnisses auf. *Nardus* behauptet mit Werten zwischen 85 und 98 D% (Mittel 92,6 D%) eine Vorherrschaft, die nur wenig hinter jener in N 10, der strukturell stabilsten Nardetum-Fläche, zurücksteht (dort 95–98 D%, Mittel 96,8 D%). Ausser *Nardus* kann in N 8 laut Tabelle nur noch *Achillea millefolium* (2–3 D%) als faziell erwähnenswertes Rasenelement gelten.

Zum Gesamtbild des hochkonstanten **Mengenverhältnisses** von N 8 gehört auch die grosse Zahl (13) dauerparvalenter Arten. Von diesen Arten entstammen 7 der Fraktion C, 6 der Fraktion D. Unter den Festucetum-Elementen verbleiben ausser den schon erwähnten Arten (*Festuca crassifolia*, *Trifolium montanum* und *Ranunculus acer*) auch *Festuca rubra* und die **Graminicolen** *Veronica chamaedrys*, *Galium pumilum*, *Campanula scutechzeri* auf Tiefstwerten.

Unter den parvalenten **Nardetum-Arten** (D) kann die azidophil-humicole *Veronica officinalis* (nur noch in N 7 und N 10 subperduranter vorhanden) als sukzessionelle **Differenzialart** dieser Fläche N 8 gelten.

**Phasenakzente.** Auch hinter diesem starren Flächenantlitz vollzogen sich quantitativ erfassbare Umlagerungen.

Die Hauptart *Nardus stricta* (98 . 95 . 90 . 85 . 95 D%) wich in den ersten 18 Jahren (bis Kontrolle 1959) ganz allmählich zurück, insgesamt etwa um 13 D%. 1959/1965 wurde dieser Verlust durch eine kräftige **Wiederausweitung** (85 → 95 D%) nahezu ausgeglichen.

Leichte Regressionen sind auch bei andern Arten festgestellt, sie hielten aber meistens bis zur letzten Kontrollstufe an. In Fraktion C gilt dies für *Ranunculus acer* (2 . 1 . + . + . + D%), *Festuca crassifolia* (2 . 1,5 . + . 1 . 0,5 D%) oder wieder etwas abweichend für *Agrostis tenuis* (3 . 4 . 4 . 1,5 . + . D%), in Fraktion D für *Carex verna* (2 . 1 . + . + . + D%).

Aber auch eigentliche Konträrbewegungen zu jener von *Nardus* und den genannten Arten kamen vor, z. B. bei *Anthoxanthum* (1,5 . 1 . 1,5 . 5 . 1 D%) und *Galium pumilum* (1 . + . 1 . 1,5 . 1 D%), durch deren Entfaltung die Etappe 1959 mit dem *Nardus*-Tiefstand ein besonderes Gepräge gewann, wie ausserdem durch das Auftauchen von *Phleum alpinum* und *Vaccinium vitis-idaea*. I<sup>4</sup>, *Anthoxanthum*-Fazies.

irkung (Harn)  
1 Angabe von  
telle gerade in  
hr La Drossa-  
ontrolle entgan-  
nsentwicklung  
hoch bewertet

n natürlich die  
Flächenserie im  
ärkeit örtlicher  
noch zunehmen  
selemente mit  
nicht mehr die  
1965, bilden aber  
aserie (N 1–6).



igung (*Nardus*  
Artenzahl am

## XVII Sukzessionstabelle der Dauerfläche N 8, 1941-1965

Kontrolljahre	1941	1947	1953	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% —	—	—	+	+	
C) <i>Festuca rubra</i>	+	+	1	1	1	P
<i>Festuca crassifolia</i>	2	1,5	+	1	0,5	P
<i>Agrostis tenuis</i>	3	4	4	1,5	+	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1,5	1	1,5	5	1	P
<i>Poa alpina</i>	+	+	—	—	—	
<i>Briza media</i>	—	+	1,5	+	+	(P)
<i>Ranunculus acer</i>	2	1	+	+	1	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	1	+	1	1,5	1	P
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	3	3	2	2	2	P
<i>Trifolium montanum</i>	+	1	2	1	+	P
<i>Cerastium arvense</i>	+	—	—	—	—	
<i>Rhinanthus crista-galli</i>	1	—	—	—	—	
<i>Cerastium caespitosum</i>	—	—	+	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	98	95	90	85	95	P
<i>Carex verna</i>	2	1	+	+	+	P
<i>Luzula multiflora</i>	—	—	+	+	+	
<i>Polygonum viviparum</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Gentiana campestris</i>	+	1	+	+	+	P
<i>Veronica officinalis</i>	+	+	+	+	1	P
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Nigritella nigra</i>	+	+	—	+	+	(P)
<i>Erigeron alpinus</i>	+	—	+	+	+	(P)
<i>Potentilla aurea</i>	+	+	+	—	+	(P)
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	+	—	+	+	
<i>Hieracium piloseila</i>	—	—	—	+	+	
E) <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	—	—	—	+	1	
F) <i>Pinus mugo</i>	—	—	—	—	2	
K) <i>Pleurozium schreberi</i>	—	—	—	—	+	
<i>Cladonia spec.</i>	—	—	—	—	+	

## N 8, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1941	1947	1953	1959	1965	P	V
Total 1941-1965: 31	23	22	22	25	27	17	14
Fraktionsanteile: B) 1	0	-2	0	0	+1	1	0
C) 15	13	+1	12	-1	11	11	10
D) 13	10	-1	10	-2	10	+3	12
E) 1	0	+1	0	+2	0	+1	1
F) 1	0	0	0	0	+1	1	0
Inventardynamik (Ziffer i)	5	6	7	2			

**N 8, Auswertung der Mengenverhältnisse**

		1941	1947	1953	1959	1965
<b>I) Etappenzustände</b>						
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
	<b>Phleetum-Fraktion</b>	—	—	—	+	+
	<b>Festucetum-Fraktion</b>	<b>13,5</b>	<b>11,5</b>	13	13	<b>6,5</b>
	Nardetum-Fraktion	100	97	90	85	96
	Vaccinietum-Fraktion	—	—	—	+	1
	<b>Pinetum-Fraktion</b>	—	—	—	—	2
Fraktionsformeln						
		c	c	c	(b)	(b)
		<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>
					(e)	(e)
						(f)
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
	Baumarten	—	—	—	—	2
	Zwergsträucher	—	—	—	+	1
	<b>Graminiden</b>	100	100	98	<b>93,5</b>	<b>95,5</b>
	Herbiden	7	6	5	<b>3,5</b>	5
	Moose, Flechten	—	—	—	—	+
<b>II) Intervallbewegung</b>		<b>1941/47</b>	<b>1947/53</b>	<b>1953/59</b>	<b>1959/65</b>	
Allgemeine <b>Flächendynamik</b> (Index v)		<b>1,8</b>	<b>2,6</b>	<b>2,5</b>	<b>3,8</b>	
	Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-1,3	-1,8	-1,7	-1,3	
	Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+0,5	+0,8	+0,8	+2,5	
Fraktionsdynamik (Index f)						
	Phleetum-Fraktion f <sup>B</sup>			+	0	
	Festucetum-Fraktion f <sup>C</sup>	-0,3	+0,3	0	-1,1	
	<b>Nardetum-Fraktion</b> f <sup>D</sup>	-0,5	-1,2	-0,8	+1,8	
	Vaccinietum-Fraktion f <sup>E</sup>			+	+0,2	
	<b>Pinetum-Fraktion</b> f <sup>F</sup>				+0,3	

	1941	1947	1953	1959	1965
<b>N 8, Phasenbezeichnung</b>	<b>I</b>	<b>I<sup>2</sup></b>		<b>I<sup>3</sup></b>	<b>I<sup>5</sup></b>
	<b>Nardetum-Phase</b> .....				
	(Nardus extrem)			<i>Antho-</i>	(Nardus
				<i>xanthum</i>	ex-
				Fazies	trem)

Anmerkung zu Sukzessionstabelle XVII

Lokalsituation N 8: **1-m<sup>2</sup>-Fläche**, schwach (**5°**) geneigt, W-Exposition. In der **Nähe** der die Waldwiese im **NNW** begrenzenden **Bergföhren-Kulisse** gelegen. Westlich der Fläche entstand in den letzten Jahren ein Wildpfad, der auf eine schmale Lücke des Gebüschsaumes zuführt und der mitunter auch von Touristen benützt wird. Schneedecke (**6. April 1955**) 108 cm.

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: **15. September 1941**; **10. August 1947**; **25. Juli 1953**; **4. August 1959**; **21. August 1965**. Alle Aufnahmen von B. Stüssi.

Perdurante (subperd.)

Arten

P  
P  
P  
P  
(P)  
P  
P  
P  
P  
P  
P  
P

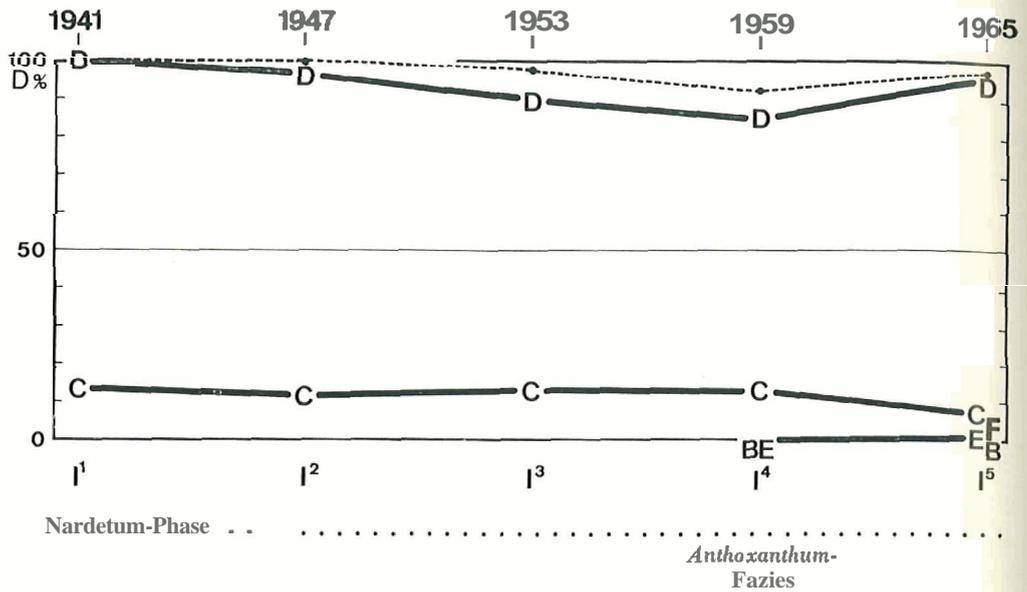
P  
P

P  
P  
P  
P  
P  
(P)  
(P)  
(P)

P V  
17 14

0 1  
10 5  
7 6  
0 1  
0 1

Fig. 75 Sukzessionsdiagramm N 8 1941-1965



Die Fläche scheint mit 1959 in einen neuen Entwicklungsabschnitt getreten zu sein (I<sup>4-5</sup>), dem aber vorläufig phasendiagnostisch keine grössere Selbständigkeit zugemessen werden kann. Verschiedene Anzeichen deuten in Richtung einer Wandlung zur «Gebüschaum»-Phase (vgl. N 2, N 3, N 5, N 6). Die für solche Fälle bezeichnende Entfaltung der *Festucetum*-Gramineen (vgl. *Nardetum*-Serie I) fehlt jedoch hier in N 8 (mindestens vorläufig).

#### b) Struktur, Syndynamik

Bei der langsamen strukturellen Entwicklung und der schwachen Phasengliederung blieb auch die Flächendynamik in N 8 durchwegs sehr tief (Index v 1,8 . 2,6 . 2,5 . 3,8), so dass die geringe Steigerung zunächst als unerheblich gelten konnte. Indessen lässt besonders die schwache Erhöhung im 4. Intervall aufmerken, und man wird die Frage einer Entwicklungsbelebung, bzw. einer Reaktion auf veränderte örtliche Entwicklungsbedingungen, erwägen.

Auch in fraktioneller Sicht wird in der Zeit um 1959 (*Anthoxanthum*-Fazies) ein Wendepunkt erkennbar. Die vorherrschende Fraktion D (100 . 97 . 90 . 85 . 96 D%) verminderte laut Tabelle bis 1959 ganz allmählich ihren extremen Pauschalwert (bis auf 85 D%, *Nardus* 98 → 85 D%). Die Ursachen sind nicht leicht ersichtlich und wohl nicht einheitlicher Natur. In Frage kommen die zunehmende Durchwurzelung des Rasengrundes durch die benachbarten Bergföhren, ausserdem Trittwirkungen des Hirschwildes (Wechselspur in Richtung einer Öffnung in der Föhrenkulisse) sowie Durchgänge schattensuchender Passanten (Spuren).

Für das Bestehen einer gewissen Störungssituation spricht auch der dauernd beträchtliche Einschlag an *Festucetum*-Arten (Fraktion C, Pauschalwert 13,5 . 11,5 . 13 .

13.6,5 D%), zu deuten als wiederholte Regenerationseffekte. Auf die beständige Präsenz von *Ranunculus acer* und das Auftauchen des ebenfalls  $\pm$  nitrophilen *Phleum alpirium* wurde schon hingewiesen. Jedenfalls darf der Zustand I<sup>1-4</sup> (1941-1959) nicht als völlig störungsfreie **Spontanentwicklung** des Nardetum-Rasens gelten (vgl. dagegen N 10).

Einen andern Charakter verrät die Kursänderung ab 1959 (verstärkte **Gesamtdynamik** mit der plötzlichen Wiedererstarkung von *Nardus* nach langem Rückgang). In Einzelbetrachtung der Dauerfläche N 8 bliebe dieser eigenartige **Nardus-Ruck** unverständlich. Die Übersichtstabelle zeigt, dass *Nardus* zur selben Zeit (1959-1965) in sämtlichen 5 Quadraten dieser Lokalität eine  $\pm$  kräftige Ausweitung erfuhr.

Der spezifische (Progressions-)Index  $s$  von *Nardus* betrug in den 5 Dauerflächen N 7 bis N 11, je im Intervall 1959-1965, +0,8 . +1,7 . +2,5 . +0,5 . +2,2. Daraus ist zu schliessen, dass es sich damals um einen  $\pm$  das ganze Nardetum-Feld betreffenden *Nardus*-Impuls handelte. Besonders vorteilhafte **Entwicklungsbedingungen** in den Jahren 1959 bis 1965 (günstige Witterungsverhältnisse ?) scheinen lokal eine allgemeine *Nardus*-Erstarkung ausgelöst zu haben. Rätselhaft bleibt, weshalb andere, strukturell gegenüber *Nardus* durchaus konkurrenzfähige Gräser wie *Anthoxanthum* und *Agrostis tenuis* im gleichen Zeitabschnitt zurückgingen.

Mit dem *Nardus*-Phänomen 1959-1965 scheint in N 8 aber noch ein anderer Prozess verquickt, der hier (wie schon in der Phasensichtung angedeutet) mit der Ausweitung des benachbarten **Bergföhrengebüsches** zusammenhängen mag. Schon die Belebung der Dynamik liess an jene in den **föhrenbeeinflussten** Phasen der Nardetum-Flächen der Serie I (N 6, N 2, N 3 und N 5) denken. In diese Richtung weist in N 8 aber besonders die Progression von *Vaccinium vitis-idaea* (und evtl. *Veronica officinalis*). Bei einer Übertragung der Ereignisse jener Vergleichs-Nardeten wäre auch in N 8 mit dem **Zustande-**

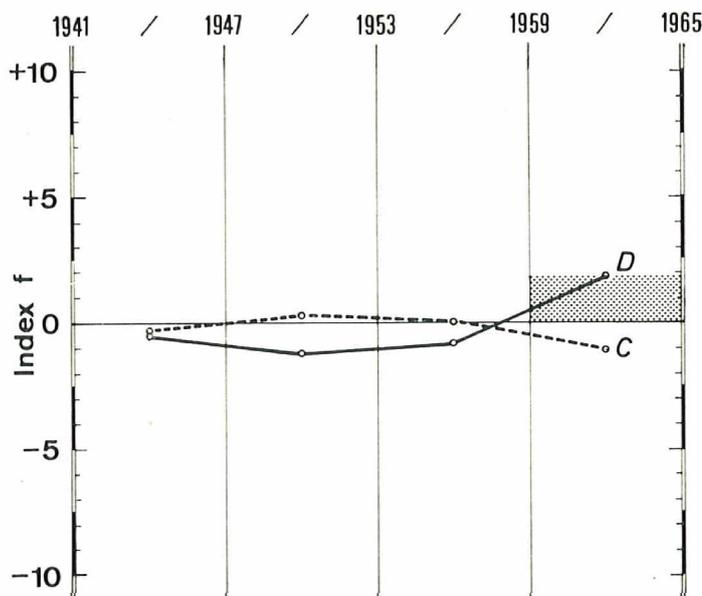
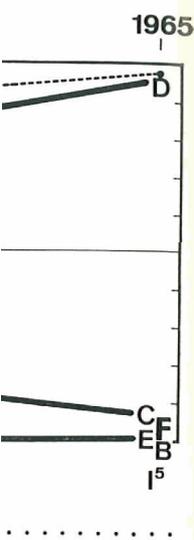


Fig. 76  
Fraktionsdynamik (Index f<sup>C, D</sup>) in Nardetum-Fläche N 8, 1941-1965.



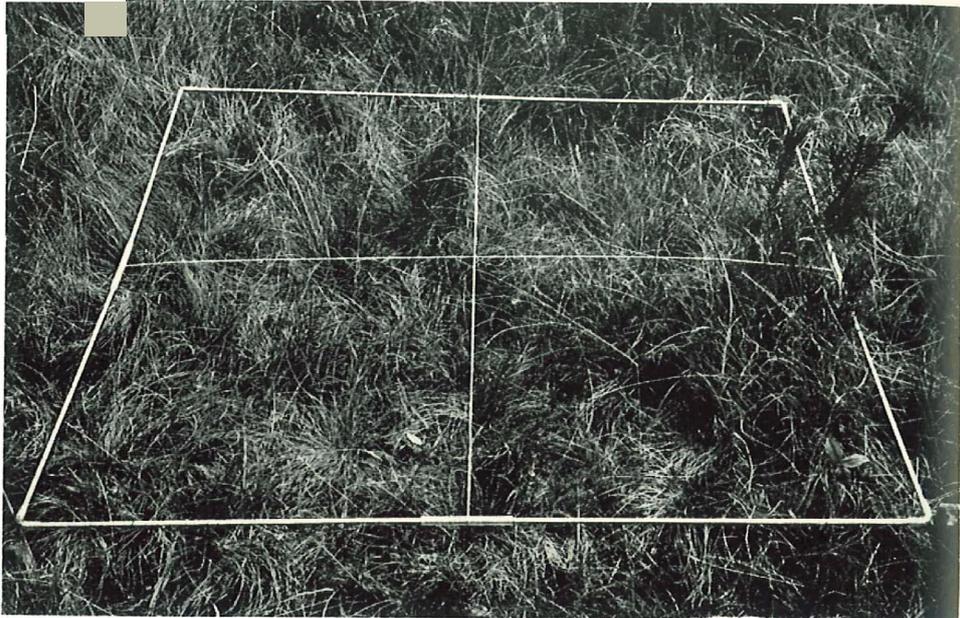
treten zu sein  
zeit zugemessen  
lung zur «Ge-  
nende Entfal-  
r in N 8 (min-

isengliederung  
(2,6 . 2,5 . 3,8),  
Indessen lässt  
wird die Frage  
Entwicklungs-

m-Fazies) ein  
(. 85 . 96 D%)  
schalwert (bis  
lich und wohl  
wurzelung des  
wirkungen des  
sowie Durch-

e dauernd be-  
5 . 11,5 . 13.

kommen des Direktkontakts (Beschattung, **Traufwirkung** usw.) künftig ein noch entschiedenerer Schritt in dieser Richtung zu erwarten. Andererseits sind in N 8 seit 1965 zwei im Quadrat aufgegangene **Jungföhren** festgestellt (*Pinus mugo*, etwa 5- bis 6jährig). Ihr Aufkommen wird dazu beitragen, die **Rasenentwicklung** auf ein **neues** Geleise zu schieben. **Abb. 95.**



**Abb. 95.** N 8, 21. August 1965: *Nardetum*-Phase (I<sup>5</sup>) mit wiederverstärkter *Nardus*-Deckung (95 D% gegenüber 1959 mit 85 D%). *Pinus mugo* 2 D%, *Vaccinium vitis-idaea* 1 D%. Etappeninventar 1965: 27 Arten.

### **Nardetum-Dauerfläche N 9. Sukzessionstabelle XVIII**

#### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1941–1965

**Dauerinventar.** Ein Vergleich der Sukzessionstabellen dieser *Nardetum*-Serie II zeigt, dass **N 9** zu den stärker gewandelten Beispielen dieser Gruppe gehört.

Die Prüfung der Inventarverhältnisse ergibt aber, dass auch dieser *Nardetum*-Ausschnitt grosse Inventarfestigkeit bewahrte. Fig. 91. Das Dauerinventar zählt 12, das Wechselinventar 11 Arten (91,7%). Die kleinste Etappenliste (1941) enthielt 14 (12 + 2) Arten, die grösste (1959) 21 (12 + 9 Arten).

Von den zwei Rasenfraktionen ist das *Festucetum* mit 8, das *Nardetum* mit 4 perduranten Arten beteiligt. Unter den ersteren fallen Weideelemente nitrophilen Gepräges wie *Ranunculus acer* und *Trifolium repens* (perdurant noch in N 7, N 11) auf. Weitere

tig ein noch ent-  
in N 8 seit 1965  
va 5- bis 6jährig).  
neues Geleise zu



Nardus-Deckung  
1 D%. Etappen-

VIII

rdetum-Serie II  
gehört,

Nardetum-Aus-  
ar zählt 12, das  
hielt 14 (12 + 2)

m mit 4 perdu-  
hilen Gepräges  
1) auf. Weitere

differenzierende Arten des Dauerinventars: *Cerastium arvense* (auch in N 11), *Carlina acaulis* (in N 7, N 8, N 10 ganz fehlend), *Erigeron alpinus* (in N 7, N 10, N 11 ganz fehlend).

Demgegenüber bemerkt man, dass in N 9 folgende **graminicol-humicole** Arten nicht durchhielten oder ganz fehlten: *Veronica chamaedrys*, *Campanula scheuchzeri*, *Potentilla aurea*, *Veronica officinalis*.

Hinsichtlich des Mengenverhältnisses bewies N 9 **innerhalb** der Serie **geringste** Konstanz. Der Nardus-Wert (63–95 D%) schwankte beträchtlich; die Prävalenz ging aber nie verloren, sondern erfuhr nur eine beträchtliche Dämpfung. Nach den **Kontroll**listen haben *Agrostis tenuis* (3–10 D%) und *Anthoxanthum odoratum* (2–4 D%), *Festuca rubra* (10–20 D%) über längere Zeitabschnitte hinweg das **Flächenmuster** ± bedeutsam mitbestimmt.

Die Zahl der **Dauerparivalenten** war in N 9, 1941–1965, etwas geringer als in den übrigen Flächen der Serie (von Fraktion C: *Achillea millefolium*, *Cerastium arvense*, *Galium pumilum*, *Trifolium repens*, *Ranunculus acer*, von Fraktion D *Carex verna*, *Carlina acaulis* und *Selaginella selaginoides*).

Phasen. Die Phasengliederung N 9 beruht hauptsächlich auf den starken **Mengenschwankungen** von *Nardus* und den *Festucetum*-Gräsern. *Nardus* (95.70.63.80.95 D%) zeigt zwei ausgesprochene Hochstände zu Beginn und zu Ende unserer **Kontroll**periode, dazwischen (1947–1959) eine verminderte Prävalenz.

Diese Dreiteilung findet sozusagen ihr Spiegelbild in **gegenläufigen** Bewegungen von *Festuca rubra* (1.5.12.20.10.1 D%), *Agrostis tenuis* (3.10.9.7.1 D%) und *Anthoxanthum odoratum* (2.4.3.3.5. + D%). Die Verbindung dieser Bewegungen drängt eine Gliederung des **Sukzessionsablaufes** 1. in eine *Nardetum*-Phase I (Kontrolle 1941), 2. in eine **Festuceto-Nardetum-Phase** (Kontrolle 1947–1959) und 3. in eine *Nardetum*-Phase II (Kontrolle 1965) auf.

Im quantitativen Verhalten der übrigen Arten der Fläche bemerkt man kaum weitere Beziehungen zu dieser Dreiteilung des Ablaufes. Jedoch fällt auf, dass das **Etappen**inventar sich im **Übergang** zur **Festuceto-Nardetum-Phase (I/II)** deutlich vergrößerte, mit «Rückkehr» in die zweite *Nardetum*-Phase wieder verminderte. Eine klare Ausscheidung von ± **phasengebundenen** Alternanz-Arten ist aber nicht möglich.

