

# Dauerflächenbeobachtungen an Moosgesellschaften im Schweizerischen Nationalpark

Patricia Geissler

Genf – Schweiz

Manuskript eingegangen am 18. Dezember 1991

## Abstract

Analyses of permanent plot observations on bryophyte vegetation in a subalpine conifer forest in the Swiss National Park from 1954 to 1975 and in 1991 revealed: (1) high species dynamics on open rock surfaces (Ca and verrucano) and soil, (2) recolonisation after removal of the moss cover within 10 and 15 years (but only if the surrounding vegetation remained intact) and (3) evidence for cyclic succession phenomena caused by frequent disturbances creating new space. Only colonists showed regular sexual reproduction. *Buxbaumia aphylla* has been observed continuously over 9 years in two plots.

## 1. Einleitung

1954 hat F. OCHSNER im God dal Fuorn 20 Dauerflächen zur Beobachtung der Entwicklung der Moosgesellschaften angelegt. Kryptogamen wurden in früheren Langzeitprojekten nur in LÜDIS Flächen auf der Schynigen Platte (FREY & OCHSNER 1947, OCHSNER 1958) und vor allem FREYS (1959) bahnbrechender Arbeit aus dem Nationalpark berücksichtigt. Nach MUHLE & POSCHLOD (1989) sind in der Zwischenzeit viele neue Dauerflächen angelegt worden, nur wenige zeigen aber Resultate über längere Zeiträume. Seither sind aber auch für ökologische Untersuchungen neben der rein beschreibenden Moossoziologie populationsbiologische Aspekte wichtig geworden; Wachstums- und Produktivitätsmessungen, Reproduktions- und Ausbreitungsbiologie oder Dynamik wurden in die Strukturanalyse von Moosgesellschaften einbezogen.

Es war F. OCHSNER nicht mehr vergönnt, vor seinem Tod 1976 seine Beobachtungen zusammenzustellen. Er hat bis 1975 die Versuchsflächen fast alljährlich aufgesucht. 1973 wurden sie zusammen mit H. ZOLLER, dem damaligen Präsidenten der botanischen Subkommission der Wissenschaftlichen Nationalparkkommission (WNPk), neu markiert.

Die Flächen wurden wieder aufgefunden und hauptsächlich im Sommer 1991 aufgenommen und mit OCHSNERs Beobachtungen verglichen. Wenn auch OCHSNERs Material nicht überall eine kontinuierliche Analyse der Sukzession erlaubt, so verdienen es zumindest die Vergleiche mit den gut lokalisierten, fast 40-jährigen Aufnahmen mitgeteilt zu werden.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

Die Versuchsflächen liegen zwischen 1840 und 1900 m (Schweiz. Landeskoordinaten 8125–8128/1714–1716) am Ausgang des Val Chavagl im God dal Fuorn (Gemeinde Zerne, Kt. Graubünden) am Nordhang des Munt La Schera.

Die Klimadaten (Wissenschaftlicher Nationalparkführer, WNPk (Hrsg.) s. d.; comm. GENS-

Festschrift Zoller. Dissertationes Botanicae 196: 245–262.

J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlg., Berlin-Stuttgart 1993

LER 1991) von der Wetterstation Buffalora, 1 km weiter nordwestlich in Richtung Ofenpass, zeigen deutlich kontinentalen Charakter mit nur 974 mm Jahresniederschlag auf 1965 m ü. M. Trotz der Maxima in den Monaten Juli und August kann infolge erhöhter Evaporation dann eine negative Wasserbilanz auftreten. Die Winterschneedecke beginnt im Mittel am 7. November; das nordexponierte Gebiet der Dauerflächen apert aber viel später aus als die Station in Buffalora, wo die schneefreie Zeit im Mittel am 6. Mai beginnt. Das Gebiet ist mit einem Lärchen-Arvenwald mit recht viel Bergföhre im unteren Teil bewachsen. Die Moosvegetation ist nicht besonders artenreich. Die 47 Arten, die in den Versuchsflächen notiert wurden, dürften den grössten Teil des Arteninventars dieses Waldes ausmachen. Der Waldboden aber ist stellenweise flächendeckend mit *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* und *Rhytidiadelphus triquetrus* besiedelt.

### 3. Zur Methodik

OCHSNER hatte wohl vorgesehen, seine Beobachtungen ähnlich denen FREYS (1959) photogrammetrisch auszuwerten. Da aber nur ein Teil seiner Photographien erhalten sind, können wir nur noch versuchen, seine Aufzeichnungen anhand der Geländepunkte zu interpretieren.

Das Quadratdezimetergitter wurde in den Flächen 4, 5, 7, 15a, 15b und 15c verwendet, in den Bodenflächen 6, 14 und 18 wurde ein grösseres Raster benutzt. In den einzelnen cm<sup>2</sup> wurde hier nur die Frequenz ermittelt. Eine Schätzung des Deckungsgrades ist umso schwieriger, je kleinräumlicher das Artenmosaik zusammengesetzt ist. Wo die Einzelartanteile nur Bruchteile des cm<sup>2</sup> ausmachen, können sie im Gelände fast nicht mehr bestimmt werden.

Wenn immer möglich sollten in einer Dauerfläche die Moospopulationen intakt bleiben. Die in vielen Fällen unerlässliche mikroskopische Bestimmung sollte deshalb mit Material, das ausserhalb der Fläche entnommen wurde, durchgeführt werden.

Die Versuchsflächen sind mit Aluminium (Antikorodal-) Stäbchen abgesteckt und auf Fels mit roter Farbe (Mennige), welche sich erstaunlich gut erhalten hat, markiert worden.

Zur Aufnahme werden jetzt Plastikfolien verwendet, auf denen die Ausmasse der einzelnen Moosrasen mit Filzstift umrandet werden. Zur Verifikation bietet die Photographie immer noch wertvolle Hilfe.

Die Flächen wurden im August 1991 durch JEAN-FRANÇOIS MATTER (Wald- und Holzforchung, ETHZ) eingemessen. Der Plan ist im Nationalparkhaus Zernez deponiert.

OCHSNERs Notizen und Belege aus dem Nationalpark, wie alles andere Material, das dieser Arbeit zugrunde liegt, ist zur Zeit als Depot der WNPk in Genf (Conservatoire botanique) aufbewahrt.

### Nomenklatur

Die Autoren der im Text zitierten wissenschaftlichen Namen finden sich in GROLEF (1983), CORLEY & al. (1981), BINZ & HEITZ (1990) und WIRTH (1980).

## 4. Beschreibung der Versuchsflächen und der von F. OCHSNER durchgeführten Untersuchungen

### Versuchsfläche VF 1

Erdanriss am Buffaloraweg, vertikale Profilfläche, 250 m NW der Abzweigung des alten Wegs nach Val Chavagl, 1820 m. Photos: 1955, 1956, 1957, 1965. 17 Moosarten notiert.

1955 wurde eine erste Dauerfläche von ca. 24 x 30 cm abgesteckt, 1960 eine neue darunter, 1961 eine links daneben; in der letzteren *Hylocomium splendens* und *Polytrichum formosum* entfernt; 1965 wurde 1 dm<sup>2</sup>

rechts der ersten VF 1 abgestochen. *Buxbaumia aphylla* wurde von 1965–1969 (und 1989–1991) beobachtet. Die aggressivsten Kolonisten auf den neu entstandenen Flächen waren beblätterte Lebermoose, v. a. *Lophozia incisa* und *Blepharostoma trichophyllum*.

## VF 2

Erdanriss am Buffalorweg, nordexponierte, vertikale Profilfläche, 80 m NW der Abzweigung des alten Wegs nach Val Chavagl. Photos: 1955, 1956, 1957, 1960, 1965. 19 Moosarten notiert.

1955 angelegt (20 x 30 cm<sup>2</sup>); 1956 durch Frost gespalten, Rutschungen. Besiedlung des geschälten Dauerquadrats mit *Calyptogeia nesiana*, *Blepharostoma trichophyllum* c. per., *Lophozia incisa*, *Cephalozia bicuspoidata*, *Pohlia cruda*; 1958 *Calyptogeia* mit Brutsprossen, *Rhizomnium punctatum*; 1959–1967 *Buxbaumia aphylla* beobachtet; links der ursprünglichen Fläche wurde 1961 F2a und F2b abgegrenzt und geschält. F2a ist 1965 wiederum mit *Lophozia ventricosa*, *L. incisa*, *Pohlia nutans*, *Rhizomnium punctatum* zu 95 % bedeckt, ausser in neuen Abrissnischen. 1969 finden sich darin auch *Fissidens cristatus*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Campyllum chrysophyllum*, *Brachythecium salebrosum*, *Scapania aequiloba*.

OCHSENER notiert in seiner letzten Aufzeichnung 1975, dass beide Flächen zerstört worden seien, vermutlich durch Touristen. Farbmarkierungen und auch einige Stäbchen konnten zwar wieder gefunden werden. Es war aber nicht möglich, OCHSENERs Skizzen oder gar die Photographien damit zu korrelieren. Die Oberfläche dieser Quadrate ist zu instabil, als dass über die vielen Jahre hinweg die genaue Umgrenzung hätte erhalten werden können.

