TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN
WISSENSCHAFTSZENTRUM WEIHENSTEPHAN
STUDIENFAKULTÄT LANDSCHAFT
FACHGEBIET FÜR GEOBOTANIK

MASTER OF SCIENCE

UMWELTPLANUNG UND INGENIEURÖKOLOGIE

MASTERTHESIS

von JOHANNA-LUISE KOZÁK

Freising, der 05.06.2015

Zwergwüchsige, subalpine Nadelwälder auf Permafrost-linsen unterhalb der Baumgrenze in den Schweizer Alpen

Pflanzensoziologische Beschreibung, Abgrenzung und regionaler Vergleich der Vegetation und ihrer Vergesellschaftung

PRÜFER: PROF. DR. ANTON FISCHER,
Fachgebiet für Geobotanik, TU München

BETREUER: DR. DANIEL SCHWINDT,
Extraordinariat für Geomorphologie und Bodenkunde, TU München

DR. MICHAEL KOHLPAINTNER,
Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt, TU München

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die Masterarbeit selbständig und nur mit den angegebenen Quellen und Hilfsmitteln verfasst habe und dass alle Stellen, die dem Wortlaut oder dem Sinne nach anderen Werken entnommen wurden, durch Angabe der Quellen kenntlich gemacht worden sind.

Diese Arbeit wurde in gleicher oder ähnlicher Form noch keiner anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und auch nicht veröffentlicht.

Ich bin mir bewusst, dass eine falsche Erklärung rechtliche Folgen haben kann.

_____

Ort, Datum Johanna-Luise Kozák

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen bedanken, die in vielfältiger Weise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Mein Dank gilt Prof. Dr. Anton Fischer für sein reges Interesse, seine Unterstützung und seine fruchtbare Betreuung der Masterthesis am Fachgebiet für Geobotanik.
Dr. Daniel Schwindt sei für seine Begeisterung für die Permafrostlinsen, die Idee der Masterthesis sowie für viele konstruktive und motivierende Diskussionen gedankt. Besonders geschätzt habe ich die Erstbegehung der Flächen mit ihm, zusammen mit Dr. Michael Kohlpaintner (Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt, TUM), der durch seine Betreuung auch zum gelingen dieser Arbeit beigetragen hat.

Für die Unterstützung bei der Datenaufbereitung sei ganz herzlich gedankt: Dr. Michael Kohlpaintner für die Unterstützung bei den Bodenanalysen und deren Interpretation; Kathrin Ketterer für die Nachbestimmung der Moose (HSWT); Dr. Hagen Fischer bei der Nachbestimmung der Phanerogamen (Geobotanik, TUM); Dr. Barbara Michler bei der Nachbestimmung der Kryptogamen (Geobotanik, TUM) und Gerhard Schütze bei der Altersbestimmung der Bäume (Waldwachstumskunde, TUM).
Für die Finanzierung der Bodenprobenanalysen sei Prof. Dr. Axel Göttlein (Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt, TUM) und Univ.-Prof. Dr.rer.nat Dr.phil.habil. Jörg Völkel (Extraordinariat für Geomorphologie und Bodenkunde, TUM) gedankt.

Bedanken möchte ich mich außerdem bei vielen Freunden für anregende Diskussionen und motivierende Gespräche. Ganz herzlich sei Benjamin Zeckau gedankt, der mir nicht nur sein Auto für die Kartierung zur Verfügung gestellt hat, sondern auch bei Computerproblemen gravierender Art helfen konnte. Auch Katharina Christenn sei erwähnt, durch die ich bei einem Kaffee Dr. D. Schwindt erst kennen gelernt habe.

Ganz besonderer Dank gilt meinem lieben Freund Stefan Ossyssek, mit dem ich eine gemeinsame Masterthesiszeit mit vielen Synergieeffekten erleben durfte. Er hat mir bei der Datenerhebung in mehrwöchiger Geländearbeit ganz fantastisch assistiert, war ein konstruktiver Diskussionspartner und ein kraftspendender Ruhepol.

INHALTSVERZEICHNIS

Eidesstattliche Erklärung I

Danksagung II

INHALTSVERZEICHNIS III

1. EINLEITUNG 1

2. UNTERSUCHUNGSGEBIET UND -OBJEKT 4

2.1 Val Bever und Val Susauna – Untersuchungsgebiete im Oberengadin 5

2.2 Brüeltobel – Untersuchungsgebiet in den Appenzeller Alpen 9

2.3 Permafrost 12

2.3.1 Permafrostlinsen in Hangschutthalden unterhalb der Baumgrenze 14

3. UNTERSUCHUNGSMETHODEN 18

3.1 Pflanzensoziologische Erhebung nach Braun-Blanquet 18

3.1.1 Die Aufnahmeflächen 19

3.1.2 Vegetationsaufnahmen - Pflanzenbestimmung und Deckungsgrade 20

3.2 Nachbestimmung der Moos- und Flechtenflora im Labor 21

3.3 Anlage und Aufnahme eines Transekts 22

3.3.1 Höhenmessung und Ermittlung des Stammdurchmessers der Bäume 23

3.3.2 Altersbestimmung mittels Jahresringzählung 23

3.4 Bodenuntersuchungen 24

3.4.1 Bodenprofilansprache, Bodentemperaturmessung und Bodenprobenahme 24

3.4.2 Bodenanalyse 25

3.5 Datenauswertung 25

3.5.1 Statistische Auswertung der pflanzensoziologischen Aufnahmen 25

3.5.2 Ansprache der Gesellschaften mittels Vegetationstabelle 25

3.5.3 Transektanalyse nach physiognomisch-strukturellen Kriterien 26

3.5.4 Analyse der Bodenergebnisse 27

4. ERGEBNISSE UND INTERPRETATION 28

4.1 Statistische Auswertungen 28

4.1.1 Statistische Auswertung der Wuchstypen 28

4.1.2 Statistische Auswertung der Deckungsgrade 29

4.1.3 Ordination der Vegetationstabelle mittels PC-ORD 32

4.2 Klassifikation der Pflanzengesellschaften 33

4.2.1 Pflanzengesellschaften in den Appenzeller Alpen - Fichtenwälder 34
I. Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft 34
II. Asplenio-Piceetum 38
4.2.2 Pflanzengesellschaften im Oberengadin – Lärchen-Arvenwälder 41
III. Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum 41
IV. Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae 45
V. Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum 48
4.3 Interpretation der Artenzusammensetzung auf den Permafrostlinsen 51
4.3.1 Florengeschichtlicher Inhalt und Verbreitungsareale 51
4.3.2 Anpassungsstrategien der Pflanzen 51
4.4 Transektanalyse - Darstellung physiognomisch-struktureller Merkmale 53
4.4.1 Vergleich des Stammdurchmessers und der Höhe 53
4.4.2 Altersstruktur 57
4.5 Standortfaktor Boden 58
4.5.1 Bodenprofile 58
4.5.2 Bodentemperatur 59
4.5.3 Bodenchemie 60
5. DISKUSSION UND AUSBLICK 66
5.1 Diskussion der Methodik 66
5.2 Diskussion der Hypothesen 68
6. AUSBLICK 75
7. ZUSAMMENFASSUNG 77
8. LITERATURVERZEICHNIS 79
9. QUELLEN 83
10. ANHANG 84
10.1 Vegetationstabelle 84
10.2 Inhaltsverzeichnis des Herbariums - Liste der Moose und Flechten 84

1. EINLEITUNG

In den Schweizer Alpen können Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze in nordexponierten Hangschutthalden bei positiven Jahresmitteltemperaturen nachgewiesen werden (Schwindt, 2013). Diese Hangschutthalden sind auch als Kaltlöcher im Alpenraum bekannt und werden durch einen thermischen Effekt, der als *chimney effect* (Wakonigg, 1996) bezeichnet wird, gebildet. Der Nachweis dieser Permafrostlinsen unter den Kaltlöchern wurde in jüngster Zeit für das Engadin von Schwindt (2013) und für das Schweizer Jura von Delaloye und Lambiel (2005) erbracht. Weitere Nachweise lassen sich für Japan von Sawada et al. (2003) und für Tschechien von Gude und Hauck (2003) bestätigen. Sie stellen somit ein noch sehr junges Forschungsgebiet. Im Vergleich dazu liegt die natürliche Grenze für das Vorkommen von alpinem, diskontinuierlichem Permafrost auf 2300 m, also oberhalb der Baumgrenze (Haeberli, 1990, Lugon und Delaloye, 2001).

Auf diesen Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze wächst ein fast schon mystisch anmutender zwergwüchsiger Pflanzenbestand. In der Schweiz werden diese Bestände auch als "Hexenwäldli" bezeichnet. In der Literatur werden sie in Zusammenhang mit Kaltlöchern immer wieder erwähnt (Punz et al., 2005). Dennoch wurden diese Zwergwälder bisher weder pflanzensoziologisch angesprochen, noch vegetationskundlich umfassend erforscht und dokumentiert. Dabei ist nicht nur ihr Äußeres von ungewöhnlicher Gestalt, sondern es finden sich auch seltene Glazialrelikte auf diesem Sonderstandort, die ansonsten oberhalb der Baumgrenze ihre Verbreitung besitzen. Ein Vergleich dieser Flächen mit der borealen oder polaren Zone ist auf Grundlage der Glazialrelikte zwar denkbar, kann aber nicht gezogen werden, da das Pflanzeninventar der Permafrostlinse sowohl zonal als auch azonal geprägt ist. Aus diesem Grund ist eine pflanzensoziologische Untersuchung nicht nur außerordentlich interessant, sondern auch notwendig um diese Wissenslücke zu schließen.

Gegenstand dieser Arbeit ist die Vegetation auf den Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze mit dem Ziel, eine erste pflanzensoziologische Beschreibung zu leisten. Dazu werden drei Untersuchungsgebiete in den Schweizer Alpen hinsichtlich ihres Arteninventars verglichen und interpretiert. Zusätzlich werden physiognomisch-strukturelle Vergleiche sowie Bodenanalysen durchgeführt. Die natürliche Vegetation außerhalb der Permafrostlinse wird ebenfalls erfasst, um eine potentielle Permafrostlinsen-Gesellschaft unterhalb der Baumgrenze differenziert abgrenzen und vergleichen zu können. Interessanterweise unterscheidet

sich der geologische Untergrund der drei Untersuchungsgebiet (Granit, Dolomit, Kalk) dabei maßgeblich. Aber auch die Vegetationsstufen (montan, subalpin) und die damit verbundenen natürlich vorherrschenden Pflanzengesellschaften sind nicht identisch. Vor diesem Hintergrund ist es umso interessanter, ob eine initiale Ansprache und Charakterisierung einer azonalen Permafrostgesellschaft möglich sein wird. Diese Arbeit liegen daher drei **Hypothesen** zu Grunde:

i: Die Vegetation der drei Untersuchungsflächen ist sich hinsichtlich ihrer Artenkombination auf den drei Permafrostlinsen sehr ähnlich. Möglicherweise lässt sich eine noch unbeschriebene Gesellschaft charakterisieren.
Der Grund dafür sind die sehr ähnlichen kleinklimatischen Bedingungen und eine mächtige Tangelhumusauflage, durch welche die Vegetation vom geologischen Ausgangsgestein abgepuffert wird. Dies gilt zumindest für die Kraut- und Zwergstrauchschicht. Bäume und Sträucher, welche in das Ausgangsgestein wurzeln, werden sehr wohl von diesem beeinflusst und unterscheiden die drei Untersuchungsgebiete voneinander. Die räumliche Lage und die Höhe besitzen nur einen geringen Einfluss auf die Vergesellschaftung.

ii: Die Artenkombination auf Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze kann als azonale Vegetation charakterisiert werden.
Als azonale Vegetation bezeichnet man Formationen, die nicht vom Großklima beeinflusst sind, sondern von besonderen Boden- und Standortmerkmalen geprägt werden. Im Falle der Permafrostlinsen sind die auch im Sommer vorherrschenden Unterkühlungseffekte charakterisierend für den Sonderstandort. Dies findet Ausdruck in reliktisch vorkommenden Arten, die aus höheren Lagen der Alpen hier ein Refugium finden.

iii: Es existieren floristische und physiognomische Ähnlichkeiten zwischen der Vegetation auf den untersuchten Permafrostlinsen und einem Waldgrenzökoton der borealen Zone.
Der Grund hierfür sind sehr ähnliche kleinklimatische Bedingungen, welche durch den Permafrost ausgelöst werden. Auch wenn sich die Artenzusammensetzung möglicherweise unterscheiden, zeigen sie durch ihre Physiognomie und Zeigerwerte gleiche Anpassungen an diesen unterkühlten Sonderstandort.