#### b) Struktur, Syndynamik der Phasen

Die *Nardetum*-Phase I wurde schon im ersten Kontrollintervall, vermutlich auf äussere Einwirkung hin, durch eine ziemlich scharfe Krise beendet. Index v 1941|1947 8,4 (v<sup>-</sup> —5,1, v<sup>+</sup> +3,3). Über die tatsächliche Natur der Eingriffe ist aus dem **Etappen**befund 1947 nichts bestimmtes zu entnehmen. Die um 1947 registrierten **Strukturver**änderungen, die hauptsächlich in einer Lockerung des Horst-Rasenverbandes bestanden, **liessen** in ihrer Art wieder auf Wild- (evtl. Passanten-)Störungen **schliessen**.

Der *Nardus*-Schwund 1941|1947 (s —4,2!) lässt schon wegen seines ungewohnten Ausmasses an aussergewöhnliche Umstände denken (vgl. FN 3).

Die auf kräftigere *Nardetum*-Störungen **typisch** folgende Reaktion hatte z. T. schon im gleichen Intervall begonnen und bestand in einer kräftigen Entfaltung der **Festucetum-Fraktion** (Index f<sup>c</sup> 1941|1947 +2,4), die **insbesondere** auf einem **Ausweitungsimpuls** von *Festuca rubra* (Index s 1,8) und *Agrostis tenuis* (s 1,2) beruhte. Diese **Rasenregeneration** war somit, **wie** dies etwa nach schwacher Beweidung der Fall ist, auf graminöser Basis erfolgt, während die *Festucetum*-Dikotylenim einzelnen **statio-**

Kontrolljahre	1941	1947	1953	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	
C) <i>Festuca rubra</i>	D% 1,5	12	20	10	1	P
<i>Agrostis tenuis</i>	3	10	9	7	1	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2	4	3	3,5	+	P
<i>Poa alpina</i>	1	+	—	+	—	
<i>Achillea millefolium</i>	2	+	1	+	+	P
<i>Cerastium arvense</i>	1	+	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	1	+	1	1	+	P
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	+	2	P
<i>Ranunculus acer</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Veronica chamaedrys</i>	—	+	+	+	+	(P)
<i>Campanula scheuchzeri</i>	—	—	+	+	+	
D) <i>Nardus stricta</i>	95	70	63	80	95	P
<i>Carex verna</i>	2	2	2	+	+	P
<i>Luzula multiflora</i>	—	+	+	+	+	(P)
<i>Carlina acaulis</i>	1	+	+	+	+	P
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Erigeron alpinus</i>	+	+	+	+	—	(P)
<i>Botrychium lunaria</i>	—	+	+	+	+	(P)
<i>Crocus albiflorus</i>	—	+	+	+	—	
<i>Nigella nigra</i>	—	+	+	—	—	
<i>Gentiana campestris</i>	—	—	—	+	—	
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	—	—	+	1	
F) <i>Pinus silvestris</i>		—	—	—	+	
K) <i>Polytrichum juniperinum</i>	+	—	—	—	—	
<i>Cladonia furcata</i>	+	—	—	—	—	
<i>Cladonia pyxidata</i>	—	—	—	+	+	
<i>Hygrocybe spec.</i>	—	—	—	—	+	

## N 9, Auswertung der Artenzahlen (Gefäßpflanzen)

Etappeninventar	1941	1947	1953	1959	1965	P	V
Total 1941-1965: 23	14	19	18	21	18	12	11
Fraktionsanteile: C) 11	9 +1	10 <sup>-1</sup> / <sub>+1</sub>	10 +1	11 -1	10	8	3
D) 11	5 +4	9 -1	8 <sup>-1</sup> / <sub>+3</sub>	10 -3	7	4	7
F) 1	0	0	0	0 +1	1	0	1
Inventardynamik (Ziffer i)		5	3	5	5		

## N9, Auswertung der Mengenverhältnisse

	1941	1947	1953	1959	1965
I) <b>Etappenzustände</b>					
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)					
Festwerm-Fraktion	<b>11,5</b>	26	34	21,5	4
Nordetum-Fraktion	98	72	65	80	96
Pinerum-Fraktion	—	—	—	—	+
Fraktionsformeln	<b>c</b> <b>D</b>	<b>C</b> <b>D</b>	<b>C</b> <b>D</b>	<b>C</b> <b>D</b>	<b>c</b> <b>D</b> (f)
Nach Wuchsforinen (D%, Pauschalbeträge)					
<b>Graminiden</b>	100	<b>98</b>	97	100	97
Herbiden	5	+	2	1	3
Moose, Flechten	+	—	—	+	+
II) <b>Intervallbewegung</b>	1941/47	1947/53	1953/59	1959/65	
Allgemeine Fliichendynamik (Index v)	8,4	<b>3,2</b>	<b>5,4</b>	<b>6,2</b>	
Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	-5,1	-1,5	-2,5	-3,2	
Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	+3,3	+1,7	+2,9	+3,0	
Fraktionsdynamik (Index f)					
<b>Festucetum-Fraktion</b> f <sup>C</sup>	+2,4	+1,3	-2,1	-2,9	
Nordetum-Fraktion f <sup>D</sup>	-4,3	-1,2	+2,5	+2,7	

	1941	1947	1953	1959	1965
N9, Phasenbezeichnung	I	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>3</sup>	III
	Narde- tum- Phase	Festuceto-Nardetum-Phase . . .			Narde- tum- Phase

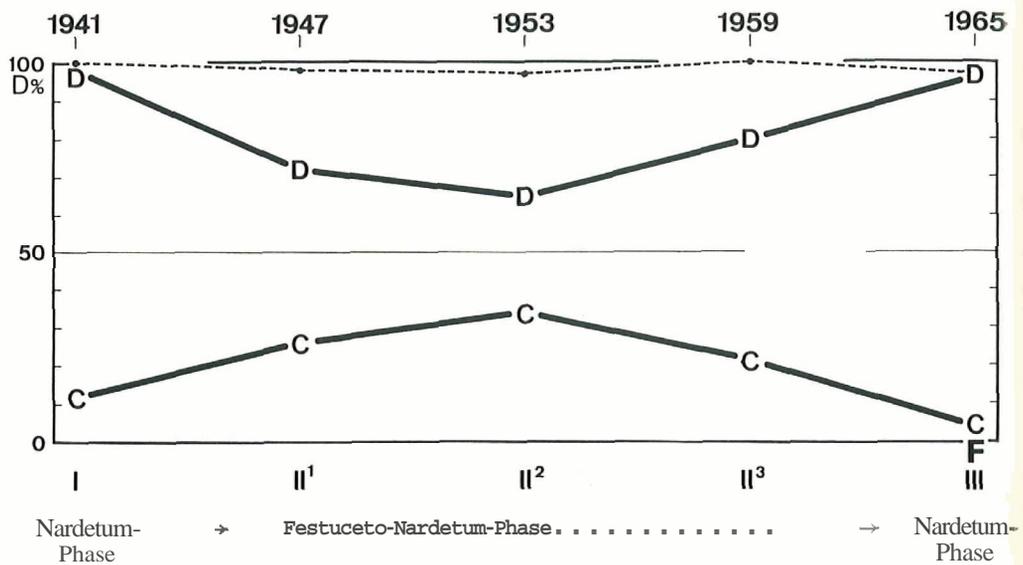
Anmerkung zu Sukzessionstabelle XVIII

Lokalsituation N9: **1-m<sup>2</sup>-Fläche**, schwach (**5°**) geneigt, **S-Exposition**. Mittlere Partie der Nordetum-Wiese. Schneedecke (6. April 1955) 102 cm.

Aufnahmeterminen der Listenkontrollen: 15. September 1941; **10. August** 1947; 25. Juli 1953; **4. August** 1959; **21. August** 1965. **Alle** Aufnahmen von B. Stüssi.

P	V
12	11
8	3
4	7
0	1

Fig. 77 Sukzessionsdiagramm N 9 194-1965



när geblieben oder sogar zurückgegangen waren. Das Fehlen einer Ausweitung von *Ranunculus acer*, *Trifolium repens* usw. spricht gegen eine Mitwirkung von Düngereinflüssen.

In Kontrolle 1953 (25. Juli 1953) fiel das reichliche Vorhandensein von totem *Nardus*-Filz auf (etwa 35 D%) sowie **Blössenbildung** (Ausscharren der Streulagen 3 D%, vermutlich durch Wild). Örtliche Störungen scheinen sich wiederholt zu haben.

Der in Kontrolle 1953 neuerdings verringerte Nardus-Wert und die **bewegungsformale Zwischenbilanz** des örtlichen **Sukzessionskurses** liess mit einem möglicherweise katastrophalen künftigen **Nardus-Schwund** rechnen, obwohl die Gründe für diese **Sonderentwicklung** damals undurchsichtig waren.

Auch die Mässigung der allgemeinen **Flächendynamik** (Index  $v$  1947/1953: 3,2) liess ernstlich **daran** denken, dass sich mit dem starken (34 D%-) Anteil der **Festucetum**-Komponente vielleicht ein **Misch-Nardetum** als  $\pm$  dauerhafte Verfestigungsphase eingestellt habe. Ein solcher Fall hätte aber indessen viel Unsicherheit für die **Gesamtbeurteilung** der Nardetuni-Entwicklung geschaffen.

Kontrolle 1959 stellte **sodann** ein Abstoppen des Nardus- (Nardetum-) **Niederganges** fest. Doch blieb die hier grundsätzlich wichtige Frage, ob diese **örtliche Entwicklungsabweichung** vorübergehend oder von Dauer sein **würde**, nach wie vor unentschieden.

Nach den Schätzungszahlen hatte Nardus seinen Anteil inzwischen (1953/1959) um 17 D% (auf 80 D%) vermehrt und gleichzeitig waren *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis* pauschal um 12 D% (auf 17 D%) zurückgefallen. Im schwachen herbosen Einschlag war keine Veränderung eingetreten. Das Artinventar hatte um 1959 mit 21 Arten den örtlich **grössten** Umfang erreicht.

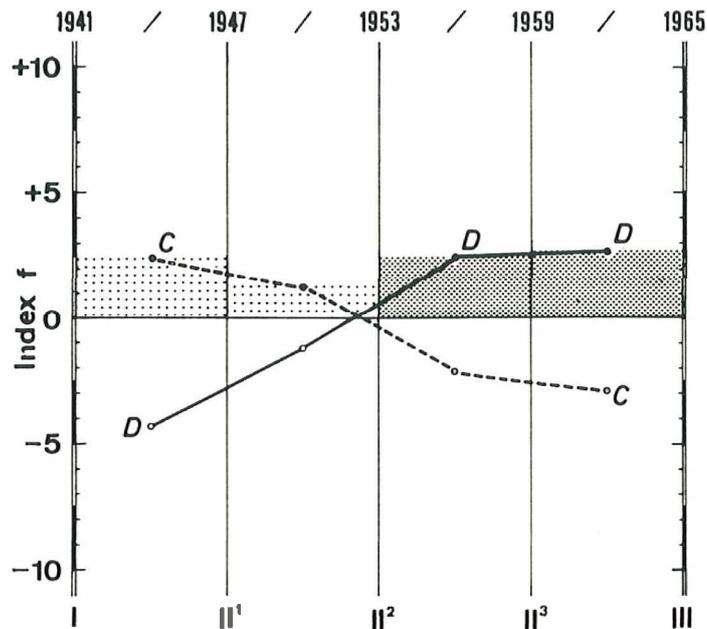
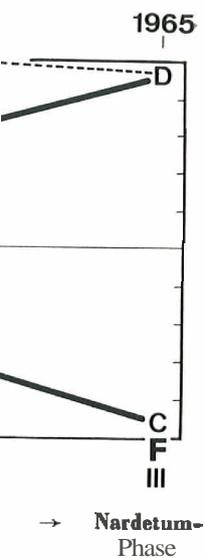


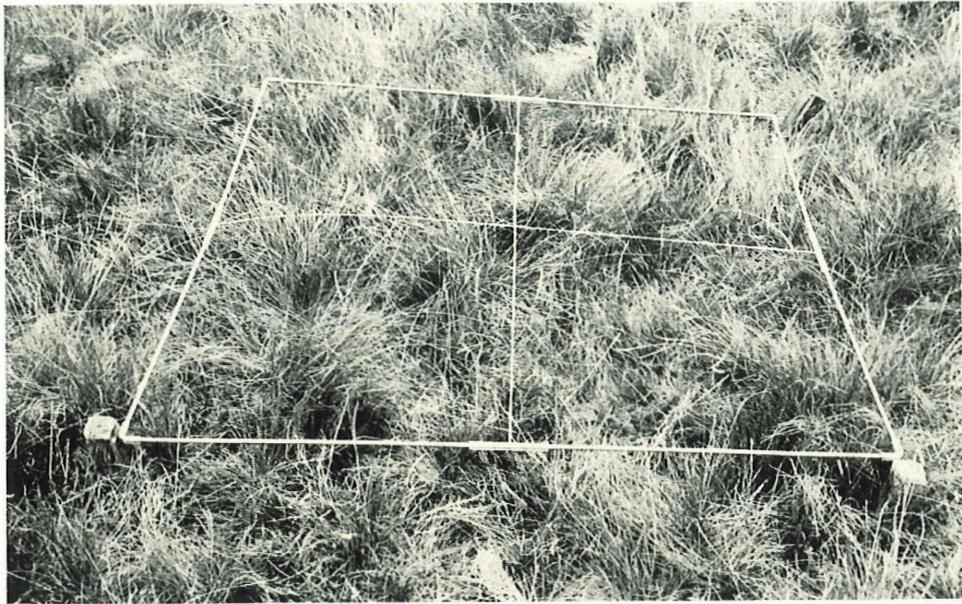
Fig. 78  
Fraktionsdynamik (Index f C, D) in N 9, 1941–1965.

*Nardetum* mit Störungen (Beweidung, Tritt) und regenerativen Vorstößen der Fraktion C (*Festucetum*) in der ersten Hälfte der Kontrollperiode; ab 1953 folgten *Nardetum*-Verstärkungen (D).

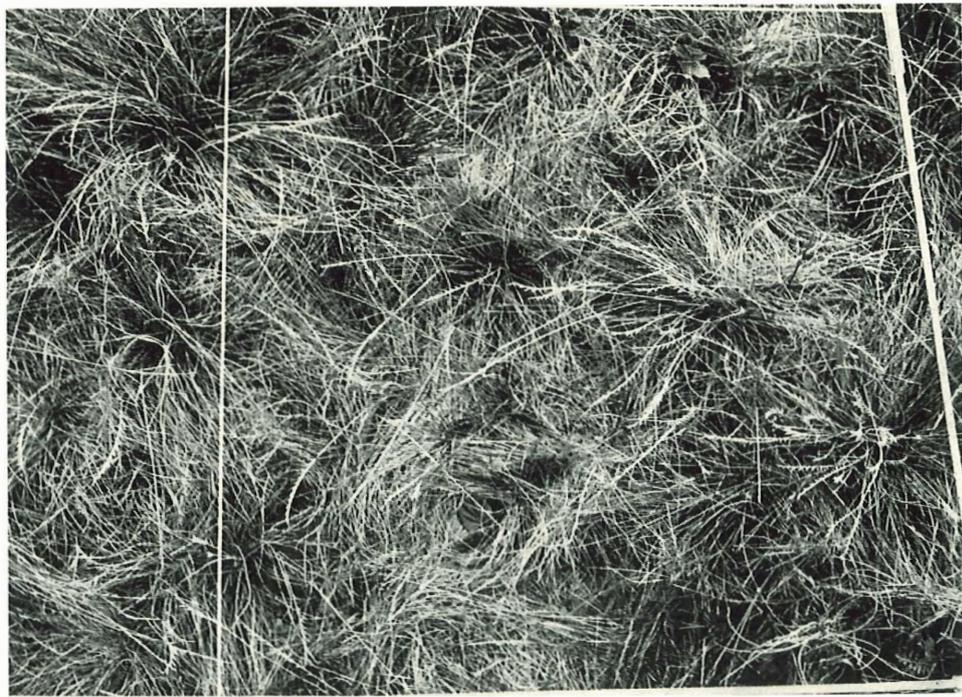
Dieser Schritt 1953/1959 kann nach den heutigen Vergleichsmöglichkeiten als Ergebnis ungestörter, spontaner Entwicklung bewertet werden (Index  $v$  5,4;  $v^-$  -2,5,  $v^+$  +2,9). Auf Kosten der *Festucetum*-Fraktion war die *Nardetum*-Fraktion aktiv geworden und hatte ihre **Dominanzstellung** wieder verstärkt, auch die Artenvermehrung war im besonderen auf Konto der Fraktion D erfolgt.

Mit **Kontrollausdehnung** bis 1965 bestätigte sich **sodann** nicht nur die Dauerhaftigkeit dieser Positionsverbesserung des *Nardetum*-Anteils, es hatten sich in einem kaum erwarteten Masse **Beweise** einer **Dominanzverstärkung** ergeben. *Nardus* hatte seinen früheren Deckungswert wieder erreicht. ***Nardetum*-Phase II.** Abb. 96 und 97.

In dieser weiteren entschiedenen **Normalisierungsphase** 1959–1965 hat *Nardus* (80 → 95 D%) nochmals um einen ähnlich starken Schritt aufgeholt wie im **Vorintervall 1953/1959**, so dass auch jene erste Regung nun als Auftakt eines längeren spontanen **Festigungsprozesses** aufgefasst werden darf. Der Pauschalanteil der *Festucetum*-Gräser ist 1959/1965 von 20,5 auf 2 D%, also klar auf **Parvivalenz** gesunken (1941: 7,5 D%). Damit ist der *Nardetum*-Rasen 1965 sogar in den Zustand extremster *Nardus*-Dominanz gelangt. Ja, bei dessen Fortdauer darf damit gerechnet werden, dass sich auch das floristische Inventar künftig noch reduziere, bis möglicherweise selbst das kleine Etappeninventar von 1941 noch unterboten wird. N 9 hält sich damit im Rahmen der Serie.



**Abb. 96.** N 9, 21. August 1965: *Nardetum*-Phase in **struktureller Normalisierung**. *Nardus* hat nach einem längeren Tiefstand (1947: 70 D%, 1953: 63 D%) wieder den hohen Wert von 1941 (95 D%) erreicht. *Trifolium repens* mit 2 D%, **alle** übrigen 16 Arten mit **geringern** Anteilen. **Etappeninventar** 18 Arten.



**Abb. 97.** N 9, 21. August 1965: **Detailaufnahme** eines **Flächenviertels**. Strukturelle **Dominanzeffekte** bei stark gespreizten **Gelenkblättern** der *Nardus*-Horste.

Darauf, dass auch diese **jüngst** erfolgte Entwicklung 1959–1965 nicht **vollkommen** störungsfrei verlief, deutet die Entfaltung von *Trifolium repens* (1965: 2 D%).

Sodann ist seit Kontrolle 1965 *Pinus silvestris* var. *engadinensis* als Jungpflanze (3jährig, 11 cm) in der Fläche festgestellt. Damit enthält grundsätzlich auch N 9 den Keim zu einer künftigen **Kursänderung** der örtlichen Vegetationsentwicklung, **wenn** auch die Wende vermutlich noch Jahrzehnte auf sich warten lassen wird.

Der Sukzessionsablauf 1941–1965 in N 9 lieferte vielleicht das sprechendste Zeugnis der Regenerationsfähigkeit strukturell erschütterter und **darnach** sich spontan weiterentwickelnder Nardeten. Die Abweichung von dem, was nach den vorliegenden **Flächen-**analysen als reguläre Nardetum-Entwicklung gelten darf, war hier am ausgiebigsten. **Umso** überzeugender bestätigen die Leistungen die Regenerationskraft des *Nardetum-*Gefüges.

### Nardetum-Dauerfläche N 10. Sukzessionstabelle XIX

#### a) Diagnostische **Phasenbestimmung** 1941–1965

Dauerinventar. N 10 erwies sich 1941–1965 als äusserst inventarfest. In der relativ geringen Gesamtliste von 23 Arten gehören 12 Arten zum Dauerinventar. Das **Wechsel-**inventar (11 Arten, **91,7%**) enthält 4 subperdurante Arten. Der Umfang der **Etappen-**listen schwankte wenig, Minimum 16 (12 + 4) Arten, Maximum 1947: 19 (12 + 7) Arten.

Das Dauerinventar N 10 ist das kleinste aller hier besprochenen Nardetum-Beispiele. Es enthält nur wenige Arten, die nicht in allen Flächen der Serie perdurant waren, wie z. B. *Briza* (perdurant noch in N 7, N 11), *Cerastium arvense* (N 9), *Campanula scheuchzeri* (N 8, N 11), *Botrychium* (N 7, N 8).

Negativ charakterisierend für N 10 ist z. B. die Absenz oder Unbeständigkeit der folgenden, in einzelnen andern Flächen perduranten Arten: *Veronica chamaedrys*, *Selaginella selaginoides*, *Polygonum viviparum*, *Senecio abrotanifolius*, *Carlina acaulis*, *Erigeron alpinus*, bzw. *Trifolium repens*, *Potentilla aurea*, *Veronica officinalis*, *Gentiana campestris*.

Eine bestimmte **lokalökologische** Ungunst ist aus dieser beschränkten Zusammensetzung kaum zu erkennen, so dass schon diese **Artenarmut** an extreme strukturelle Reduktionseffekte denken lässt. Vgl. unten.

N 10 erreicht hinsichtlich der Gleichförmigkeit des Mengenverhältnisses den Rekord unter allen **unsern** Sukzessionsbeispielen. Laut Tabelle hielt Nardus 1941–1965 durchwegs einen extrem hohen **Deckungswert** (95–98 D%). Diese Fläche zeigte die starrste je erfasste Nardus-Prävalenz.

Doch auch die Gesamtkonstellation ist durch hochgradige Unveränderlichkeit ausgezeichnet. Keine andere Art brachte es neben *Nardus* dauernd zu fazieller Bedeutung. Von 1941 bis 1959 spielte *Festuca rubra* (2–4 D%) eine gewisse Rolle, und zur Zeit der Kontrolle 1941 **erreichten** *Agrostis tenuis* und *Cerastium arvense* je 2,5 D%. Von allen übrigen 19 **Arten** gelangten nur einzelne zeitweise auf einen Wert von 2 D%.



ng. Nardus hat  
i Wert von 1941  
ingern Anteilen.



relle Dominanz-

Kontrolljahre	1941	1947	1953	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	
C) <i>Festuca rubra</i>	D% 2	2	4	2	+	P
<i>Agrostis tenuis</i>	2,5	2	1	1	+	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+	+	1	+	P
<i>Poa alpina</i>	+	+	—	+	—	
<i>Briza media</i>	+	+	1	+	+	P
<i>Cerastium arvense</i>	2,5	1	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	1,5	2	2	+	+	P
<i>Ranunculus acer</i>	1,5	2	1	+	1	P
<i>Trifolium repens</i>	+	—	—	—	—	
<i>Lotus corniculatus</i>	+	+	—	—	—	
<i>Polygala alpestris</i>	—	+	—	—	—	
<i>Cerastium caespitosum</i>	—	—	+	—	—	
D) <i>Nardus stricta</i>	95	96	95	95	98	P
<i>Carex verna</i>	1,5	+	+	+	+	P
<i>Luzula multiflora</i>	—	+	+	+	+	(P)
<i>Botrychium lunaria</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	1,5	+	—	+	+	(P)
<i>Gentiana campestris</i>	—	+	+	+	+	(P)
<i>Veronica officinalis</i>	—	+	+	+	1	(P)
<i>Hieracium pilosella</i>	+	—	—	—	—	
<i>Ajuga pyramidalis</i>	—	—	—	—	+	

## N 10, Auswertung der Arteneahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1941	1947	1953	1959	1965	P	V
Total 1941-1965: 23	17	19	16	17	17	12	11
Fraktionsanteile: C) 14	<b>12</b>	<sup>-1</sup> +1	<b>12</b>	<sup>-3</sup> +1	<b>10</b>	<sup>-1</sup> +1	<b>10</b>
D) 9	<b>5</b>	<sup>-1</sup> +3	<b>7</b>	<sup>-1</sup> +1	<b>7</b>	<sup>-1</sup> +1	<b>8</b>
Inventardynamik (Ziffer i)	6	5	3	2			

N10, Auswertung der Mengenverhältnisse

		1941	1947	1953	1959	1965
<b>I) Etappenzustände</b>						
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)						
	Festucetum-Fraktion	10	9	9	4	1
	Nardetum-Fraktion	98	96	95	95	97
<b>Fraktionsformeln</b>		<b>c</b>	<b>c</b>	<b>c</b>	<b>c</b>	<b>(c)</b>
		<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)						
	Graminiden	100	100	100	99	98
	Herbiden	7	5	3	+	2
<b>II) Intervallbewegung</b>		<b>1941/47</b>	<b>1947/53</b>	<b>1953/59</b>	<b>1959/65</b>	
Allgemeine Flächendynamik (Index v)						
	Regressionsbetrag (v <sup>-</sup> )	<b>1,1</b>	<b>1,2</b>	<b>1,2</b>	<b>1,4</b>	
	Progressionsbetrag (v <sup>+</sup> )	-0,8	-0,7	-1,0	-0,7	
		+0,3	+0,5	+0,2	+0,7	
Fraktionsdynamik (Index f)						
	<b>Festucetum-Fraktion</b> f <sup>C</sup>	-0,2	0	-0,8	-0,5	
	Nardetum-Fraktion f <sup>D</sup>	-0,3	-0,2	0	+0,3	

		1941	1947	1953	1959	1965
<b>N10, Phasenbezeichnung</b>		<b>I<sup>1</sup></b>	<b>I<sup>2</sup></b>	<b>I<sup>3</sup></b>	<b>I*</b>	<b>I<sup>5</sup></b>
<b>Nardetum-Phase</b> . . . . .						
herbosa Fazies						(Nardus extrem)

Anmerkung zu Sukzessionstabelle XIX

Lokalsituation N 10: 1-m<sup>2</sup>-Fläche in Horizontallage. Im mittleren Bereich der *Nardetum*-Wiese. Schneedecke (6. April 1955) 102 cm.