## VF 3

Lärchenstrunk, oberhalb der VF 6.

Von dieser Fläche gibt es nur zwei Photos vom 1. Oktober 1955. Sie ist nicht markiert und in den Feldbüchern finden sich keine Aufzeichnungen.

## VF 4

Verrucanofels, 1 m S der VF 5, in einem Tälchen. Photos: 1955, 1957, 1961.

Je mit Quadratdezimetergitter, aber sonst nur wenig Notizen und nur mit einem roten Punkt markiert. 5 Moosarten.

## VF 5

Verrucanofels in Tälchen, ostexponierte Steifläche. Photos: 1953, 1955, 1957, 1960, 1961 (Abb. 1–5).

1954 vermessen. Da die Besiedlung stabil zu sein scheint, finden sich keine Skizzen. Nur 1958 wird notiert, dass *Hypnum cupressiforme*, heute verschwunden, *Dicranoweisia crispula* verdrängt. Aufgrund der erhaltenen Photographien konnte die Dynamik der *Dicranoweisia*-Polster zwischen 1953 und 1961 im Dezimeterquadrat (Abb. 4) aufgezeichnet werden. Der Vergleich der Umrandungslinien der Polster zeigt den Zuwachs bis zur folgenden Aufnahme, aber auch, wie einzelne Teile immer wieder abfallen. Sogar innerhalb eines einzigen Jahres war die Dynamik beträchtlich (Abb. 5). Neben der dominanten *Dicranoweisia crispula* ist der Stein noch mit *Radula complanata*, *Drepanocladus uncinatus* und *Brachythecium velutinum* besiedelt.

In der Moosdecke des Waldbodens, die von oben her die Steifläche überwächst (Abb. 3) finden sich *Barbilophozia lycopodioides*, *Plagiochila asplenioides*, *Dicranum scoparium*, *Timmia austriaca*, *Pohlia cruda*.

## VF 6

Boden am Fuss einer Lärche, 20 % nach Norden geneigt. Photos: 1955, 1956, 1957.

Um die Wiederbesiedlung auf Rohhumus zu untersuchen, wurde 1954 die Bodendecke mit *Hylocomium splendens* abgeräumt und auf den Baumstumpf 9 gelegt. Erst 1958 wurden wieder erste *Hylocomium*-Stengeln innerhalb der 30 x 40 cm<sup>2</sup> grossen Fläche festgestellt. 1960 siedelt sich *Plagiothecium denticulatum* an. Eine Detailkartierung in 9 Dezimeterquadratflächen ergibt eine geringe Präsenz von *Hylocomium* in den 6 oberen Quadraten, daneben *Oxalis acetosella*, *Avenella flexuosa* und vor allem *Vaccinium vitis-idaea*. Danach breitet sich *Hylocomium* langsam aus, bis die Rasen 1967 abgerissen und 1969 grösstenteils abgestorben sind. Heute ist die Fläche hauptsächlich mit Lärchennadeln bedeckt. Nur im oberen Teil sind Flecken von *Plagiothecium denticulatum*, *Pohlia nutans* c. sp., *Brachythecium reflexum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* vorhanden. Die 1990 fertile *Pohlia cruda* konnte 1991 nicht mehr festgestellt werden.



Abb. 1: Photo VF 5, OCHSNER 26.9.1953

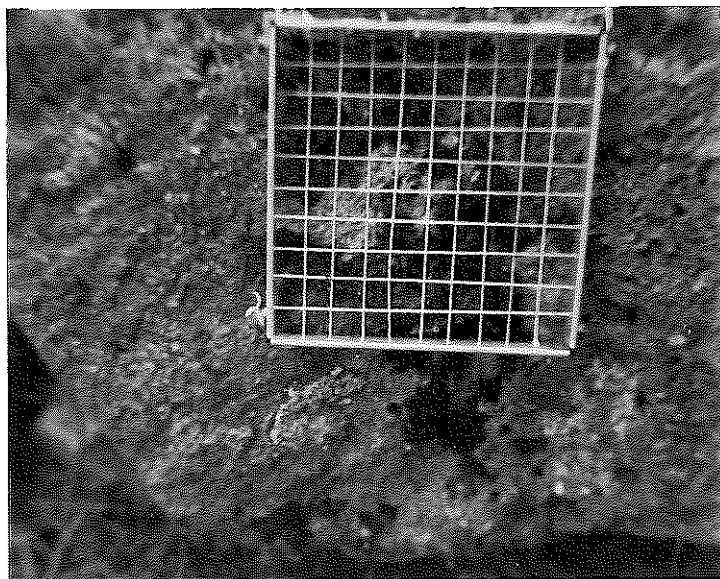


Abb. 2: Photo VF 5, OCHSNER 1960

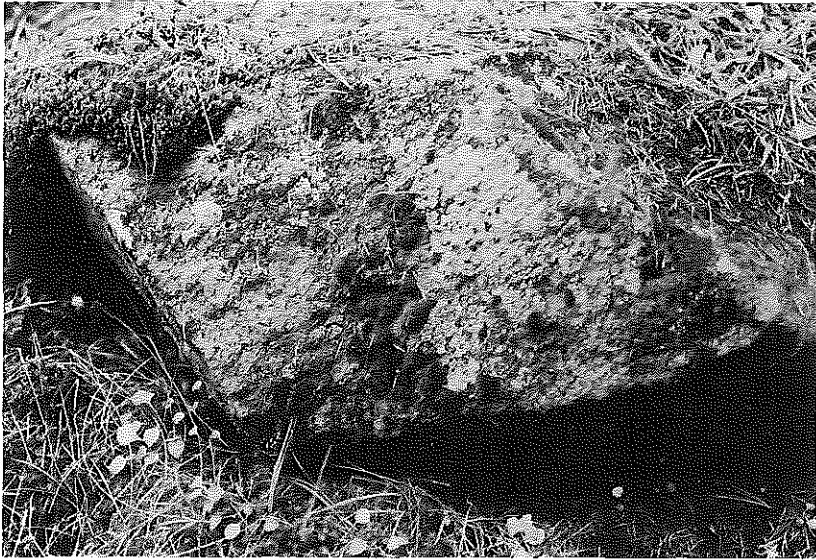


Abb. 3: Photo VF 5, GEISSLER 6.10.1991

#### VF 7

Umgefallene Bergföhre. Der Stamm liegt wohl mindestens seit der Parkgründung 1914. Photos: 1955, 1956. Die Moosdecke auf dem Wurzelteller wird 1954 entfernt und auf den Stumpf 8 gelegt. Studium der Wiederbesiedlung des Rohhumus. Ab 1958 erstes Auftreten von *Polytrichum formosum*, *P. juniperinum*, *Dicranum scoparium*. 1960 siedelt wieder *Hylocomium*, *Polytrichum alpinum*, *Pohlia nutans*. 1967 wird *Hylocomium* in Ausbreitung beobachtet, 1969 bedeckt es 80 % der Oberfläche, *Pleurozium schreberi* 10 %.

Heute ist die abgeflachte Horizontalfläche des Wurzeltellers wieder zu 95 % mit *Hylocomium* bedeckt, dazu 2 kleine Rasen von *Polytrichum formosum* und ein Thallus von *Cladonia pyxidata* s. l., darüber 4 Sträuchlein von *Vaccinium myrtillus* und 7 Individuen von *Vaccinium vitis-idaea*.

#### VF 8

Fichtenstrunk. Photos: 1957, 1965.

Auf die kahle, nur am Rand mit *Parmeliopsis hyperopta* besiedelte Stirnfläche wird 1954 der *Hylocomium*-Teppich gelegt, der vom Wurzelteller 7 abgenommen wurde. 1958 werden im nördlichen, unteren Teil junge Triebe, im oberen aber abgestorbene festgestellt. Ab 1959 sind regelmässig Arvennüsschen auf der Stirnfläche zu sehen; die Tätigkeit der Tannenhäher hat sicher dazu beigetragen, dass sich der *Hylocomium*-Filz nicht festsetzen konnte; 1961 sind 80–90 % abgestorben. 1963 sind nur noch wenige lebende *Hylocomium*-Sprosse unter der Nadelstreu sichtbar, 1967 ist *Hylocomium* gänzlich verschwunden, die Fläche wird neu mit *Dicranum scoparium* (heute 5 % bedeckend) und Flechten besiedelt.

#### VF 9

Bergföhrenstrunk. Photos: 1955 (Abb. 6, 7).

1954 wird die *Hylocomium*-Decke von VF 6 auf die Stirnfläche und in Verbindung mit der natürlichen Moosdecke auf dem daneben liegenden morschen Stamm gebracht. Sie hält sich etwas besser als auf 8 und bildet bis 1962 neue Triebe. Danach verkümmert sie und 1969 ist die Stirnfläche völlig kahl und von Nadeln bedeckt. 1991 wurden einige wenige *Dicranum scoparium*-Sprosse beobachtet und zwei abgestorbene *Hylocomium*-Stengelchen.