Aufgabenstellung

Mit dieser Arbeit soll eine grundlegende pflanzensoziologische Arbeit zu Permafrostlinsen in Hangschutthalden unterhalb der Baumgrenze gegeben werden. Sie bedient sich der Untersuchungsgebiete von Schwindt (2013), der für diese Flächen den Nachweis von Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze erbracht hat. Diese Arbeit umfasst:

i: Erfassung der gesamten Vegetation einschließlich der Bodenmoose und –flechten auf der Permafrostlinse und in der umliegende potentielle natürlichen Pflanzengesellschaft in den drei Untersuchungsgebieten

ii: Charakterisierung und pflanzensoziologische Ansprache der Vegetation auf den Permafrostlinsen durch den Vergleich der drei Untersuchungsgebiete

iii: Abgrenzung der Permafrostlinse zur potentiellen natürlichen Vegetation, ebenfalls durch eine pflanzensoziologische Ansprache

iv: Physiognomisch-strukturelle Erfassung eines floristischen Gradienten mittels Transektaufnahme

v: Bodenuntersuchungen hinsichtlich Nährstoffgehalt und Temperatur und Interpretation der Ergebnisse auf die Ausprägung der Vegetation auf den Permafrostlinsen

2. UNTERSUCHUNGSGEBIET UND -OBJEKT

Bei den drei Untersuchungsgebieten in der Schweiz (Abbildung 1, Tabelle 1) handelt es sich um nordexponierte Hangschutthalden unterhalb der Baumgrenze, unter denen von Schwindt (2013) Permafrostlinsen nachgewiesen wurde. Andere Parameter wie Klima, Geologie, Morphologie und Lage der Gebiete können zum Teil sehr stark variieren. Allen Untersuchungsflächen gemein ist ein Zwergwuchs der Bäume auf den Permafrostlinsen, verbunden mit einer dicken Tangelhumusschicht und einer dicken Moosdecke. Diese physiognomischen Ausprägungen werden durch das vorherrschende, kältere Mikroklima bedingt.

Die Untersuchungsgebiete Val Bever und Val Susauna befinden sich im Oberengadin. Sie sind sich hinsichtlich ihrer klimatischen Bedingungen und ihrer Geomorphologie sehr ähnlich, unterscheiden sich jedoch in ihrer Geologie (Granit versus Dolomit). Das Untersuchungsgebiet Brüeltobel befindet sich in den Appenzeller Alpen und unterscheidet sich von den Untersuchungsgebieten im Oberengadin maßgeblich in Klima und Geomorphologie. Das Ausgangsgestein (Kalk) im Untergrund hingegen ist mit dem des Val Susauna (Dolomit) vergleichbar.

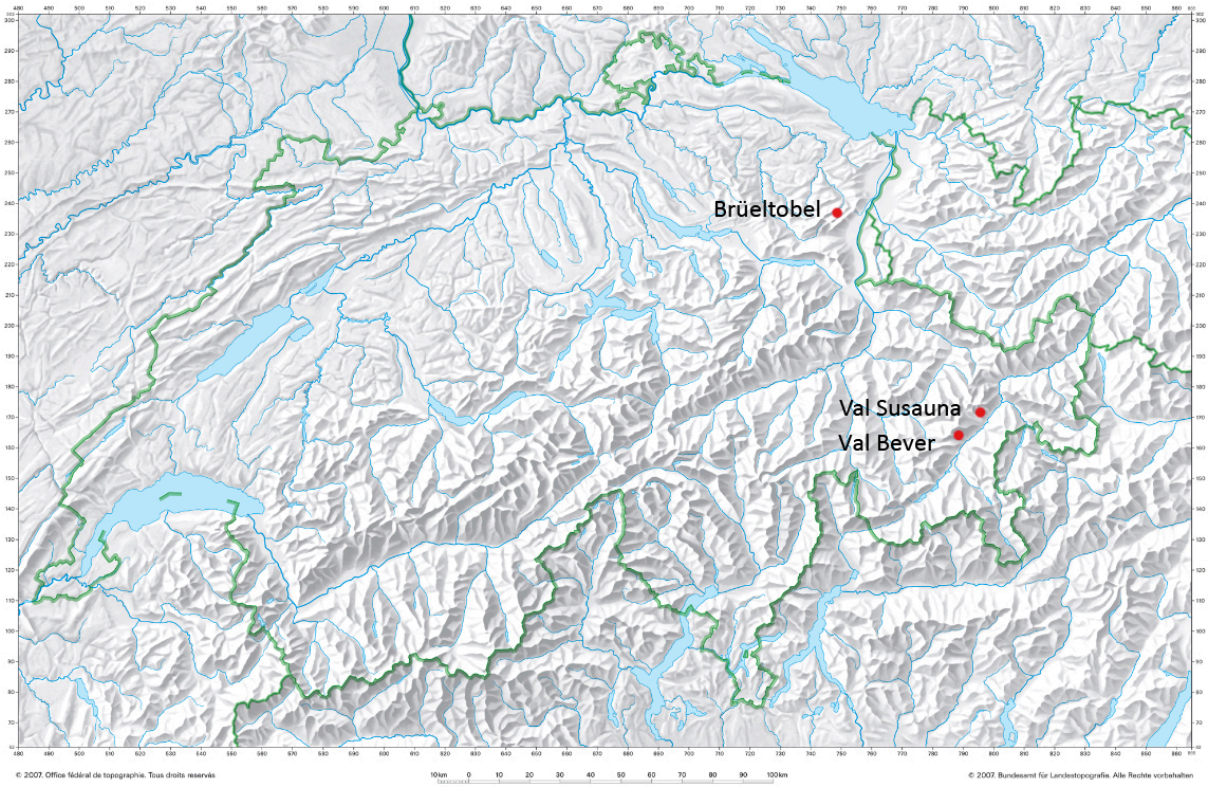


Abbildung 1: Untersuchungsgebiete in der Schweiz (swisstopo, 2015)

Tabelle 1: Standörtliche Charakterisierung der Untersuchungsgebiete (*Lauber et al. (2012); **(MeteoSchweiz, 2015); ***Schwindt (2013))

	Brüeltobel	Val Susauna	Val Bever
Region	Appenzeller Alpen	Oberengadin	Oberengadin
Geomorphologie	Hangschutthalde	Hangschutthalde	Hangschutthalde
Geologie	Schrattenkalk	Dolomit	Granit
Boden	Tangelhumus	Tangelhumus	Tangelhumus
Vegetationslandschaft *	Heidelbeer-Fichtenwald	Lärchen-Arvenwald	Arvenwald
Höhe	1200	1700	1800
Exposition	NNW	N	NNO
Hangneigung	40°	30°	25°
Jahresniederschlagssumme **	1633	664	664
Durchschnittstemperatur (2 m) ***	5,5	2,2	2,3
ø Bodentemperatur (5 cm Tiefe) ***	1,4	0,8	0,9

2.1 Val Bever und Val Susauna – Untersuchungsgebiete im Oberengadin

Naturraum

Die Untersuchungsgebiete des Oberengadins, Val Bever (46°33´19´´ N, 9°51´30´´E) und Val Susauna (46°38´03´´ N, 9°59´32´ E), befinden sich im Südosten der Schweiz, im Kanton Graubünden. Das Oberengadin zählt naturräumlich zu den westlichen Ostalpen. Es besteht aus einem breiten Hochtal, welches auf einer durchschnittlichen Höhe von 1750 m ü. NN liegt. Das Tal des Oberengadins verläuft von NO nach SW und bricht beim Malojapass steil nach Süden ab. Nach Norden sinkt das Tal sanft in NO-Richtung. Das Oberengadin verdankt seine Entstehung einer Längsstörung, der sogenannten „Engadiner Linie“. Diese Faltenzone verläuft zwischen Bergell im Südwesten und Imst im Nordosten (Labhart, 1995). Beidseits dieser Linie entstanden Längstäler, in denen sich die Untersuchungsgebiete parallel zu einander befinden. Der Fuß des Untersuchungsgebietes Val Bever liegt auf einer Höhe von 1800 Metern, der des Val Susauna auf 1700 Metern. Das Val Susauna beginnt mit der Quelle der Vallember am Scalettapass (2606 m), die bei der Ortschaft Chapella in den Inn mündet. Das Val Bever hat seinen Ursprung auf dem Piz d´Err (3378 m), wo der Fluss Beverin entspringt. Das Tal endet mit der Mündung der Beverin in den Inn in der Ortschaft Bever. Die beiden Täler werden als Weiden oder Mähwiesen genutzt, die Hänge sind bewaldet (Hantke, 1991).

Parallel zur Talachse des Oberengadins verlaufen zwei Gebirgszüge mit Höhen zwischen 2500 und 3500 m ü. NN. Dieser spezielle Verlauf übt einen großen Einfluss auf das regionale

Klima aus. Aufgrund seiner Lage ist das Oberengadin sehr stark vom Witterungsverlauf des Südens geprägt (Hoelzle, 1994).

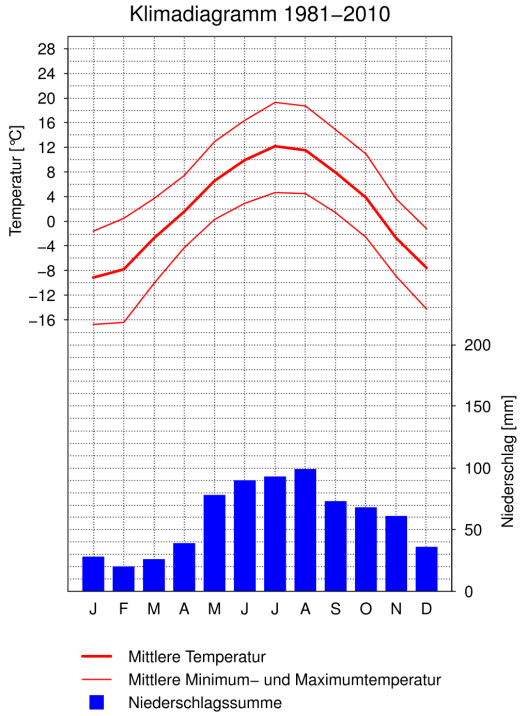


Abbildung 2: Klimadiagramm der Klimastation Samedan (MeteoSchweiz, 2015)

Klima

Das Oberengadin weist ein inneralpines kontinentales Klima auf (Hantke, 1991), mit einer niedrigen Jahresdurchschnittstemperatur, einer hohen Jahrestemperaturamplitude und geringen Niederschlägen (Tabelle 1). Die Schneedecke ist durch das Niederschlagsminima im Winter dünn. Die Jahresniederschlagssumme beträgt 664 mm (MeteoSchweiz, 2015).

Das Klimadiagramm der Station Samedan (Abbildung 2) entspricht mit einer Höhe von 1721 m der Höhe des Untersuchungsgebietes Val Susauna. Allerdings liegen diese etwa 15 km auseinander. Das Untersuchungsgebiet Val Bever und die Klimastation in Samedan hingegen liegen nur wenige Kilometer auseinander, weisen jedoch einen Höhenunterschied von ca. 100 Höhenmetern auf. Eine leichte Temperaturabnahme von 0,7°C pro 100 Höhenmetern ist folglich für das Val Bever anzunehmen, was durch den durchschnittlichen feuchtdiabatischen Temperaturkoeffizienten zu erklären ist (Bernhard, 2004).

Geologie und Geomorphologie

Geologisch setzt sich das Engadin aus verschiedensten Gesteinsarten zusammen. Zu finden sind Metamorphite, Plutonite und Sedimentite in einem klein skalierten Mosaik.

Das Val Bever ist Teil der Err-Bernina-Decke und liegt im Bereich des Albula-Granits. Die Hangschutthalde des Untersuchungsgebietes besteht aus großblockigem, hellen Granitgeröll, welches an vielen Stellen aus der Vegetationsdecke heraus ragt. Aktuelle morphologische Prozesse sind eindeutig erkennbar und werden durch Geröllbewegungen, Steinschlag und Lawinenabgänge im Winter erzeugt.

Das Val Susauna unterscheidet sich geologisch deutlich mit dolomitischem Gestein im Untergrund. Es ist Teil der Silvretta-Decke, die hier den Albula-Granit überdeckt (Labhart, 1995). Das Geröll im Untergrund ist weniger blockig und wird von einer geschlossenen Vegetationsdecke überdeckt.