Aufnahmedaten der Listenkontrollen: 15. September 1941; 10. August 1947; 25. Juli 1953; 4. August 1959; 21. August 1965. Alle Aufnahmen von B. Stüssi.

Perdurante  
(subperd.)

Arten

P  
P  
P  
  
P  
P  
P  
P  
P  
P

P  
P  
(P)  
P  
(P)  
(P)  
(P)

P V  
12 11  
9 5  
3 6

**Dauerparivalent** waren 6 Arten der Fraktion C: *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Galium pumilum*, *Campanula scheuchzeri*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acer* und 2 Arten der Fraktion D: *Carex verna*, *Botrychium lunaria*. Als **subperdurante** Arten mit Tiefstwerten lassen sich **anschliessen**: *Luzula multiflora*, *Potentilla aurea*, *Gentiana campestris*, *Veronica officinalis*.

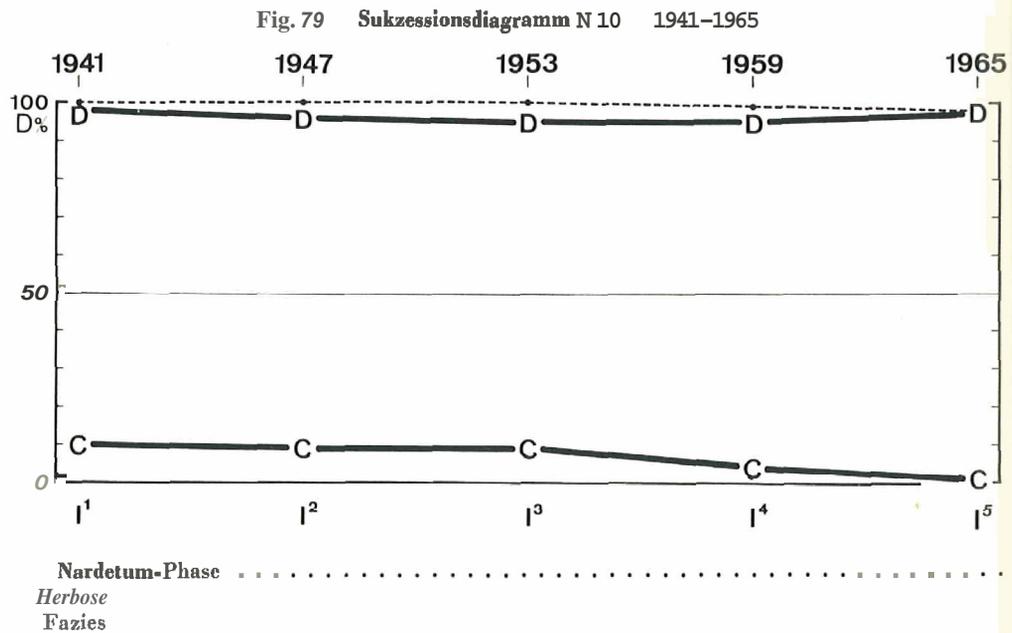
Damit ist in N 10 ein rund  $2\frac{1}{2}$  Jahrzehnte bestehendes, extrem gespanntes Präparvi-Verhältnis nachgewiesen, wie es überhaupt selten verwirklicht sein mag. Kurzfristig wurde es in der noch ungestörten Lägerflur-Schonungsphase De I (1939–1945) festgestellt; in dieser zeitlichen Ausdehnung wie in N 10 hat es aber unter **unsern** Beispielen nicht seinesgleichen (Quasi-Reinbestand).

Phasenakzente. Dass die **Rasenentwicklung** bei solchen tabellarischen **Beständigkeiten** nur als Ausschnitt aus einer einzigen Phase taxiert werden kann, ist selbstverständlich. Von Interesse, auch hinsichtlich der Leistungsfähigkeit des methodischen Verfahrens, ist die Erfassung von allfällig hinter dieser starren Physiognomie vorhandenen feinern Regungen.

Sowohl Arten der **Festucetum**- wie der **Nardetum-Fraktion** zeichneten die Etappe 1941 übereinstimmend durch leichte Entfaltungen aus: *Agrostis tenuis* (2,5 . 2 . 1 . 1 . + D%), *Cerastium arvense* (2,5 . 1 . + . + . + D%) bzw. *Carex verna* (1,5 . + . + . + D%) und *Potentilla aurea* (1,5 . + . - . + . + D%).

Ähnlich wie in N 7, wenn auch in einer viel bescheideneren Form, war hier um 1941 eine herbose Fazies (I<sup>1</sup>) angedeutet.

Im **weitem** Ablauf besass höchstens noch die Zeit der Kontrollen 1947–1953 (I<sup>2-3</sup>) eine **fazielle** Note, **bedingt** durch *Achillea* (1,5 . 2 . 2 . + . + D%) und *Festuca rubra*



*loratum*, *Briza*  
*anunculus acer*  
 subperdurante  
*stentilla aurea*,

spanntes Prä/  
 in mag. Kurz-  
 1 (1939–1945)  
 er unsern Bei-

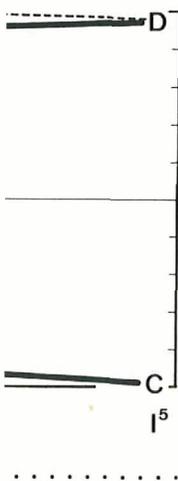
ischen Bestän-  
 inn, ist selbst-  
 methodischen  
 nomie vorhan-

en die Etappe  
 (2,5 . 2 . 1 . 1 .  
 (1,5 . + . + .

r hier um 1941

47–1953 (I<sup>e-3</sup>)  
*Festuca rubra*

1965



(2 . 2 . 4 . 2 . + D%), dann die Etappe 1959 (I') durch *Anthoxanthum* (+ . + . + . 1 . + D%). Das Stadium 1965 (I<sup>5</sup>) endlich ist durch extremste und ausschliesslichste *Nardus*-Prävalenz ausgezeichnet. Neben *Nardus* standen jetzt nur noch *Ranunculus acer* (1 D%) und *Veronica officinalis* (- . + . + . + . 1 D%) auf einem durch Zahlen auszudrückenden Flächenanteil.

Dieses jüngste Stadium war dem Aussehen eines Reinbestandes am nächsten gerückt.

#### b) Struktur, Syndynamik

Auch im Licht dieser Analyse verblieb die *Nardetum*-Struktur N 10 über die ganze Kontrollperiode 1941–1965 stationär. Die Werte der allgemeinen Flächendynamik lagen in keinem der hier publizierten Sukzessionsbeispiele dauernd so tief. Das entspricht praktisch einem absoluten Sukzessionsstillstand. Obwohl sich die ausgewerteten Mengenveränderungen z. T. kaum über die Schätzungsfehlergrenze heraus erheben, sei die Reihe der Minimalwerte schon der Kuriosität halber angeführt (Index v 1,1 . 1,2 . 1,2 . 1,4).

Zugleich ist in der Listentabelle durch Zahlen belegt, wie *Nardus* seine extrem hochgradige Dominanz (95–98 D%, Kontrollmittel 95,8 D%) in stabilster Weise über die ganze Kontrollperiode hin behauptete. (N 4: 83–95 D%.)

Strukturell bemerkenswert ist N 10 auch dadurch, dass das *Nardetum* hier im Vergleich zu den übrigen Flächen der Serie dauernd die geringste Beimischung von *Festucetum*-Gräsern enthielt (pauschal 4,5 . 4 . 6 . 4 . + D%), und überdies insofern, als diese mit der jüngsten Dominanzverschärfung fast ganz zurücktrat.

Ähnliches gilt auch von den *Festucetum*-Dikotylen (pauschal 5,5 . 5 . 3 . + . 1 D%). Beide Pauschalreihen zeigen, dass die Anteilverminderung in diesem fortgeschrittenen Stadium des strukturellen Ausgleichs sozusagen auf die Spitze getrieben wurde. Die Vorstellung einer zusatzvermindernden Wirkung der *Nardus*-Dominanz drängt sich von selbst auf.

Im übrigen ist gerade in dieser Fläche struktureller Erstarkung die Elastizität einiger Arten der *Festucetum*-Fraktion bemerkenswert und wiederum als rasches, sozusagen sensibles Reagieren auf vorübergehende leichte Dominanzlockerung zu verstehen. *Festuca rubra* (1953: 4 D%), *Agrostis tenuis* und *Cerastium arvense* (1941: je 2,5 D%) waren die einzigen Arten, welche kurz die Parvivalenzgrenze überstiegen. Diese relativ geringen positiven Ausschläge waren offensichtlich regenerative Reaktionen auf leichte Wildstörungen, von denen auch diese Fläche, wie beobachtete Spuren deutlich zeigten, nicht frei blieb.

Auch im Verhalten des Flächeninventars und der floristischen Fraktionsbeteiligung spiegelt sich die Schärfe der *Nardus*-Dominanz, wie deren temporäre Lockerung wider. Der schon bei der tabellarischen Sichtung erwähnte reduzierte Artenbestand in N 10 (Dauerinventar 12 Arten), ebenso wie die relativ hohe Zahl der Arten mit dauernd parvivalenten Flächenanteilen, lassen sich am besten als Ausdruck einer dauernden strukturellen Behinderung der Entfaltung verstehen. Auf relativ rasche Ausschlusswirkung gegenüber empfindlicheren Arten lassen verschiedene nur kurzfristige Präsenzen schliessen: *Trifolium repens* 1941, *Polygala alpestris* (Rosette) 1947, *Cerastium caespitosum* 1953, *Hieracium pilosella* 1941. Alle diese Feststellungen führen zur Vorstellung, dass in dieser *Nardetum*-Dauerfläche wirksame mengen- und inventarreduzierende Spannungen bestanden haben, die in Richtung eines Quasi-Reinbestandes wirkten. In keinem anderen *Nardetum*-Beispiel ist ein ebenso hohes Mass struktureller Konsolidierung erreicht worden.

Neben dem tiefen Index  $v(1,1-1,4)$  sprechen **alle Kontrollelemente**, die im Laufe der **Beobachtungszeit gewonnen** wurden, **für** die erreichte (bew. sich noch schwach fortsetzende) Verfestigung des Rasengefüges. Auch die **Inventarbewegung** (Ziffer i: 6. 5. 3. 2) hat sich beruhigt. Im **Mengenverhältnis** stand **nun** einer fast hundertprozentigen **Nardus-Deckung** (1965: 98 D%) ein stärkst verminderter **Festucetum-Anteil** gegenüber (1D%), also: Maximale **Nardus-Dominanz-Verfestigung** in reinster **Prä/parvi-Konstellation**. **Ausser** der herrschenden Art *Nardus stricta* enthielt das **Meterquadrat** noch 16 Arten, wovon (**ausser *Ranunculus acer* und *Veronica officinalis* mit 1 D%**) alle nur in Spuren (+) vorhanden waren. **Abb. 98.**

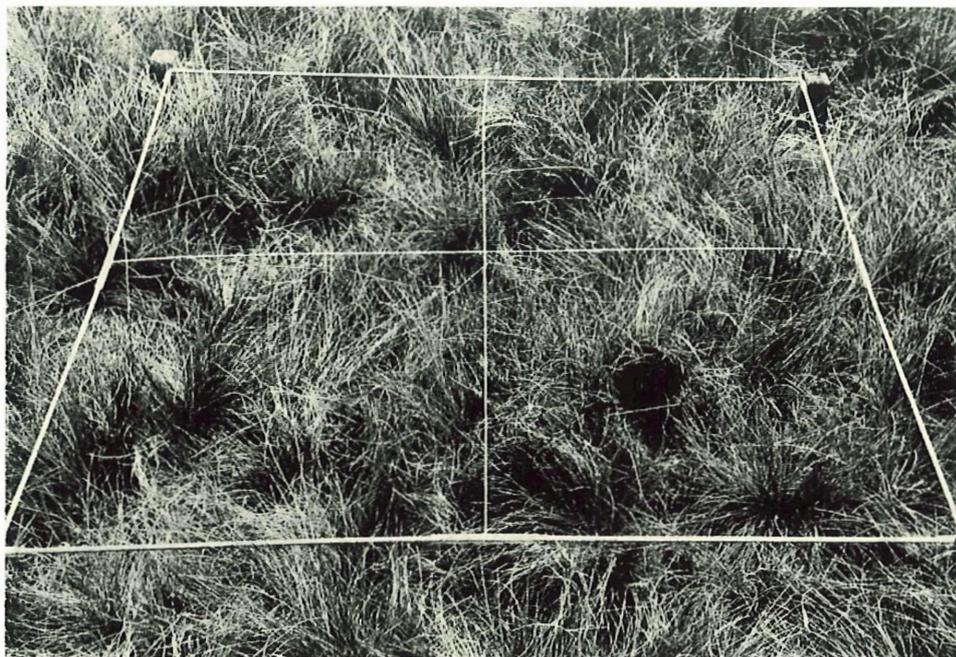


Abb. 98. N 10, 21. August 1965: **Nardetum-Phase P**, mit dichtester **Nardus-Besetzung** (98 D%). Von den beigemischten 16 Arten dieser Etappe besitzen ***Ranunculus acer* und *Veronica officinalis*** je 1 D%, die **übrigen 14 Arten** geringem Anteile. **Flächenlage** horizontal. Mittlere **Rasenhöhe** 20 cm. N 10 war die **strukturell stabilste Dauerfläche** aller unserer Beispiele. **Deckungswert** von **Nardus** aller 5 Kontrollen 1941–1965: 95–98 D%.

## Nardetum-Dauerfläche N 11. Sukzessionstabelle XX

### a) Diagnostische Phasenbestimmung 1941-1965

Dauerinventar. Mit N 11 wurde eine leicht abweichende Stelle der *Nardetum*-Weide zur Kontrolle gewählt, um zu prüfen, ob der Sonderzustand unter den gleichen **Allgemeinbedingungen** der Schonungssituation allmählich überwunden und die Entwicklung in einen allgemeinen **Sukzessionstyp** einlenken würde. Die gewonnene **Listenserie** zeigt, dass diese Rasenpartie ihre Eigenart hochgradig bewahrte. Zugleich behauptete diese Fläche **1941-1965** mit 19 Arten das umfangreichste Dauerinventar der Nardetum-Serie II (das kleinste besass N 10 mit 12 Arten). Das Wechselinventar von N 11 (11 Arten) ist, gemessen am starken Grundstock, bemerkenswert gering (**57,8%**). N 11 erwies sich als **unser** inventarfestestes Beispiel. Tab. 26, Fig. 91.

Etappeninventar-Minimum 1959: 23 (19 + 4) Arten, Maximum 1947: 27 (19 + 8) Arten.

Das Dauerinventar von N 11 war heterogen zusammengesetzt. Ausser den geläufigen Fraktionen C und D, welche hier mit 9 respektive 7 Arten vertreten sind, enthielt es den Zwergstrauch *Calluna vulgaris* (Fraktion E) sowie 2 Arten einer hier nicht näher definierten Fraktion X (*Elyna myosuroides* und *Helianthemum grandiflorum*). Ausser durch die **letztern** 3 Arten ist das Dauerinventar N 11 noch durch *Antennaria dioeca* (Fraktion D), welche allen Flächen dieser Serie sonst fehlte, ausgezeichnet, ebenso durch die **subperdurante** *Koeleria pyramidata*, eine Art der trockenen Karbonatweiden (**hier** zu Fraktion C gestellt).

Weitere Arten des Dauerinventars waren ausserdem nur noch in einer oder zwei der andern Flächen beständig, so *Briza* (auch in N 7, N 10), *Trifolium repens* (N 7, N 9), *Campanula scheuchzeri* (N 8, N 10), *Potentilla aurea* (N 7), *Selaginella selaginoides* (N 8, N 9), *Polygonum viviparum* (N 7, N 8).

Als negatives Merkmal der Dauerfläche sei **schliesslich** das dauernde Fehlen von *Veronica chamaedrys* und *Veronica officinalis* hervorgehoben.

In der quantitativen **Konstanzprüfung** erweist sich auch N 11 als dauernd **hochgradig** durch die Nardetum-Fraktion geprägtes Sukzessionsbeispiel.

Der Nardus-Wert (75-88 D%, Reihenmittel **80,2 D%**), schwankte in mässigem Umfang und fiel nicht so weit zurück wie in N 9. Neben Nardus behaupteten sich einzelne Begleitarten mit einer gewissen Beständigkeit im **Flächenmuster**, so aus Fraktion C *Festuca rubra* (2-12 D%), *Agrostis tenuis* (1-3 D%), *Ranunculus acer* (1-2,5 D%) und aus Fraktion D *Potentilla aurea* (2,5-10 D%). Auch der Zwergstrauch *Calluna vulgaris* (2-7,5 D%) bewahrte dauernd einen namhaften Anteil.

Als konstanter Zug der Beobachtungsperiode sei weiter vermerkt, dass selbst in dieser verhältnismässig buntgemischten Dauerfläche eine ganze Anzahl von Arten dauernd auf Tiefstwerten verblieb, so aus Fraktion C: *Anthoxanthum* oder *Briza media*, *Campanula scheuchzeri*, *Galium pumilum*, aus Fraktion D: *Luzula multiflora*, *Polygonum viviparum*, *Selaginella selaginoides* sowie die **Nardetum-fremden** Gäste (Fraktion X) *Elyna* und *Helianthemum*.

Diese Beständigkeitsanalyse zeigt, dass Fläche N 11, **1941-1965**, sowohl in ihrer floristischen wie in ihrer quantitativen Zusammensetzung recht fest blieb und in dieser Beharrlichkeit durchaus den übrigen Nardeten gleicht. Eigenartig wirkt indessen die Tatsache, dass sich auch die **kombinationsfremden** Arten in N 11 nicht anders verhielten. Wenn **wir**, wie bisher, aus der langfristig bewährten Artenkombination auf den **öko-**

ie im Laufe der  
schwach fort-  
(Ziffer i: 6.5 -  
lertprozentigen  
nteil gegenüber  
parvi-Konstel-  
rquadrat noch  
1 D%) alle nur



tzung (98 D%).  
*Veronica officinalis*  
rasenhöhe 20 cm.  
wert von Nardus

Kontrolljahre	1941	1947	1953	1959	1965	Perdurante (subperd.) Arten
Gesamtdeckung (D%)	100	100	100	100	100	
B) <i>Phleum alpinum</i>	D% +	+	+	—	+	(P)
C) <i>Festuca rubra</i>	4	4	12	4	2	P
<i>Agrostis tenuis</i>	3	2	2	2	1	P
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+	+	1	+	P
<i>Briza media</i>	+	+	1	+	+	P
<i>Koeleria pyramidata</i>	4	2	1	—	+	(P)
<i>Ranunculus acer</i>	1,5	1,5	1	1	2,5	P
<i>Trifolium repens</i>	2,5	4	1	1	+	P
<i>Achillea millefolium</i>	4,5	1,5	1	1	+	P
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Galium pumilum</i>	1,5	+	1,5	+	+	P
<i>Cerastium arvense</i>	+	+	—	—	—	
<i>Polygala alpestris</i>	—	+	—	—	—	
<i>Lotus corniculatus</i>	—	+	+	+	+	(P)
D) <i>Nardus stricta</i>	80	82	76	75	88	P
<i>Carex verna</i>	4	1,5	1,5	+	+	P
<i>Luzula multiflora</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Polygonum viviparum</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Potentilla aurea</i>	2,5	3	5	10	8	P
<i>Antennaria dioeca</i>	+	+	+	1	4	P
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	+	+	+	P
<i>Bostrychium lunaria</i>	+	—	—	+	+	
<i>Carlina acaulis</i>	+	—	—	—	—	
<i>Gentiana cruciata</i>	+	+	—	—	—	
<i>Senecio abrotanifolius</i>	—	+	+	+	+	(P)
<i>Hieracium pilosella</i>	—	+	+	—	+	
<i>Crocus albiflorus</i>	—	—	+	+	+	
E) <i>Calluna vulgaris</i>	2	2,5	6	7,5	2,5	P
X) <i>Elyna myosuroides</i>	2	1,5	1	1	1	P
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	+	1	2	1	+	P
K) <i>Brachythecium glareosum</i>	+	—	—	—	—	
<i>Cladonia furcata</i>	+	+	—	—	—	

## N 11, Auswertung der Artenzahlen (Gefässpflanzen)

Etappeninventar	1941	1947	1953	1959	1965	P	V
Total 1941-1965: 30	25	27	25	23	26	19	11
Fraktionsanteile: B) 1	1	1	1	—1	0	+1	1
C) 13	11	+2	13	—2	11	—1	10
D) 13	10	—2	10	—1	10	+1	11
E) 1	1	+2	1	+1	1	+1	1
X) 2	2	1	2	1	2	1	1
Inventardynamik (Ziffer i)	6	4	4	3			

## Dauerfläche N 11

## N 11, Auswertung der Mengenverhältnisse

I) <i>Etappenzustände</i>	1941	1947	1953	1959	1965
Nach Fraktionsanteilen (D%, Pauschalbeträge)					
Phleetum-Fraktion	+	+	+	—	+
Festucetum-Fraktion	21	15	20,5	10	5,5
<b>Nardetum-Fraktion</b>	<b>86,5</b>	<b>86,5</b>	<b>82,5</b>	<b>86</b>	<b>100</b>
<b>Callunetum-Fraktion</b>	<b>2</b>	<b>2,5</b>	<b>6</b>	<b>7,5</b>	<b>2,5</b>
Elynetum-Fraktion	2	2,5	3	2	1
Fraktionsformeln	(b)	(b)	(b)		(b)
	C	e	C	e	e
	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>	<b>D</b>
	(e)	e	e	e	e
	(x)	x	x	(x)	(x)
Nach Wuchsformen (D%, Pauschalbeträge)					
Zwergsträucher	2	2,5	6	7,5	2,5
<b>Graminiden</b>	<b>98</b>	<b>93</b>	<b>94,5</b>	<b>83</b>	<b>92</b>
Herbiden	<b>15,5</b>	<b>11</b>	<b>11,5</b>	<b>15</b>	<b>14,5</b>
Moose, Flechten	+	+	—	—	—
II) <i>Intervallbewegung</i>	1941/47	1947/53	1953/59	1959/65	
Allgemeine Flächendynamik (Index $v$ )	2,7	<b>4,7</b>	<b>3,9</b>	<b>5,2</b>	
Regressionsbetrag ( $v^-$ )	-1,8	-1,9	-2,5	-2,3	
Progressionsbetrag ( $v^+$ )	+0,9	+2,8	+1,4	+2,9	
Fraktionsdynamik (Index $f$ )					
Phleetum-Fraktion $f^B$	0	0	—	+	
<b>Festucetum-Fraktion</b> $f^C$	-1,0	+0,9	-1,7	-0,7	
Nardetum-Fraktion $f^D$	0	-0,7	+0,6	+2,3	
<b>Callunetum-Fraktion</b> $f^E$	+0,1	+0,6	+0,3	-0,8	
Elynetum-Fraktion $f^X$	+0,1	+0,1	-0,2	-0,1	

N 11, Phasenbezeichnung	1941	1947	1953	1959	1965
	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	III
	Nardetum-Phase . . . Achillea- Fazies		Nardetum-Phase . . . <b>Trifol.</b> <b>repens-</b> Fazies	Nardetum-Phase . . . mit Calluna- <b>Anreicherung</b>	<b>Narde-</b> tum- Phase Pot. aurea-Fazies

## Anmerkung zu Sukzessionstabelle XX

Lokalsituation N 11: **1-m<sup>2</sup>-Fläche**, fast horizontal (2° geneigt, W-Exposition); die westlichste der Flächengruppe, nachmittags am frühesten beschattet. Schneedecke (**6. April** 1955) 110 cm.

Aufnahmedaten der **Listenkontrollen**: 16. September 1941; **10. August** 1947; 25. Juli 1953; **4. August** 1959; **21. August** 1965. Alle Aufnahmen von B. **Srüssi**.