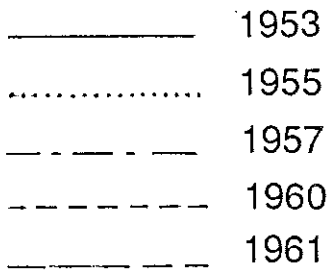
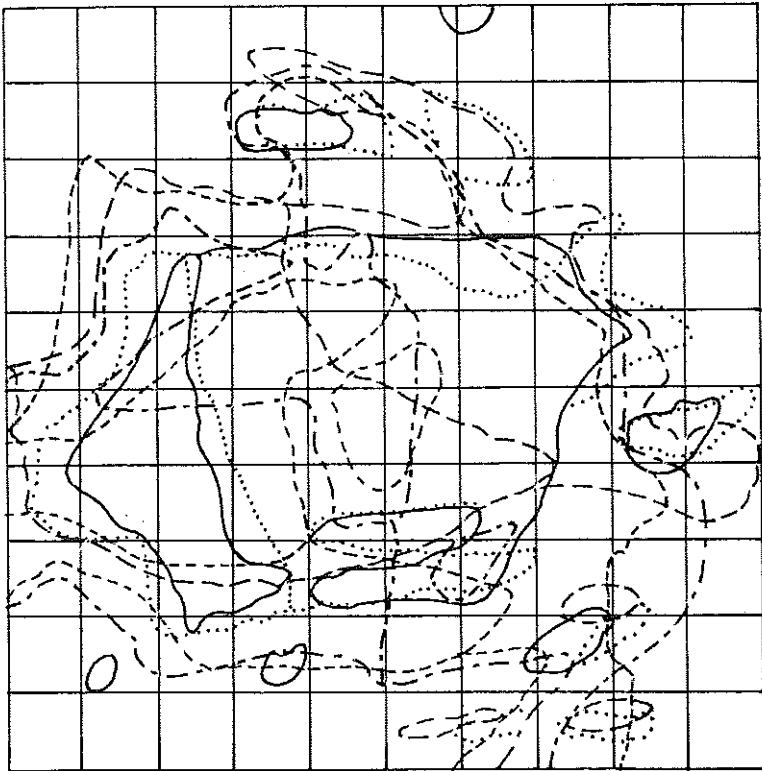
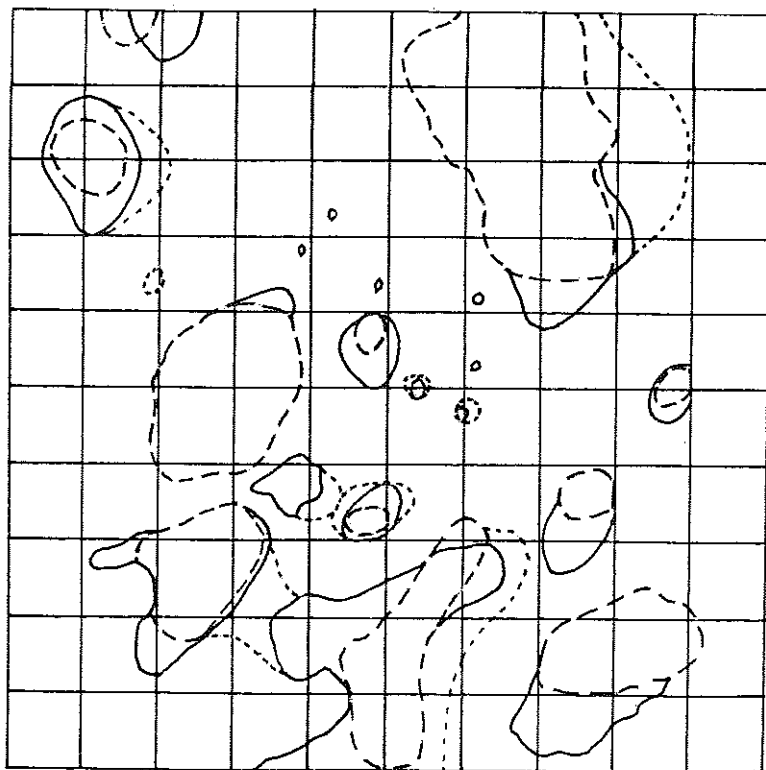


Abb. 4: VF 5: Dauerquadrat (1 dm<sup>2</sup>), Dynamik von *Dicranoweisia crispula* 1953–1961.



----- V 1991  
———— VIII 1991  
..... X 1991

Abb. 5: VF 5: Dauerquadrat (1 dm<sup>2</sup>), Dynamik von *Dicranoweisia crispula* 1991.



Abb. 6: VF 9: Ostansicht, Photo OCHSNER 30.9.1955.



Abb. 7: VF 9: Nordansicht, Photo GEISLER 4.7.1989. Der auf Abb. 6 sichtbare kahle Strunk ist umgefallen und vermorscht.



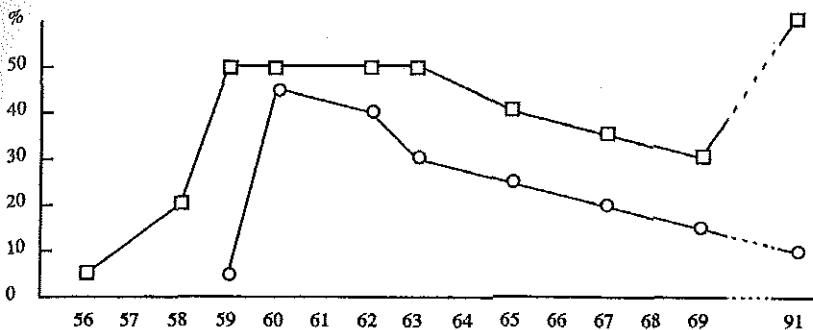


Abb. 8: VF 10: Dynamik der Wiederbesiedelung 1956–1969 (1991). Deckungswerte (%) von *Tetraphis pellucida* (Quadrate) und *Calypogeia neesiana* (Kreise).

### VF 10

Morscher Lärchenstrunk. Photos: 1954, 1955, 1956, 1957.

Bereits 1954 war auf der Stimfläche eine gut entwickelte Heidelbeer-Preiselbeerkappe zu sehen, mit dichtem Unterwuchs von *Hylocomium* und *Pleurozium*, *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* und *Cl. arbuscula* s. l., die sich auf der Nord- und Südseite bis zum Boden ausdehnt. Faulholzgesellschaften mit reichlich *Ichadophila ericetorum*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia neesiana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia ventricosa*, aber auch *Dicranum montanum*, sind vor allem in den Höhlungen der Ostseite verhältnismässig gut ausgebildet.

1954 wurde dort ein 7 × 10 cm grosses Rechteck ausgeschnitten, um die Wiederbesiedelung der *Tetraphis*-Gesellschaft zu beobachten, die 15 Jahre dauerte. In der Abb. 8 sind die Deckungswerte von *Tetraphis pellucida* und *Calypogeia neesiana* in den einzelnen Beobachtungsjahren aufgetragen. 1991 ist ein kleiner Teil der Fläche dazu noch mit *Lophozia incisa* und mit *Cladonia*-Schuppen besiedelt.

### VF 11

Zwei gegenüberliegende Kalkblöcke. Photos: 1954, 1957.

Vom Hang her werden die beiden Blöcke mit dem Teppich der Waldbodenmoose überwachsen, Kalkfelsesmoosgesellschaften finden sich an der Westseite. Nur wenige Beobachtungen sind notiert.

### VF 12

Verrucanoblock. Photos: 1954, 1955, 1956, 1957, 1963, 1965.

1954 wird eine Moosdecke vom Verrucanoblock 15b auf die Schulter von VF 12 mit nur wenigen Polstern von *Dicranoweisia crispula* und *Dicranum scoparium* verpflanzt (Abb. 9). *Rhytidiadelphus triquetrus* ist schon 1955 am Absterben, *Hylocomium* bildet nur wenige neue Triebe, *Dicranum* und *Cladonia* hingegen sind gut angewachsen und verdrängen bis 1965 die vorhin genannten Arten. 1964 tritt *Plagiothecium denticulatum* zum ersten Mal auf. Auf dem Photo von 1965 weist die verpflanzte Decke noch fast das ursprüngliche Ausmass auf, heute ist nur noch ein Viertel davon vorhanden.

Artenliste (1991): Felsoberfläche: *Dicranoweisia crispula*, *Radula complanata*, *Dicranum scoparium*; Schulter: *Tritomania scitula*, *Plagiothecium denticulatum*, *Brachythecium velutinum*, *Pohlia nutans*.

### VF 13

Quellflur im Val Chavagl.

Die Dauerfläche im *Cratoneuron commutatum*-Teppich wurde 1960 durch den Bau der Wasserleitung für das Hotel Il Fuorn zerstört. Im gleichen Jahr wurden Ersatzflächen in der feuchten Waldwiese SE Il Fuorn (81235/1716) angelegt. Sie werden aber nicht mehr weiter verfolgt, da sich deren Markierungen nicht erhalten haben.