Boden

Die Bodenentwicklung beschränkt sich in beiden Untersuchungsgebieten auf der Kernzone aufgrund der rudimentär stattfindenden Mineralisation auf die Akkumulation von organischem Material. Die klimatischen Bedingungen mit tiefen Temperaturen, kurzer Vegetationsperiode und geringen Niederschlägen führen zu einer sehr geringen chemischen Verwitterung und damit zu einer geringen Tonmineralneubildung. Die physikalische Verwitterung überwiegt (Müller, 1987). Ein großer Teil der Hänge ist von beweglichen Schutthalden bedeckt. Darüber befindet sich alpiner Rohhumus, auch als Tangelhumus bezeichnet (Finnern, 1994), der Mächtigkeiten bis 50 cm aufweisen kann. Dieser Tangelhumus überdeckt das blockige Ausgangsgestein, und beinhaltet nahezu keine mineralischen Elemente (Schwindt, 2007). Nur in der Außenzone an Stellen, wo feines silikatisches Material im Untergrund zu finden ist, sind Mikropodsole zu finden. Der Prozess der Podsolierung ist die typische Bodengenese des alpinen Bereichs (Müller, 1987).

Im Val Bever ist der Tangelhumus fragmentiert und bildet keine geschlossene Humusdecke. Dies ist das Ergebnis des blockigen Granitgerölls im Untergrund. Im Val Susauna ist das Geröll feiner, die Tangelhumusdecke ist geschlossen.

Vegetation

Das Vegetationsbild des Oberengadins wird durch die Lärche (*Larix decidua*) geprägt. Ellenberg und Leuschner (2010) beschreiben das Oberengadin als eines der lärchenreichsten Gebiete Mitteleuropas. Sie bildet zusammen mit der Arve (*Pinus cembra*) die für die Zentral Alpen typischen Lärchen-Arven-Wälder (Vaccinio-Pinetum cembrea). Die Lärche wirkt dabei mehr als Pionier, während die Arve im Klimaxstadium vorherrscht (Reisigl und Keller, 1989). Diese Gesellschaft breitet sich bis zur heutigen Waldgrenze zwischen 2100 und 2250 m ü. NN aus und stellt die höchststeigende Waldstufe der Schweiz dar (Landestopografie, 1995), wie in der Abbildung 3 von Ellenberg und Leuschner (2010) zu erkennen ist. Dies gilt sowohl für das Val Bever als auch für das Val Susauna, da sowohl Lärche als auch Arve weder in Bezug

auf das Ausgangsgestein (Granit und Dolomit) noch auf die Niederschlagshöhe besonders wählerisch sind (Ellenberg und Leuschner, 2010, Reisigl und Keller, 1989). Am Nordhang lässt sich natürlicherweise ein Alpenrosen-Lärchen-Arvenwald (Vaccinio-Pinetum cembrae rhododendretosum) finden. Am Südhang haben wir es mit einem Reitgras-Arvenwald (Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae) zu tun (Oberdorfer, 1992) . Das Mengenverhältnis Lärche zu Arve hängt wesentlich vom Alter des Waldes und vom Grad des anthropogenen Einflusses ab. Die lichtbedürftige Lärche wird dann von der langlebigen Arve unterdrückt. Naturnahe, urwaldähnliche Bestände an der Waldgrenze bestehen fast ausschließlich aus Arve. An Schattenhängen mit ausgeglichenem Relief werden die Arven durch dichten Kronenschluss so schattend, dass die lichtbedürftige Alpenrose durch die schattenertragende Heidelbeere ersetzt wird. Es handelt sich dann um ein Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum. Auf Blockhalden wächst ein nährstoffarmer Flechten-Arvenwald (Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum) (Reisigl und Keller, 1989).

Natürlicherweise würde im Zentralalpin ein geschlossener Wald bis zur Waldgrenze existieren. Der anthropogene Einfluss zeigt sich aber deutlich in den Tälern des Oberengadins (Gobet et al., 2004). Sie werden landwirtschaftlich durch Wiesen und Viehweiden genutzt. Dies gilt auch für den Talgrund des Val Bever und des Val Susauna. Die Hänge sind beidseits bewaldet. Jedoch ist auch hier eine Nutzung durch Holzentnahme zu vermuten (Reisigl und Keller, 1989).

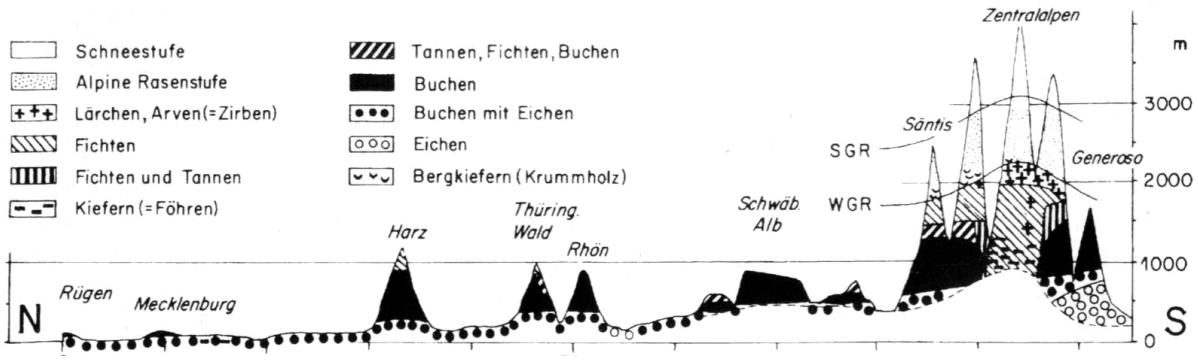


Abbildung 3: Querschnitt durch die Vegetationsstufen Mitteleuropas, einschließlich des Säntis und der Zentralalpen (Ellenberg und Leuschner, 2010)

2.2 Brüeltobel – Untersuchungsgebiet in den Appenzeller Alpen

Naturraum

Das Untersuchungsgebiet Brüeltobel (47°16´37´´N, 9°27´41´´ E) befindet sich im Nordosten der Schweiz, im Kanton Appenzell Innerrhoden, nahe der Ortschaft Brülisau. Dies liegt in den Appenzeller Alpen, einer Gebirgsgruppe der Westalpen, in der Untergruppe Alpstein. Es ist ein voralpines Massiv der Ostschweizer Kalkalpen, begrenzt durch das St. Galler Rheintal und die Mulde des Obertoggenburg. Die Gebirgsgruppe ist mit ihrer isolierten Lage deutlich von den benachbarten Gebirgsgruppen abgegrenzt. Morphologisch haben tektonische Faltungen drei gegeneinander verschobene, parallele Höhenzüge gebildet, die von Südwest nach Nordost verlaufen. Der höchste Berg des Alpsteins ist der Säntis (2501 m). Der Gipfel oberhalb des Untersuchungsgebietes ist der Hohe Kasten mit 1794 m (2015). Diesem Massiv vorgelagert ist das subalpine Molasseland, eine hügelige Landschaft, die durch eine Schar von parallelen Nagelfluhrippen charakterisiert ist (Heierli, 1984).Das Untersuchungsgebiet befindet sich auf einer Höhe von 1200 m ü. NN im Tal des Brüeltobel. „Tobel“ ist die Beschreibung für ein trichterförmiges Tal mit einem engen, schluchtartigen Ausgang. Der Ursprung des Brüeltobels ist das Plattenbödeli (1280 m). Die Ausrichtung des Tobels ist Nordnordwest.

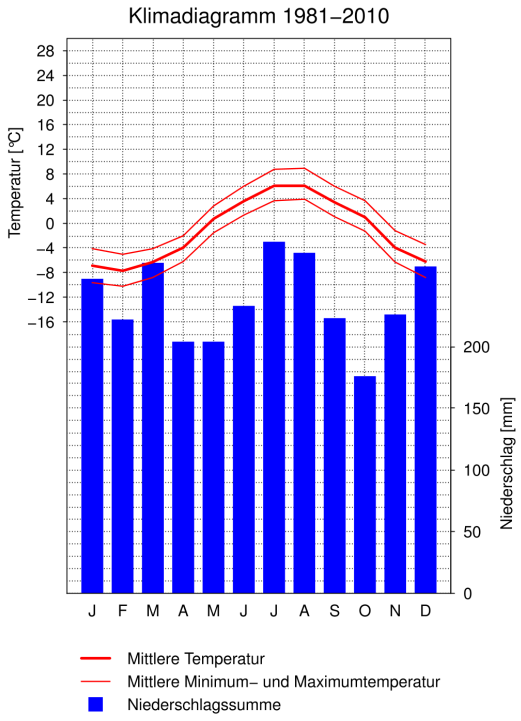


Abbildung 4: Klimadiagramm der Klimastation Säntis (MeteoSchweiz, 2015)

Klima

Das Klima des Untersuchungsgebietes in den Appenzeller Alpen unterscheidet sich deutlich von den Untersuchungsgebieten im Oberengadin. Durch die Lage am Alpennordrand ist die Region den häufigen West- und Nordwestwetterlagen ausgesetzt und somit niederschlagsreich. Das Klimadiagramm (Abbildung 4) zeigt die Klimastation Säntis auf 2500 m, die räumlich sehr nach zum Untersuchungsgebiet liegt. Allerdings weist die Klimastation einen Höhenunterschied von 1300 m gegenüber dem Untersuchungsgebiet Brüeltobel auf 1200 m auf. Dadurch sind sowohl die Niederschläge als auch die Temperatur abweichend. Die Niederschläge des gesamten Jahres belaufen sich

im Brüeltobel auf 1600 mm, am Gipfel des Säntis sind es 2600 mm. Sie verteilen sich gleichmäßig auf das gesamte Jahr. Die Temperaturamplitude ist weniger kontinental geprägt und verläuft zwischen ~14 und -1°C, was auch durch die Nähe zum Rheintal zu erklären ist (MeteoSchweiz, 2015). Die Temperaturamplitude der Klimastation Säntis liegt deutlich unter diesen Werten, was durch den durchschnittlichen feuchtdiabatischen Temperaturkoeffizienten zu erklären ist (Bernhard, 2004). Demnach ist mit einer Temperaturabnahme von 0,7°C pro 100 Höhenmeter zu rechnen, was bei einem Höhenunterschied von 1300 m einen Temperaturunterschied von 9,1°C ausmacht. Dies entspricht der Temperaturamplitude in Abbildung 4.

Geologie und Geomorphologie

Das Säntismassiv, auch Alpstein genannt, ist ein Kalksteinmassiv (Schrattenkalk) und stellt eine Fortsetzung der Kalkalpen zwischen Deutschland und Österreich dar. Es ist Teil der mittel- bis südhelvetisches Überschiebungsdecke, deren Schichtenreihe durch zyklische Sedimentationen charakterisiert ist. Diese Stockwerk-Tektonik hat die Bildung von Teildecken zur Folge, wodurch die gesamte Schubmasse des ostschweizerischen Helvetikums als kohärentes Deckenpaket (Abbildung 5) bezeichnet werden kann. Die spätalpine Bruchtektonik spielt im ganzen Gebiet eine große Rolle. Zahlreiche Querbrüche, im allgemeinen Nord-Südstreichend, durchreißen die Falten im Alpstein und ließen seine Bergkämme entstehen (Heierli, 1984).

Die Morphologie des Untersuchungsgebietes ist stark von den kleinräumigen geologischen Gegebenheiten geprägt (Abbildung 5, links außen). Die Hangschutthalde des Brüeltobel besteht aus Schrattenkalkgeröll, der von einem Steilhang oberhalb des Untersuchungsgebietes stammt. Das Tal des Brüeltobels ist ebenfalls mit Erosionsmaterial verfüllt. Die im Norden nächst gelegene Ortschaft Brülisau hingegen befindet sich schon im Bereich des Flysch (Heierli, 1984).

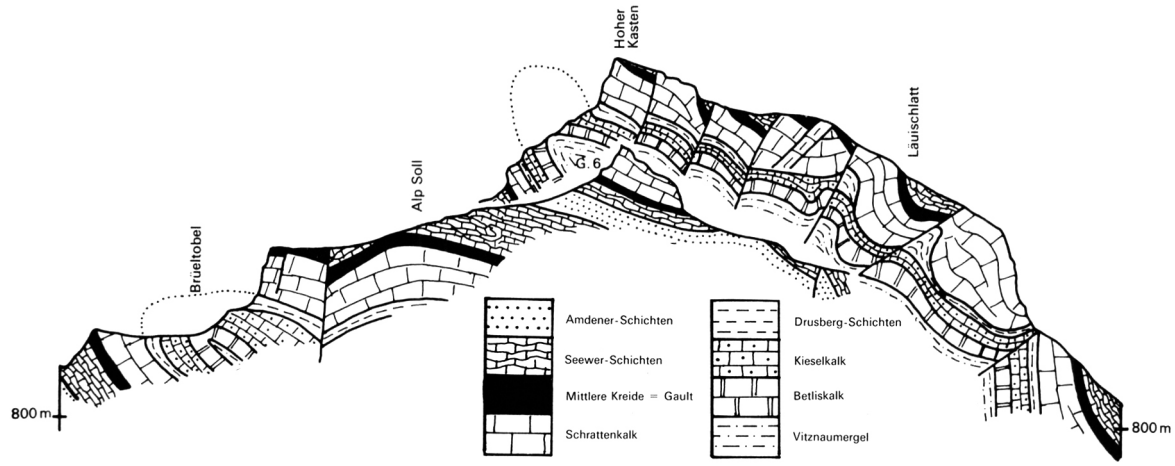


Abbildung 5: Geologisches Querprofil durch die südliche Alpsteinkette mit dem Untersuchungsgebiet Brüeltobel (Heierli, 1984)

Boden

Aufgrund seiner Oberflächencharakteristik kann das Untersuchungsgebiet vertikal in drei verschiedene Zonen unterteilt werden. Im unteren Bereich des Hanges (1200-1220 m) findet sich eine dicke Tangelhumusschicht mit einer Mächtigkeit von bis zu 50 cm, welche den Schrattenkalk-Hangschutt überdeckt. Aufgrund der Unterkühlung im Hangschutt sind bodenbildende Prozesse stark reduziert und beschränken sich auf die Akkumulation von organischem Material. Der Mittelhang (1220-1230 m) besteht aus nacktem Schrattenkalkgeröll, welcher locker aufliegt und durch immer wieder stattfindende Steinschläge neues Material hinzu bekommt. Im obere Bereich des Hanges (1230-1240 m) findet sich wieder eine geschlossene Vegetationsdecke mit einem ausgebildeten humosen A-Horizont und einer geringmächtigen organischen Akkumulationsauflage (Schwindt, 2013). Darüber befindet sich ein vertikaler Steilhang (Abbildung 5, links außen).