Perdurante  
(subperd.)  
Arten

(P)

P

P

P

(P)

P

P

P

P

(P)

P

P

P

P

P

P

(P)

P

P

P

P V

19 11

0 1

9 4

7 6

1 0

2 0

logischen Dauerflächencharakter **schliessen**, so liegt es nahe, hier aus dem Verbleiben der fremden Einschlüge auf örtlich leicht abweichende **Bodenbedingungen zu schliessen** (Heterogenität des Moränengrundes).

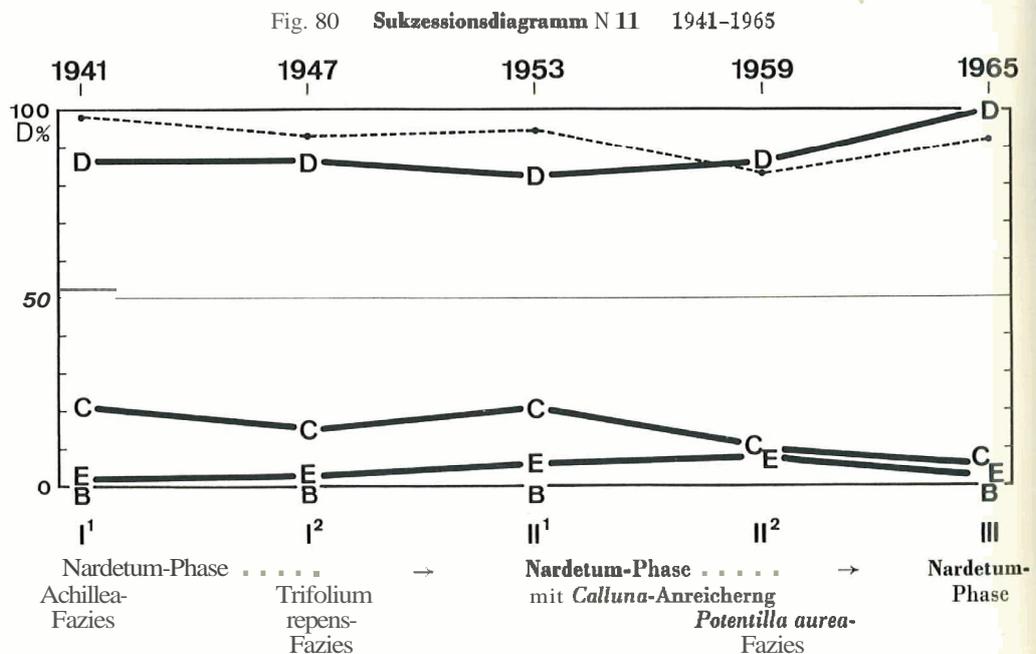
Eine besondere Aufgabe der folgenden **Kontrollauswertung** wird es sein, vom strukturell-sukzessionellen Geschehen aus die Frage zu prüfen, wie weit hier eine blosse Trägheit und Unbeweglichkeit einer **Zufallsvereinigung** vorliegt oder ob (neben abweichenden **Standortsbedingungen**) von der Vegetation ausgehende regulierende Kräfte zur Auswirkung gelangten.

Phasensichtung. Die **Listenfolge** in N 11 zeigt eine deutliche, wenn auch wenig tiefgreifende Gliederung.

Nach den **Deckungswerten** von *Nardus* (80. 82 . 76 . 75 . 88 D%) drängt sich eine **Dreigliederung**, in eine erste Phase mit 41-Deckung (1941, 1947), eine zweite mit  $\frac{3}{4}$ -Deckung (1953, 1959) und eine dritte (1965) mit stärkster, nahezu  $\frac{9}{10}$ -*Nardus*-Deckung auf.

Die Tabelle hält verschiedene **Artbewegungen** fest, die mit zeitlich entsprechenden Wendepunkten entgegengesetzt verlaufen. So stimmen bei *Calluna vulgaris* (2 . 2,5 . 6 . 7,5 . 2,5 D%) die Tiefstände zeitlich mit den Hochständen von *Nardus* überein, während die **Calluna-Hauptentfaltung** mit der *Nardus*-Depression zusammenfällt.

Doch bemerkt man in den **einzelnen** Fraktionen keine völlige Einheitlichkeit des Artverhaltens. Von den Arten der *Nardetum*-Fraktion zeigt *Carex verna* (4. 1,5 . 1,5 . + . + D%) eine durchgreifende Regressionsbewegung, *Potentilla aurea* (2,5 . 3 . 5 . 10 . 8 D%) dagegen eine Progression wenigstens bis 1959 und damit ein Verhalten, das die Analogie zur *Calluna*-Progression jenes Zeitabschnittes (Phase I und II) verrät. Der



spätere *Potentilla*-Rückgang (1959/1965) ist allerdings nur gering. Durchwegs progressiv verhielt sich *Antennaria dioeca* (+ . + . + . 1 . 4 D%).

Unter den Arten der Fraktion C sind zwei Gruppen zu erkennen. Die einen, wie *Festuca rubra* (4 . 4 . 12 . 4 . 2 D%), *Briza media* (+ . + . 1 . + . + D%) oder *Galium* (1,5 . + . 1,5 . + . + D%) zeigen eine ± deutliche Entfaltungstendenz in der zweiten Phase (Nardus-Depression), besonders zu deren Beginn (II<sup>1</sup> 1953).

Bei *Ranunculus acer* (1,5 . 1,5 . 1 . 1 . 2,5 D%) und *Trifolium repens* (2,5 . 4 . 1 . 1 . + D%) fällt ein Tiefstand in die II. Phase.

Mehrere Festucetum-Arten zeigten wie *Carex verna* (D) eine durchwegs rückläufige Tendenz, so *Agrostis tenuis* (3 . 2 . 2 . 2 . 1 D%), *Achillea* (4,5 . 1,5 . 1 . 1 . + D%) oder auch *Koeleria* (4 . 2 . 1 . — . + D%).

Im gleichen Bewegungssinne sind (aus Fraktion C) *Cerastium arvense* und *Polygala alpestris* mit der Phase II ganz ausgefallen.

Im übrigen ist bemerkenswert, dass mehrere Arten der Festucetum-Fraktion im Laufe der Nardetum-Phase I ihr (temporäres) Reihenmaximum besaßen. Jenes von *Achillea* setzte auf Etappe 1941 (I<sup>1</sup>) einen faziellen Akzent, jenes von *Trifolium repens* auf Etappe 1947 (I<sup>2</sup>).

Die Phasenerfassung und damit der Überblick über das komplexe Geschehen dieses Beispiels N 11 ist nicht ganz leicht. Das hängt offenbar mit der heterogenen Flächenzusammensetzung und der Mosaikstruktur des Rasens zusammen, in der sich auf kleinstem Raum verschiedene Wandlungstendenzen überkreuzen.

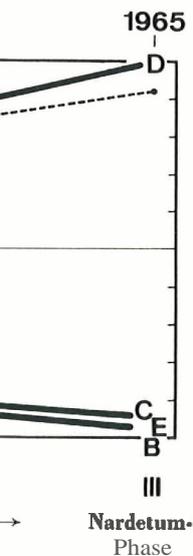
## b) Struktur, Syndynamik

Die allgemeine Flächendynamik (Index v 2,7 . 4,7 . 3,9 . 5,2) blieb durchwegs schwach, zeigte aber im zweiten und besonders im letzten Intervall eine Belebung, so dass schon diese Zahlenreihe auf einen nicht ganz ausgeglichenen Entwicklungsgang weist, und man sich gleich nach störenden (und sich zeitweise verschärfenden) Ausseninflüssen umsieht. Nach der Lage dieser Fläche zum schattenden Waldrand könnte eine Änderung mikroklimatischer Verhältnisse, angesichts der Wegnähe eine örtlich vermehrte Passantenstörung usw., in Frage kommen.

Phase I (Kontrolle 1941, 1947). Die rasenbeherrschende Art *Nardus stricta* verrät in den Listenbefunden dieser Phase unbestreitbar eine Konsolidierungstendenz (80 → 82 D%). Innerhalb der Nardetum-Fraktion zeigte die raumliebende *Carex verna* einen Mengenschwund (4 → 1,5 D%). *Carlina* und *Botrychium lunaria* verschwanden zu dieser Zeit aus der Fläche, was sich insgesamt als struktureller Reduktionseffekt verstehen liesse.

Die Zwergstrauch-Fraktion E (*Calluna vulgaris*), die in diesem Flächenbeispiel eine ganz besondere Beachtung fand, entwickelte in Phase I keine nennenswerte Entfaltungskraft (2 → 2,5 D%), wurde durch die leichte Nardus-Erstarkung aber nicht beeinträchtigt.

Die Festucetum-Fraktion C liefert wesentlich ergänzende Resultate zur Beurteilung dieser Phase I. Das Fraktionspauschal zeigte einen deutlichen Rückgang (21 → 15 D%), und zwar in seiner graminosen (11 → 8 D%) und herbosen Komponente (10 → 7 D%). Das sind entschieden Anzeichen einer allgemeinen Dominanzfestigung der Nardetum-Fraktion. Auch die relativ hohen Anteile der Festucetum-Fraktion in dieser Phase und besonders 1941 lassen vermuten, dass die Stelle vor Kontrollbeginn Störungen erfahren hat und sich seither in Regeneration befand.



Die Nardetum-fremden Elemente der Fraktion X behaupten zwar weitgehend ihre kleinen Anteile (*Elyna* 2 → 1,5 D%). Für den ruhigen Charakter der **Phasenfestigung 1941–1947** spricht auch die geringe allgemeine Flächendynamik (Index v 2,7) dieser Phase I.

Phase II. Im Intervall 1947/1953 (Index v 4,7) ist eine fast ruckartige Wandlung angedeutet, der in der formalen Sichtung die Bedeutung eines **Phasenwechsels** beigegeben wurde.

Nach den Verschiebungen, die 1953 zur **Bilanzierung** gekommen sind, muss auf erneute strukturelle Störungen und darauffolgende Regenerationen **zurückgeschlossen** werden. Nardus, als **Dominanzart**, hat einen deutlichen Rückschlag erlitten (82 → 76 D%). Umgekehrt deuten die Zunahmen in der Festucetum-Fraktion (15 → 20,5 D%), namentlich jene von *Festuca* (4 → 12 D%) und *Galium pumilum* (+ → 1,5 D%), auf Ausgleichsprozesse. Antwort auf eine Gefügelockerung hin mag auch die leichte Zunahme von *Potentilla aurea* (3 → 5 D%) sein.

Auch *Calluna* hat sich relativ stark ausgeweitet (2,5 → 6 D%), es war ihre stärkste hier beobachtete **Progression** (Index s +0,6). Ob auch diese Zwergstrauch-Ausweitung als Kompensationsbewegung zum **Nardus-Schwund** aufzufassen ist, lässt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Es hat aber eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, dass auch für diesen Impuls der **Nardus-Rückgang** der eigentliche Anlass war.

Über die Ursache der Nardus-Verluste liegen wenig **Anhaltspunkte** vor. Die Wegnähe lässt mit **Fremdeinflüssen** rechnen, in diesem Fall namentlich mit Störungen, welche in Zusammenhang mit dem gelegentlichen Fuhrwerkverkehr zustandekamen (weidende bzw. scharrende Pferde bei Anlass von **Warenumladung?**). **Düngereinflüsse** scheinen jedoch nicht wesentlich beteiligt gewesen zu sein (Stationärbleiben oder Rückgänge leicht nitrophiler Arten wie *Phleum alpinum*, *Ranunculus acer*). Am Rückgang von *Trifolium repens* (4 → 1 D%) war vermutlich selektive **Beweidung** beteiligt.

Die Phase II nahm ihrerseits einen **ruhigeren** Verlauf (Index v 1953/1959: 3,9). Verschiedene Anzeichen sprechen für eine relativ ungestörte Rasenverfestigung in dieser Zeit.

Nardus blieb zwar stationär bei ihrer  $\frac{3}{4}$ -Deckung. In Fraktion D fiel *Carex verna* leicht zurück (1,5 → + D%), *Potentilla aurea* aber verdoppelte ihren Anteil (5 → 10 D%).

*Calluna* (Fraktion E) hat ihren Anteil nur unwesentlich verstärkt (6 → 7,5 D%); möglich, dass der wieder verdichtete Rasen eine weitere Entfaltung hemmte.

Als Zeichen der **Überwindung des Regenerationsstadiums** kann das **Wiederzurückfallen** von *Festuca rubra* auf ihren früheren Stand (12 → 4 D%) aufgefasst werden. Im gleichen Sinn interpretieren lässt sich auch das Zurückgehen von *Briza* und *Galium*. Mit der **Wiederverfestigung** der **fraktionellen Nardetum-Vorherrschaft** 1953–1959 (82,5 → 86,5 D%) fielen bemerkenswerterweise thermophile Arten wie *Carex verna* (1,5 → + D%) zurück oder, wie *Koeleria pyramidata*, ganz aus.

Zu diesem **Bilanzergebnis** von 1959 gehört aber auch die **im grössern (makrogenetischen) Rahmen** wichtige Feststellung, dass **trotz** der unmittelbaren Waldnähe in N 11 keine **Baumpflanzen** aufgegangen sind.

Phase III (Kontrolle 1965). Der **Übergang** in diese jüngste Flächenphase erfolgte **mit** einer deutlichen Belebung der **Flächendynamik** (Index v 5,2). Auch **äusserlich** fiel die kräftige Verstärkung der Nardus-Deckung auf (75 → 88 D%), sowie der deutliche **Calluna-Schwund** (7,5 → 2,5 D%). Schon diese zwei Bewegungen weisen auf eine erfolgreiche Intensivierung des Dominanzausbaus von Nardus. Sie erfolgte im Rahmen

weitgehend ihre Phasenfestigung (lex v 2,7) dieser

artige Wandlung im Wechsellagerungsbe-

id, muss auf er- zurückschlo- g erlitten (82 → 15 → 20,5 D%), → 1,5 D%), auf die leichte Zu-

rar ihre stärkste uch-Ausweitung lässt sich nicht it für sich, dass ar.

e vor. Die Weg- mit Störungen, zustandekamen Düngereinflüsse üben oder Rück- . Am Rückgang beteiligt.

953/1959: 3,9). verfestigung in

fiel *Carex verna* Anteil (5 → 10

(6 → 7,5 D%); mmt.

Wiederzurück- isst werden. Im und *Galium*. Mit 3-1959 (82,5 → verna (1,5 → +

n (makrogeneti- ldnähe in N 11

enphase erfolgte h äusserlich fiel sowie der deut- weisen auf eine gte im Rahmen

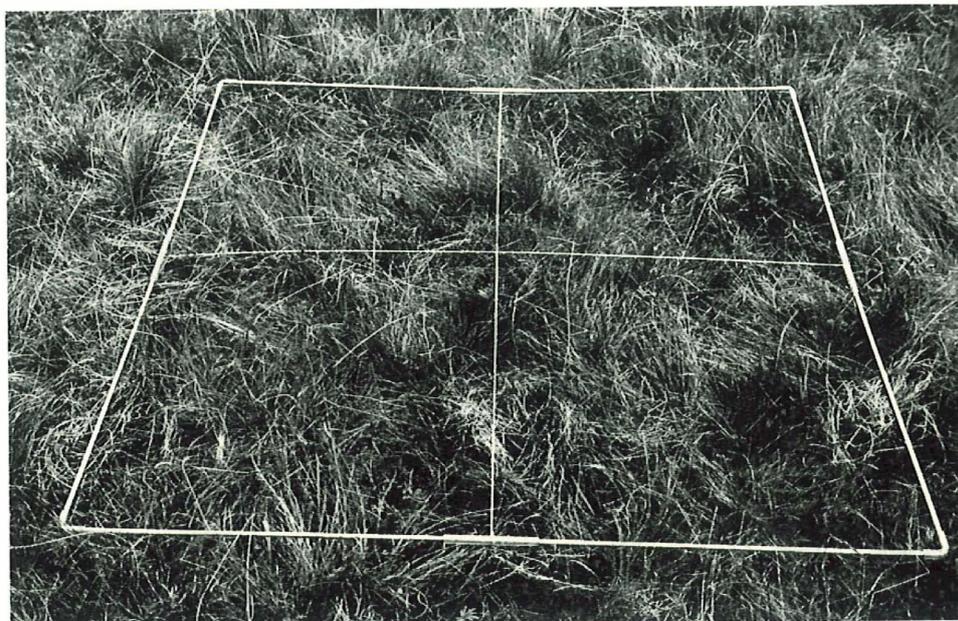


Abb. 99. N 11, 21. August 1965: Fortgeschrittene Verdichtung der Nardetum-Phase. *Nardus*-Besetzung 88 D%, *Calluna* (1959: 7,5 D%, 1965: 2,5 D%) fast vollständig überwachsen. Beigemischte *Festucetum*-Gräser (von 1953: 16 D%) auf 3 D% reduziert. Etappeninventar: 26 Arten.

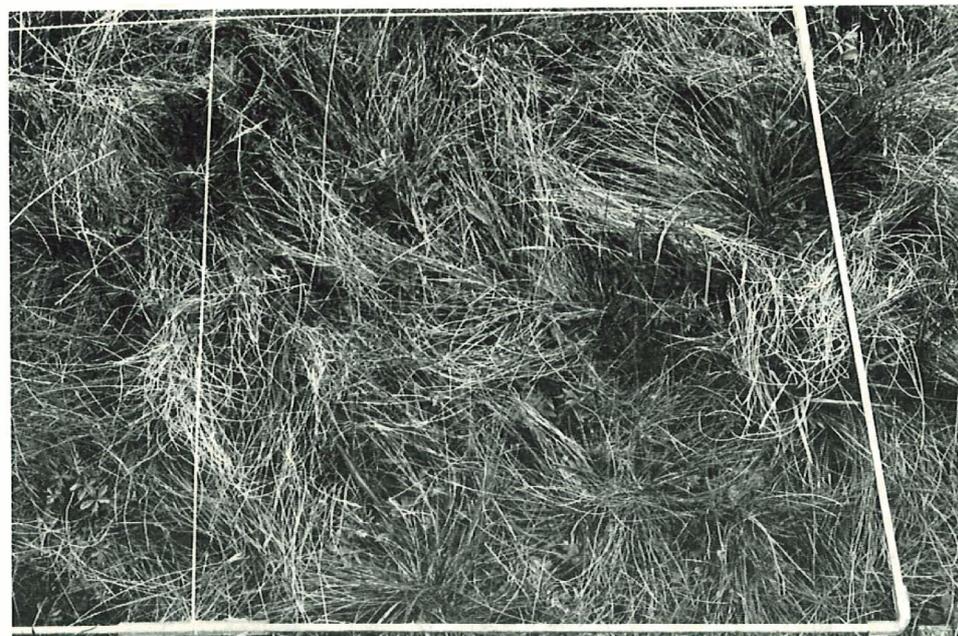


Abb. 100. N 11, 21. August 1965: Detailaufnahme eines Flächenviertels. Zwischen den strukturell dominanten *Nardus*-Blättern suchen Licht: *Potentilla aurea*, *Antennaria dioica*, *Ranunculus acer*.

einer **Vervollständigung** der Nardetum-Vorherrschaft (Fraktion D 86 → 100 D%), während gleichzeitig die Festucetum-Fraktion C auf einen vorher nie erreichten Tiefstand (5,5 D%) zurückgedrängt erscheint. Abb. 99 und 100.

Unter den D-Arten fiel *Potentilla aurea* (10 → 8 D%) leicht zurück, *Antennaria dioeca* vermochte sich etwas **auszuweiten** (1 → 4 D%).

Diese jüngste **Phasenentwicklung** spricht für ein Weiterschreiten der **Verheidungsprozesse**. Andererseits weist *Ranunculus acer* (1 → 2,5 D%) und das Wiederauftauchen von Phleum auf gelegentliche Düngereinflüsse, die aber die Gesamttendenz der **Flächenentwicklung** N 11 nicht zu verwischen vermochten.

### Übersichtsauswertung der Nardetum-Dauerflächenserie II, N 7 – N 11, 1941–1965

Auch in dieser **Flächengruppe** werden manche Sukzessionserscheinungen, die im **einzelnen Flächenablauf** oft nur unbestimmt **angedeutet** sind, **erst** in der **Serienauswertung** richtig greifbar und erreichen, im **Gruppenzusammenhang** oder in der **Parallelität** der **polytopen Wiederholung** betrachtet, ihr volles Gewicht.

Die **Sukzessionsumstände**. Um die in **nachfolgender** Übersichtsauswertung dieser Nordetum-Gruppe als **Regel** oder **Ausnahme** erkannten **Entwicklungserscheinungen** auf **allfällige äussere Abhängigkeiten hin** untersuchen **zu können**, sei wiederum **vorgängig** ein Blick auf die **örtlichen Sukzessionsumstände** der Beobachtungszeit **geworfen** und **diese** Bedingungen auf ihre **Gleichförmigkeit** oder Abwandlung hin **geprüft**.

Im **Gegensatz** zur **Nardetum-Serie I** (N 1 – N 6), mit ihrer gleitend zunehmenden **Föhrenbebuschung**, haben die Lokalverhältnisse dieser Waldwiese mit den Flächen N 7 bis N 11 im Laufe der **Kontrollzeit** **keine** wesentliche **Gesamtwandlung** erfahren. Weder die umgebende **Waldkulisse**, noch der im **ganzen** spärliche **Baumjungwuchs** auf der **Rasenfläche** selbst, haben sich in dieser Zeitspanne **massgeblich** verändert. Einzelne **Bergföhrengebüsche** der **Wiesenumrahmung** verdichteten oder **vergrösserten** sich etwas (NE von N 8), andere sind durch **Wild- und Schneebruchschäden** lichter geworden. Ebenso sind **einzelne Bäume** des nahen **Waldrandes** **inzwischen** etwas erstarkt, andere aber teilweise **abgestorben**, **so dass** sich die **Gesamtökologie** (Beschattung, Luftfeuchtigkeit usw.) dieser **Nardetum-Lokalität** dadurch 1941–1965 keineswegs erheblich verschoben **haben kann**. Keinesfalls **kann** in dieser **Lichtung** mit einer analogen **Standortswandlung** gerechnet werden, wie sie in der **Nardetum-Lokalität I** (N 1–N 6), mit dem ungestüm erstarkenden **Bergföhren-Jungwuchs**, im **engeren Flächenbereich** **zustandegekommen** ist. Dieser Unterschied in den **Sukzessionsumständen** der **beiden Nardetum-Lokalitäten** – dort klar **sich verschiebend**, hier **± gleichbleibend** – ist für die vergleichende **Gruppenauswertung** der **Sukzessionserscheinungen** sehr wichtig.

Der Fall direkter Baumkontakte, wie er in Serie I gegen **Kontrollschluss** hin in mehreren **Dauerflächen sukzessionell** wirksam wurde, **spielte** in dieser Serie II keine Rolle. Eine Andeutung in dieser **Richtung** fand sich höchstens in Fläche W 8 in Kontrolle 1965.

Hinsichtlich der Witterungsablaufes **kann** in **beiden** Lokalitäten trotz der etwas verschiedenen Höhenlage mit übereinstimmenden Klimaeinflüssen gerechnet werden. Die feuchten Sommer gegen Ende der **Beobachtungszeit** (nach 1955 und in den 60er Jahren) wären als allfällig modifizierende Umstände **grundsätzlich** für beide Flächenserien ins Auge zu fassen.

Die **Wildfrequenz** (Hirsch, Reh, Hase) war hier, nach Direktbeobachtung und Spuren in der Vegetation zu **schliessen**, im ganzen geringer als in der **Nardetum-Lokalität I**. Zu fleckenweiser oder stärker um sich **greifender** Wilddauerweide (vgl. De- und PF-Beispiele) kam es auch in diesem **Magerrasen** niemals. Wirkungen selektiver und **punktweiser Äsung**, Wildlösung sowie vereinzelt **Scharreffekte** in der Rasenstreu wurden jedoch auch hier beobachtet. Eine **Häufung und Intensivierung** von Wildeinflüssen in bestimmten Zeitabschnitten, die als Anlass einer allgemeinen Phasenbeeinflussung in Frage hätte kommen können, war nicht zu bemerken.

Hingegen scheint sowohl die Zeit während des ersten Kontrollintervalls (1941/1947), als auch die **allerjüngste** Zeit durch anthropogene Einflüsse auf die Rasenvegetation gekennzeichnet, die in **Zusammenhang** mit dem Grenzverkehr (Livigno, **Spöltal**) stehen (vgl. N 7, evtl. N 9).

Angesichts des regen sommerlichen Touristendurchgangs und des gelegentlichen **Kleinfuhrwerkbetriebes** auf dem benachbarten **Livigno-Strässchen**, trotz der **Wildbe-suche**, können die störenden **Ausseneinwirkungen** auf die Rasenentwicklung dieser Flächenserie im ganzen genommen als mässig bezeichnet werden. Wichtig für die **Gesamtauswertung** ist, dass die meisten Eingriffe sich auf einzelne Flächen und auf kürzere Zeitabschnitte beschränkten, so dass sie als vorübergehende Ausnahmefälle erkannt und isoliert in Rechnung **gestellt** werden können.