### VF 14

Waldboden. Photos: 1954, 1965 (?), nicht eindeutig identifizierbar.

1954 1 m<sup>2</sup> Moose mit einem Teil des Rohhumus abgeschält, ohne die Vaccinien auszugraben, zur Beobachtung der Wiederbesiedelung, welche 1956 zuerst mit *Hylocomium splendens*, dann vor allem mit *Dicra-*

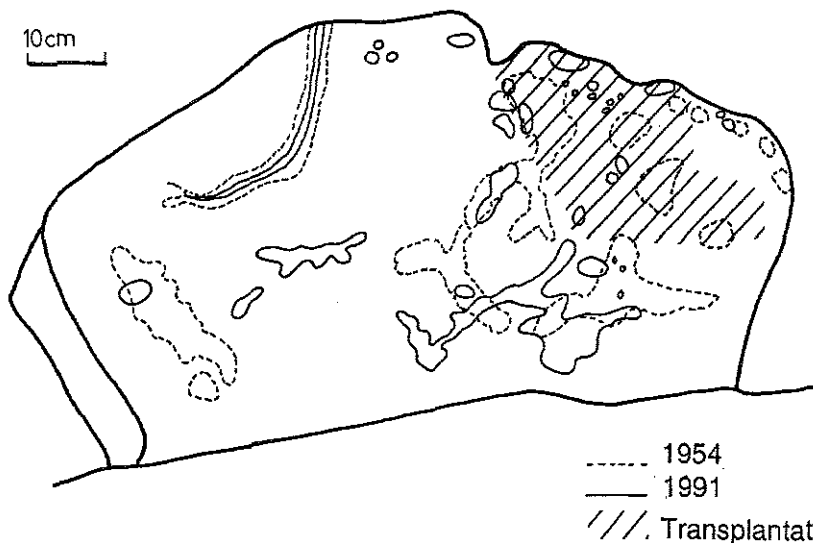


Abb. 9: VF 12: Block von Norden. Dynamik der *Dicranoweisia*-Polster 1954 und 1991, Größe des Transplantats 1954.

*num scoparium* beginnt. 1961 erfolgt eine  $\text{cm}^2$  Detailkartierung, bei der OCHSNER auch eine *Lophozia* sp. und *Brachythecium* sp. notierte. 1965 wird wiederum ein Rechteck von  $12 \times 20$  cm, 1–3 cm dick, abgehoben. Regelmässige Beobachtung bis 1975.

Heute lassen sich von den beiden Eingriffen keine Folgen mehr feststellen.

### VF 15

„Doppelblock“: Ein Süd-Nord-orientierter Verrucanoblock ist durch Humusaufgabe mit einem West-Ost-orientierten Kalkblock verbunden. 1954 stand auf dem Zwischenstück eine 143 cm hohe Bergföhre, auf der Nordseite des Kalkblockes eine 23 cm hohe Lärche. Beide Holzgewächse waren 1975 noch vorhanden, sind heute aber verschwunden. Der Doppelblock lässt sich im Gelände leicht auffinden, da auf der Nordseite acht Föhrenstämme liegen, die 1960 vom Sturm gefällt wurden. Deren Äste wurden abgesägt, um die Dauerquadrate weiterhin beobachten zu können.

(Photos: 1954, 1957)

### 15a

SE-Seite des Verrucanoblockes.

1954 ist  $3/4$  der Oberfläche durch eine von *Dicranum scoparium* dominierte Moosvegetation bedeckt. Nackter Fels ist nur im unteren südlichen Teil und der nördlichen Kulmfläche vorhanden. Im *Dicranum*polster, das von *Hylacomium* durchsetzt ist, werden regelmässig Quadratdezimeter-aufnahmen durchgeführt. 1965 reißt ein grösserer Teil dieses Moosteppiches, nach OCHSNER infolge Schneedrucks, ab. Darunter kommt nackter Fels ohne Krustenflechten zum Vorschein. Heute ist etwa  $1/3$  der Oberfläche mit *Dicranum scoparium*, *Hylacomium splendens*, *Polzia nutans*, *Polytrichum alpinum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pterigynandrum filiforme* und *Dicranoweisia crispula* bedeckt, die Quadratfläche nur zu 25 %.

### 15b

NW-Seite des Verrucanoblockes.

1954 tritt nur auf einer kleinen Kulmfläche etwas nackter Fels hervor, der übrige Teil ist völlig mit Humus und der entsprechenden Moosvegetation bedeckt. Ein Rechteck von  $30 \times 40$  cm mit 10 % *Dicranum scoparium*, 25 % *Rhytidiadelphus triquetrus*, 65 % *Hylacomium splendens* und wenigen Thalli von *Cladonia pyxidata* s. l.

wird ausgeschnitten (Abb. 10) und auf den Block 12 verpflanzt (cf. Abb. 9). Eine Dauerfläche von 1 dm<sup>2</sup> wird darüber angelegt (Abb. 11). Die entblösste Fläche ist bis heute nicht wieder kolonisiert worden ausser ganz kümmerlichen Populationen von *Dicranoweisia crispula* in den Spalten, einer kräftigen Pflanze von *Huperzia selago*, einem Einzelspross von *Hylocomium splendens* und 2 cm<sup>2</sup> in der unteren, südlichen Ecke, wo sich die Moosdecke auf die nackte Fläche ausgedehnt hat. Im Dauerquadrat gedeiht nur *Dicranoweisia crispula*, 6 x wegriger Oberfläche bedeckend als 1954 (Abb. 12).

### 15c

Auf dem Kalkblock werden 1954 zwei Dauerquadrate, eines auf der Südseite (Abb. 13, 14) und eines auf der Kulmfläche angelegt, welche anhand der Photographien von 1954 und 1957 wieder lokalisiert werden konnten. Leider sind aber weitere Aufnahmen verschollen.

### VF 16

Baumstrünke. Photos: 1955.

Die *Pleurozium*decke auf einem schon bereits recht vermorschten Lärchenstrunk (16a) wird 1955 auf den danebenstehenden, nur von *Cladonia*-Primärthalli besiedelten Bergföhrenstumpf (16b) verpflanzt. 1958 sind in 16a bereits 11 junge *Pleurozium*triebe und *Pohlia nutans* im Pickelloch zu sehen, ausserdem ein 2.5 cm hoher *Pinus mugo*-Keimling. Auf 16b ist die *Pleurozium*decke nur randlich abgestorben, 4/5 sind noch lebend, 1959 aber nur noch in der nördlichen Hälfte, während in 16a die ganze innere Fläche mit jungen Moosrieben bedeckt ist. In der Folge vermehrt sich dort zuerst *Pohlia nutans* c. sp. bis zu 80 % Deckung (1965), *Pleurozium* und *Hylocomium* dringen vom Waldboden her auf die Stirnfläche, später nehmen *Cladonia*-Arten überhand. Auf 16b verdrängen ebenfalls *Cladonia*-Arten das versetzte *Pleurozium*, welches 1967 zum grössten Teil abgestorben ist.

Heute (1991) ist 16a gänzlich vermorscht und zerfallen, der Übergang zum Waldboden ist verwischt. Die Bergföhre ist 112 cm hoch. Auf 16b sind 15 cm<sup>2</sup> mit *Dicranum scoparium* besiedelt, der Rest mit verschiedenen *Cladonia*-Arten.

### VF 17

„Rohboden“. Photos: 1955, 1957.

Ein dreieckiger Verrucanoblock wird 1955 durch Wegräumen der Bodenmoosdecke (47 x 52 x 59) freigelegt, welche unten an VF 18 angesetzt wurde, sich dort aber offensichtlich nicht gehalten hat. An der Grenze zum intakten Waldboden hat OCHSNER einen Draht verankert. Das Vorrücken der wiederbesiedelnden *Hylocomien* geschieht stufenweise, indem zuerst Rohhumuselemente (Nadeln und andere Pflanzenreste) ein Bett schaffen müssen: 1959 2 cm, 1965 unregelmässig 4 cm, 1969 6–8 cm. 1975 hat OCHSNER einen Vorschub von insgesamt mehr als 30 cm gemessen. Heute ist davon nichts mehr zu beobachten; der Stein liegt wieder wie 1955 frei.

### VF 18

Entblösster, ostexponierter Hang. Photos: 1955, 1956.

Die erste Aufnahme der Dauerfläche findet sich in den Notizen von 1955, eine weitere 1958, nachher sind nur noch Beobachtungen aufgezeichnet und Skizzen zum Auftreten von *Buxbaumia aphylla* von 1965–73. Die Abgrenzung der Fläche hat sich erhalten. Die idealen Seitenlängen von 50 cm sind im Laufe der Jahre dem Gelände angepasst worden und sind heute gegen Süden (oben) verkürzt, gegen Norden (unten) etwas verlängert. *Buxbaumia* wurde 1991 wieder beobachtet, 1 cm oberhalb der Abgrenzung.