Vegetation

Der Brüeltobel befindet sich in der Übergangszone zwischen montaner und subalpiner Waldstufe der Westalpen. In der montanen Stufe der Randalpen zwischen 700 und etwa 1400 m ü. NN ist die natürliche zonale Vegetation ein Fichten-Tannen-Buchenwald. Darüber folgt eine hochmontane Fichtenstufe. In der subalpinen Stufe (1400 bis 1800 m ü. NN) der Alpen findet sich subalpiner Fichtenwald (Homogyne Piceetum). Die Übergänge sind, im Gegensatz zu der Darstellung in Abbildung 3 von Ellenberg und Leuschner (2010), dabei eher fließend (Reisigl und Keller, 1989).

Rein schematisch kann das Untersuchungsgebiet zu der montanen Waldstufe gezählt werden. Allerdings befindet es sich im Tobel auf Hangschutt unterhalb eines Hangbruches, wodurch es sich vegetationsökologisch mehr um einen azonalen Sonderstandort handelt. Die Fichte ist die dominierende Baumart und die Variationsbreite der Fichtenwald-Gesellschaften ist groß (Ellenberg und Leuschner, 2010). So kann eine genauere Beschreibung der natürlichen Vegetation, auch im Hinblick auf die Zonierung der Bodengenese an dieser Stelle nicht näher mit einschlägiger Literatur gegeben werden. Die Einordnung dieser Fichtenwälder wird unter Kapitel 4.2.1 näher geklärt werden.

2.3 Permafrost

Definition

Permafrost ist definiert als gefrorener Untergrund (Boden, Sediment, Gestein), welcher in unterschiedlicher Mächtigkeit und Tiefe mindestens zwei Jahre ununterbrochen Temperaturen unter dem Gefrierpunkt aufweist (van Everdingen, 1993). Permafrost ist ausschließlich auf der Basis von Temperatur und Zeit definiert (Haeberli, 1990). Die Ausbildung von Eis ist dabei keine Voraussetzung. Gletscher sind per Definition kein Permafrost. Andere Merkmale wie Lithologie, Mächtigkeit und Alter können stark variieren.

Vorkommen

Weltweit ist etwa ein Viertel der Landoberfläche im Permafrost gelegen (French, 1996). Die größten Permafrostvorkommen sind dabei in der Nordhemisphäre in den Polargebieten zu finden (Williams und Smith, 1991). **Permafrostzonen** lassen sich nach French (2007) in zirkumpolaren und alpine Permafrost untergliedern, wobei die alpine Zone den kleinsten Anteil ausmacht. Eine weitere Unterteilung erfolgt in kontinuierlichen, diskontinuierlichen und sporadischen Permafrost.

Die **Permafrostareale des alpinen Permafrosts** sind größtenteils während der letzten Eiszeit entstanden, es gibt aber auch rezente Permafrostneubildungen (Anisimova und Nelson, 1996). Haeberli (1990) beschreibt die -1 °C Isotherme als Grenze für das Vorkommen von diskontinuierlichem Permafrost, was ungefähr einer Höhe ab 2300 m entspricht (Lugon und Delaloye, 2001). Kontinuierlicher Permafrost per Definition dagegen tritt ab einer Jahresdurchschnittstemperatur von unter -3 °C auf (Haeberli et al., 2010), was einer Höhe oberhalb

von 3000 m entspricht (Krainer, 2007). Er kann aber aufgrund des Reliefs der Berge nur schwerlich als kontinuierliches Vorkommen bezeichnet werden (Etzelmüller et al., 2001).

Die systematische Erforschung der alpinen Permafrostverbreitung hat erst seit den 1970er Jahren, im Zuge der zunehmenden Erschließung der Hochgebirgsregionen und dem verstärkten Interesse am Klimawandel und dessen Folge, begonnen (Haeberli, 1975, Hoelzle et al., 2002). Im Rahmen des Projektes PERMOS (Permafrost Monitoring Switzerland) wurden seit Mitte der 1990er Jahre Bohrlöcher zur systematischen Langzeit-Beobachtung und Dokumentation des alpinen Permafrostes in der Schweiz angelegt. Diese sind in das EU-finanzierte Projekt PACE (Permafrost and Climate in Europe) eingebettet (Harris et al., 2001).

In der **Schweiz** gehören das Wallis und das Oberengadin zu den Gebieten mit dem meisten alpinen Permafrost (Abbildung 6), was durch die klimatischen Verhältnisse, die Höhe und die Morphologie zu erklären ist. Insgesamt enthalten wahrscheinlich 5% der Landesfläche der Schweiz Permafrost, was etwa dem Doppelten der vergletscherten Fläche entspricht (Keller, 1992).

Sporadischer Permafrost kann in den Alpen bei positiven Durchschnittstemperaturen und unter besonderen Bedingungen, die unter 2.3.1 beschrieben werden, weit unterhalb der Waldgrenze auftreten (Haeberli, 1975, Haeberli, 1990, Kneisel und Hauck, 2003, Kneisel et al., 2000b, Lugon und Delaloye, 2001, Schwindt, 2013, Williams und Smith, 1991).

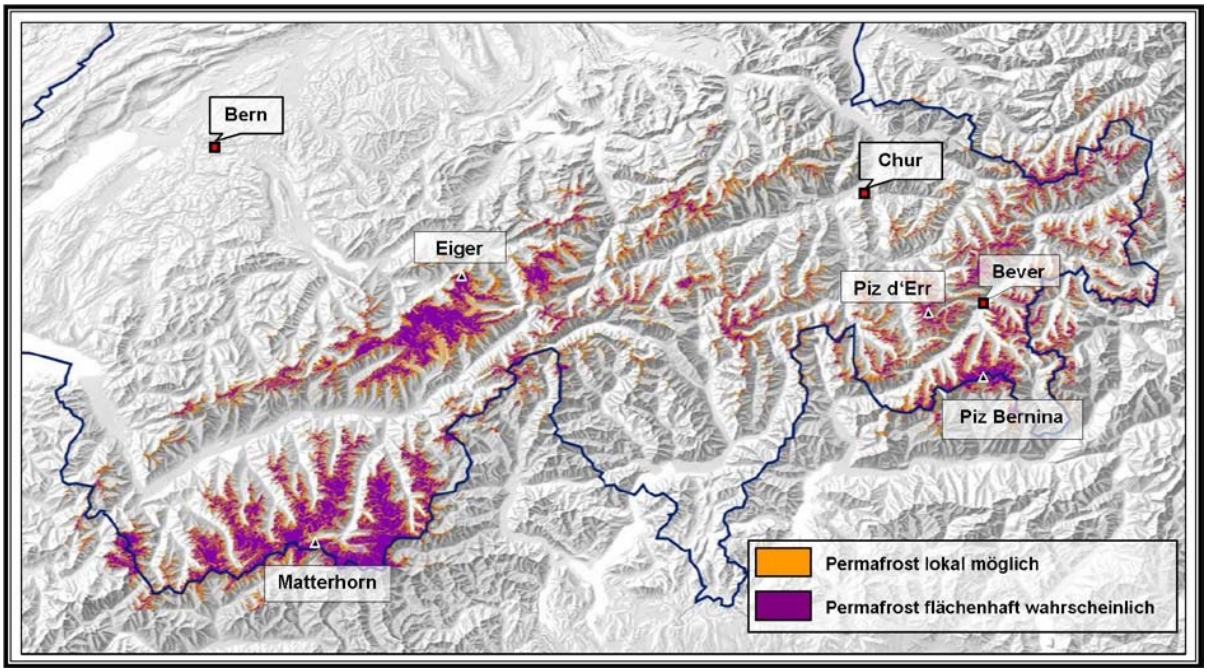


Abbildung 6: Potentielle Permafrostverbreitung in der Schweiz (BAFU (2015) verändert von Schwindt (2007))

Einflussfaktoren zur Verbreitung von alpinem Permafrost

Die Existenz und Mächtigkeit von alpinem Permafrost wird durch den Wärmehaushalt von Bodenoberfläche und Untergrund sowie durch die Topographie bestimmt (Williams und Smith, 1991). Dafür sind die Lufttemperatur und die solare Einstrahlung die entscheidenden Parameter. Die Lufttemperatur ändert sich mit der Höhe, die solare Einstrahlung ist hauptsächlich abhängig von der Exposition und der Neigung. Außerdem bedingt das Relief die Ausprägung eines Mikroklimas (Etzelmüller et al., 2001).Bei der Entstehung von Permafrost spielt auch die winterliche Schneedecke eine wichtige Rolle. Dabei ist der Zeitpunkt des ersten großen Schneefalls entscheidend. Erfolgt er bereits im Herbst, wirkt er isolierend gegen Winterkälte (Keller und Tamás, 2003). Fällt der Schnee erst spät im Jahr, kühlt der Boden im Herbst und Frühwinter stark aus. Mächtige Schneedecken wirken isolierend auf den Untergrund und je nach Zeitpunkt, Dauer und Mächtigkeit haben sie einen kühlenden oder wärmenden Effekt (French, 2007). Eine mächtige organische Auflage besitzt außerdem hohe Isolationskapazitäten. Das ist vor allem in den Sommermonaten von Relevanz, wenn die Schneedecke geschmolzen ist (Delaloye und Lambiel, 2005, Delaloye et al., 2003, Morard et al., 2008). Darüber hinaus spielt die Wasserversickerung eine entscheidende Rolle beim Wärmetransport in die tieferen Schichten (Williams und Smith, 1991)

Saisonale Schwankungen durch die Jahreszeiten lassen im Sommer die oberste Schicht des Permafrostes auftauen, darunter bleibt der Boden ständig gefroren. Dieser Auftauboden wird als *active Layer* bezeichnet und kann sowohl in den Alpen, als auch in der borealen und polaren Zone mehrere Meter mächtig sein (Williams und Smith, 1991).

2.3.1 Permafrostlinsen in Hangschutthalden unterhalb der Baumgrenze

Das Phänomen der Kaltlöcher kann in der Literatur mit historischen Belegen untermauert werden (Cysat, 1661, Pleischl, 1838, Punz et al., 2005). Der Terminus meint Lokalitäten mit sommerlichen Kaltluftaustritten und wird in dieser Arbeit folgend als unterkühlte Hangschutthalden angesprochen. Diese Bereiche werden auch als Eislöcher, Eiskeller oder Wetterlöcher bezeichnet. Erst Mitte der 1990er Jahren machte Wakonigg (1996) wieder auf das Thema aufmerksam und beschrieb die Theorie des *chimney effects* ausführlich. Er adaptierte die Theorie, die als Erklärung für die Entstehung von Eishöhlen entwickelt worden war, für unterkühlte Hangschutthalden unterhalb der Baumgrenze, die bis dahin nicht zu den potentiellen Permafroststandorten gerechnet wurden. Seitdem wurde in vielen Gebieten der

chimney effect als Ursache thermischer Anomalien in Blockschutthalden bestätigt und ergänzende Erkenntnisse zu diesem thermischen Effekt dokumentiert (Delaloye und Lambiel, 2005, Delaloye et al., 2003, Gude und Hauck, 2003, Harris und Pedersen, 1998, Ishikawa et al., 2003, Morard et al., 2008, Sawada et al., 2003, Schwindt, 2013, Zacharada et al., 2007).