#### Die **Sukzessionselemente** in der Serienübersicht N 7–11, 1941–1965

Allgemeine Flächendynamik. Fig. 81. Aus der Serienübersicht ergeben sich keine greifbaren Anzeichen einer **Gesamtverschiebung** der Flächendynamik 1941–1965, weder im Sinne eines allgemeinen **Fallens**, noch eines Ansteigens. Ebenso gibt es hier keine Akzente, die gleichzeitig in mehreren Flächen zu bemerken wären (wie dies z. B. für N 1–5 in Fig. 56 ersichtlich ist).

In der Flächengruppe Nardetum **II** blieb es im ganzen bei bemerkenswert niedrigen Änderungsgeschwindigkeiten; der Index **v** betrug im Flächenmittel N 7–11, 1941 bis 1965, nur 3,3! Diese Befunde weisen somit auf ein im allgemeinen geringes **Geschehen**, ja auf ein weitgehendes **Stagnieren** der strukturellen Wandlungsprozesse. Die stärkste **Belebung** in N 9 (1941/1947), bei der der Index **v** auf den Wert 8,4 («mässige Intensitäts») stieg, ragt bereits als eine markante Ausnahme aus dem allgemeinen Verhalten der Flächen und Bilanzierungsabschnitte.

Unter den Einzelflächen lieferten **N 10**, N 7 und N 8 Beispiele einer besonders **gleichmässigen** und ruhigen **Entwicklungsdynamik**, wogegen sich die Flächen N 9 und N 11 durch etwas stärkere und ruckweise Bewegungen auszeichnen (Fig. 81).

Die **v-Kurve** von N 10 verläuft in **allen** Bilanzierungsabschnitten unter der Kurve des **Gruppenmittels**. Nach diesem formalen **Bewegungsvergleich** darf N 10 als der am ruhigsten verlaufene **Sukzessionsfall** gelten. Wie aus der Einzeldarstellung hervorgeht, verkörpert N 10 einen Nardetum-Bestand, der während der **24jährigen** Beobachtung sozusagen in absoluter Sukzessionsruhe verharrte.

Tabelle 19  
Allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ) in der Nardetum-Serie II  
1941–1965

Intervalle	1941 / 1947 / 1953 / 1959 / 1965	Reihenmittel
N 7	4,3   2,6   2,2   2,3	2,9
N 8	1,8   2,6   2,5   3,8	2,7
N 9	8,4   3,2   5,4   6,2	5,8
N 10	1,1   1,2   1,2   1,4	1,2
N 11	2,7   4,7   3,9   5,2	4,1
Intervallmittel N 7–11	3,7   2,9   3,0   3,8	3,3

Die unruhigen Kurven gehören in der Tat durchwegs zu Flächen, die auch in ihren strukturell modifizierten Phasen äussere Einwirkungen erkennen liessen. Der erwähnte Spitzenwert in N 9 (vgl. Einzelbeschreibung) besteht aus einem plötzlichen **starken Nardus-Schwund**, nebst festucosen Regenerationsprozessen, im **Übergang** zur *Festuceto-Nardetum*-Phase. In dieser Übersicht kennzeichnet sich jener Wandel somit erst recht als kurzes und **örtliches** Sondergeschehen, dem deshalb im Rahmen der lokalen **Vegetationsentwicklung** keine generelle Bedeutung zukommt. Jener Phasen-

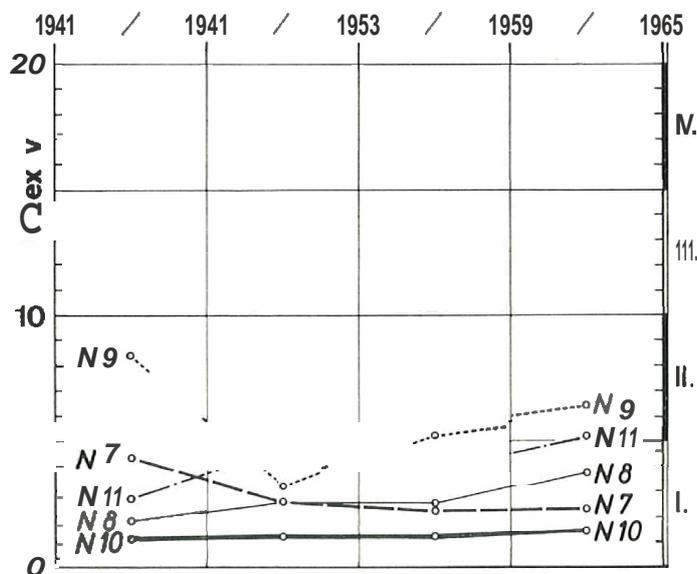


Fig. 81  
Serienübersicht über die allgemeine Flächendynamik (Index  $v$ ), N 7–11, 1941–1965.  
Ausser zeitweiser Belebungen in einzelnen Flächen (N 9, N 11 usw.) blieb die Dynamik dieser Nardeten sehr ruhig (N 10).

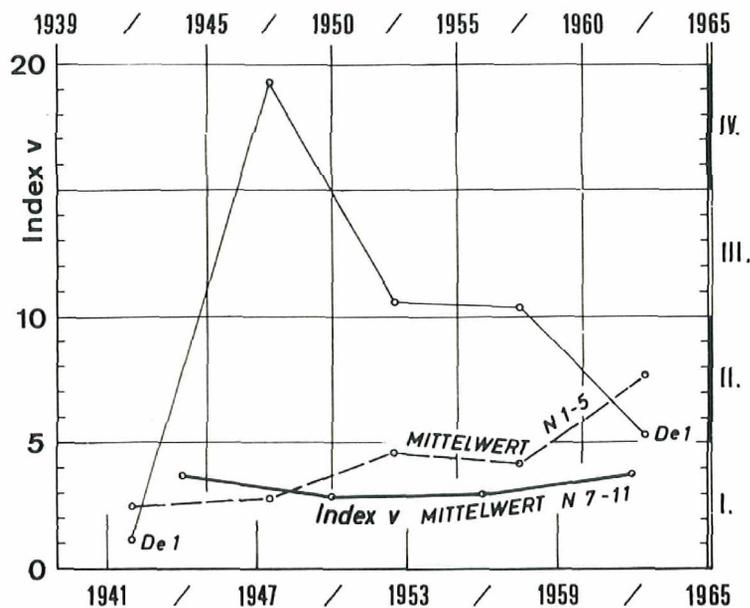


Fig. 82  
Mittelwert der Flächendynamik (Index  $v$ ) der Nardetum-Serie II (N 7-11), 1941-1965.  
Vergleichskurven: Index  $v$  De 1 (scharf beweidete Lägerflur) und Mittelwert  $v$  N 1-5 (Nardeten unter Einfluss zunehmender Bebuschung).

wechsel erfolgte gleich nach **Flächenanlage** im Intervall 1941/1947, während die spontane Wiedererstarkung von *Nardus* mit auffälliger Verzögerung im spätern Abschnitt der Festuceto-Nardetum-Phase erfolgte (1953-1965).

Die gegenüber dem Seriidurchschnitt deutlich gehobenere Flächendynamik in der etwas mosaikartig heterogenen Nardetum-Fläche N 11 (mit *Calluna* und einigen gesellschaftsfremden Rasenelementen) ist ebenfalls eine (örtliche) Ausnahme und versteht sich aus dem **Ungleichgewicht** dieser Struktur, die auch gegen Ende unserer **Kontrollzeit** nicht zu jener starken, gefestigten Nardus-Dominanz gelangte, wie sie in der Mehrzahl der übrigen Nardetum-Flächen die ganze Zeit über bestand, am ausgeprägtesten in N 10. Bezeichnend für die stabilisierende Rolle der Nardus-Dominanz ist die sinkende Index- $v$ -Kurve von N 7, die sich mit der allmählichen Nardus-Verdichtung (1953-1965 auf 95 D%) mehr und mehr dem **Tiefwert** von N 10 nähert, was ein Einlenken in einen stationären Zustand andeuten mag.

Umgekehrt dürften sich in der steigenden  $v$ -Kurve von N 8, die sich allmählich aus dem Bereich der lethargischen Tiefwerte erhob, teils die Reaktion auf vermehrte Hirsch- und Touristendurchgänge, teils vielleicht doch vermehrte ökologische Einflüsse der Föhrennachbarschaft widerspiegeln.

Insgesamt lässt diese Zusammenstellung über die allgemeine Flächendynamik der 5 Nardetum-Beispiele zwar geringe, doch bemerkenswert differenzierte Unterschiede erkennen. Ob diese in Zusammenhang mit äusseren Einflüssen stehen oder ob sie spontaner Natur sind, wird in den folgenden **Übersichtsvergleichen** näher zu prüfen sein.

: II

Reihenmittel

2,9  
2,7  
5,8  
1,2  
4,1

3,3

e auch in ihren  
. Der erwähnte  
lichen starken  
ang zur *Festu-*  
Wandel somit  
Lahmen der lo-  
Jener Phasen-

5

IV.

III.

II.

I.

1941-1965.  
Dynamik dieser

**Nardus-Flächenbedeckung** in N 7–11. Fig. 83. Das eindrucksvollste Ergebnis der **Serienauswertung** N 7–11, 1941–1965, ist die in allen fünf Flächen über die ganze **24jährige Kontrollzeit ungebrochen** bewahrte Nardus-Vorherrschaft. Aus Fig. 83 hebt sich wiederum N 10 sozusagen als Idealfall heraus. Dieses **flächendynamisch** ruhigste Beispiel besaß auch die stärkste und stabilste Nardus-Vorherrschaft. **Doch** auch die Regenerationsbeispiele (N 7 und N 8, N 9) zeugen auf ihre Weise von **der** Kraft der **Flächenbeherrschung**, die Nardus selbst nach zeitweisen Störungen **entfaltete**.

In der überwiegenden Mehrzahl der **Einzelkontrollen** (18 von 25 **Listenaufnahmen**) wurden Nardus-Deckungswerte von 85 D% und darüber (in 14 Kontrollen sogar von 90 D% oder mehr) **notiert**.

In der Fläche N 10 besetzte Nardus zwischen 95 und 98 D% (Mittel **96,5 D%**). Nie unter 85 D% fiel der Nardus-Wert in den Kontrollreihen von N 7 und N 8.

Die Nardus-Werte dieser **Nardetum-Serie II** entsprechen in der **Größenordnung** jenen der Serie I, 1939–1960. **Nardus** bewies somit in **beiden** Lokalitäten eine ähnliche **Dominanzfähigkeit**, d. h. ohne Störungen kam es **hier** wie dort im Lauf der Entwicklung zu ähnlich extremen Struktureffekten. Die örtlich bedingten Abweichungen (z. B. jene bei Pinus-Kontakt in der **Nardetum-Serie I**, 1960/1965) vermögen, als Sonderfälle, dieses **Allgemeinergebnis** nicht **zu verwischen**. In Serie **II** **fehlt** ein Analogon zu jenem **Pinus-Kontakteffekt**. Dagegen sanken hier die Nardus-Werte einzelner Flächen aus **andern** Gründen in der mittleren Zeit **vorübergehend** etwas zurück, so besonders in der **Festuceto-Nardetum-Phase** von N 9, was sich auch auf die Gestalt der Durchschnittskurve der Serie auswirkt (Fig. 63, p. 310).

Alle Nardus-Deckungswerte der strukturell als **ungestört** zu betrachtenden Phasen der Serie **II** blieben hoch und entsprechen jenen der  $\pm$  **föhrenfreien** Frühzeit der Kontrollserie I (**Schonungsstadium** vor der stärkeren **Bebuschung** des Feldes).

Als eine Folge **störungs-** und **konkurrenzfreier** und teils wohl auch klimatisch besonders **begünstigter** Entwicklung ist die **Nardus-Erstarkung** zu verstehen, welche **schliesslich 1959–1965** die Gesamtserie **II** erfasste, und die im Übersichtsdiagramm (Fig. 83) auffällig **zum Ausdruck** kommt.

Die **Festucetum-Gramineen**. Fig. 83. Die schon in Serie I erwähnten **«allgegenwärtigen»** Gramineen der Fraktion C (**Festuca rubra**, **Agrostis**, **Anthoxanthum**) fehlten auch in den **Kontrollreihen** dieser 5 Flächen nirgends und niemals. Wie schon die Einzeldarstellungen ergeben, spielten sie auch hier die Rolle eines sehr wichtigen **Regenerations-elementes**. Im Maximum besetzten **diese** 3 Gramineen in N 9 (1953) **32 D%**! Dieser Spitzenwert blieb aber eine örtliche und zeitliche Ausnahme.

Bemerkenswert ist wieder N 10: In dieser ausgesprochenen **Nardus-Dominanz-**Fläche wurde (1953) ein Maximum von nur 6 D% erreicht.

Niemals vermochten aber diese Gräser in Serie **II** (wie in den **Pineto-Nardetum-**Phasen der Serie I) **die Nardus-Dominanz** zu gefährden.

Zwar schien es in N 9 eine Zeitlang (1941–1953) tatsächlich, als ob sich eine Dominanz-Verschiebung **zugunsten** der Festucetum-Gräser anbahne (**Sukzessionsdiagramm** Fig. 77). Auch die dortigen Strukturverhältnisse (stellenweise **Überwachsung** des **Nardus-Rasens** durch die **Festucetum-Gräser**) wiesen zu jener Zeit in jene Richtung (vgl. N 2–6, 1960–1965). Doch blieb diese Tendenz eine kurzfristige Ausnahme und muss auch in der Gesamtbeurteilung der **Nardetum-Serie II** als örtliche Sondererscheinung (ausgelöst durch Fremdeinflüsse) bezeichnet werden.

Tabelle 20  
Pauschal (D%) der *Festucetum*-Graminiden (Fraktion C) in N 7 - N 11,  
1941-1965, Serienübersicht

	1941	1947	1953	1959	1965	Reihenmittel
N 7	7,5	13	13,5	10,5	6	10,1
N 8	6,5	6,5	8	8,5	2,5	6,4
N 9	7,5	26	32	20,5	2	17,6
N 10	4,5	4	6	4	+	3,7
N 11	11	8	16	7	3	9
Etappenmittel	7,4	11,5	15,1	10,1	2,7	

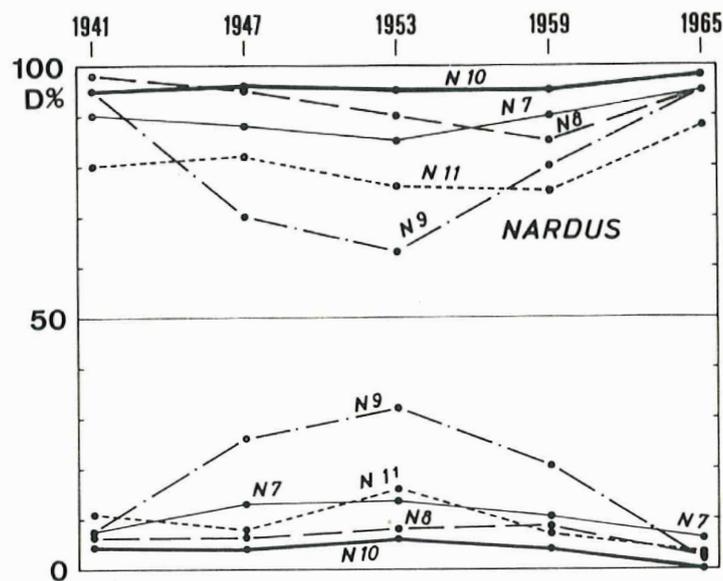


Fig. 83  
Nardus und *Festucetum*-Graminidenpauschal, Deckungswerte (D%) in den Nardetum-Flächen  
N 7-11, 1941-1965, Serienübersicht.

Der Vergleich der Mittelwert-Kurven der Deckung, je von Nardus und den *Festucetum*-Gramineen, in den Nardetum-Serien I und II (Fig. 62/63, p. 309f.) hat unter Beachtung bzw. Ausschluss der gestörten Abschnitte und abweichenden Einzelflächenschicksale zu erfolgen. Mit diesen Vorbehalten ergibt sich aus N 7-11, 1941-1965, dass 1. die Nardus-Vorherrschaft den Gesamtablauf kennzeichnet, und dass 2. mindestens in grossen Zügen eine Beziehung zwischen *Nardus* und den *Festucetum*-

Gramineen vorliegt. Auch in dieser Serie führte selbst die höchste *Nardus*-Vorherrschaft nie zu einer vollständigen Ausmerzung von *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* oder *Anthoxanthum*, wohl aber zu deren Zurückdämmung.

Auf eine bemerkenswerte Abweichung von der reinen Kurvensymmetrie der beiden Mittelwerte (*Nardus*-*Festucetum*-Gramineen) in *Nardetum*-Serie I (N 1-5, 1955-1960) wurde hingewiesen, sie ist als Ausdruck einer zunächst für *Nardus* noch nicht bestimmenden Entfaltung der Begleitgräser gedeutet worden. Vgl. oben. In Serie II liegt nun tatsächlich eine viel unmittelbare Beziehung zwischen den beiden Mittelwertkurven vor, was auf & im ganzen einfacheres Abhängigkeitsverhältnis schliessen lässt. Insbesondere ist im Übersichtsdiagramm N 7-11 keine durchgreifende Begleitgräser-Progression vorhanden, wie in Serie I, wo sie schon früh in den 40er Jahren (in Verbindung mit der Föhrenzunahme) nachgewiesen ist, mit der dort zunächst eine schwache *Nardus*-Regression einherging.

*Festuca rubra*, Fig. 84. Das Verhalten dieses strukturell wichtigen Begleitgrases sei wieder gesondert geprüft. Obwohl in allen 5 Flächen N 7-11 dauernd vorhanden, war *Festuca* meistens mit sehr geringen Anteilen vertreten.

In der Mehrheit der Flächen ist um die Mitte der Kontrollzeit (Kontrolle 1955) ein *Festuca*-Impuls angedeutet. Zu dieser Zeit mag eine gute Samenproduktion der Art mit strukturell günstigen Entfaltungsgemeinschaften (Lockerungsphasen) zusammengetroffen sein. Dagegen kam es in dieser Serie II gegen Ende der Kontrollzeit zu keiner Anteilvermehrung, wie es in Serie I geschah (N 2, N 3, N 5 und N 6). Die *Festuca*-Welle in Serie II, die um 1953 kulminierte, beschränkte sich auf die Quadrate N 9, N 11 und N 7. In N 10 war sie knapp angedeutet, in N 8 blieb sie ganz aus. Aus der Serienübersicht geht hervor, dass sie in den (witterungsbedingt) gutwüchsigen Intervallen 1953-1965 verebbte, d.h. gerade zur Zeit (und unter den Klimabedingungen), als *Festuca rubra* in Serie I erfolgreich vorrückte. Diese zeitliche Verschiedenheit zeigt, dass es sich keinesfalls um eine blosse Klimareaktion handeln kann. Entscheidend waren vielmehr die strukturellen Veränderungen.

Tabelle 21

*Festuca rubra* (D%) in den *Nardetum*-Flächen N 7-11, 1941-1965, Serienübersicht

	1941	1947	1953	1959	1965
N 7	3	5	8	5	2
N 8	+	+	1	1	1
N 9	1,5	12	20	10	1
N 10	2	2	4	2	+
N 11	4	4	12	4	2

Spezifischer Index	1941 /	1947 /	1953 /	1959 /	1965
N 7	+0,3	+0,5	-0,5	-0,5	
N 8	0	+0,1	0	0	
N 9	+1,75	+1,3	-1,7	-1,5	
N 10	0	+0,3	-0,3	-0,3	
N 11	0	+1,3	-1,3	-0,3	

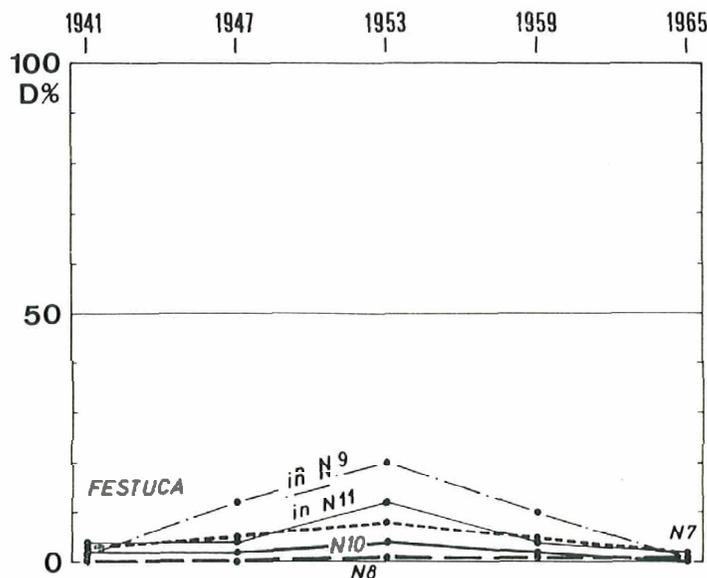


Fig. 84  
*Festuca rubra* (D%) in den Nardetum-Flächen N 7-11, 1941-1965. Serienübersicht.

Die **Herbidenanteile**. Fig. 85. Auch über das Verhalten der Herbiden verhilft die **Übersichtsanalyse** zu einem bestimmteren Urteil, als dieses auf Grund der einzelnen Flächenbefunde möglich ist. Besonders gilt dies **wieder** hinsichtlich der Beziehung zwischen Nardus-Dominanz und Herbiden-Anteil. Darüber gibt das Diagramm folgende Aufschlüsse.

1. Der **Herbideneinschlag** in den hochgradig von Nardus beherrschten Flächen N 7-11 war im allgemeinen sehr gering. Im Durchschnitt (**6,5 D%**) war er deutlich kleiner als jener der Serie I (N 1-5: **9,7 D%**).

Tabelle 22  
**Herbiden-Pauschale (D%) der Nardetum-Flächenserie II, N 7-11, 1941-1965**

	1941	1947	1953	1959	1965	Mittel der Ktr.-Reihe
N 7	22,5	7	4,5	2,5	4	8,1
N 8	7	6	5	3,5	5	5,3
N 9	5	+	2	1	3	2,2
N 10	7	5	3	+	2	3,4
N 11	15,5	11	11,5	15	14,5	13,5
Mittelwert N 7-11	11,4	5,8	5,2	4,4	5,7	6,5
Mittelwert N 8-10	6,3	3,7	3,3	1,5	3,3	3,6

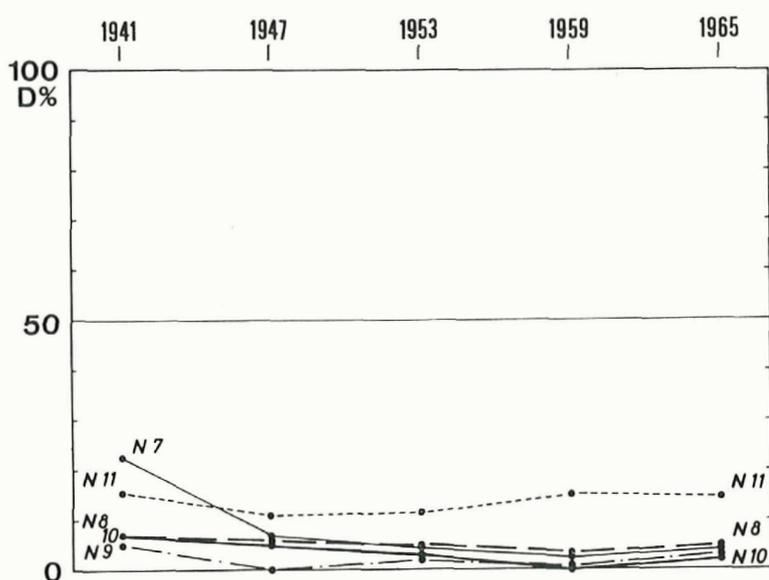


Fig. 85  
Deckungswerte des Herbiden-Pauschals (D%) in den *Nardetum*-Flächen N 7-11, 1941-1965, Serienübersicht.

2. Als Abweichung in der **Fünferserie** fällt Fläche N 11 auf, das **Beispiel** mit lockerstem und **unausgeglichenstem *Nardetum*-Rasen**, dessen **Herbidenpauschal** dauernd etwas **stärker** war (**11-15,5 D%**). Der **Reihendurchschnitt (13,5 D%)** ist fast ebenso **gross** wie jener von N 5 (**15,1 D%**, Hirschwechsel-*Nardetum*) aus Serie I. Einen **kurzfristig erhöhten Herbidenwert** verzeichnete N 7 (1941, herboses Regenerationsstadium).

3. Die geringste **Herbidenbeimischung** besaßen umgekehrt N 10 (+bis 7 D%, Durchschnitt 3,4 D%) und N 9 (+bis 5 D%, Durchschnitt 2,2 D%).