### VF 19

Föhrenstrunk. Photos: 1953, 1955, 1957, 1965.

Gemäss OCHSNERs Notizen wurde der Baum 1947 gefällt. Das Photo von 1953 zeigt noch eine kahle Oberfläche, 1955 erste Flechtenprimärthalli. Die Stirnfläche wurde zuerst hauptsächlich von Flechten besiedelt: *Cladonia cenotea*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. chlorophaea*, *Immadophila ericetorum*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri* und als einziges Moos 1956 *Pohlia nutans*. 1962 tritt *Dicranum scoparium* auf. Der heutige Zustand entspricht noch der Aufzeichnung von 1975: Ein *Dicranum*-Polster von 3–4 cm Durchmesser an der Schlagkerbe. 3/4 der Stirnfläche sind mit *Cladonien* und zwei Heidelbeersträuchern besiedelt. *Pleurozium* dringt vom Waldboden her bis zum unteren Rand der Schlagkerbe vor.

### VF 20

Föhrenstrunk.

Ausser einer Aufzählung der verschiedenen Flechtenbesiedler, 1973 auch *Lophozia ventricosa*, finden sich nur Notizen über nicht erhaltene Photos. Auch heute ist der Strunk nur von Flechten bedeckt.



Abb. 10: VF 15b. Photo OCHSNER 27.9.1954. Geschälte Fläche.

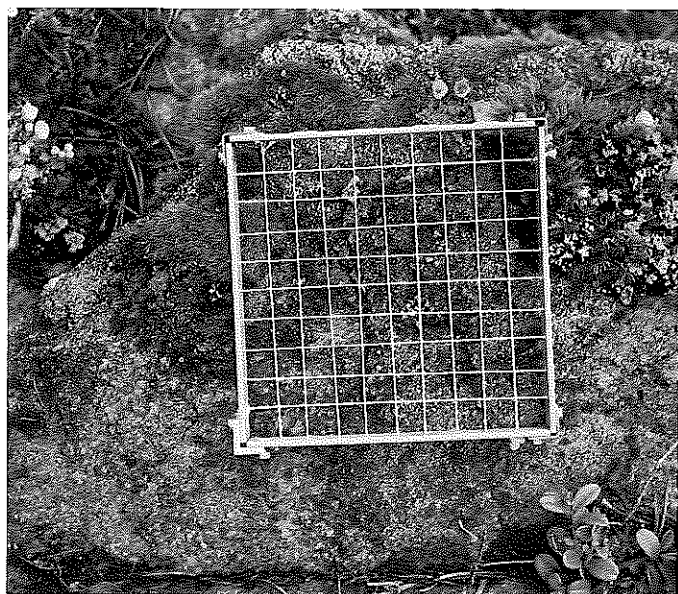


Abb. 11: VF 15b. Photo OCHSNER 27.9.1954. Oberer Teil.



Abb. 12: VF 15b. Photo GESSLER 5.10.1991.

## 5. Diskussion

OCHSNERS Versuche können in drei Kategorien eingeteilt werden: Beobachten reiner Sukzession (VF 4, 5, 11, 15a, 15c, 18–20), Kolonisation als Sukzession nach Eingriffen wie Entblößen, Schälen (VF 1, 2, 6, 7, 10, 14, 15b, 16, 17) und Verpflanzen (VF 8, 9, 12).

### 5.1 Verpflanzungsexperimente

Sie können als abgeschlossen gelten, da, im Gegensatz zu einigen Versuchen mit Flechten von FREY (1959), keine Population sich halten konnte, wohl weil die Versuchsanordnung nicht natürlichen Sukzessionsvorgängen entsprach. Totholz vermorscht im Unterengadin hauptsächlich nach dem Trockentyp (RASCHENDORFER 1949) und wird dominant von Flechten und *Dicranum scoparium* besiedelt. Erst in späten Stadien (VF 10) treten an den Vertikalflächen charakteristische Faulholzmoose wie *Tetraxis pellucida* oder *Lophozia incisa* auf, zusammen mit einer Waldbodenvegetation von Heidelbeeren und Preiselbeeren im Teppich von *Hylocomium splendens* und *Pleurozium* über Horizontalflächen. Stirnschnitte sind ein vom Menschen geschaffenes Habitat. In einem natürlichen Bestand fallen die Bäume meist mitsamt dem Wurzelstumpf; nur in seltenen Fällen, bei bereits beeinträchtigter Ge-

sundheit, bricht der Stamm entzwei. Bei Stämmen, die direkt auf dem Boden liegen, beschleunigt die Bodenfeuchte den Moderprozess, ebenso aber auch die Lage in Geländemulden mit längerdauernder Schneebedeckung. Es wird wohl noch viele Dezennien dauern, bis die Strünke 8, 9, 16b, 19 und 20 so zerfallen sind, dass sich darauf Waldbodenvegetation wie auf der Stirnfläche 10 ansiedelt.

Auch beim anderen Verpflanzungsexperiment wurde ein Stück Waldbodenvegetation, das den Verrucanoblock 15 überdeckt, auf den Block 12 versetzt. Wahrscheinlich waren die Oberflächen zu steil, als dass die Humusunterlage sich wieder hätte festigen können.

## 5.2 Kolonisation

Die beiden Erdflächen 7 und 14 haben innerhalb von 15 Jahren den ursprünglichen Zustand wieder erreicht. Die Arten der angrenzenden intakten Vegetation ausserhalb konnten sich auf den abgeschälten Flächen ausbreiten. Bei der Fläche 6 hingegen wurde im Verlauf der Untersuchungen auch die umgebende Vegetation beeinträchtigt, so dass keine *Hylocomium*-Sprosse mehr eindringen konnten und die Fläche bis heute nur spärlich besiedelt ist.

Beim morschen Strunk 16a hat das Waldbodenmoos *Pleurozium schreberi* nach 10 Jahren die abgeräumte Fläche wieder besiedelt. In der Faulholzfläche 10 haben *Tetraphis* und *Calypogeia neesiana* nach 15 Jahren 90 % der Oberfläche besiedelt; sie wurden aber nachher von *Lophozia incisa* und vor allem von *Cladonia*schuppen (*Cl. aff. squamosa*) verdrängt. Auf den entblösten Verrucanofelsen 17 und 15b hat Regression stattgefunden. Auf diesen Felsen haben sich bis jetzt typische Felsmoose wie *Dicranoweisia crispula* nur in geringsten Mengen angesiedelt. Es scheint auch, dass die Waldbodenmoosdecke sich erst ausbreiten kann, wenn eine gewisse Humusaufgabe vorhanden ist.

## 5.3 Sukzession

Die Deckung des Verrucanofelsens 5 hat seit 1953 (Abb. 1) beträchtlich zugenommen. Einerseits greift die Bodenmoosdecke von oben her auf die Steifläche über (Abb. 3), andererseits hat sich die Oberfläche der *Dicranoweisia*-Polster verändert und vergrössert. Die Dynamik zwischen 1953 und 1969 ist in Abb. 4 dargestellt; aber auch innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode (Abb. 5) kann bedeutender Zuwachs festgestellt werden. Am unteren Rand der Steifläche sind 5 cm<sup>2</sup> mit *Radula complanata* und *Dicranoweisia* lose, werden bald abfallen und so neuen Raum für Sukzessionen schaffen.

Auf dem Kalkfelsen 15c scheint sich das Gesamtbild seit 1954 kaum verändert zu haben. Vergleicht man jedoch die beiden Quadratdezimeteraufnahmen von 1954 (Abb. 13) und 1957 (Abb. 14), so kann eine hohe individuelle Dynamik beobachtet werden. Sie ist sogar innerhalb eines einzigen Jahres, wie die Aufnahmen von 1991 (Abb. 15, 16) bezeugen, beträchtlich.

Die Artdynamik  $SD = (x+y)/(x+y+2z)$ , wobei x, y, z Neuaufreten, Verschwinden bzw. Verbleiben im Aufnahme-feld bedeuten, wurde nach DURING & TER HORST (1985, 1987) errechnet. Je näher der Wert von SD (species dynamics) bei 1 liegt, desto höher ist die Dynamik. In dieser sehr vereinfachten Darstellung wird die Deckung nicht berücksichtigt. Folgende SD-Werte ergaben sich für die drei wichtigsten Arten im Quadratdezimeter:

	1954/57	30.V./7.X.1991
<i>Tortella tortuosa</i>	0.077	0.28
<i>Schistidium apocarpum</i>	0.49	0.47
<i>Hypnum vaucheri</i>	0.6	0.3

Diese Werte stehen im Gegensatz zu den Beobachtungen von HALFMANN (1991), der epilitische Gesellschaften für stabile Dauergesellschaften hält. Dichte, hohe Polster wie *Tortella tortuosa* zeigen eine geringe Dynamik und sind an ihrem Wuchsort mehr oder weniger stabil, während die lockeren Polster der reichlich sporogontragenden *Schistidium apocarpum* und etwas weniger die Decken von *Hypnum vaucheri* sich ständig verändern. In der Dauerfläche sind noch kleine Thalli der Flechten *Dermatocarpon miniatum* und *Cladonia pyxidata* s. l. vorhanden. Im Oktober 1991 wurde noch zusätzlich 1 cm<sup>2</sup> *Bryum capillare* und 4 cm<sup>2</sup> *Ditrichum flexicaule* festgestellt.