Thermischer Effekt (*Chimney Effekt*)

Die Theorie des *chimney effects* von (Wakonigg, 1996) beruht auf der Annahme, dass die Unterkühlung an eine funktionierende Luftzirkulation in der Schutthalde gebunden ist (Abbildung 7). Diese wird durch ein Windröhrensystem mit wenigstens zwei Ausgängen am Fuße des Steilhanges gebildet. Dabei bewegt sich die Luft aufgrund des Dichteunterschiedes zwischen dem Hohlraumsystem des Hangschutts und der Luft außerhalb. Im Winter entweicht wärmere Luft aus den oberen Öffnungen der Hangschutthalde aufgrund geringerer Dichte als die Luft außen und zieht somit leichtere kältere Luft in die unteren Öffnungen des Windröhrensystems. Durch diese Kaltluft werden insbesondere die unteren Hangpartien bis unter den Gefrierpunkt abgekühlt. Mit Beginn der Schneeschmelze sickert Wasser in diese stark unterkühlten Hangbereiche und gefriert, wodurch es zur Eisneubildung kommt. Die beginnende Eisbildung zeigt den Zeitpunkt des Temperaturminimums in der Hangschutthalde an. Durch das Gefrieren wird latente Wärme frei, was zu einem Temperaturanstieg führt und beim Erreichen des Nullpunktes den Eiszuwachs beendet. Im Frühjahr, wenn die Außentemperaturen wärmer sind als das Innere des Windröhrensystems, kehrt sich das Dichteverhältnis und somit der Luftstrom um. Warme Luft strömt durch den Sog, der aus den unteren Löchern strömenden kalten Luft, in die Hangschutthalde hinein und kühlt ab. Dies führt zu einer kontinuierlichen Degradation des Permafrostes im Inneren der Schutthalde, die den ganzen Im Sommer anhält. Im Frühling und Herbst kommt es zu einem tagesperiodischen Richtungswechsel.

Charakterisierung der Permafrostlinsen der Untersuchungsgebiete

Die Permafrostlinsen der drei Untersuchungsgebiete wurden von Schwindt (2013) mittels eines Multi-Methoden-Ansatzes beschrieben und charakterisiert. Für das Untersuchungsgebiet Val Bever im Engadin finden sich vorangegangene Studien (Kneisel und Hauck, 2003, Kneisel et al., 2000b, Kneisel et al., 2014, Kneisel und Schwindt, 2008).

Alle drei Untersuchungsgebiete liegen vertikal unterhalb der -1 °C Isotherme, aber oberhalb des Temperaturregimes der Isotherme. Permafrostvorkommen sind hier folglich untypisch. Das lokale Mikroklima sowie der blockige Untergrund mit seinen großen Lufteinschlüssen begünstigen ein sporadisches Permafrostvorkommen. Das Untersuchungsgebiet Val Susauna weist homogenen Permafrost ab einer Tiefe von ungefähr 2,5 m auf. Bei den anderen Untersuchungsgebieten befindet sich der Permafrost in ca. 3 m Tiefe. In den 2,5 - 3 m darüber befindet sich die Auftauschicht (*active Layer)* Im Val Bever hat der gefrorene Untergrund eine Mächtigkeit von 3 – 9 m, im Val Susauna 2,5 – 8 m und im Brüeltobel 3 – 8 m. Das Permafrostgebiet im Val Bever besitzt eine Breite von 90 m (hangparallel) und eine Länge von 50 m (hangaufwärts). Im Val Susauna sind es 75 x 50 m und im Brüeltobel hat die Permafrostlinse eine Größe von weniger als 60 x 25 m. Alle genannten Werte zur Größe der Permafrostlinsen verändern sich im Jahresverlauf als Folge von Permafrostdegradations- und Aggradationsvorgängen (Schwindt, 2013).

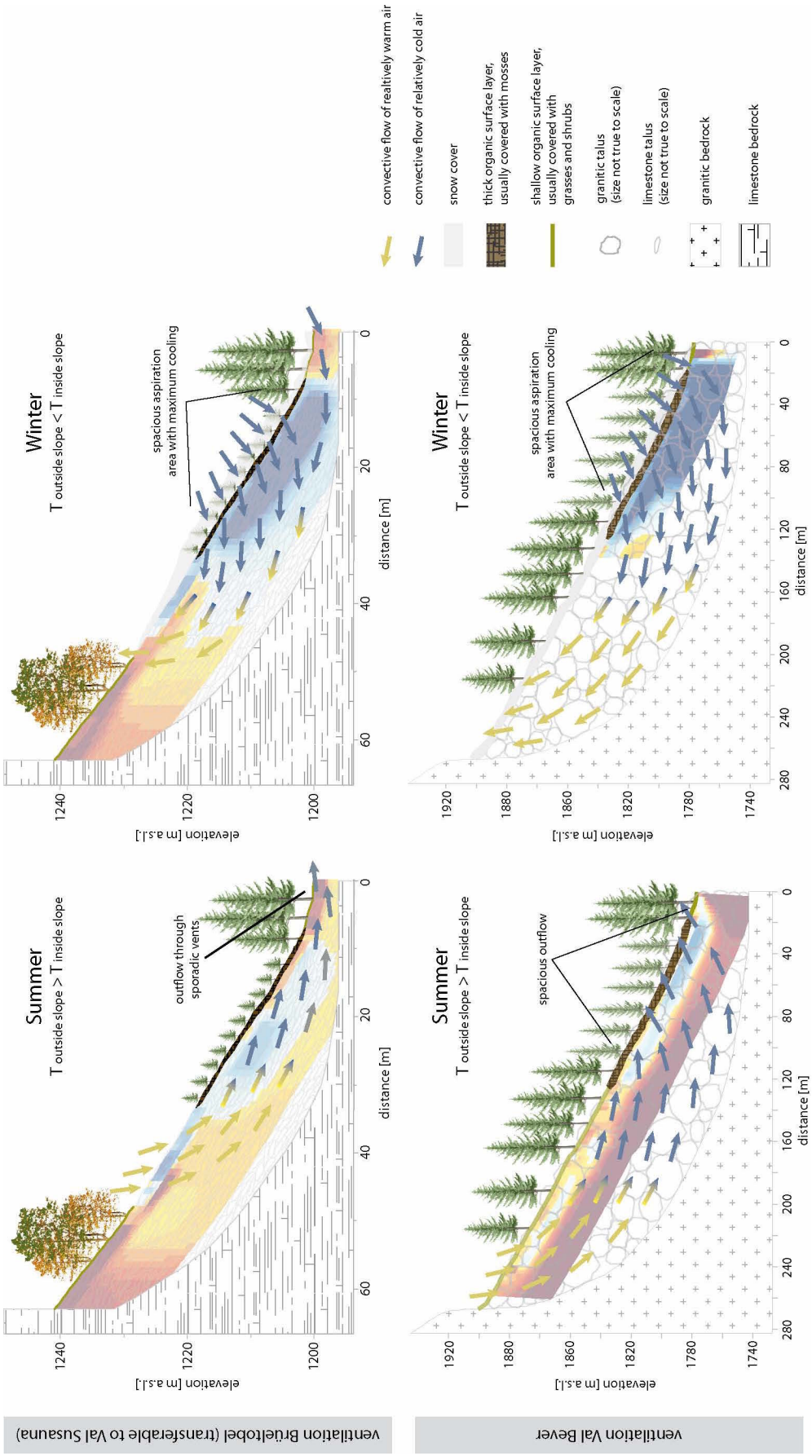


Abbildung 7: Illustration des *chimney effect* im Sommer und im Winter, exemplarisch für die Untersuchungsgebiete Brüeltobel und Val Bever (Schwindt, 2013)

3. UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Vor der Erhebung der Daten fand eine Erstbegehung der drei Untersuchungsgebiete statt. Die Flächen wurden zusammen mit Dr. D. Schwindt und Dr. M. Kohlpaintner im August 2014 aufgesucht. Die genaue Verortung und Ausdehnung der Permafrostlinsen wurde zusammen mit Dr. D. Schwindt abgegangen. Die Erhebung der Daten fand im September 2014 statt.

Alle drei Untersuchungsgebiete wurden in drei Zonen unterteilt. Die Kernzone (K) repräsentiert die Permafrostlinse. Die Übergangszone (Ü) repräsentiert den Bereich zwischen der Permafrostlinse und der natürlichen Vegetation. Der Außenzone (A) ist durch die natürlich vorkommende Vegetation des Untersuchungsgebietes charakterisiert. Diese Einteilung wird bei allen Methoden beibehalten.

3.1 Pflanzensoziologische Erhebung nach Braun-Blanquet

Ziel der Methode nach Braun-Blanquet (1964) ist die Erstellung kartierbarer Vegetationseinheiten für einen konkreten Landschaftsausschnitt. Auf Grundlage dieser Daten lässt sich die Pflanzendecke nach floristischen Kriterien klassifizieren und eine Pflanzengesellschaft abgrenzen (Pfadenhauer, 1993). In dieser Arbeit geht es um die Beschreibung der Pflanzengesellschaft auf den Permafrostlinsen und um eine räumliche Abgrenzung von der potentiellen natürlichen Vegetation des weiteren Umfeldes der Untersuchungsflächen. Außerdem sollen die Permafrostlinsen der drei Untersuchungsgebiete miteinander verglichen werden. Voraussetzung für eine pflanzensoziologische Aufnahme sind Homogenität und Repräsentativität (Fischer, 2003).

Nach der orientierenden Begehung wurde ein Aufnahmebogen entwickelt, entsprechend der Empfehlungen in Braun-Blanquet (1964), Ellenberg und Walter (1956) und Fischer (2003). Die Vegetationsaufnahme fand im September 2014 statt, was in der Literatur für die Kartierung alpiner Vegetation empfohlen wird (Pfadenhauer, 1993). Frühlingsgeophyten sind an diesem Standort nicht zu erwarten.

3.1.1 Die Aufnahmeflächen

Anordnung, Auswahl und Messung von Standortparametern

Die Aufnahmeflächen besitzen eine Größe von zehn mal zehn Metern, um dem Kriterium der Repräsentativität gerecht zu werden. Zur Benennung der Aufnahmegröße wurden Faustzahlen von Whittaker et al. (1973) herangezogen. Die Grundform ist ein Quadrat, da Deckungsgrade auf dieser einfachen Grundform gut bestimmbar sind. Die Seiten des Aufnahmequadrates wurden mit einem Kompass nach den Himmelsrichtungen ausgerichtet. Die Lage der Aufnahmefläche im Untersuchungsgebiet wurde subjektiv im Gelände, unter berücksichtigung des Kriteriums Homogenität, gewählt. Die Anordnung wurde so gewählt, dass die Aufnahmeflächen repräsentativ das Untersuchungsgebiet und die drei Zonen abdecken (Abbildung 8). Es wurden drei Aufnahmwiederholungen pro Zone vorgenommen. Dies entspricht insgesamt neun Aufnahmeflächen pro Untersuchungsgebiet. Gleiche Standortbedingungen mit ausreichender Entfernung zu Randstrukturen wurden berücksichtigt (Fischer, 2003). Insbesondere der untere Hangbereich des Untersuchungsgebietes wurde nicht kartiert, da anthropogener Einfluss aus dem Tal ersichtlich war. Auch Lawinenschneisen wurden ausgespart.

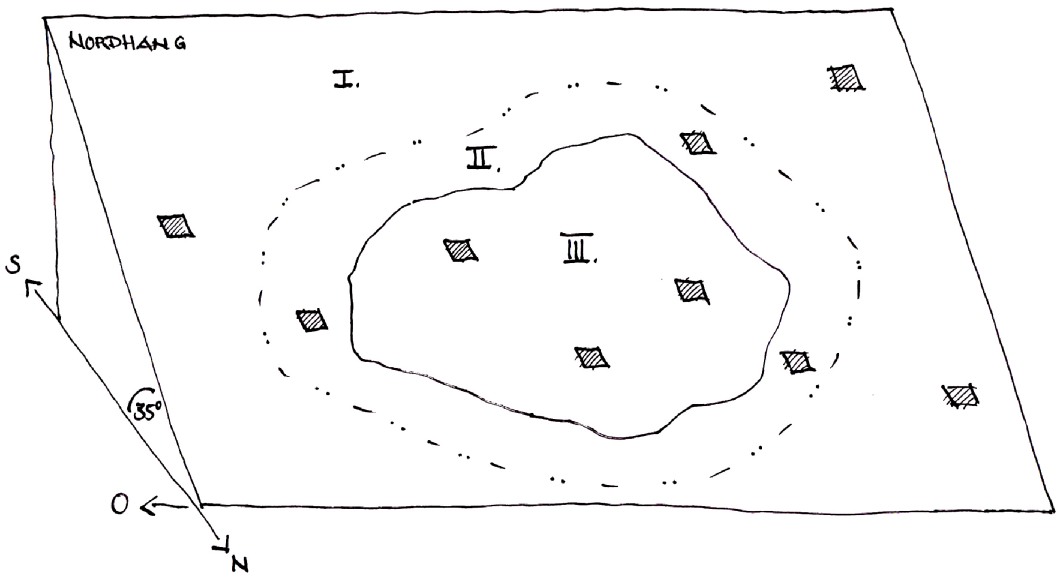


Abbildung 8: Beispielhafte Anordnung der Aufnahmeflächen in den Zonen des Untersuchungsgebietes (I. Außenzone, II. Übergangszone, III. Kernzone)

Für jede Aufnahmefläche wurde eine Flächennummer vergeben und Datum und Lokalität dokumentiert. Mittels GPS-Gerät (Garmin eTrex Vista HCx) wurden die Koordinaten und die

Höhenlage bestimmt. Außerdem wurde ein GPS-Punkt pro Aufnahmefläche, für eine spätere kartografische Darstellung der Aufnahmeflächen, vergeben. Mit einem manuellen Neigungsmesser wurde die Hangneigung ermittelt. Die Exposition wurde mit einem Kompass bestimmt. Charakteristika des Bodens, der Geologie und der Geländeform wurden im Zuge der Bodenansprache erhoben (s. 3.4). Jede Aufnahmefläche wurde fotografisch vor der Vegetationsaufnahme dokumentiert. Fotonummern wurden für eine spätere Zuordnung notiert.