**Beziehungen zur *Nardus*- bzw. Gramineen-Vorherrschaft** sind unverkennbar. Die insgesamt ganz leicht sinkende Tendenz des Herbiden-Mittelwertes N 7-11 **von Kontrollbeginn bis 1959** lässt sich als **Auswirkung** der immer noch **langsam fortschreitenden graminosen Verdichtung des Schonungsrasens** verstehen. Mit dieser Annahme in einem **gewissen Widerspruch** steht **höchstens** die spätere ganz leichte **Allgemeinzunahme** in N 7-10, die hier 1959-1965, **trotz** weiter verstärkter ***Nardus*-Deckung**, **zustande** kam. Diese **jüngste** (und streng **genommen** regelwidrige) **Herbidenerstarkung** ist aber gering und bleibt vielleicht **eine temporäre** Erscheinung; vermutlich auf einer **allgemein witterungsbedingten Wachstums-Förderung** beruhend. Immerhin zeigt sich **einmal mehr**, dass die **feinern Wechselbeziehungen** im **natürlichen Rasengefüge** vielfältig und keineswegs immer einfach zu **erklären** sind.

Im gesamten verrät die Serie **grosse** Einheitlichkeit, welche auf jeden Fall das **generell** geringe Entfaltungsvermögen der Herbiden in ***Nardetum*-Phasen** **maximaler *Nardus*-Dominanz** als **feste Regel** bestätigt. Auch in Serie II gelangt man zur Auffassung, dass die Herbiden in den ***Nardetum*-Phasen** **syndynamisch-strukturell** unter starkem Druck **stehen**.

In Fläche N 11 mit durchwegs unvollständiger *Nardus*-Dominanz (78–88 D%, bzw. **Gram.pauschal** 83–98 D%) blieb entsprechend der Herbideneinschlag relativ hoch (11–15,5 D%). Wenn andererseits die strukturell unruhige (Regenerations-)Fläche N 9, trotz zeitweise geschwächter *Nardus*-Vorherrschaft, dauernd einen reduzierten **Herbidenanteil** bewahrte (Maximum 5 D% 1941, nachher + bis 3 D%), so stand dies in Zusammenhang mit der dort ständig hoch gebliebenen allgemeinen **Graminiden-**

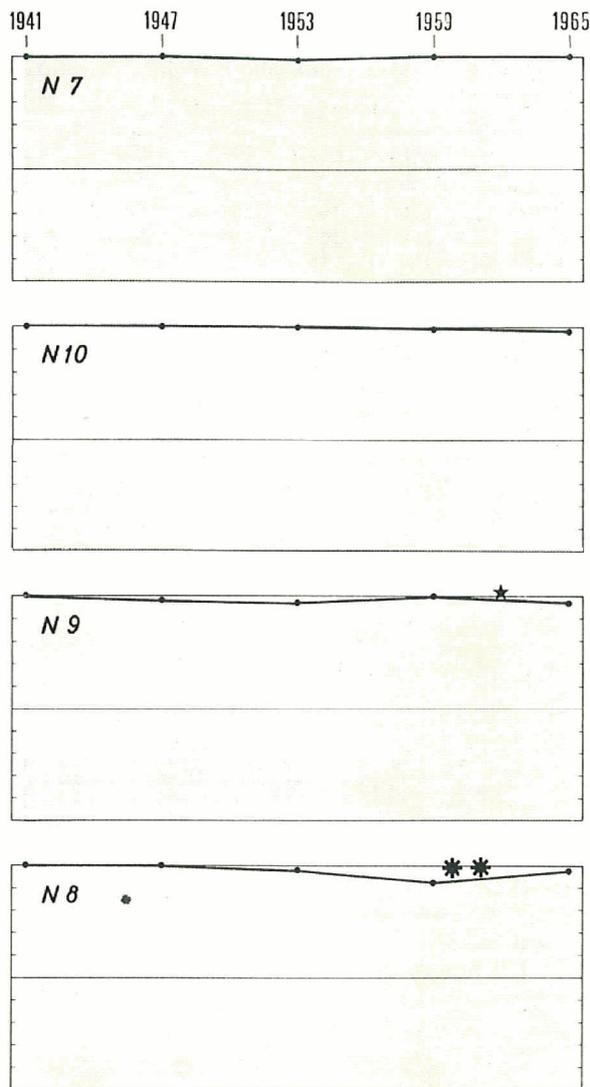


Fig. 86  
Pauschale **Graminiden-Bedeckung** (D%) in den Nordetum-Flächen N 7–10, 1941–1965. In N 8 gingen gegen Ende der **Kontrollzeit** 2 *Piius mugo*-Pflanzen auf, in N 9 eine solche von *Piius silvestris* var. *engadinensis*.

Deckung von durchwegs 97–100 D% und der verdrängenden Wirkung derselben auf die raumbedürftigen Herbiden. Im Phänomen der graminosen Rasenverdichtung trifft man auf den in diesem Zusammenhang allgemeinsten reduzierenden Faktor, der nicht nur die Mengenanteile mancher Begleitarten herabdrückt, sondern in der weiteren Konsequenz zum Erlöschen einzelner Arten führen kann. Bis zum Entstehen sichtbarer Effekte wird aber in beiden Fällen eine gewisse Mindestdauer kompakter Phasenstruktur erforderlich sein.

Tabelle 22a  
Graminiden-Pauschal (D%) der *Nardetum*-Flächen N7–11, 1941–1965, Serienübersicht

	1941	1947	1953	1959	1965
N 7	100	100	98,5	100	100
N 8'	100	100	98	92,5	97,5
N 9**	100	98	97	100	97
N 10	100	100	100	99	98
N 11	98	93	94,5	83	92

\* *Pinus mugo*-Jungpflanze ab 1959–1965.

\*\* *Pinus silvestris* ab 1959–1965.

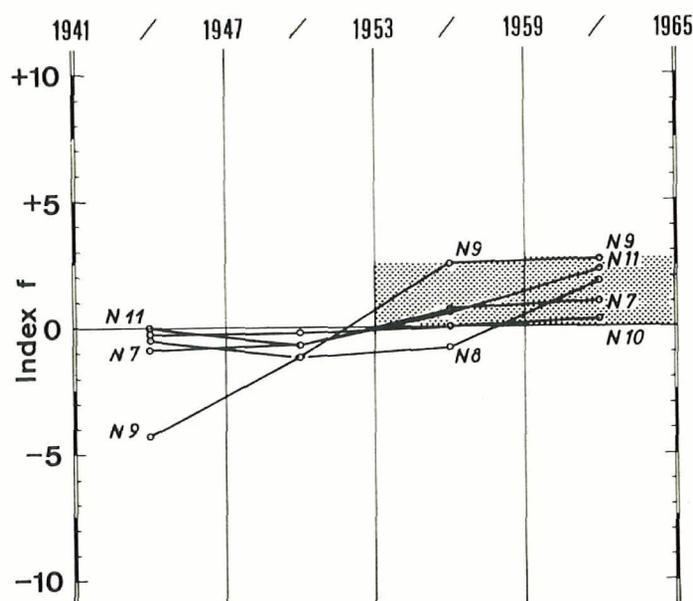


Fig. 87  
Übersichtsdiagramm der *Nardetum*-Fraktionsdynamik (Index  $f^D$ ) N7–11, 1941–1965.

Nach dieser Übersicht waren die *Nardetum*-Rückschläge fast durchwegs unerheblich (Ausnahme Störungsfläche N9), die Vorstöße gegen Ende der Kontrollzeit eine Allgemeinerscheinung dieser *Nardetum*-Serie II.

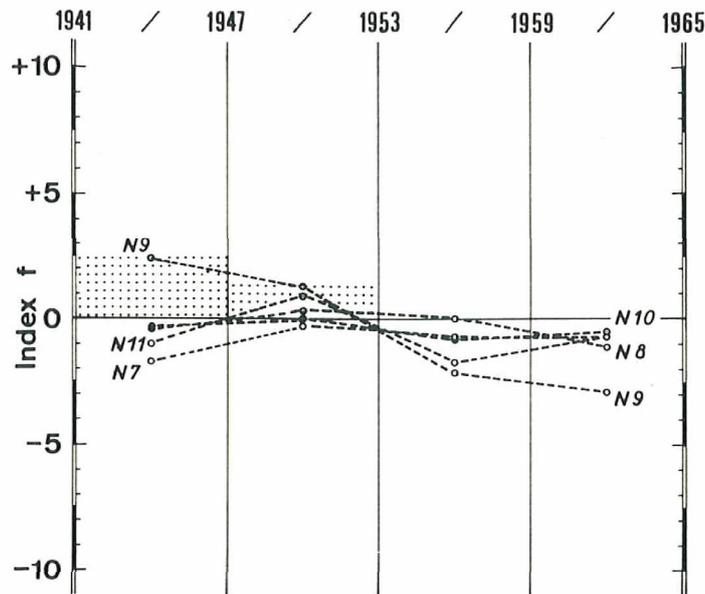


Fig. 88  
Übersichtsdiagramm der *Festucetum*-Fraktionsdynamik (Index  $f^c$ ) der Nordetum-Flächen N 7-11, 1941-1965.

In der Serienübersicht erweisen sich die *Festucetum*-Vorstöße als zeitliche und örtliche Ausnahmefälle (Störungsregenerationen); sie fehlten ab 1953 in allen Flächen dieser Serie.

#### Inventarverhältnisse in N 7-11, 1941-1965, Serienübersicht Tab. 23

Inventardynamik (Ziffer  $i$ ). Auch dieser, seiner Natur entsprechend sehr zufallsbelastete Tabellenwert liefert im Seriedurchschnitt dieser *Nardetum*-Serie einige klare Resultate. So zeigt der Mittelwert der Ziffer  $i$  der fünf *Nardetum*-Flächen N 7-11 (6, 4, 8, 4, 4, 3, 8) in der Kontrollreihe ein durchgängiges Gefälle, was ausdrückt, dass sich die Lebhaftigkeit der Ein- und Austritte der Arten schrittweise verminderte, der Inventarwechsel von 1941 bis 1965 sich beruhigte. Da im Intervall 1959/1965 die allgemeine Rasenverdichtung am stärksten und zugleich die Inventardynamik am niedrigsten war, ist man geneigt, die strukturelle Verfestigung ganz allgemein als Grund der floristischen Stabilisierung zu betrachten. Dem Übersichtsvergleich ist im einzelnen zu entnehmen, dass es die Flächen N 10 und N 11 waren, in denen sich die Inventardynamik am auffälligsten verringerte, d. h. eine sehr stark und eine weniger stark durch *Nardus* dominierte Fläche (Ziffer  $i$  6  $\rightarrow$  2, bzw. 6  $\rightarrow$  3).

Die Ziffer  $i$  ist von sehr verschiedenen Faktoren abhängig, so u. a. vom Artenreichtum eines Beobachtungsfeldes und vom Ausmass der im Lauf der Zeit aus der Umgebung einströmenden Diasporen. Diese Bedingungen gilt es auch beim Vergleich der *Nardetum*-Serien I und II zu berücksichtigen. Das Feld der Serie II ist im ganzen relativ artenarm. Auch erhält es in der Abgeschlossenheit seiner Waldumgebung sicher nur einen minimalen Samenzustrom von Rasenpflanzen. Schon diese Umstände machen es

Tabelle 23

Inventardynamik (Ziffer *i*) der *Nardetum*-Flächen N 7–11, 1941–1965, Serienübersicht

	1941 / 1947	1953 / 1959	1965	Reihenmittel	
N 7	8	6	2	7	5,8
N 8	5	6	7	2	5,0
N 9	5	3	5	5	4,5
N 10	6	5	4	2	4,3
N 11	6	4	4	3	4,3
Mittelwert	6,0	4,8	4,4	3,8	4,8

verständlich, dass hier die Ziffer *i* im Durchschnitt (mit  $i = 4,8$ , Maximum 8 in N 7, 1941/1947) beträchtlich niedriger ist als jene im *Nardetum*-Feld I, das in offenstem Kontakt steht zum weiten Rasengelände der Hauptweide La Schera und reichlichen Wildbesuch erhielt (N 1–5, 1939–1965,  $i = 8,0$ ; M 1–6,  $i = 7,9$ ; Maximum 13, in N 4 1939/1945). In der Serie II sind die strukturellen Entwicklungsabläufe gleichförmiger und darum für eine generelle Auswertung der Inventar/Strukturbeziehungen geeigneter.

Ausser der rein numerischen Inventarwandlung interessiert im Rahmen der Sukzessionsbeobachtung besonders auch die qualitative Wandlung des Artinventars.

In fraktioneller Differenzierung bemerkt man die sukzessionell interessante Tatsache, dass in dieser strukturell stabilisierten *Nardetum*-Serie N 7–11 das Fraktionsinventar C (*Festucetum*) gleitend abnahm (11,8 . 11,6 . 11,0 . 10,8 . 10,2 Arten), wogegen das Fraktionsinventar D (*Nardetum*) im grossen ganzen anstieg (8 . 9 . 8,8 . 9,8 . 10). Kürzer ausgedrückt: Das *Festucetum*-Rasenelement nahm in N 7–11 in den 24 Jahren (1941–1965) im Serierendurchschnitt um 1,6 Arten ab, das *Nardetum*-Element um 2 Arten zu.

Wenn auch diese Veränderungsbeträge schwach sind, so finden sie sich hier doch als Regel in der Serie bestätigt, wobei die konsequente Divergenz dieser Inventarbewegung, mit einer floristischen Bereicherung der *Nardetum*-Fraktion (D) und einer Verarmung der Fraktion C, in Richtung einer Bereinigung und Verselbständigung der *Nardetum*-Zusammensetzung weist. Wie das Übersichtsdiagramm aller Beispielstypen (Fig. 90) klar veranschaulicht, ist diese Konstellation des Kurvenverlaufes C/D einzig in dieser Kontrollserie N 7–11 in diesem zeitlichen Umfang erfasst.

In Serie I herrschte inventariell hingegen eine viel grössere Unruhe, wobei diese Beziehungen dort nicht in gleich-Einfachheit sichtbar werden. Das steht in Zusammenhang mit den dort wechselnden Sukzessionsumständen (Föhrenaufwuchs, Wilddurchgänge).

Da die Serie II auch nach dem strukturellen Phasenverlauf in überraschendem Masse als autogen betrachtet werden darf, so kommt dieser fraktionellen Konstellationsverschiebung hier ein besonders gewichtiger Aussagewert zu. Die Inventarwandlung entspricht der Gesamtvorstellung einer *Nardetum*-Stabilisierung, bzw. einer verschärften Betonung und Ausprägung der *Nardus*(*Nardetum*)-Dominanz.

Prüft man dazu die einzelnen Flächen der Serie noch gesondert auf diesen Prozess, so ist man bei Berücksichtigung der mehrfach dargelegten Struktur/Inventar-Beziehungen wiederum nicht überrascht, in den strukturell stabilsten (ungestörten) Nardetum-Flächen N 10 und N 8 die deutlichsten Rückgänge des C-Inventars (12 → 9, bzw. 13 → 11 Arten) sowie die klarste D-Inventar-Vergrößerung (5 → 8, bzw. 10 → 13 Arten) registriert zu finden!

Versuch einer theoretischen Verkettung der örtlichen **Sukzessionsabschnitte**, aus Fettrasen und **Übergangsbständen** bis zum Nardetum

Nach **Abklärung** der realen 24- bis 26jährigen Sukzessionsabläufe und mit **Evident-**werden der **darin** wirksamen autogenen oder im Gebiet **generellen** allogenen (Weide-) Sukzessionstendenzen, darf der Versuch einer **polytopen** Verbindung unternommen werden. Das ist um **so** eher zu verantworten, als die örtlichen Endstadien einzelner Flächen den **Ausgangsstadien** anderer mindestens verwandt erscheinen.

Stets wird das Erkennen der rein autogenen **Entwicklungstendenzen** nur bedingt möglich sein. Von der Nardetum-Phase als dem Höhepunkt struktureller Nardetum-Entwicklung aus (wie er z. B. in N 10 erreicht ist), sei ein **Überblick** über das **Fraktions-**verhalten in der Gesamtheit der hier wiedergegebenen Flächen-Sukzessionen versucht. Die **Überschau** wird am besten **anhand** der Diagramm-Serie Fig. 89 durchgeführt. Im fraktionellen Aspekt lassen sich die Resultate der Vielfalt der Flächenabläufe, auf die wesentlichsten Züge beschränkt, am besten überblicken. Da überleitende **Sukzessions-**tendenzen in den Realabläufen einzelner Flächengruppen tatsächlich nachgewiesen sind, lassen sich die ausgewählten Beispiele mit entsprechenden Vorbehalten auch als **Ausgangsbasis** für eine umfassendere Stadienverkettung benutzen.

Aus dieser Zusammenstellung geht einmal hervor, dass es eine Rasenfraktion gibt, die durchgreifend in allen **Rasenbeispielen**, von der  $\pm$  beweideten Lägerflur und Fettmatte bis zu den teilweise bis **voll dominant** durch *Nardus* geprägten Mager-**rasentypen** als wesentlicher Bestandteil vorkommt und sie alle verbindet: Es ist die Festucetum-Fraktion (C). Obwohl im ganzen als euryözisch zu bezeichnen, liegt das **Entfaltungsoptimum** dieses **Artenschwarms** deutlich **in** den Beweidungsphasen relativ fetter Bestände. Als **Einzelart** der Fraktion B **stösst** auch *Phleum alpinum* (gelegentlich) bis in die Nardetum-Serie vor. Ein solches **Übergreifen** liefert wertvolle **Verbin-**dungselemente für die Beurteilung der Beweidungssukzessionen.

a) Lebensdauer einzelner **Hauptphasen**. Leider **umfasst** unsere Dauerfläche keine Lägerflur- und Fettrasenpartien, die über die ganze Beobachtungszeit hin dauernd unbeweidet **geblieben** sind, so dass für das zeitliche Ausmass der Lebensfähigkeit dieser **Rasentypen** mit *Deschampsia*- bzw. *Phleum-Agrostis*-Dominanz für den Fall der Nichtbeweidung keine direkten Beweise vorliegen.

Die Übersicht über die erfassten Ortsabläufe in den entsprechenden Gruppen zeigt, dass die Festucetum-Fraktion in den beweideten **Lägerflur (De)-** und Fettweide(PF)-**Flächen** mindestens 15–25 Jahre (möglicherweise länger) zu dominieren vermochte.

In allen Beispielen dieser Beweidungs-Sukzessionen (mit zweifellos defizitärem **Stoffhaushalt**) fasste schon vor dem Kulminieren der Festucetum-Fraktion C auch die Nardetum-Fraktion D definitiv Fuss und verstärkte sich in diesen beweideten **Festuce-**turn-Beständen Schritt um Schritt.

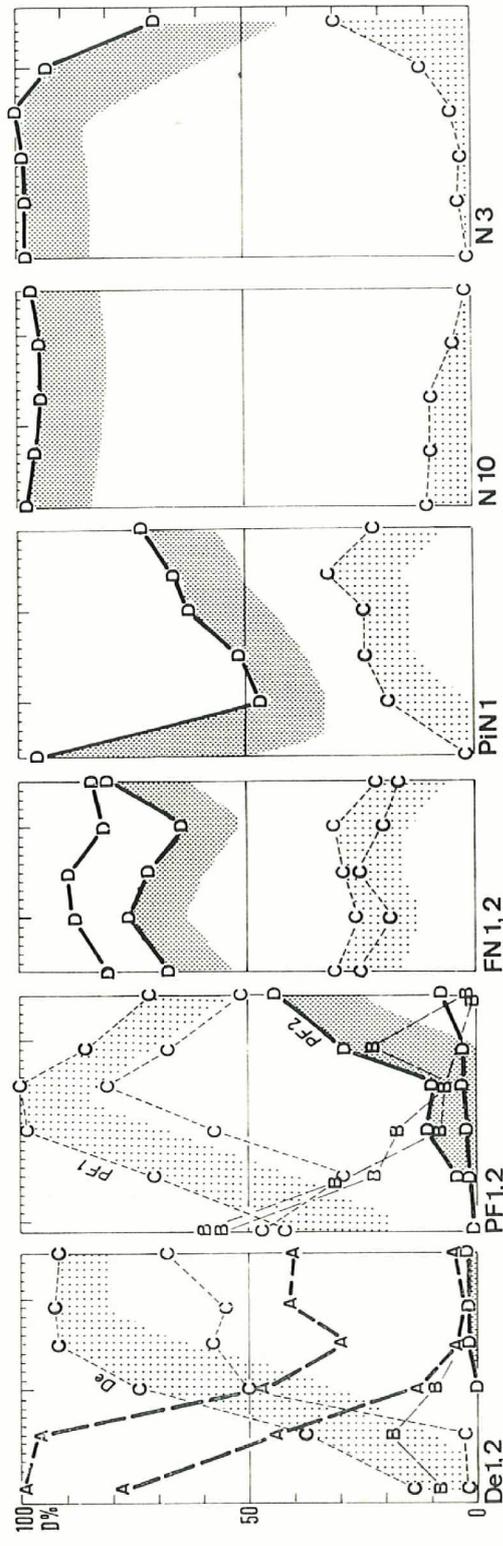


Fig. 89  
 Die Wandlung der pauschalen Flächenanteile der Rasenfraktionen (D%) in den Wildbeweidungssukzessionen der Lägerflur- und Fehtrassen-Dauerflächen sowie in *Nardetum*-Beispielen verschiedener Strukturfestigung bis zu Phasen mit beginnender *Pinus*-Überwachsung.  
 Signaturen: Abszisse = örtliche Kontrollchronologie. Deckungskurve dick gestrichelt (A): *Deschampsietum*-Fraktion; dünn langgestrichelt (B): *Phlegetum*-Fraktion; dünn kurzgestrichelt (C): *Festucetum*-Fraktion; dick ausgezogen (D): *Nardetum*-Fraktion. Zur Übersichtserleichterung sind die Fraktionsanteile C und D einzelner Flächen durch helle bzw. dunkle Rasterung hervorgehoben.

und Fettrasen-Dauerflächen sowie in *Nardetum*-Beispielen verschiedener Strukturfestigung bis zu Phasen mit beginnender *Pinus*-Überwachsung.

Signaturen: Abszisse = örtliche Kontrollchronologie. Deckungskurve dick gestrichelt (A); *Deschampsiatum*-Fraktion; dünn langgestrichelt (B); *Phlebotum*-Fraktion; dünn kurzgestrichelt (C); *Festucetum*-Fraktion; dick ausgezogen (D); *Nardetum*-Fraktion. Zur Übersichtserleichterung sind die Fraktionsanteile C und D einzelner Flächen durch helle bzw. dunkle Rasterung hervorgehoben.

Auch strukturell unvollständig stabilisierte *Festuceto-Nardetum*-Mischrasen vorgerückter Vermagerungsstadien erwiesen sich nach unsern Befunden bei relativ geringen **Beweidungseinflüssen** als Bestände von grosser Lebensdauer (FN 1, FN 2). Die in den untersuchten Flächenbeispielen vorläufig angedeutete Tendenz zur Verschärfung der *Nardus*-(*Nardetum*-)D o m i n a n z (**D-Erstarkung**, C-Ver minderung) darf als autogen gewertet werden.

Auf dürregefährdeten Stellen (*Pilosella-Nardetum*, PiN 1, PiN 2) unterbrachen Rückschläge extrem trockener Sommer die natürliche Rasenkonsolidierung und verzögerten das Zustandekommen der vollen *Nardus*-Dominanz, obwohl hier die **kräftige** strukturell-autogene Natur der **Entwicklungstendenz** in dieser Richtung sehr deutlich war.

Als **Rasentyp** unbestreitbar grösster Lebensdauer und struktureller Festigkeit präsentiert sich im Rahmen dieser **Übersicht** und **Stadienverkettung** die *Nardetum*-Phase. In zwei **Flächengruppen** erwies sich die *Nardetum*-Dominanz als äusserst dauerhaft und regenerationsfähig. Sämtliche beigemischten Arten (vor allem der *Festucetum*-Fraktion) verrieten in diesen Phasen eine sehr gedrückte Flächenentfaltung, mehrere schieden im Verlauf des Dominanz-Verhältnisses aus. Im grossen ganzen **zeigte** sich die *Nardetum*-Phase auch immigrationsfeindlich. Was aber für ihre Beständigkeitsbeurteilung besonders wichtig ist: Sie widerstand im **höchsten** Masse der Besiedlung durch Zwergstrauch- und Baumarten.

*Nardetum*-Phasen verkörpern nach den lokalen Flächenbeobachtungen Dauerstadien, deren Lebensdauer, im Fall absoluter Störungsfreiheit und Beweidungsschonung, als potentiell unbegrenzt bezeichnet werden müsste.

Erst der Baumwuchs (*Pinus mugo*), der nach unsern Beobachtungen in den *Nardetum*-Phasen aber nur unter strukturellen Ausnahmeverhältnissen Eingang fand, vermochte die Vorherrschaft von *Nardus* bzw. der *Nardetum*-Fraktion in der Feldschicht sukzessionsbestimmend zu überwinden. Das Aufgehen von Baumwuchs **wird** zum Wendepunkt, mit dem die Ortssukzession einen vollständig neuen Kurs einschlägt, nun gesteuert durch die dominanzfähige Baumart. Das in der Kontrolle als letztes Stadium erfasste Pineto-*Nardetum* ist durch ein nochmaliges Wiederaufleben der *Festucetum*-Fraktion ausgezeichnet, das in Verbindung mit *Pinus* die Zerstörung der örtlichen *Nardetum*-Dominanz beschleunigt (N 3). Mit vollständiger ***Pinus*-Überwachsung** (N 6 p.pte.) beginnt im Vollschaten der **Gebüsch-** und Baumgruppen rasch die **Rasenauflösung**. Diese ***Pineto-Nardetum*-Phase** ist darum naturgemäss von beschränkter Lebensdauer (einige Jahrzehnte).