Die fast nackte, von Wurzeln durchzogene Bodenfläche 18 wurde zur Analyse in 100 möglichst gleichgroße Quadrate eingeteilt. 1956 bedeckten *Dicranum scoparium* und *Hylocomium splendens* zusammen weniger als 10 % der Fläche, waren aber doch in 11 bzw. 13 Quadraten vorhanden. Der Vergleich mit 1958 ergibt folgende Dynamik: für *Dicranum* 0.49, für *Hylocomium* 0.8, im Jahre 1991 ist *Dicranum* die weitaus häufigste Art, *Hylocomium* ist nurmehr in wenigen Stengeln in der obersten Südecke vorhanden. Dazu kommen noch geringe Mengen von *Pohlia nutans* c. sp., *Pleurozium*, Thalli von *Cladonia* cf. *digitata* und *Lophozia sudetica* (bereits von OCHSNER im Jahre 1973 festgestellt). Am 29. Mai, kurz nach der Schneeschmelze, war *Dicranum* in 8 Quadraten vorhanden, am 30. August taucht sie in 29 weiteren auf, ist aber in 6 verschwunden. Am 8. Oktober, vor dem Einwintern, wurde sie in 29 Quadraten gezählt, 17 neuen, und ist in 13 verschwunden. Die Dynamik ist also ausserordentlich hoch. An allen 3 Aufnahmetagen schienen die Individuen in guter Vitalität zu sein. Diese *Dicranum*-anflüge sind vermutlich zumeist Bruchäste, die durch Wind und Tierhufe verbreitet werden, sich aber nur selten dauerhaft, ungestört von Wild, Erosion oder Trockenheit, ansiedeln können. Dies könnte die geringe Präsenz im Frühjahr erklären.

Die Sukzessionen auf den Strünken 19 und 20 werden von Flechten dominiert und wohl erst viel später ein Moosstadium durchlaufen.

## 6. Populationsbiologische Betrachtungen

Dauerflächenbeobachtungen sind unerlässliche Grundlagen zur Untersuchung der Lebensgeschichte einzelner Arten im Felde, im Idealfall von der Sporenkeimung bis zur erneuten Sporenbildung, Absterben und Abgebautwerden. Im Gelände können meist nur Teilaspekte dieser Entwicklung beobachtet werden und würden eine mindestens allmonatliche Beobachtung bedingen wie bei ORBÁN (1978) oder KIMMEL (1962). In höhern Lagen sind die allermeisten Moose mehrjährig. Nur wenige Arten bilden Kapseln aus. Regelmässig fertil sind nur die Felsmoose *Schistidium apocarpum*, *Dicranoweisia crispula*, *Radula complanata*, die Faulholzmoose *Tetraphis pellucida*, *Blepharostoma trichophyllum* und *Lophozia incisa*, die beiden letzteren auch mit *Cephalozia bicuspidata* und *Pohlia nutans* auf Erde. Es sind alles autözische Moose. Viele von ihnen besitzen auch Brutkörper, womit diese Arten wesentliche Vorteile als Neubesiedler besitzen und zu den Kolonisten (DURING 1979) gezählt werden können. Zukünftige Untersuchungen könnten aufzeigen, welchem Rhythmus das Auftreten von Kapseln bei *Dicranum scoparium*, *Distichum capillaceum*, *Encalypta vulgaris*, *Fissidens cristatus*, *Hypnum vaucheri*, *Rhizomnium punctatum* und den *Polytrichum*-Arten folgt. Bei den übrigen Arten wurde in den Versuchsflächen nie sexuelle Reproduktion beobachtet, öfters aber vegetative, besonders bei den Lebermoosen und bei *Ditrichum flexicaule*.

Wachstumsmessungen können in Dauerflächen nicht nach herkömmlichen Methoden wie Trockengewichtsbestimmungen nach Abschneiden (RUSSELL 1984, 1990; CLARKE & al., 1971; BUSBY & al. 1978) durchgeführt werden. Wir können nur die Veränderungen in der Flächenbedeckung feststellen oder Längenzuwachs der einzelnen Moosstengel messen (PITKIN 1975). Bei *Hylocomium* mit seinen charakteristischen Jahressprossen beträgt die Länge des Haupttriebs, der innerhalb einer Vegetationsperiode gewachsen ist, 15–22 mm und ist mit dem vergleichbar, was VITT (1990) in kontinentalen kanadischen Nadelwäldern festgestellt hat.

Die Arbeit an diesen Dauerflächen hat auch gezeigt, dass die Mortalität, verursacht durch externe Faktoren, gross ist. Die dauerhafte Kolonisation der VF 18 wird sicher durch ständigen Wildwechsel verlangsamt, die Verpflanzungsexperimente sind sowohl auf den Baumstümpfen wie auf den Felsen (12, 15b, 15c) durch die Aktivität der Vögel negativ beeinflusst worden.

Mehrmals seit 1954 haben Windwurf und Schneebruch die Dauerflächen beeinträchtigt. Im Mai 1991 ist eine Bergföhre auf den Felsen 12 gefallen und hat einige *Dicranoweisia*-Rasen zerstört. Ebenso hat der Wurzelteller einer anderen gestürzten Föhre einen Teil der Bodenfläche 14 aufgerissen und die Bleicherde an die Oberfläche gebracht. Durch die langdauernde Trockenheit des Sommers 1991 ist die Haftung der Felsmoose, v. a. *Tortella* und *Ditrichum* auf 15c, *Dicranoweisia* und *Radula* auf 5, aber auch *Hylocomium* und *Rhytidiadelphus* gelockert worden.

Es war erstaunlich, festzustellen, dass in diesen doch zufällig ausgewählten und verteilten Dauerflächen, die nur einen ganz geringen Teil des Waldstückes bedecken, so viele Störungen aufgetreten sind. So wurde immer wieder Raum für Neubesiedlung geschaffen, Regenerationsnischen (GRUBB 1977). Dies sind Hinweise, dass hier zyklische Sukzessionen (PATON 1956; LONGTON 1988) zum Fortbestehen der „Dauergesellschaften“ beitragen, in welchen Konkurrenz eine nur geringe Rolle spielt (cf. WATSON 1980). Bis zum Eintreffen der nächsten Katastrophe ist genügend Raum zur Ausbreitung vorhanden.

Die Beobachtungen an *Buxbaumia aphylla* verdienen besonders erwähnt zu werden. Junge Kapseln tauchen im Spätherbst auf, Sporenreife findet im folgenden Frühsommer statt. HANCOCK & BRASSARD (1974) haben *Buxbaumia*-Populationen in Neufundland über mehrere Jahre hindurch verfolgt und kommen zum Schluss, dass die Sporophyten zwar einjährig sind, aber auf einem mehrjährigen Protonema entstehen. Innerhalb von 3 Jahren nahm dort aber die Sporophytenproduktion ab. OCHSNER hat hingegen *Buxbaumia* in der VF 1 alljährlich über 5 Jahre verfolgt (sie war wiederum 1989 und 1990 vorhanden, wobei die alten Kapseln auch 1991 erhalten blieben), in der VF 2 über 9 Jahre (heute verschwunden) und in der VF 18 auch über 9 Jahre. Im Frühjahr 1991 waren dort wieder Kapseln zu sehen, die aber nicht zur Sporenreife gelangten. Auch konnten im folgenden Herbst keine jungen Sporophyten entdeckt werden, wohl weil die Sommertrockenheit keine Befruchtung zulies, vielleicht nicht einmal Gametangienbildung.

## 7. Ausblick

Im vorhergehenden Kapitel konnten populationsbiologische Aspekte nur angetippt werden. Zu viele Fragen stehen noch offen. Unsere Kenntnisse über die Reproduktionsbiologie von Moosen in höheren Lagen sind gering. Biologische Prozesse verlangsamen sich mit Zunahme der Meereshöhe und erschweren so den experimentellen Ansatz, weil wir den Faktor Zeit nicht komprimieren können. Umso wichtiger ist es, die Versuchsflächen und -methodik so dauerhaft anzulegen, dass die Resultate auch von zukünftigen Forschergenerationen ermittelt werden können.