3.1.2 Vegetationsaufnahmen - Pflanzenbestimmung und Deckungsgrade

Es wurden insgesamt 27 pflanzensoziologische Aufnahmen nach dem Verfahren von Braun-Blanquet (1964) erhoben. Für vegetationskundliches Arbeiten sind gute floristische Kenntnisse und sorgfältige Sammlung aller nicht sofort bestimmbarer Arten unbedingte Voraussetzungen (Ellenberg und Walter, 1956).

Bei den Aufnahmen erfolgte zuerst eine Auflistung aller innerhalb einer Aufnahmefläche vorkommenden Pflanzenarten. Diese wurden auf dem Aufnahmebogen nach Lebensformen in Baumschicht, Zwergstrauchschicht, Krautschicht (inkl. Gräser) und Moos- und Flechtenschicht unterteilt. Für die Baumschicht der Kernzonen wurde eine Sonderregel angewandt. Ein Baum ist per Definition größer als drei Meter (Pfadenhauer und Klötzli, 2014). In dieser Arbeit muss demnach von einer Baumartenschicht gesprochen werden, da die Baumarten auf den Aufnahmeflächen oftmals deutlich kleiner als ein Meter groß waren. Für diese einzelnen Schichten wurde die Gesamtdeckung geschätzt. Abschließend erfolgte die Schätzung der Artmächtigkeit. Der Deckungsgrad der einzelnen Arten wurde nach der Deckungsgradskala nach Pfadenhauer et al. (1986), welche auf die Skala von Braun-Blanquet (1964) zurückgeht, geschätzt (Tabelle 2). Diese ist bei geringen Deckungsgeraden in feinere Stufen zerlegt als die ursprüngliche Skala von Braun-Blanquet (1964).

Tabelle 2: Verwendete Deckungsgradskala für die pflanzensoziologischen Aufnahmen

Deckungsgradskala nach PFADENHAUER et al. (1986)	
Symbol	Deckungsprozente
+	≤ 1
1a	> 1 - 3
1b	> 3 - 5
2a	> 5 - 12,5
2b	> 12,5 - 25
3	> 25 - 50
4	> 50 - 75
5	> 75 - 100

Die Bestimmung der Kormophyten fand auf den Aufnahmeflächen statt. Dies geschah mit den Werken der Flora Helvetica (Lauber et al., 2012), der Flora Vegetativa (Eggenberg und Möhl, 2009) und des Rothmalers (Rothmaler und Jäger, 2005, Rothmaler und Jäger, 2007).

War eine Pflanze unbekannt, wurde ein vorläufiges Kürzel für die Art auf dem Erhebungsbogen vergeben und ein Beleg herbarisiert und nachbestimmt. Alle Arten wurden auf ihr Vorkommen im Untersuchungsgebiet hin mittels der Website www.infoflora.ch (2004-2015) überprüft. Außerdem wurden alle Pflanzennamen auf ihre Aktualität mit der Website des *Royal Botanical Gardens Kew* www.theplantlist.org (2014) verglichen.
Alle Bodenmoose und Bodenflechten wurden als Beleg gesammelt, getrocknet und mit einem vorläufigen Kürzel versehen. Es wurde darauf geachtet, wenn möglich sporolierende Exemplare mit Rhizoiden zu nehmen. Die Bestimmung der Moose und Flechten erfolgte im Labor und wird nachfolgend beschrieben.

3.2 Nachbestimmung der Moos- und Flechtenflora im Labor

Die Bestimmung aller **Bodenmoose** fand im Pflanzenlabor Geobotanik der Technischen Universität München statt. Dazu wurde ein Teil des getrockneten Mooses in eine Petrischale mit Wasser gelegt. Nach einigen Minuten waren die Zellen mit Wasser vollgesogen und turgeszent. Anschließend wurden zuerst makroskopische Merkmale betrachtet, dann mikroskopische. Dies geschah mit einem Binokular von Zeiss mit einer bis zu 50-fachen Vergrößerung. Für detaillierte Betrachtungen der Zellen wurde das Durchlichtmikroskop von Zeiss (Axioskop) mit einer bis zu 200 fachen Vergrößerung herangezogen. Dies kam insbesondere bei der Anfertigung von Blatt- und Stielquerschnitten zum Einsatz.
Der verwendete Bestimmungsschlüssel war die Moosflora von Frahm und Frey (2004). Für einen visuellen Abgleich mit detaillierten Zeichnungen wurden die Bildatlanten der Niederlande (Landwehr, 1984) und Großbritanniens (Smith, 1980) herangezogen. Außerdem wurde jede bestimmte Art noch mit dem fotografischen Exkursionsführer für Mitteleuropa (Düll und Düll-Wunder, 2012), dem Feldhandbuch der Moose für Skandinavien (Hallingbäck und Holmåsen, 1985) sowie dem online verfügbaren Bildatlas der Moose (Lüth, 2004 - 2011) abgeglichen. Abschließend wurden die Arten auf ihre Verbreitung in der Schweiz mit der Website der Schweizer Moosflora www.swissbryophytes.ch (2011) überprüft.

Auch bei den **Flechten** wurden ausschließlich Bodenflechten bestimmt. Hinzu kam die Eingrenzung, dass ausschließlich Arten bestimmt wurden, die mit Deckungsgrad > 1 vorkamen. Wie auch bei den Moosen wurde ein Teil der Flechtenprobe in einer Petrischale mit Wasser

gelegt und gewartet, bis die Flechten turgeszent waren. Die anschließende Bestimmung erfolgte mit dem Bestimmungsschlüssel für die Flechtenflora, 2. Auflage (Wirth, 1995) und dem Feldbuch: Flechten einfach bestimmen (Wirth und Kirschbaum, 2014).
Um die einzelnen Arten auseinander halten zu können, wurde mit den für die Flechtenbestimmung typischen Reagenzien gearbeitet. Verwendet wurden: Kalilauge (K), Natriumhypochlorit (C) und para-Phenylendiamin (P). Sie verursachen Farbreaktionen, indem sie mit organischen Inhaltsstoffen der Flechten Verbindungen eingehen. In der Praxis wird auf ein, abgetrenntes Flechtenstück ein Tropfen Reagenz gegeben und die Reaktion beobachtet. Die Reaktion tritt meist innerhalb einer Minute ein. Die Farbreaktion und ihre Kombination zwischen den Reagenzien sind artspezifisch.

Die bestimmten Moose und Flechten wurden zweifach herbarisiert. Der Arbeit liegt ein „Anschaungsherbar“ mit gepressten Moosen und Flechten bei. Im Anhang unter 10.2 ist das Inhaltsverzeichnis dieses Herbars mit allen Arten einsehbar. Zusätzlich dazu gibt es ein Dauerherbar in Papiertüten, um die Arten erneut bestimmen zu können.

3.3 Anlage und Aufnahme eines Transekts

In dem Transekt wurden die Flächen hinsichtlich ihres physiognomischen und strukturellen Gradienten dokumentiert. Dazu wurden die Baumhöhen und der Brusthöhendurchmesser (BHD) erfasst, um den klar ersichtlichen Unterschied von der Permafrostlinse zum Außenbereich zu dokumentieren.

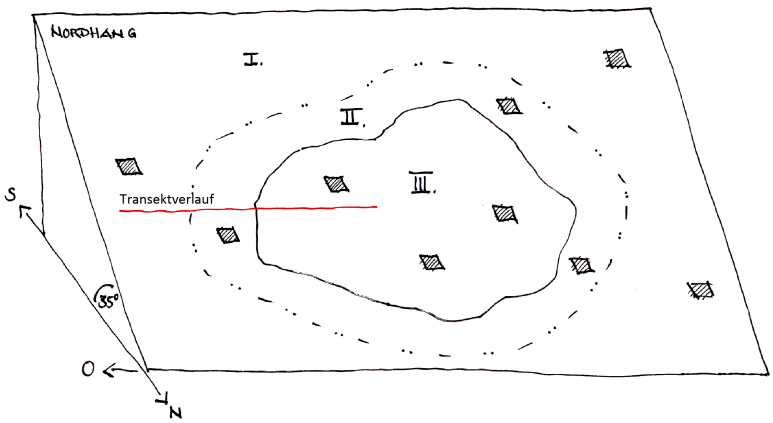


Abbildung 9: Lage des Transektes in allen drei Untersuchungsgebieten

Das Transekt verlief in allen Untersuchungsgebieten hangparallel von West nach Ost durch alle drei Aufnahmezonen, um eine mögliche vertikale Veränderung der Vegetation auszuschließen (Abbildung 9, rote Linie). Die Position des Transektes darf aber nicht über

die Tatsache hinweg täuschen, dass ohne die Neigung der unterkühlten Hangschutthalde es nicht zum *chimney effect* kommen würde. Die Hangneigung ist notwendig für die Ausbildung der Permafrostlinse, nicht jedoch für die Heterogenität der Vegetation. Für eine repräsentative Dokumentation der Physiognomie sind gleichbleibende Parameter die Grundlage, die nur hangparallel gegeben sind.

Die Länge des Transekts richtete sich nach den Gegebenheiten des Untersuchungsgebietes. Dadurch betrug die Transektlänge im Val Bever 60 m, im Val Susauna 50 m und im Brüeltobel 40 m. Das Transekt wurde mit einem Maßband ausgelegt und mit einem GPS Gerät dokumentiert. Die Aufnahmefläche hatte eine Breite von zwei Metern. Aufgenommene Parameter sind der Abschnittsmeter des Transektes, die Baumart, der BHD, die Baumhöhe, der Kronendurchmesser und der Jahreszuwachs. Die Ergebnisse der Datenaufnahme werden anhand von drei Schnittprofilen mit dazugehörigem Grundriss grafisch dargestellt.

3.3.1 Höhenmessung und Ermittlung des Stammdurchmessers der Bäume

Der Stammdurchmesser wird in Mitteleuropa in 130 cm über dem Boden bestimmt. Für Bäume mit Zwergwuchs auf der Permafrostlinse konnte dieses Normalmaß nicht angewendet werden. Der Stammdurchmesser wurde für Bäume kleiner zwei Meter in zehn Zentimetern über dem Boden gemessen.

Die Höhenmessung wurde bei Bäumen kleiner zwei Meter mit einem Maßstab durchgeführt. Größere Bäume wurden mit dem Höhenmessgerät Vertex Laser VL 5 der Firma Haglöf gemessen. Es wurde die Ultraschallfunktion angewandt.

3.3.2 Altersbestimmung mittels Jahresringzählung

Durch die Altersstruktur eines Bestandes können Rückschlüsse auf die Waldentwicklung oder bestimmte Sukzessionsstadien gezogen werden. Im Falle der niedrigwüchsigen Nadelwälder auf Permafrostlinsen interessiert zunächst das Alter. Die Ergebnisse sind aufgrund der geringen Wiederholungen nicht repräsentativ, geben aber gewisse Trends wieder.

Die Kernzone im Untersuchungsgebiet ist sehr klein, sodass für die Altersbestimmung nur bereits abgestorbene Bäume herangezogen wurden. Die beprobten Bäume waren durch Störungen (Wildtiere, Schneelast, Steinschlag) abgestorben. Eine Zersetzung betraf maximal

die Rinde dieser Bäume, was eine Altersbestimmung mittels Jahresringzählung nicht beeinflusst.