Die skizzierte Verkettung der örtlichen Realabläufe in einer **Sukzessionslinie** bleibt schematisch. Sie veranschaulicht nur eine innerhalb einer grösseren Zahl von Möglichkeiten, doch vielleicht den typischen Fall unter den lokalen Gegebenheiten der **Beobachtungszeit**. Dass in dieser Sukzessionskette von der Lägerflur und Fettweide bis zum extrem gestalteten *Nardetum* äussere **Einwirkungen** – vor allem jene der **Wildbeweidung** – als treibendes und **beschleunigendes** Sukzessionsagens im Spiele waren, geht aus den einzelnen Flächendarstellungen hervor. Ebenso wird **darin** die Tatsache deutlich, dass neben diesen allogenen,  $\pm$  lebhaften Wandlungsschritten die **autogene** Aktivität dominierender Arten vorwiegend phasenfestigend und phasenerhaltend **wirkte**, so dass das angedeutete Verkettungsschema auf keinen Fall den Gang ungestörter **Rasentwicklung** darstellt. Letztere **würde** durch örtlich relativ langlebige **Dominanz**-Phasen gekennzeichnet sein, durch dauerhafte **Stationärstadien**, über deren maximale (säkulare) Lebensdauer unsere hierfür zu kurzen Dauerflächenbeobachtungen noch keine hinreichende Auskunft ergaben.

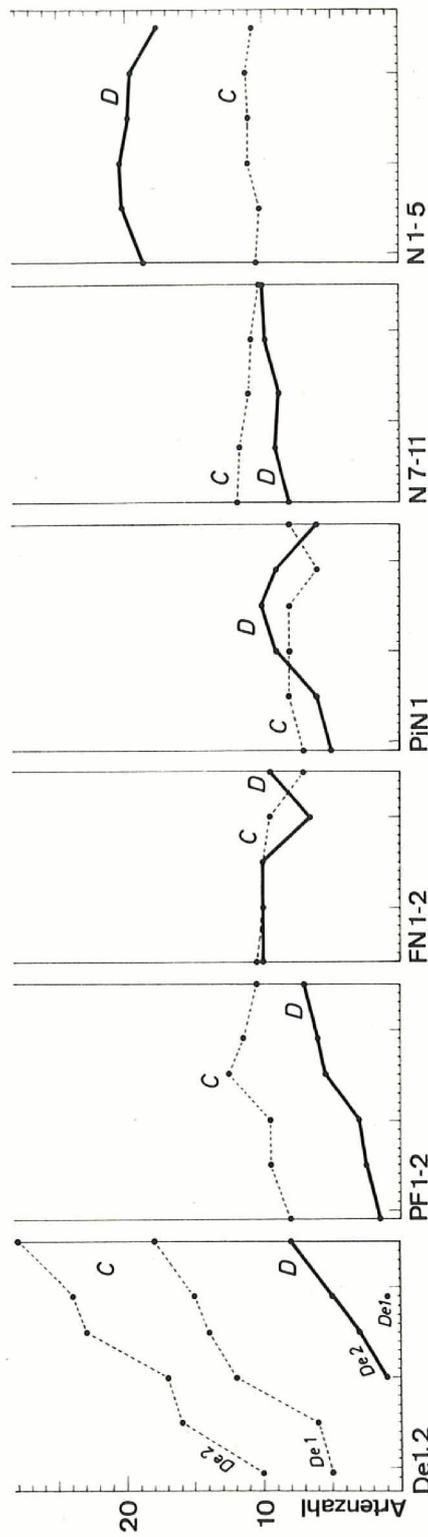


Fig. 90

Die Wandlung der Artenzahl der *Festucetum*-(C)- und *Nardetum*-(D)-Fraktion in der Übersicht der Dauerflächenbeispiele.

Man beachte die verschiedene Höhenlage sowie die ändernde Richtung der beiden Fraktionskurven, ausgehend von den Beweidungszukzessionen in Lägerflur und Fettrasen bis zu den *Nardetum*-Beispielen.

Abszisse = örtliche Kontrollchronologie. Artenzahlkurven dick ausgezogen = *Nardetum*-Fraktion, dünn gestrichelt = *Festucetum*-Fraktion.

Fig. 90  
Die Wandlung der Artenzahl der *Festucetum*-(C)- und *Nardetum*-(D)-Fraktion in der Übersicht der Dauerflächenbeispiele.

Man beachte die verschiedene Höhenlage sowie die ändernde Richtung der beiden Fraktionskurven, ausgehend von den Beweidungszukzessionen in Lägerflur und Fettrasen bis zu den *Nardetum*-Beispielen.  
Abszisse = örtliche Kontrollchronologie. Artenzahlkurven dick ausgezogen = *Nardetum*-Fraktion, dünn gestrichelt = *Festucetum*-Fraktion.

b) Einen Überblick über das numerische Verhalten der Fraktionsinventare C und D in den sechs **Flächengruppen** (De 1 und De 2 zu 9 m<sup>2</sup>, übrige Beispiele zu 1 m<sup>2</sup>) gibt die Zusammenstellung in Fig. 90, **fussend** auf Tabelle 24 und 25, p. 374 f.

Man beachte die verschiedene Höhe und **Änderungsrichtung** der Artenzahlkurven der **beiden** Fraktionen C und D in den Flächengruppen.

In den Lägerflurflächen De 1 und De 2 führte die Wildbeweidungs-Sukzession (Dominanzzerfall usw.) rasch zu einer enormen Vermehrung der *Festucetum*-Arten, besonders in der scharf beweideten Fläche De 2, in der ab 1950 auch zunehmend *Nardetum*-Arten Fuss fassten.

Im beweideten Phleetum-Fettrasen (PF 1 und 2) war die Zahl der *Festucetum*-Arten (C) geringer. Sie vermehrte sich nur bis 1955 und nahm dann ab, während das *Nardetum*-Inventar (D) ständig zunahm.

In den *Nardetum*-Flächen N 7–11 mit ungestörter struktureller Verfestigung zeigte das *Festucetum*-Inventar (C) leicht sinkende Tendenz, wogegen die Zahl der *Nardetum*-Arten (D) immer noch leicht steigende Tendenz verrät.

In den *Nardetum*-Flächen N 1–5 machte sich ab etwa 1950 die fortgeschrittene Bergföhrenbebuschung der Umgebung vermindernd auf das Inventar der *Nardetum*-Fraktion bemerkbar.

Tabelle 26

Die relative Inventarfestigkeit der Dauerflächen  
(Verhältnis zwischen **Dauer-** und Wechselinventar der Kontrollperiode)

Dauerfläche	Bezugszeit, Kontrolletappen	Gesamtinventar	Dauerinventar	Wechselinventar	
				Artenzahl	Prozente des Dauerinventars
N 11	1941–1965	5	30	11	57,8%
N 1	1939–1965	6	46	19	70,4%
N 4	<b>1939–1965</b>	6	45	25	80 %
N 8	1941–1965	5	31	17	82,3%
N 9	1941–1965	5	23	12	91,7%
N 10	1941–1965	5	23	11	91,7%
FN 1	1944–1965	5	24	12	100 %
N 7	1941–1965	5	30	15	100 %
FN 2	<b>1944–1965</b>	5	28	15	115,4%
PiN 1	1939–1964	6	22	10	120 %
N 3	<b>1939–1965</b>	6	38	21	123,5%
N 5	1939–1965	6	50	22	127,3%
N 6	1939–1965	6	41	18	127,8%
PF 1	<b>1939–1965</b>	6	23	9	155,6%
N 2	<b>1939–1965</b>	6	40	15	166,7%
FN 3	1939–1964	6	28	10	180 %
De 2	1939–1965	6	41	13	215,4%
De 1	1939–1965	6	29	8	262,5%
PF 2	1939–1965	6	30	7	328,6%

Tabelle 24  
Die Artenzahlen der Fraktion C in der Kontrollfolge

De 1	5	6	12	14	15	18
De 2	10	16	17	23	24	28
Mittel	7,5	11	14,5	18,5	19,5	23
PF 1	7	10	9	11	9	9
PF 2	9	9	10	14	14	12
Mittel	8	9,5	9,5	12,5	11,5	10,5
FN 1		11	9	10	8	6
FN 2		10	11	10	11	8
Mittel		10,5	10	10	9,5	7
FN 3	5	10	10	11	8	9
PiN 1	7	8	8	8	6	8
PiN 2		13	12	11	10	
N 1	13	13	14	14	14	13
N 2	8	10	9	9	8	8
N 3	10	10	12	11	12	10
N 4	12	11	10	13	12	12
N 5	9	7	10	8	10	11
N 6	7	6	9	10	7	7
Mittel N 1-6	9,8	9,5	10,7	10,8	10,5	10,2
Mittel N 1-5	10,4	10,2	11,0	11,0	11,2	10,8
N 7		14	11	12	12	10
N 8		13	12	12	11	11
N 9		9	10	10	11	10
N 10		12	12	10	10	9
N 11		11	13	11	10	11
Mittel		11,8	11,6	11,0	10,8	10,2

Tabelle 25  
Die Artenzahlen der Fraktion D in der Kontrollfolge

18	De 1	—	—	—	—	1	(1)
28	De 2	—	—	1	3	5	8
23	Mittel	—	—	0,5	1,5	3	4
9	PF 1	2	3	4	5	5	7
12	PF 2	1	2	2	6	7	7
10,5	Mittel	1,5	2,5	3	5,5	6	7
6	FN 1		8	9	8	6	10
8	FN 2		12	11	12	7	9
7	Mittel		10	10	10	6,5	9,5
9	FN 3	9	11	9	11	7	8
8	PiN 1	5	6	9	10	9	6
	PiN 2		15	13	20	19	
13	N 1	20	23	22	24	21	22
8	N 2	15	20	22	20	20	12
10	N 3	15	14	15	15	15	13
12	N 4	22	21	22	22	21	19
11	N 5	20	23	21	18	21	22
7	N 6	19	17	17	17	16	13
10,2	Mittel N 1-5	18,6	20,2	20,4	19,8	19,6	17,6
10,8	Mittel N 1, 4, 5	20,7	22,3	21,7	21,3	21,0	21,0
10	N 7		10	9	10	10	11
11	N 8		10	10	10	12	13
10	N 9		5	9	8	10	7
9	N 10		5	7	6	7	8
11	N 11		10	10	10	10	11
10,2	Mittel		8	9	8,8	9,8	10

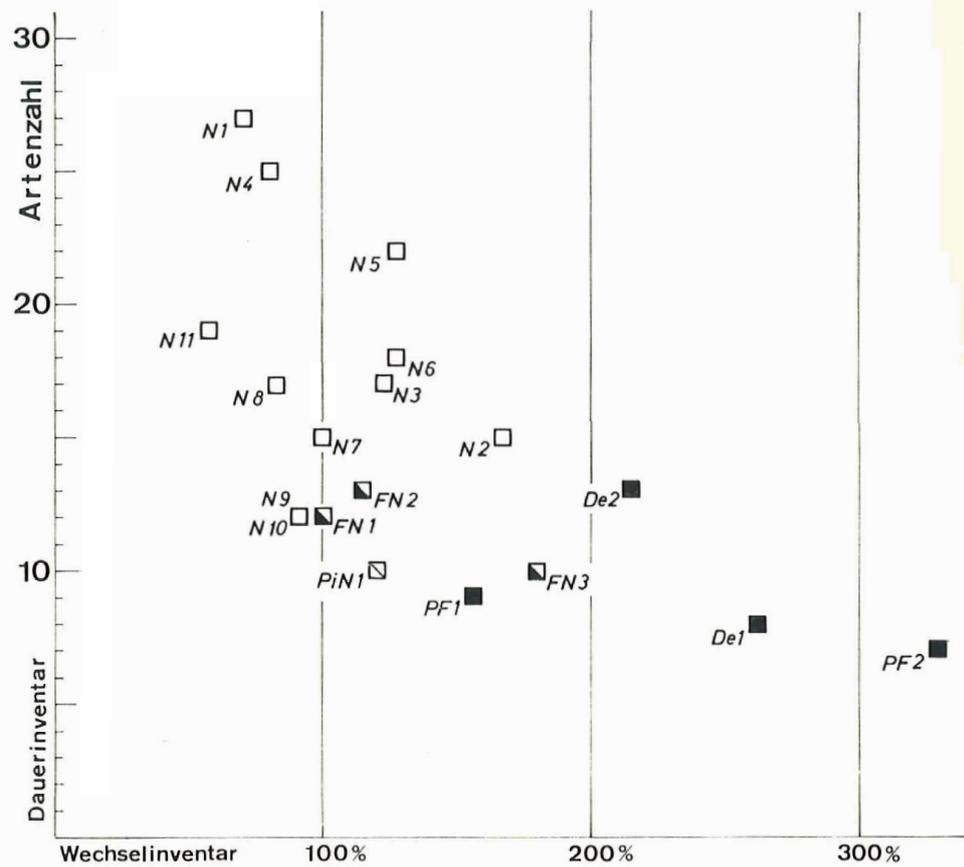


Fig. 91

Die relative Inventarfeuchtigkeit der **Dauerflächen** während der Kontrollzeit (Verhältnis zwischen Dauer- und Wechselinventar), im Übersichtsdiagramm.

## C. ZUSAMMENFASSUNG UND GENERELLE SCHLUSSFOLGERUNGEN

1. Auf der einstigen Viehalp La **Schera**, die seit dem Jahre 1914 unter Naturschutz steht, wurde im Zeitraum von 1939 bis 1965 mit Hilfe einer Serie von zwanzig **Dauerflächen** Stand und Fortgang der naturbedingten **Rasentwicklung** untersucht. **Hauptziel** war eine möglichst **differenzierte** deskriptive Erfassung des örtlichen Dauerflächengeschehens und der **darin** erkennbaren **Änderungsbewegungen** und **Entwicklungstendenzen**.

Die Flächenanalyse forderte einen kaum geahnten Reichtum **sukzessioneller** Erscheinungen zutage. Im Phasenvergleich zwischen Dauerflächen verwandter Vegetation wurden, neben vielfältigen örtlichen Modifikationen, wiederholt bemerkenswerte Übereinstimmungen und Parallelitäten erkennbar, die auf ein Wirksamsein einheitlicher **Entwicklungstendenzen** schliessen lassen. Ebenso zeigte es sich mehrfach, dass verwandte Rasentypen auf gleiche **Ausseneinflüsse** mit übereinstimmenden Regenerationsschritten reagierten, wodurch ebenfalls der selbständige Charakter des **Entwicklungsphänomens** dokumentiert wird.

Die Ergebnisse der örtlichen Sukzessionsanalyse (vgl. Begriffs- und **Methodenerläuterung** in der Einleitung) sind im einzelnen in den Dauerflächen-Darstellungen wiedergegeben. Hier seien die wichtigsten **Übersichtsergebnisse** und Schlussfolgerungen zusammengestellt.

2. Hinsichtlich der Lebhaftigkeit der Mengenverschiebungen zeigen die untersuchten Dauerflächen in der **Übersicht** ausdrucksvolle Beziehungen und Unterschiede. Das Mass der summarischen Flächendynamik schwankte zwischen einem Minimum mit einer äusserst trägen, zahlenmässig knapp fassbaren Bewegung (Index  $v$  0,8), in einer sukzessionell völlig stabilen **Nardetum-Phase**, und einem Maximum in einer Lägerflur-Beweidungsphase (Index  $v$  19,3), das für perennierende Rasen ein überraschend lebhaftes Wandlungstempo darstellt.

Aus den Zahlen der allgemeinen Flächendynamik ergeben sich sowohl Hinweise auf die Natur der einzelnen **Sukzessionsabschnitte** als auch auf den Charakter der Rasentypen. Schon nach den Unterschieden der summarischen Flächendynamik war es möglich, die diagnostizierten Sukzessionsphasen der Einzelflächen als kürzere oder längere Stadien, sowohl der strukturellen Beruhigung wie der Unruhe, näher zu kennzeichnen. Zugleich ergaben sich aus diesen allgemeinen flächendynamischen Unterschieden gewisse Anhaltspunkte über die Art der ursächlichen Bedingtheit einzelner Sukzessionsschritte. Ein ausgeglichenes und langsames (bzw. sich verlangsamendes) Tempo weist im allgemeinen auf **Entwicklungsphasen**, die auch **nach** ändern Kriterien als spontan gelten können, während ein kurzes Aufschnellen oder länger dauernde Unausgeglichenheit der Flächendynamik-Indemreihe auf akute Fremdeinwirkungen (Wildbeweidungen oder andere Störungen) hinweist.

Auch der **Artenwechsel** (Inventardynamik, Ziffer  $i$ ) war im Rahmen unserer Beispiele recht verschieden ausgiebig und schwankte zwischen einem Minimum von 2 und einem Maximum von 13 wechselnden Arten pro Kontroll-Intervall,

3. Konkrete Einblicke in die Syndynamik unserer Sukzessionsbeispiele ergaben sich aus der fraktionierten Phasenanalyse, welche die Zustände und Bewegungen der pauschalen **Mengenanteile** der in der Auswertung längerer Beobachtungsreihen unterscheidbaren Arten- bzw. Verhaltensgruppen (A-E) untersucht. Auf diesem Wege ge-

PF2 ■

300%

zeit (Verhältnis

lang es, je nach Form und Dauer eines bestimmten Fraktionsverhältnisses (**Fraktions-**spektren), einerseits Fälle mit ausgeprägtem **Überwiegen** einer Fraktion (oder Art) als **Dominanzphasen** zu **erkennen** und sie den vielen unentschiedenen **Fraktionsverhältnissen** in labilen **Übergangsstadien** gegenüberzustellen. Auf Grund dieser fraktionierten Analyse lassen sich auch die in **Einzelflächen** oder **Flächengruppen** aktuellen **Entwicklungstendenzen** beurteilen. Folgende Phasen erwiesen sich nach dieser sukzessionellen Untersuchung als strukturell klare Dominanzzustände: Das *Deschampsietum caespitosae*, das *Phleeto-(Triseteto-)Festucetum*, und namentlich das Nardetum *strictae*. Diese strukturellen Verfestigungsphasen sind samt und sonders Produkte der **naturbedingten Vegetationsentwicklung** während einer  $\pm$  langjährigen Weideschonung, die leider in den Fetttrasentypen mit der starken **Hirschvermehrung** ihr Ende fand.

Als Sonderfall darf hier das Festucetum rubrae angeschlossen werden, da auch diese Verbindung, obwohl stark **beweidungsbedingt**, im Beobachtungsverlauf zu einer relativ bedeutenden **Strukturverfestigung** gedieh (Wilddauenveide als ein Rasenzustand in zoogen geprägter Pseudostabilität). Es ist nicht Zufall, dass alle diese sukzessionellen Dauerzustände auch in der statischen **Vegetationskunde** als bedeutende **Rasengesellschaften** **bekannt** sind.

4. Als Beispiele unbeständiger Entwicklungs- oder **Übergangsphasen** seien in dieser **Schlussübersicht** die **Frühstadien** der *Festucetum*-Verfestigung mit wechselnder Dikotylen-Beimischung, unmittelbar nach starker Wildbeweidung der **Dauerflächen** De und PF, hervorgehoben. Auch die regenerativen Stadien nach **Dürreschäden** in den PiN-**Flächen** gehören hierher, ebenso jene *Nardetum*-Veränderungen, die unter **Einfluss** verstärkter Flihrenbeschattung zustande kamen (N 2, N 3, N 6 usw.). Im Gegensatz zu den Verfestigungsphasen, die wesentlich als Produkte einer **spontanautogenen** Entwicklung aufgefasst werden dürfen, erscheinen diese **Übergangsstufen** zu meist deutlich als von **aussen** her ausgelliste (**allogene**) Sukzessionsschritte. Als Fall einer relativ raschen, jedoch spontanen Wandlung sei das Stadium mit dem starken Empetrum-Rückgang (Verdrängung) im Nardus-Rasen in N 2 angeführt.

5. Der Nachweis strukturell stabilisierter, meist **einartig** (monophytisch) dominierter Dauerzustände, welche (falls ungestört) selbst im säkularen Aspekt Aussicht auf hochgradige Beständigkeit haben, ist ein Hauptergebnis dieser Untersuchung. Die Aufdeckung solcher Dauerbestände bedingt eine Revision der verbreiteten Vorstellung, wonach das **Sukzessionsgeschehen** ein ständiges Fließen sei.

Bezeichnend für strukturell verfestigte, durch bestimmte **Rasenfaktionen** dominierte **Entwicklungszustände** ist u. a. die relativ grosse artliche Inventarfestigkeit, bzw. eine in solchen **Verfestigungsphasen** wiederholt beobachtete Tendenz der **Inventar**reduktion, die auf ein  $\pm$  örtliches Inventargleichgewicht bzw. -minimum in den **Stabilisierungsphasen** hinzudrängen scheint.

Als häufigste Fälle und eindrucksvollste Beispiele hoher Strukturbeständigkeit gingen aus dem hier ausgewerteten Dauerflächenmaterial die **unbeweideten Rasen** mit *Nardus*-Dominanz hervor. Darunter finden sich zahlreiche Bestände mit einer **Rasen**struktur, die über die ganze 24- respektive **26jährige** Beobachtungszeit so gut wie ganz unverändert geblieben sind, sozusagen eine Vegetation in völliger **sukzessioneller «Erstarrung»** verkörpern.

Aus Läger- und Fettweiderasen konnten in unserer Flächenauswertung offenbar nur deshalb keine Beweise längerfristiger Stabilität beigebracht werden, weil in der **Hirsch-Ära** keine einzige dieser **futtergünstigen Dauerflächen** vor starker Wildbeweidung **bewahrt** blieb! Trotzdem lässt sich aus den Befunden mit hochgradiger **Wahrscheinlich-**

keit annehmen, dass die De-Lägerfluren und Phleum-Fettwiesen im Fall der **Nichtbeweidung** eine höchst beträchtliche Strukturbeständigkeit bewiesen haben würden. Der hohe **Stabilisationsgrad**, den diese Rasenbestände vor Eintritt der **Beweidungskatastrophe** erreicht hatten (z. B. De I, 1939–1945), und besonders ihre späteren kräftigen Regenerationsleistungen in Zeiten verminderter Wildbeweidung, sprechen in diesem Sinne. In allen diesen ungestörten Dauerphasen ergaben sich in unserer **Beobachtungsfrist** entsprechend auch keine Anhaltspunkte für das Bestehen einer allgemeinen **makro-genetischen Sukzessionstendenz**. Bei den **pflanzlich** dominierten Dauerphasen (**Deschampsietum**, **Phleto-Festucetum**, **Nardetum**) kamen keine autogenen Degenerationserscheinungen zu Gesicht.

Alle auf solche Dominanzphasen folgenden grösseren Bewegungen (**Phasenwechsel**) wurden vielmehr eindeutig durch äussere Einflüsse provoziert, waren also **allogen-akzidenteller** Natur.

6. Um bei der Flächenauswertung den **sukzessionsbestimmenden** (allogenen) Anteil der äusseren Einflüsse abschätzen und im **Übersichtsvergleich** in Rechnung stellen zu können, wurde bei den botanischen Felderhebungen dem Flächenstandort stets volle Aufmerksamkeit geschenkt, um in der rückschauenden Auswertung über die Konstanz oder den Veränderungsmodus der örtlichen Sukzessionsumstände wenigstens in grossen Zügen Kenntnis zu haben.

Als derjenige Faktor, der seit je auf alle Rasenbestände einwirkte, steht die **Beweidung** im Vordergrund. Während in der Viehepoche der Rasen der Hauptweide sommersüber durch die Herden (Rind, Schaf) in den guten und schlechten Partien intensiv abgeweidet wurde, wie es der ortsüblichen Nutzung entspricht, blieb der Rasen mit der Reservation der Natur überlassen und wird seither nur noch durch das herbivore Wild beweidet (Gemse, Reh, später Murmeltier und schliesslich überwiegend Hirsch). Diese freie Beäsung trifft die einzelnen Rasenplätze sehr unterschiedlich, und entsprechend haben auch die einzelnen **Dauerflächen** während der Beobachtungszeit eine verschieden lange und verschieden intensive Beweidung erfahren.

In den drei ersten Reservatsjahrzehnten (1914 bis etwa 1941), also herein in die ersten Jahre unserer **Sukzessionskontrolle**, war die Wildbeweidung im ganzen noch schwach. Zur Zeit der Erstaufnahme im Sommer 1939 wurden die ausgedehntesten Flächen der Schera-Weide, und zwar ausser den Magerrasen auch viele fettere Rasenpartien, in einem Zustand langjähriger **Nichtbeweidung** angetroffen («aufgelassene Weiden, Schonungsrassen»).