Die Ergebnisse könnten auch Aufschluss über die Waldgeschichte geben. Das Gemeindearchiv von Zernez bewahrt zwar manche alpwirtschaftlichen Dokumente (SCHORTA 1987), aber kaum solche über die Waldnutzung. Lichtere Stellen mit dominanter Lärche könnten darauf hindeuten, dass der Wald früher beweidet war. Von OCHSNER wissen wir, dass der Baum 19 1947 gefällt wurde. Er stand am Weg ins Val Chavagl, welcher offensichtlich noch bis in die 50er Jahre begangen war und auch noch in der Landeskarte der Ausgabe 1966 eingetragen ist. Um das Alter der anderen Baumstümpfe zu bestimmen, müssten dendrochronologische Methoden angewendet werden. Vor der Parkgründung 1914 hat die Gemeinde Zernez noch viele Bäume herausgeschlagen, aber im God dal Fuorn hatten die Besitzer des Hotel Il Fuorn noch bis anfangs der 60er Jahre das Recht, für den Eigenbedarf



Holz zu holen. Heute scheinen sich alle Baumarten hier wieder gut zu verjüngen und ihr Wachstum auch nicht durch den hohen Wildbestand beeinträchtigt zu sein. Um auch Abbauprozesse, die auch mykologische und entomologische Phänomene sind, zu studieren, wurden auf Stämmen, von welchen wir wissen, wann sie umgefallen sind, neue Dauerflächen angelegt. Unser Schweizer Nationalpark bietet eine ideale Struktur, Langzeitphänomene zu untersuchen. Die Auswertung von OCHSNERs Daten hat den Grundstock gelegt für weitere, präzisere Forschung an Moospopulationen innerhalb der Lebensgemeinschaft Gebirgswald, bei der wir nur in interdisziplinärer Zusammenarbeit vergleichbare Resultate erzielen können.

## 8. Zusammenfassung

Im Jahre 1954 hat F. OCHSNER im God dal Fuorn im Schweizer Nationalpark 20 Dauerflächen auf Fels, Faulholz und Erde zur Untersuchung von Sukzessionen in Moosgesellschaften angelegt und bis 1975 regelmässig beobachtet. Die Auswertung der nur zum Teil erhaltenen Aufnahmen erbrachte folgende Ergebnisse: Die natürliche Sukzession auf Kalk wie auf Verrucanofels unterliegt einer hohen Dynamik; dominant sind Kolonisten. Das gleiche gilt für die Flächen auf Erde. Regeneration nach Abschälen nimmt 10 bis 15 Jahre in Anspruch, falls die umgebende Vegetation intakt bleibt. Ohne entsprechende Humusunterlage aber scheint sie länger als die Untersuchungsperiode zu dauern. Verpflanzte Moosdecken hielten sich nur wenige Jahre. Natürliche Kleinkatastrophen (Wind, Schnee, Wild, Trockenheit) fanden öfters statt, so dass immer wieder Raum zur Neubesiedelung frei wird. Sexuelle Reproduktion wurde nur bei den Kolonisten regelmässig festgestellt. Der grössere Teil der Moose aber breitet sich vegetativ aus. *Buxbaumia aphylla* konnte in 2 Flächen über 9 Jahre hindurch beobachtet werden.

## 9. Résumé

En 1954, F. OCHSNER a établi 20 surfaces permanentes dans le Parc National Suisse, au God dal Fuorn. Son but était d'étudier les phénomènes de succession à l'intérieur des associations muscinales. Il a suivi et analysé régulièrement ses surfaces jusqu'en 1975. L'analyse de ses relevés, qui n'ont malheureusement été que partiellement conservés, a donné les résultats suivants: la succession naturelle sur roches calcaires et Verrucano, ainsi que celle sur sol, sont caractérisées par une dynamique élevée, les espèces colonisatrices y jouant un rôle essentiel. Par contre, la régénération complète de la couverture muscinale, après l'élimination de cette dernière, nécessite entre 10 à 15 ans, si la végétation avoisinante est restée intacte. Cependant, en l'absence d'une couche d'humus, la période d'observation considérée dans cette étude est trop courte pour que les phénomènes de régénération puissent être mis en évidence. Les plantes transplantées ne se sont maintenues que quelques années, pour ensuite disparaître complètement. Des petites catastrophes naturelles (tempête, neige, passage de gibier, sécheresse) ont eu lieu à plusieurs reprises. Elles permettent l'ouverture fréquente d'espace propice à la récolonisation. Seules les espèces colonisatrices font état d'une reproduction sexuée régulière, la plupart des autres taxons ne se reproduisant que végétativement. *Buxbaumia aphylla* a pu être observée pendant neuf années consécutives, ceci à l'intérieur de deux surfaces.

## Dank

Besonderer Dank gebührt JEAN-FRANÇOIS MATTER, der den Aufwand nicht gescheut hat, diese Versuchsflächen dauerhaft zu markieren und zu vermessen und NICOLIN BESCHOFF, Ramosch, für anregende Diskussionen. Ebenso haben Mitarbeiter und Kollegen im Conservatoire botanique in verschiedener Hinsicht mit Dokumentation und Ratschlägen wertvolle Hilfe geleistet.

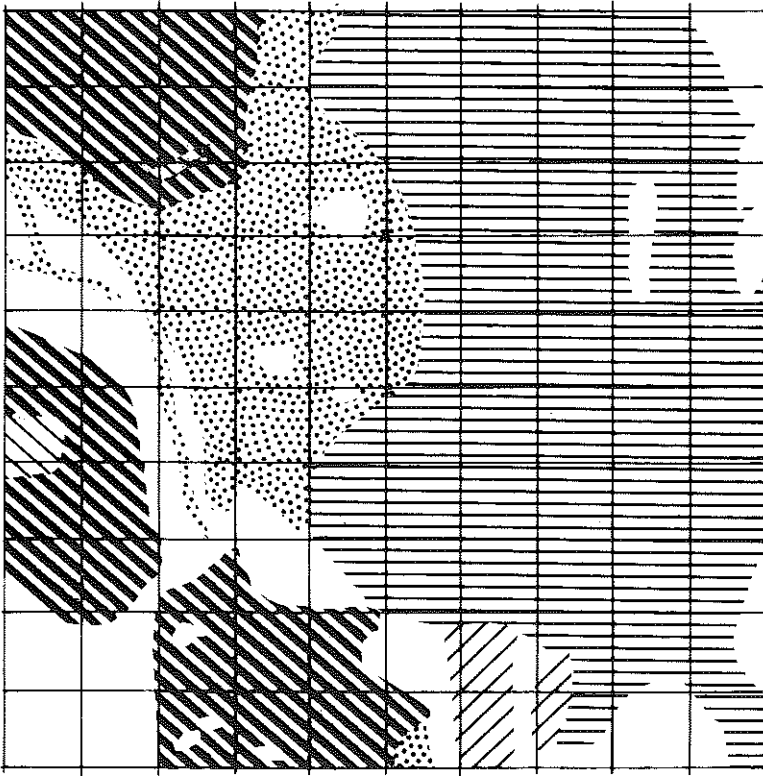
## Literatur

- BINZ, A. & CH. HEITZ (1990): Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. 19. Aufl. Schwabe, Basel, 659 pp.
- BURBY, J. R., L. C. BLISS & C. D. HAMILTON (1978). Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. Ecol. Monogr. 48: 95-110.
- CLARKE, G. C. S., S. W. GREENE & D. M. GREENE (1971). Productivity of bryophytes in polar regions. Ann. Bot. 35: 99-108.
- CORLEY, M. F. V., A. C. CRUNDWELL, R. DÜLL, M. O. HILL & A. E. J. SMITH (1981). Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. J. Bryol. 11: 609-689.
- DURING, H. J. (1979). Life strategies of bryophytes. Lindbergia 5: 2-18.
- DURING, H. J. & B. TER HORST (1985). Life span, mortality and establishment of bryophytes in two contrasting habitats. Abstr. Bot. 9 (suppl.) 2: 145-158.
- DURING, H. J. & B. TER HORST (1987). Diversity and dynamics in bryophyte communities on earth banks in a Dutch forest. Symp. Biol. Hung. 35: 447-455.
- FREY, E. (1959). Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. 2. Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen. Erg. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks N. F. 6, 41: 239-319.
- FREY, E. & F. OCHSNER (1947). Flechten und Moose in den Versuchsflächen einer Nardusweide auf der Schynigen Platte bei Interlaken. Ber. Geobot. Inst. Rübel 1946: 23-50.
- GRUBB, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52: 107-145.
- GROLLE, R. (1983). Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. J. Bryol. 12: 403-459.
- HALFMANN, J. (1991). Die Struktur der Vegetation auf periglazialen Basaltblockhalden des Hessischen Berglandes. Diss. Bot. 168: 1-212.
- HANCOCK, J. A. & G. R. BRASSARD (1974). Phenology, sporophyte production, and life history of *Buxbaumia aphylla* in New Foundland, Canada. Bryologist 77: 501-513.
- KIMMEL, U. (1962). Entwicklung einiger Moose und Flechten auf Dauer-Untersuchungsflächen. Ber. Oberhess. Ges. Natur-Heilk. Giessen, N. F. Naturwiss. Abt. 32: 151-160.
- LONGTON, R. E. (1988). Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge University Press, Cambridge, 391 pp.
- MUHLE, H. & P. POSCHLOD (1989). Konzept eines Dauerbeobachtungsprogramms für Kryptogamengesellschaften. Ber. Akad. Naturschutz Landschaftspf. (Laufen) 13: 59-76.
- OCHSNER, F. (1958). Die Veränderungen der Moosflora in den Versuchsflächen der Schynigeplatte von 1945-1954. Ber. Geobot. Inst. Rübel 1957: 80-92.
- ORBÁN, S. (1978). Die Dynamik von Moosgesellschaften im Hortobágy-Nationalpark. Bryophyt. Biblioth. 13: 661-680.
- PATON, J. A. (1956). Bryophyte succession on the Wealden sandstone rocks. Trans. Brit. Bryol. Soc. 3: 103-114.
- PITKIN, P. H. (1975). Variability and seasonality of the growth of some corticolous pleurocarpous mosses. J. Bryol. 8: 337-356.
- RASCHENDORFER, I. (1949). Beobachtungen über die Besiedlung von modernem Holz mit besonderer Berücksichtigung der adnaten Vercine. Österr. Bot. Z. 96: 232-280.
- RUSSELL, S. (1984). Growth measurements in bryophytes: A case study. J. Hattori Bot. Lab. 56: 147-57.
- RUSSELL, S. (1990). Bryophyte production and decomposition in tundra ecosystems. Bot. J. Linn. Soc. 104: 3-22.
- SCHORTA, A. (1987). Istorgia da las alps da Zernez. Ann. Soc. Retorumantscha 100: 135-244.
- VITT, D. H. (1990). Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. Bot. J. Linn. Soc. 104: 35-59.
- WAYSON, M. A. (1980). Patterns of habitat occupation in mosses-relevance to considerations of the niche. Bull. Torrey Bot. Club 107: 346-372.
- WIRTH, V. (1980). Flechtenflora. UTB 1062, Ulmer, Stuttgart, 552 pp.