Je Kernzone jedes Untersuchungsgebietes wurde ein Stammstück pro Baumart untersucht. Die Stammstücke wurden ca. 10 cm über dem Boden abgeschnitten. Sie wurden 3 Tage lang bei 60 °C getrocknet. Am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde wurde, unter Betreuung von Gerhard Schütze, die Altersbestimmung durchgeführt. Die Stammscheiben wurden mit Schleifmaschinen bis zu einer Korngröße von 1200 geschliffen. Die Zählung der Jahresringe fand im Labor mit dem Digital-Positiometer nach Johan und dem Programm: Lignometer (von M. Seifert) statt. Durch die Anzahl der Jahresringe in Verbindung mit dem Durchmesser des Stammstückes lässt sich der durchschnittlichen Jahreszuwachs berechnen.

3.4 Bodenuntersuchungen

Der Hangschutt im Untergrund jedes Untersuchungsgebietes ist unterschiedlich blockig und trägt zu einer Mosaikstruktur bei. Aber auch die Höhe und die Lage bewirken Unterschiede in der Bodengenese. Entlang des Transektes wurden pro Untersuchungsgebiet drei Bodenansprachen (eine pro Zone) vorgenommen. Dabei wurden Bodentemperaturen gemessen, Horizonte angesprochen und Bodenproben entnommen, um einen ganzheitlichen Eindruck des Bodens zu bekommen.

3.4.1 Bodenprofilansprache, Bodentemperaturmessung und Bodenprobenahme

Für die Bodenansprache wurde mit einem Spaten ein Profil gestochen und möglichst störungsfrei aufgeklappt. Die Breite betrug ungefähr 30 cm. Sofort im Anschluss wurde die Bodentemperatur in 5 cm Schritten, vom Ausgangsgestein zur Bodenoberfläche, gemessen. Dazu wurde ein Maßband an das Profil angelegt. Die Horizonte des Profils wurden mit der Bodenkundlichen Kartieranleitung (Finnern, 1994) standardisiert angesprochen. Die Ergebnisse wurden auf dem Formblatt KA 5 für die bodenkundliche Profilaufnahme von der *Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe* aufgezeichnet. Abschließend wurden von jedem Horizont Bodenproben entnommen.

3.4.2 Bodenanalyse

Die Bodenproben wurden nach der Rückkehr aus dem Gelände in einem Trockenschrank bei 40 °C getrocknet. Anschließend wurden sie im Labor des Fachgebietes für Waldernährung und Wasserhaushalt aufbereitet und analysiert. Die Proben wurden dafür mit einem Sieb von 0,2 mm Maschengröße gesiebt und mit einer Schwingmühle (MM200) der Firma Retsch gemahlen. Anschließend wurde der pH-Wert gemessen und die C- und N-Gehalte mit einem CHNS-Analysator der Firma Elementar (VARIO EL III) analysiert. Die Elementgehalte aus den Druckaufschlüssen wurden mit einem optischen Emissionsspektrometer mit induktiv gekoppelter Plasmaregelung der Firma Spectro (ICP-OES SPECTRO GENESIS) bestimmt. Stickstoff, Phosphor, Mangan, Magnesium, Kalium, Calcium und Kohlenstoff wurden analysiert. Die Ergebnisse wurden je Horizont eines Bodenprofils in einem Tiefenprofil aufgezeigt und miteinander verglichen und interpretiert.

3.5 Datenauswertung

3.5.1 Statistische Auswertung der pflanzensoziologischen Aufnahmen

Bei der statistischen Datenauswertung je Untersuchungsgebiet und Zone wurden die Daten hinsichtlich ihrer Wuchstypen (Kapitel 4.1.1) und ihrer Deckungsgrade (Kapitel 4.1.2) miteinander verglichen, dargestellt und interpretiert. Die Aufnahmeflächen aller Permafrostlinsen wurden zusammenfassend hinsichtlich ihrer Deckungsgrade verglichen und analysiert. Zusätzlich wurden alle Aufnahmeflächen aller Untersuchungsgebiete durch eine Ordination mit PC-ORD (Version 6) auf ökologische Ähnlichkeit überprüft (Kapitel 4.1.3).

3.5.2 Ansprache der Gesellschaften mittels Vegetationstabelle

Für die Auswertung der floristischen Daten wurde zunächst eine Vegetationstabelle erarbeitet. Das Ziel ist eine syntaxonomische Einordnung des Arteninventars. Pflanzensoziologische Artengruppen dienen dabei der Abgrenzung von Pflanzengesellschaften.

Alle Daten wurden in eine Excel **Rohtabelle** eingegeben, um die Vegetationsaufnahmen am Computer bearbeiten zu können. Die Aufnahmeflächen (Spalten) wurden aneinander gereiht. Vorsortiert wurden die Arten (Zeilen) nach abnehmender Stetigkeit. Darauf folgt die Erarbeitung einer Differentialtabelle. Dazu wurden Arten nach gemeinsamer An- und Abwe-

senheit, durch visuellen Vergleich der Aufnahmen, umsortiert. Differenzierende Arten stehen im oberen Teil der Tabelle und werden in Blöcken von links oben nach rechts unten angeordnet. Dadurch wurden Aufnahmen mit größerer floristischer Ähnlichkeit zusammengeordnet. Erzielte Einheiten werden als ranglose Gesellschaften bezeichnet, bevor sie syntaxonomisch definiert sind. Nicht differenzierende Arten (Sonstige) folgen im unteren Tabellenabschnitt. Im Kopfteil der Tabelle findet sich die Charakterisierung der Aufnahmeflächen (Fischer, 2003, Pfadenhauer, 1993).

Für eine konkrete **syntaxonomische Einordnung** (Kapitel 4.2) wurden die Einheiten der differenzierten Tabelle mit der einschlägigen Literatur gründlich verglichen. Verwendete Werke waren die Süddeutschen Pflanzengesellschaften (Oberdorfer, 1992), die Österreichischen Pflanzengesellschaft (Mucina et al., 1993) und die Wälder des Ostalpenraumes (Mayer, 1974). Die soziologische Zugehörigkeit der Arten wurde mit den Zeigerwerten der Pflanzen Mitteleuropas (Ellenberg et al., 2001) überprüft. Außerdem wurden die Florengeschichtliche sowie die Verbreitungsareale der Permafrostlinsen-Differentialarten tiefergehend in der Literatur herausgearbeitet (Kapitel 4.3.1).

3.5.3 Transektanalyse nach physiognomisch-strukturellen Kriterien

Die Vegetation lässt sich nicht nur durch ihr Arteninventar beschreiben sondern auch durch physiognomisch-strukturelle Gradienten. Physiognomische Ausprägungen der Wuchsform sind Ausdruck einer bestimmten Umweltsituation und der physiologischen und ökologischen Anpassung der Pflanze (Kapitel 4.3.2). Sie sind oftmals ein besserer Hinweis auf Umweltbedingungen, vor allem auf klimatische, als rein floristische Kriterien. Physiognomische Pflanzenfunktionstypen können dazu herangezogen werden. Sie gehen auf das bekannteste System der Lebensformen des dänischen Botanikers Raunkiaer (1910) zurück. Gefäßpflanzen können unabhängig von ihrer taxonomischen Verwandtschaft nach Wuchsformen klassifiziert werden. Diese Idee liegt der Beobachtung zu Grunde, dass sich konvergente Wuchsformen unter ähnlichen Standortbedingungen entwickeln (Pfadenhauer und Klötzli, 2014).

Aus diesem Grund wurden die drei Transekte für einen Vergleich in Schnitt und Grundriss gezeichnet. Hier werden die Phanerophyten dargestellt, wodurch Unterschiede zwischen den Zonen eines Untersuchungsgebietes klar ersichtlich werden. Bei der statistischen Auswertung der pflanzensoziologischen Aufnahmen werden zusätzlich alle weiteren Wuchsformen berücksichtigt und interpretiert (Kapitel 4.1.1). Außerdem werden bei der Transektana-

lyse Stammdurchmesser und Höhe ausgewertet und interpretiert (Kapitel 4.4.1). Auch die Ansprache der Altersstruktur findet hier Berücksichtigung (Kapitel 4.4.2).

3.5.4 Analyse der Bodenergebnisse

Die angesprochenen Profile wurden mit ihren spezifischen Horizonten grafisch dargestellt und zusätzlich der fotografischen Dokumentation gegenüber gestellt (4.5.1). Die Werte der Bodentemperaturmessung sind in Form eines Temperaturverlaufes in der Bodentiefe dargestellt (4.5.2). Die Daten der Bodenanalysen wurden ebenfalls pro Untersuchungsgebiet und Profil in einem Tiefenprofil dargestellt (4.5.3). Anschließend wurden diese Ergebnisse und ihre Auswirkungen auf die Vegetation diskutiert und interpretiert.

4. ERGEBNISSE UND INTERPRETATION

4.1 Statistische Auswertungen

Nachfolgend werden die dokumentierten Parameter der pflanzensoziologischen Aufnahmen statistisch ausgewertet und dargestellt. Außerdem wird eine ökologische Ähnlichkeit mittels Ordination überprüft.

4.1.1 Statistische Auswertung der Wuchstypen

In Abbildung 10 sind die Wuchstypen aller Arten in % je Untersuchungsgebiet und Zone zu sehen. Es wird zwischen den Wuchstypen Baum, Zwergstrauch, Kraut, Moos und Flechten unterschieden. Die Baumschicht in den Kernzonen ist eine Baumartenschicht.

Der Brüeltobel besitzt im Vergleich zum Val Bever und dem Val Susauna im Allgemeinen keine Flechten. Die **Flechten** kommen im Engadin mit 10 – 16 % in der Kern- und Übergangszone vor und sind somit charakteristisch für diese Permafrostlinsen. Die **Moosschicht** macht in allen Untersuchungsgebieten, unabhängig von der Zone, einen Anteil der Arten von 28 – 55 % aus. Es lässt sich aber nicht verallgemeinern, dass beispielsweise in der Kernzone mehr Arten vorkommen, da genau dort sowohl der höchste als auch der niedrigste prozentuale Wert vorkommt. Insgesamt betrachtet haben die Moose mit einem Viertel bis der Hälfte der Gesamtartenzahlen je Untersuchungsgebiet und Zone eine wichtige Rolle in der Artenzusammensetzung. In der **Krautschicht** ist ein Gradient ablesbar von der Außenzone zur Kernzone, unabhängig vom Untersuchungsgebiet. Die höchsten Artenanteile sind im Außenbereich (29 – 48 %) zu finden. In der Übergangszone sind es noch 19 – 38 % und in der Kernzone kommen die wenigsten Krautigen mit 11 – 34 % vor. Die prozentualen Arten der **Zwergstrauchschicht** kommen auf den Kernzonen mit 16 – 17 % konstant vor und sind somit vergleichbar. Auf der Übergangszone haben die Arten ein prozentuales Spektrum von 16 – 24 % und besitzen damit ein größeres Arteninventar als die Kernzone. Die Außenzone besitzt mit 10 – 21 % der Arten im Vergleich am wenigsten Zwergstraucharten. Die **Baumartenschicht** stellt den kleinsten prozentualen Artenanteil am Gesamtinventar. Die Verteilung der Deckungsgrade auf die Zonen ist ähnlich wie in der Moosschicht, die größten und kleinsten Artenzahlenvorkommen sind in der Kernzone zu finden, mit 3 und 16 %. In der Übergangszone ist die Schwankung weniger groß mit 6 – 10% und in der Außenzone kann sie mit 5 – 6 % als konstant beschrieben werden.

Zusammenfassend können die Moosarten hervorgehoben werden, sowie die nicht unbedeutende Artenzahl der Zwergsträucher. Die Krautigen sind ehr für die Außenzonen von Bedeutung und die Flechten wiederum nur für das Engadin.