Seit etwa 1941 wurden auf La Schera (durch die enorm vergrösserten **Hirschbestände**) mehr und mehr auch bisher gemiedene überständige Rasen beweidet, wobei namentlich die futtermässigsten Partien, einschliesslich gewisser Lägerflur-Abschnitte, zu Dauerwildweide wurden (PF, De), wogegen grösste Flächen von Magerrasen (**Nardetum** usw.) bis heute fast unberührt geblieben sind oder nur eine **punkt-** bis **fleckenweise Beäsung** erfuhren. Für die einzelnen Dauerflächengruppen ergaben sich daraus tiefgreifende Unterschiede bezüglich der äusseren Entwicklungsbedingungen: a) von **Kontrollbeginn** bis heute **durchgehende** hochgradige **Weideschonung bei den** einen, b) Weideschonung bis in die frühen vierziger Jahre und nachher intensive Hirschbeweidung bei den andern, je als Extremfall.

Hinsichtlich anderer Einflüsse kommen nur vereinzelte Veränderungen als **sukzessionsbestimmend** in Frage, worauf in den Einzeldarstellungen hingewiesen ist. Zu tiefgreifenden Umgestaltungen des Terrains, zu **Lawinenwirkungen**, Murgängen usw. oder zu Veränderungen der **hydrographischen** Situation, ist es an keiner der **Beobach-**

tungsstellen gekommen, so dass die lokalökologischen Sukzessionsbedingungen (abgesehen von den allgemeinen Witterungsschwankungen) in hohem Grade als konstant betrachtet werden dürfen.

In einer Flächengruppe (N 1–N 6) ergab sich mit der Wandlung der pflanzlichen Umgebung durch den aufgehenden Föhrenjungwuchs eine deutliche Inkonstanz mit «gleitender» Bedingungsänderung. Im Gruppenvergleich mit einer zweiten Serie von *Nardetum*-Flächen (N 7–N 11), mit diesbezüglich konstanten Sukzessionsumständen, liess sich der Wirkungsbetrag jenes *Pinus*-Einflusses abschätzen.

Aus dem sukzessionellen Verhalten der Arten mit edaphischem Zeigerwert ergaben sich zuverlässige Anhaltspunkte auch über die Stabilität oder Wandlung der Bodenbedingungen im Bereich der Dauerflächen. Nur in wenigen Fällen, so in Fettrasenflächen (*Deschampsietum*, *Phleeto-Festucetum*), welche später jahrzehntelang intensiv durch das Wild beweidet wurden, spiegelt die floristische Inventarveränderung der Beobachtungszeit eine Substratvermagerung wider. Dagegen blieben die Magerrasen sowie selbst einzelne Beweidungsphasen in Fettrasenflächen ohne floristische Anzeichen einer allgemeinen Substratwandlung.

7. Schon auf Grund dieser schematischen Sichtung der Flächensukzessionen im Lichte des äusseren Bedingungswandels ergibt sich klar, dass a) die meisten und gerade die markantesten Sukzessionsbewegungen mit kräftigen äusseren Einwirkungen (Beweidung, Baumaufwuchs usw.) zusammenhängen und durch sie ausgelöst worden sind, also allogene Sukzessionsschritte darstellen, wogegen b) alle Rasenphasen, die im Beobachtungszeitraum störungsfrei geblieben sind, sich also unter  $\pm$  konstanten Sukzessionsumständen autogen weiterentwickelten und behaupteten, durchwegs als Dauerzustände erfasst sind, als Bestände stabiler und straffer Struktur und Zusammensetzung, die mindestens im ephemeren Aspekt unserer Beobachtungsjahrzehnte keine sukzessionell bedeutsame Wandlungstendenz erkennen liessen.

Die vielfältigen Ausseneinflüsse wechselten teils von Fläche zu Fläche erheblich, trafen aber in einzelnen Fällen auch ganze Flächengruppen in übereinstimmender Form, wodurch es gebietsweise zu entsprechenden Parallelreaktionen kam. In manchen Fällen sind derartige Übereinstimmungen im Entwicklungsgang ohne nähere Kenntnis der Ausseneinflüsse leicht zu missdeuten und fälschlicherweise als Ergebnis autogener Sukzessionsimpulse zu interpretieren (z. B. N 1–N 5 1939–1960).

Zu einer generellen Sukzessionsbewegung in verschiedenen Rasentypen führten die Beweidungseinflüsse. Sowohl die Flächen mit *Phleeto-Festucetum* wie jene in der *Deschampsia*-Lägerflur gerieten unter diesem Beweidungsdruck in der Kontrollzeit in ein Gefälle, das unverkennbar in Richtung *Festuceto-Nardetum* und *Nardetum* weist, feststellbar in Verschiebungen des Mengenverhältnisses wie des Artinventars (Übersichtszusammenstellungen), Sukzessionsbewegungen in umgekehrter Richtung (*Nardetum*  $\rightarrow$  *Festuceto-Nardetum*) kamen vereinzelt vor, erwiesen sich in der Übersichtsauswertung als Produkte besonderer Lokaleinflüsse (z. B. FN 3 mit terrainbedingter Substratverbesserung, sowie die *Nardetum*-Flächen in Föhrenkontakt).

Fälle, in welchen sich fette Rasentypen ohne Wildbeweidung bzw. überhaupt autogen in Richtung *Nardetum* gewandelt hätten, sind in unserer Beispielsreihe keine erfasst. Die Möglichkeit, dass es vom *Phleeto-Festucetum*, oder gar von der *Deschampsia*-Lägerflur aus, autogen zu einer solchen Entwicklung kommen kann, wird damit nicht bestritten; sie würde aber auf jeden Fall um ein Vielfaches langsamer vor sich gehen als die beweidungsgeförderte *Nardetogenese*, und Entwicklungszeiten

von säkularem Ausmass beanspruchen. Auf La Schera finden sich gegenwärtig wohl keine **Rasenstadien** einer derartigen **beweidungsfreien** Nardetogenese.

8. Als besonders wichtige  $\pm$  allgemeine Nardetum-Vorstufe und strukturell recht selbständiges Zwischenstadium zwischen Fett rasentypen und Nardeten geht aus unserer Flächenübersicht das *Festucetum* rubrae hervor. Dieser Rasen verkörpert innerhalb unserer **wildbeweideten** Fett rasen eine wichtige **Übergangsphase** von wenigen Jahrzehnten Lebensdauer, die unter fortgesetzt scharfer Beweidung (offenbar **vermagerungsbedingt**) ganz besonders rasch und leicht ins Gefälle der Nardetogenese gerät. Auf stofflich noch nicht verarmtem Grund kann das *Festucetum* jedoch in Beweidungspausen in seine Ausgangstypen (De, PF) zurückschlagen, eine Feststellung, die ihrerseits ein deutliches Licht auf den Gegensatz zwischen strukturell-autogenen Stabilisierungstendenzen und den vielfältigen modifizierenden Ausseneinflüssen wirft.

Strukturell erscheint das Nardetum mit seiner Nardus-Dominanz dem *Festucetum* gegenüber jedenfalls ungleich widerstandsfähiger auf Fremdeinflüsse, gleichsam als eine Bastion, die erst auf sehr massive **Störungseinwirkungen** hin ins Wanken gerät. Zahlreiche Fälle mit z. T. stärkeren Wildstörungen wurden vom Nardetum während der Beobachtungszeit in dem für dieses bezeichnenden **gemächlichen Regenerationstempo** überwunden. In **allen** diesen Tatsachen gelangt eine hochgradig stabilisierende und regulierende Aktivität der Pflanzenbestände zum Ausdruck.

Die **Nardetum-Struktur** mit maximaler Gramineen-Verdichtung erwies sich nach unsern lokalen **Dauerflächenergebnissen** auch als hochgradig widerstandsfähig gegen Verstrauchung und Bewaldung. Zwergsträucher wie *Empetrum* oder *Vaccinium vitis-idaea* wurden im Gedränge der Nardus-Dominanz (sozusagen sub **oculis**) auf kleinste Restanteile reduziert. Auch Baumjungwuchs vermochte in den strukturell ungestörten, dichten **Schonungspartien** der Nardetum-Rasen – selbst in unmittelbarer Nähe samenstreuender Baumgruppen – in der Beobachtungszeit bzw. in den 5 1/2 Jahrzehnten der Reservation, bis heute nicht Fuss zu fassen.

Die wenigen **Nardetum-Beispiele**, in welchen während der ausgedehnten **Kontrollzeit** eine Baum- oder Strauchkeimung gelang (vgl. auch *Juniperus nana* in N 2), zeigten ausnahmslos, dass es für das Keimen und erste Erstarken junger Gehölzpflanzen örtlicher Lockerungen der **graminos** verdichteten Nardetum-Struktur bedarf (**Ein-schlüpf-situationen**). Zugleich muss natürlich die Voraussetzung erfüllt sein, dass Gehölzsamen auf diese räumlich und zeitlich beschränkten Zufalls-Keimplätze gelangen, was von der Intensität der Samenstreuung abhängt, die ihrerseits von den **samenliefernden** Mutterbäumen gegen die Zentren grosser baumfreier **Rasenflächen** offenbar rapid abnimmt. Dem Zusammentreffen eines reichlichen **Samenanfluges** und gelegentlichen Rasenlockerungen ist es zuzuschreiben, wenn im **waldnächsten Schonungsrasen** der Alp La Schera während der über **50jährigen** Reservationszeit Baumwuchs aufging, wogegen die zentralen **Alpflächen** mit ausgedehnten Schonungsrasen und geringem Samenanflug bisher praktisch ohne **Baumnachwuchs** geblieben sind.

9. Generell wichtig ist in diesem **Überblick** ferner die Feststellung, dass in keiner der hier beschriebenen Rasen-Dauerflächen der verschiedenen Rasentypen, in den rund 2 1/2 Jahrzehnten der Kontrolle, je Anzeichen einer autogenen Verschiebung bemerkbar **wurden**, die als eine Entwicklungsvorbereitung in Richtung auf den im Gebiet stockenden subalpinen Wald hin aufzufassen wären, und zwar weder in Veränderungen des Artinventars noch in quantitativen und strukturellen Bewegungen.

Wenn sich die Alp La Schera im Laufe kommender Jahrhunderte vermutlich trotzdem bewalden wird, dann wird dies keineswegs auf Grund einer allgemeinen, **waldvor-**

bereitenden Rasenentwicklung geschehen, sondern auf dem Weg über mannigfache, im Laufe der Zeit sich summierende kleine (allogene) Struktur-Abweichungen. Zufällige Einflug- und Keimstellen von Baumarten (*Pinus mugo*) werden dann zu ebenso zufälligen Waldinitialen und Sukzessionszentren der Waldbildung werden, deren Häufung schliesslich zur geschlossenen Waldentwicklung führen wird. Von solchen **Ausgangspunkten** aus wird die Sukzession **sodann** ihren selbständigen, durch die **Baumdominanz** beherrschten Lauf nehmen – zu einer Entwicklung **sui generis**. In unserer Flächenserie ist dieser **Übergang** nur in einzelnen Anfängen erfasst (N 6).

Als weiteres **Bewaldungshindernis** in unsern Rasenbeispielen müsste die intensive Wildbeweidung (in der Dauerkurzweide) gelten, mit ihren dem Keimen und Erstarken der Baumpflanzen schädlichen **Äsungs-** und **Trittwirkungen**. Diese extreme Wildweide (in den **fetteren** Rasenplätzen) **spielt** auf La **Schera** flächenmässig jedoch eine relativ geringe Rolle. Auch ist die Frequenz des **Samenanfluges** in diesen **waldfernen** Plätzen **zum** vorneherein gering. In keiner der De- und PF-Flächen ist 1939–1965 je ein Keimling einer Strauch- oder **Baumart** der Gegend festgestellt worden. Edaphische Gründe konnten für den Ausschluss mindestens der euryözischen *Pinus mugo*, jedoch weder auf dem fetten noch mageren Boden ausschlaggebend sein, Vorübergehend **günstige** Bedingungen **für** das Gelingen der **Baumkeimung** und der **Jungbaumerstarkung** ergäben sich **höchstens** im Falle (mehrjähriger) **Beweidungspausen** mit **Trittschonung** und zunächst noch unvollständiger Rasenverdichtung.

Aus der Verbindung dieser Befunde über die Behinderung des **Gehölzaufwuchses** in aufgelassenen oder stark beweideten Rasen ergeben sich u. a. folgende Rückschlüsse auf die **frühe** Reservatszeit: In jenen ersten Jahrzehnten des **Reservatsbeginns**, mit ihren von **Viehtritt** und **-beweidung** her immer noch relativ lockern **Rasenstrukturen**, jedoch vorerst noch geringen **Wildstörungen**, waren die Bedingungen für das Aufgehen von Strauch- und Baumwuchs wohl weitaus am günstigsten. **Darauf** weisen auch die wenigen, aber wertvollen **sukzessionellen Feststellungen** aus jener Zeit, in denen die **vorübergehende Anreicherung** von *Juniperus nana* in gewissen Partien der aufgelassenen Alpweide La Schera dokumentiert ist (vgl. **BRAUN-BLANQUET**, 1931). Der **Entfaltungsimpuls** des Bergwacholders war damals stellenweise (Grossfläche S 14, l. c. p. 57) so **auffällig**, dass er zur Prognose auf allgemeine Rasenverstrauchung Anlass gab, einer Vermutung, die sich indessen nicht bestätigt hat.

10. Wenn sich auch die in unsern Flächen festgestellten Dauerzustände und **Übergangsprozesse** in den Fällen **wildbeweideter Rasentypen** ohne Zwang in eine allgemeine **Gefällslinie** (fette Rasentypen, **Mischweide**, Nardeten) fügen, so muss ausdrücklich betont werden, dass diese Schritte der **Rasensukzession** nicht zugleich die vorbereitenden Stufen in einer zu einem bestimmten **«Waldklimax»** hinstrebenden, **grössern** autogenen **Entwicklungsreihe** («Rasen/Zwergstrauchbestand/Wald») darstellen. Weder **grosso modo** noch in den einzelnen örtlichen **Teilabläufen** ist eine solche **Klimaxstrebigkeit** zu erkennen. Keines der Dauer- oder **Übergangsstadien** unserer Rasenbeispiele, auch das **Nardetum** nicht, darf als unerlässliche **Vorstufe** des jetzt herrschenden oder eines andern als **«Klimax»** dieser Höhenlagen noch zu erwartenden **Waldes** erklärt werden.

Jeder Blick auf **Bachalluvionen** und **Geröllhalden** mit **Bergföhren** (*Pinus mugo*) im Subalpin des Schweizer Nationalparks vermag uns aber bei **etwelcher** Gebietserfahrung davon **zu** überzeugen, dass es solcher Rasenvorstufen der **Waldbildung** nicht notwendig bedarf, da doch dieser anspruchslose Baum gegebenenfalls schon auf rohen **Mineralböden** als Pionier lebenskräftig Fuss **zu** fassen vermag und dort Gruppen und Bestände formt, in denen sich ohne Umweg über eine **Rasenbildung** früher oder später echter **Waldunterwuchs** einnistet.

## Literaturverzeichnis

- AICHINGER, E.: Statische und dynamische Betrachtung in der pflanzensoziologischen Forschung. Veröff. Geob. Inst. Rübél, Zürich 29, 1954.
- BILLWILLER, R.: Die klimatischen Verhältnisse im Schweizerischen Nationalpark. In S. BRUNIES: Der Schweizerische Nationalpark. 4. Aufl., p. 104–112, Basel 1948.
- BLUMER, S.: Parasitische Pilze aus dem Schweizerischen Nationalpark. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. des Schweiz. Nationalparks 14, 1946.
- BOESCH, H.: Geologie der zentralen Unterengadiner Dolomiten zwischen Ofenpasshölie und Val Laschadura. Diss. Univ. Zürich, 1937.
- Geologische Skizze des Schweizerischen Nationalparks. In S. BRUNIES: Der Schweizerische Nationalpark. 4. Aufl., p. 84–100, Basel 1948.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin 1928, 2. Aufl. 1951, 3. Aufl. 1964.
- Ein Jahrhundert Florenwandel am Piz Linard (3414 m). Bull. Jard. Bot. Bruxelles, vol. jubilé. Walter Robyns, p. 221–232, 1957.
- Über die obersten Grenzen pflanzlichen Lebens im Gipfelbereich des Schweizerischen Nationalparks. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. des Schweiz. Nationalparks 39, 1958.
- und JENNY, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae). Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 63, Abb. 2, 1926.
- und Mitarb.: Vegetationsentwicklung im Schweizerischen Nationalpark. Ergebnisse der Untersuchung von Dauerflächen I. Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens N.F. 69, 1931.
- und RÜBEL, E.: Flora von Graubünden. Veröff. Geob. Inst. Rübél, Zürich 7, 1932–1935.
- , PALLMANN, H., und BACH, R.: Pflanzensodologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (Vaccinio-Piceetalia). Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. des Schweiz. Nationalparks 28, 1954.
- BRUNIES, S.: Die Flora des Ofengebietes (Südost-Graubündens). Chur 1906.
- Der Schweizerische Nationalpark. 1. Aufl. Basel 1914, 4. Aufl. 1948.
- CAPUTA, J.: Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung. Diss. ETH, Bern 1948.
- CHRISTIANSEN, W.: Beobachtungen an Dauerquadraten auf der Lotseninsel Schleimünde. Schr. naturwiss. Ver. Schlesw.-Holstein 22, 69, 1937.
- CLEMENTS, F. E.: Plant succession. Carnegie Inst. 398, Washington 1929.
- ELLENBERG, H.: Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 63, p. 25–31, 1950.
- Führt die alpine Vegetations- und Bodenentwicklung auf reinen Karbonatgesteinen zum Krummseggenrasen (Caricetum curvulae)? Ber. Deutsch. Bot. Ges. 66 (7), p. 241–246, 1953.
- FAVRE, J.: Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc National suisse. Resultats des rech. scient. entreprises au Parc National suisse 33, 1955.
- Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du Parc National suisse. Rés. des rech. scient. entreprises au Parc National suisse 42, 1960.
- FILZER, P.: Lichtökologische Untersuchungen an Rasengesellschaften. Beih. Bot. Chl. 60 B, p. 229–248, 1940.
- FREI, E.: Morphologische, chemische und kolloidchemische Untersuchung subalpiner Weide- und Waldböden der Rendzina- und Podsolserie. Diss. ETH, Zürich 1944.
- Eine mikromorphologische Methode zur physikalischen Bodenuntersuchung. Schweiz. Landw. Monatslieft 1945, p. 212–216.
- FREY, E.: Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. I. Die diskokarpen Blatt- und Strauchflechten. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. des Schweiz. Nationalparks 27, 1952.
- Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. des Schweiz. Nationalparks 41, 1959.
- FUNKE, G.: The influence of Artemisia absinthium on neighbouring plants. Blumea V, 2, p. 281–422, 1943.

- FURRER, E.: Vegetationsstudien im Bormiesischen. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 59, 1914.  
 — Begriff und System der Pflanzensukzession. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 67, p. 132–165, 1922.
- GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1961.
- GESSNER, H., und SIEGRIST, R.: Bodenbildung, Besiedlung und Sukzession der Pflanzengesellschaften auf den Aareterrassen. Mitt. Aarg. Naturf. Ges. 17, 1925.
- HEGG, O.: Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant. Beitr. z. geob. Landesaufn. der Schweiz 46, 1965.
- KARAGOUNIS, K.: Zur Geologie der Berge zwischen Ofenpass, Spöltal und Val del Gallo im Schweiz. Nationalpark. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. im Schweiz. Nationalpark 51, 1964.
- KERNER, A.: Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863.
- KLAPP, E.: Beobachtung von Dauerquadraten in einer Bergheide. Abh. naturw. Ver. Bremen 35, p. 280–295, Bremen 1958.
- KNAPP, R.: Pflanzengesellschaften. Hemmende und fördernde Einflüsse unter Pflanzen. Umschau 53, p. 624–627, 1953.  
 — Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. Stuttgart 1954.
- KUBIĚNA, W.: Entwicklungslehre des Bodens. Wien 1948.
- LANDOLT, E.: Die Artengruppen des *Ranunculus montanus* Willd. in den Alpen und im Jura. Ber. Schweiz. Ges. 64, 1954.
- LÜDI, W.: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. geob. Landesaufn. 9, 1921.  
 — Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. Festband Christ, Verh. Naturf. Ges. Basel 35 (1), 1923.  
 — Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. Hdb. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI, Bd. 5, p. 527–728, 1930.  
 — Die Veränderungen von Dauerflächen in der Vegetation des Alpengartens Schinigeplatte innerhalb des Jahrzehnts 1928/29–1938/39. Ber. Geob. Forschungsinst. Rübel 1940.  
 — Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt. Veröff. Geob. Inst. Rübel, Bern 1948.
- LUNDEGARDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1954.
- MAHLKE, J.: Untersuchungen über die Einflüsse der Schafgarbe auf die Nährstoffleistung des Deutschen Weidelgrases und über ihre Eignung als Weidepflanze für trockene Lagen. Diss. Halle 1951.
- MARSCHALL, F.: Die Goldhaferwiese (*Trisetum flavescens*) der Schweiz. Beitr. z. geob. Landesaufn. der Schweiz 26, 1947.
- MEYLAN, CH.: Les Muscinées du Parc National suisse et des territoires qui l'entourent. Résultats des rech. scient. entreprises au Parc National suisse I, 1940.
- MOISCH, H.: Der Einfluss einer Pflanze auf die andere. Allelopathie. Jena 1937.
- MOOR, M.: Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. 34, 4, 1958.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P.: Endozoochore Samenverbreitung durch Säugetiere. Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens 75, 1938.  
 — Untersuchungen über endozoochore Samenverbreitung durch Weidetiere im Schweizerischen Nationalpark. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. des Schweiz. Nationalparks 19, 1948.
- OSWALD, H.: Root exsudates and seed germination. Ann. Royal Agr. Coll. Sweden 16, p. 789–796, 1949.
- PALMANN, H., und HAFFTER, P.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung Rhodoreto-Vaccinietalia. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42, 1933.
- PFEIFFER, H.: Von der Besiedlung und der Flora von Maulwurfshügeln. Rep. spec. n. regni veg., Beih. 51, p. 34–38, 1928.  
 — Von sukzessionsauslösender Tätigkeit mancher Rasenameisen. Rep. spec. n. regni veg., Beih. 71, p. 224–231, 1933.

- RONNINGER, K.:** Bestimmungstabelle für die Thymus-Arten des Deutschen Reiches. Ber. Bayer. Bot. Ges. XXX, p. 103–108, 1954.
- SARASIN, P.:** Schweizerische Naturschutzkommission und Schweizerischer Bund für Naturschutz, Jahresber. 7 für 1913 und 1914, Basel 1915.
- SCHINZ, H. und KELLER, R.:** Flora der Schweiz. I. Teil, Exkursionsflora. Zürich 1923.  
— Flora der Schweiz. II. Teil, Kritische Flora. Zürich 1914.
- SCHLAEPFER, D.:** Der Bergbau am Ofenpass. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. im Schweiz. Nationalpark 43, 1960.
- SCHRÖTER, C.:** Naturschutz und Nationalpark. Tierwelt Nr. 8 u. ff. Aarau 1913.  
— Der Schweizerische Nationalpark im Unterengadin. Die Naturwissenschaften, H. 52, p. 761–765, 1918.
- SIEGRIST, R.:** Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit andern flussbegleitenden Pflanzengesellschaften. Mitt. Aarg. Naturf. Ges. 13, 1913.
- SPITZ, A., und DYRENFURTH, G.:** Monographie der Engadiner Dolomiten. Beitr. z. geolog. Karte der Schweiz. N. F. 44, Bern 1914.
- TANSLEY, A. G.:** The Classification of Vegetation and the Concept of Development. Journ. Ecology VIII, p. 118–149, 1920.  
— Practical Plant Ecology, London 1926.  
— Introduction to Plant Ecology, London 1946.
- TÜXEN, R.:** Über Bildung und Vergehen von Pflanzengesellschaften. Mitt. Fl.-soz. Arb.gem. N. F. 8, p. 342, 1960.
- WALTER, H.:** Pflanzensoziologie und Sukzessionslehre. Zeitschr. f. Bot. 31, p. 545, 1937.
- WEAVER, J. E.:** A seventeen-year study of plant succession in prairie. American Jour. of Botany 41, p. 31, 1954.
- WINTER, A. G., und SIEVERS, E.:** Untersuchungen über die Beeinflussung der Samenkeimung durch Kaltwasserextrakte aus der Blattstreu verschiedener Gramineen. Naturwiss. 39, p. 191–192, 1952.
- ZOLLER, H., BRAUN-BLANQUET, J., und MÜLLER-SCHNEIDER, P.:** Flora des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Ergebn. wissenschaftl. Untersuch. im Schweiz. Nationalpark 51, 1964.
- KOMMISSION FÜR DIE WISSENSCHAFTLICHE ERFORSCHUNG DES NATIONALPARKS:** Durch den Schweizerischen Nationalpark, ein wissenschaftlicher Führer. Neuchâtel 1966.