## Adresse der Autorin:

Patricia Geissler, Conservatoire et jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy

1954



Diagonal lines: *Dermatocarpon miniatum*

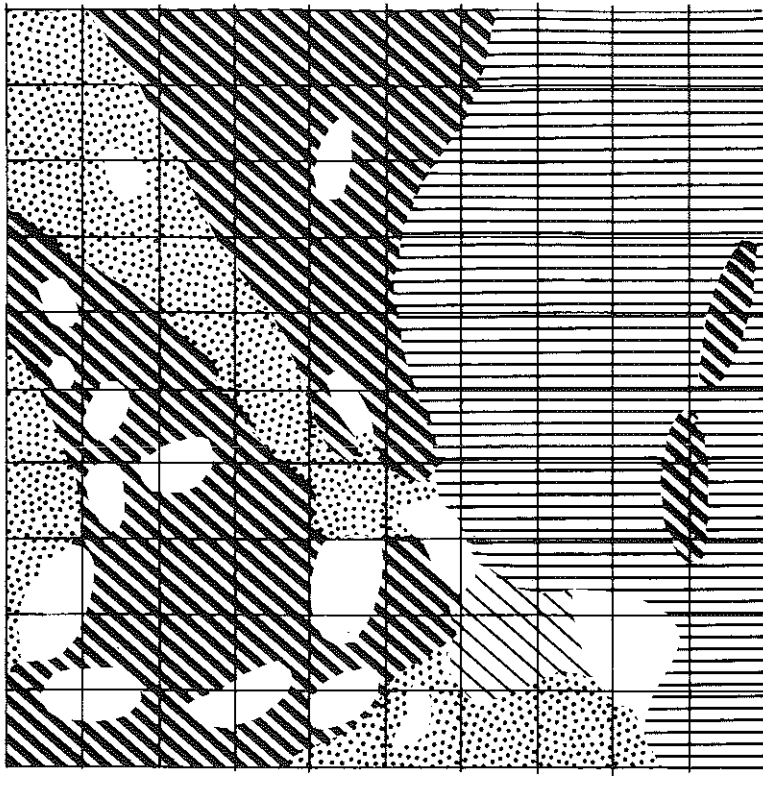
Horizontal lines: *Cladonia cf. pyxidata*

Vertical lines: *Tortella tortuosa*

Dotted pattern: *Schistidium apocarpum*

Diagonal lines (top-left to bottom-right): *Hypnum vaucheri*

1957



Diagonal lines: *Tortella tortuosa*

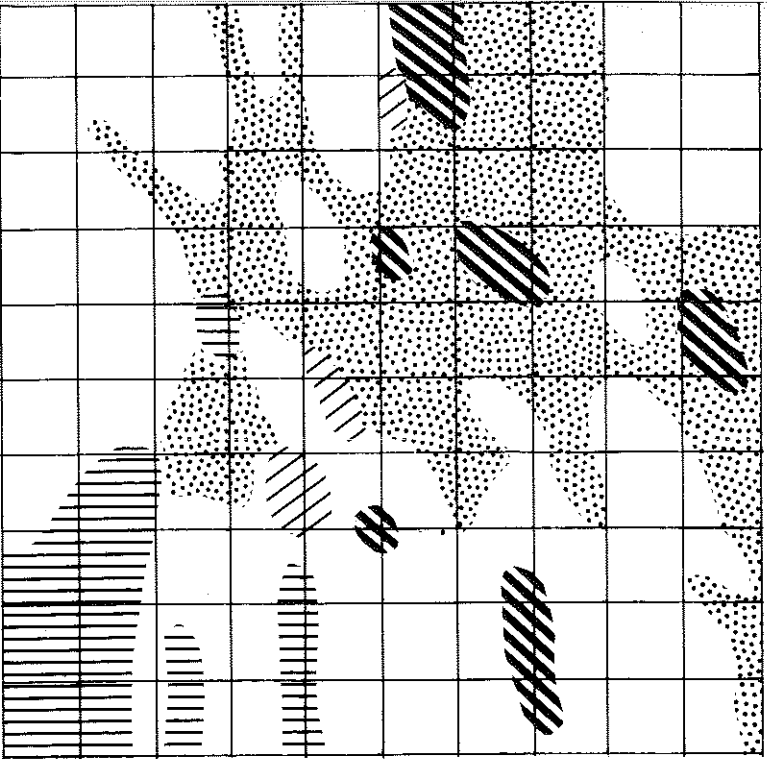
Horizontal lines: *Schistidium apocarpum*

Dotted pattern: *Hypnum vaucheri*



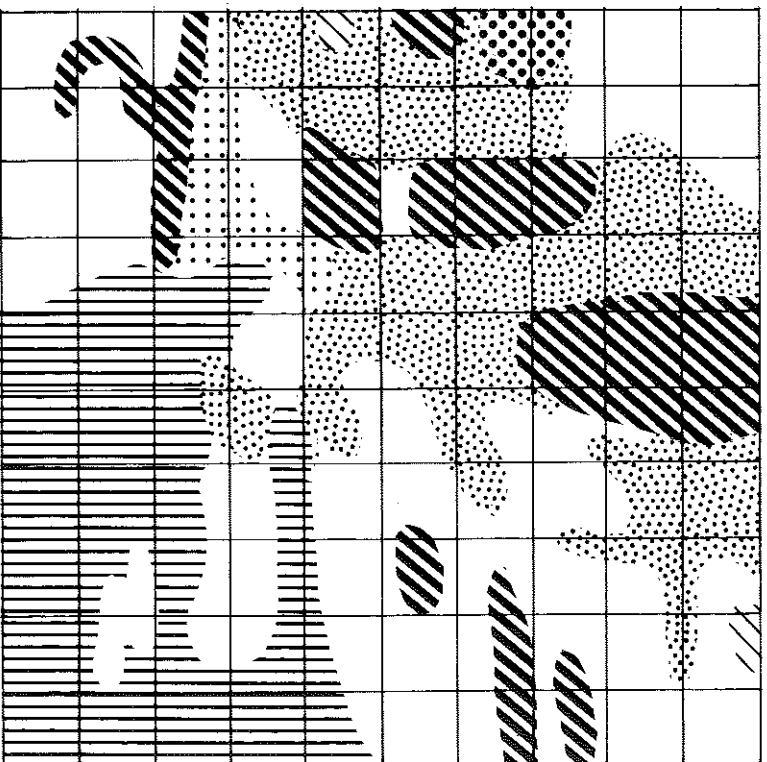
30.5.1991

DISS. BOT. 196. GEISLER: Abb. 15  
Dauerquadrat VF 15c: 30. 5. 1991.



7.10.1991

DISS. BOT. 196. GEISLER: Abb. 16  
Dauerquadrat VF 15c: 7. 10. 1991.



 **Bryum capillare**

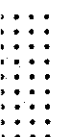
 **Ditrichum flexicaule**



Abb. 12: VF

## 5. Diskussion

OCHSNER'S Versuche kö  
zession (VF 4, 5, 11, 15a  
blößen, Schälén (VF 1, 2

### 5.1 Verpflanzungse

Sie können als abgeschl  
von FREY (1959), keine I  
nicht natürlichen Sukze  
hauptsächlich nach dem  
ten und *Dicranum scopu*  
flächen charakteristisch  
zusammen mit einer W  
pich von *Hylocomium* sp  
ein vom Menschen ges  
meist nützlich dem Wü