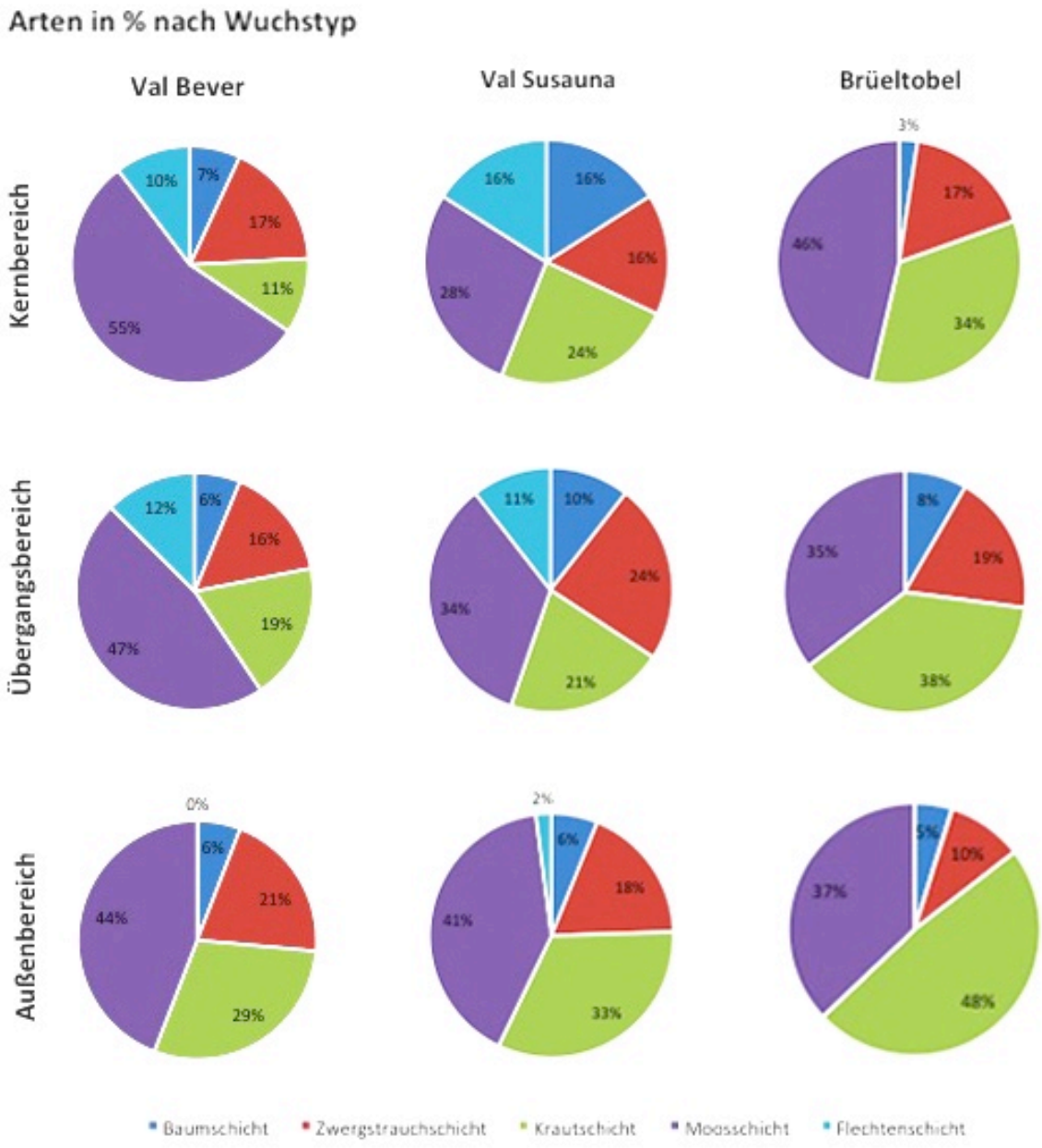


Abbildung 10: Arten in % nach Wuchstyp je Untersuchungsgebiet und Zone

4.1.2 Statistische Auswertung der Deckungsgrade

In der Außenzone (A) des **Val Bever** (Abbildung 11) liegen die Deckungsgrade von Kraut- und Zwergstrauchschicht bei 50 %. Die Moose und Flechten haben gerade einmal einen Anteil

von 5 % und die Baumschicht macht durchschnittlich einen Anteil von 60 % aus. In der Kernzone (K) ist dieses Verhältnis fast umgedreht. Die Moos- und Flechtenschicht hat hier mit etwa 70 % die höchste Deckung. Die zweithöchste Deckung haben die Zwergsträucher mit ungefähr 50 %, gefolgt von den Bäumen mit 25 %. Das Schlusslicht bilden die Krautigen mit gerade einmal 5 %.

Im **Val Susauna** (Abbildung 12) stellen in der Außenzone mit durchschnittlich 80 % die Bäume die größte Deckung. Moose, Zwergsträucher und Kräuter bleiben meist unter einer Deckung von 20 %. Auf der Kernzone dominieren die Moose und Flechten mit 100 % Deckung. Bäume, Zwergsträucher und Kräuter bleiben unter einer Deckung von 20 %. Das Verhältnis ist wie im Val Bever umgekehrt. Die Übergangszone schwankt zwischen diesen beiden Positionen.

Im **Brüeltobel** sind die Deckungsgrade für die Baumschicht in der Außenzone mit 90 – 100 % am höchsten. Dafür verschwindet hier die Zwergstrauchschicht teilweise ganz und auch die Moosschicht geht auf maximal 50 % zurück. Auf der Kernzone hat die Baumschicht konstant 50 % Deckung und die Moose dominieren mit konstanten 75 %. Die Zwergstrauch- und Krautschicht haben in etwa die gleichen Deckungsgrade von 15 – 25 % (Abbildung 13).

Werden die Deckungsgrade der **Permafrostlinsen-Aufnahmeflächen** aller Untersuchungsgebiete miteinander verglichen, lässt sich die Moosdeckung zwischen 80 und 100 % als klare Gemeinsamkeit aller Aufnahmeflächen hervorheben. Dadurch weisen sieben von insgesamt neun Permafrost-Aufnahmeflächen Gesamtdeckungen zwischen 140 und 160 % auf. Die Zwergsträucher haben auf allen Kernzonenaufnahmen etwa 20 % Deckung. Bei den Bäumen und Krautigen variiert die Deckung stärker. Im Brüeltobel sind beide Deckungsgrade höher als auf den Flächen im Engadin. Die Krautschicht liegt bei ca. 20 % und die Baumschicht bei 50 %. Im Engadin sind es bei den Krautigen hingegen nur 5 % und bei den Bäumen durchschnittlich 20 %.

Werden die Erkenntnisse der Deckungsgrad- und Wuchstypenanalyse verbunden, stellt sich heraus, dass die Moose sowohl von ihrer Artenanzahl als auch in ihren Deckungsgraden dominieren und somit eine wichtige Rolle bei der Beschreibung des Arteninventars der Permafrostlinsen besitzen. Die Zwergsträucher und Bäume bilden ein konstantes Artengerüst. Im Engadin besitzen die Zwergsträucher höhere Deckungsgrade und Artenzahlen als die Bäume. Im Brüeltobel sind wiederum die Bäume charaktergebend, können jedoch durch ihrer Physi-

ognomie mit den Zwergsträuchern gleichgesetzt werden. Die Krautigen variieren auf allen Untersuchungsgebieten stärker in ihrer Artenzahl und Deckung, wodurch eine verallgemeinernde Aussage zu ihrer Stellung nur schwer möglich ist.

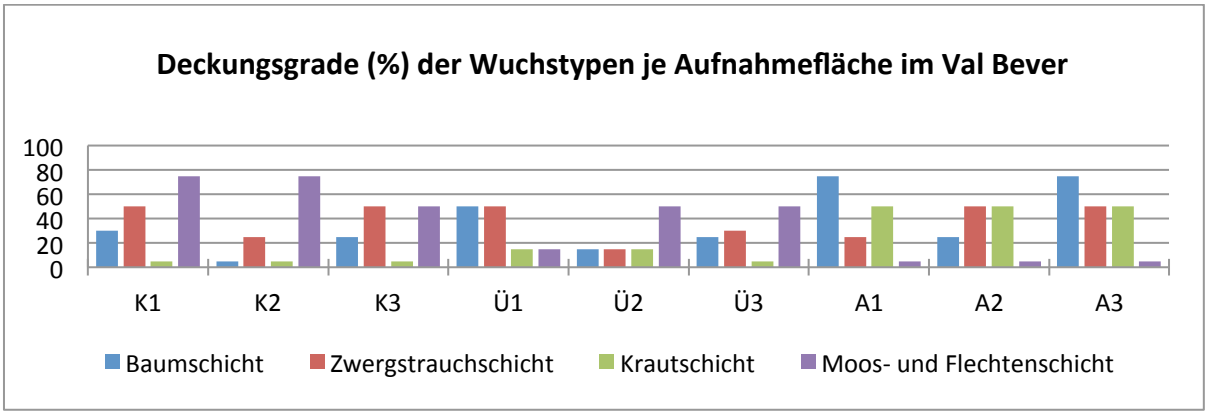


Abbildung 11: Deckungsgrade (%)der Wuchstypen je Aufnahmefläche im Val Bever

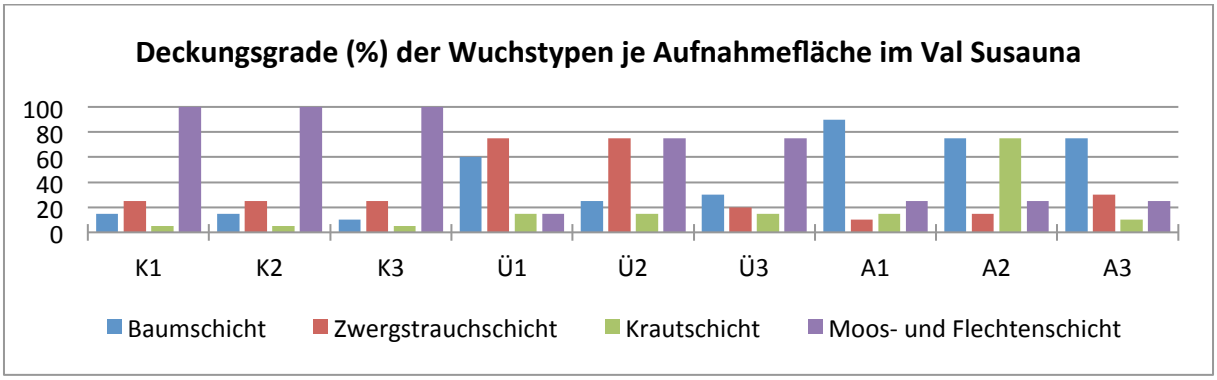


Abbildung 12: Deckungsgrade (%)der Wuchstypen je Aufnahmefläche im Val Susauna

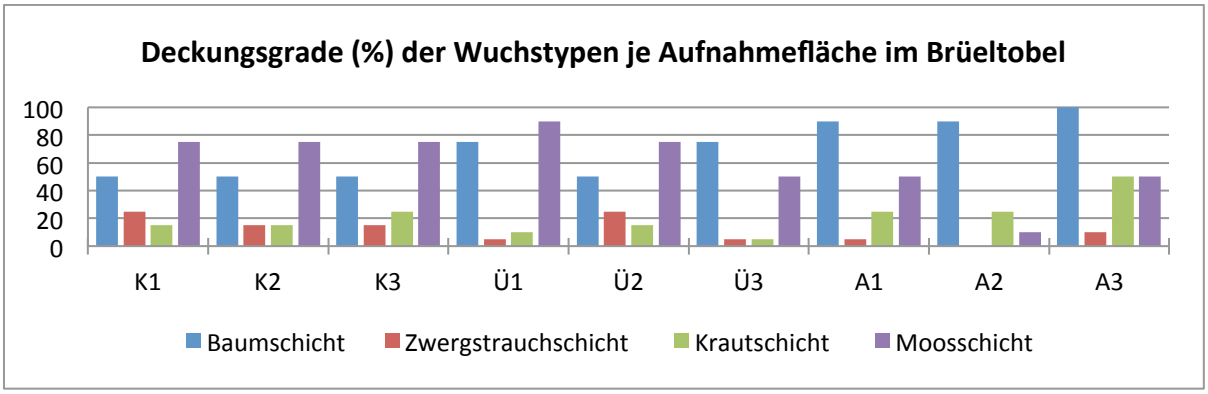


Abbildung 13: Deckungsgrade (%) der Wuchstypen je Aufnahmefläche im Brüeltobel

4.1.3 Ordination der Vegetationstabelle mittels PC-ORD

In der Ordination mit PC-ORD wurden 27 Aufnahmeflächen mit insgesamt 155 Arten auf ökologische Ähnlichkeit hin überprüft. Das Arteninventar der einzelnen Aufnahmeflächen wurde auf gemeinsame und unterschiedliche Arten und deren An- und Abwesenheit überprüft. Desto ähnlicher das Arteninventar einzelner Aufnahmen ist, desto näher stehen sich die Aufnahmepunkte. Desto unterschiedlicher, umso weiter auseinander entfernt sind sie angeordnet. Das Ergebnis dieses Vergleiches ist in Abbildung 14 zu sehen. Die Achsen spiegeln keine Parameter wieder. Die vorgefundenen Aufnahmeflächen-Gruppierungen wurden farblich zusammengefasst und repräsentieren jeweils eine Gesellschaft, die nachfolgend unter Kapitel 4.2 beschrieben werden. Die Kernzonen-Gesellschaften und ihre Aufnahmeflächen werden durch die türkisen Gruppierungen repräsentieret, die der Außenzone durch die hellgrünen. Die Aufnahmeflächen der Übergangszone sind entweder der Kern- oder der Außenzone ökologisch ähnlicher und bilden keine eigenen Gruppierungen aus.

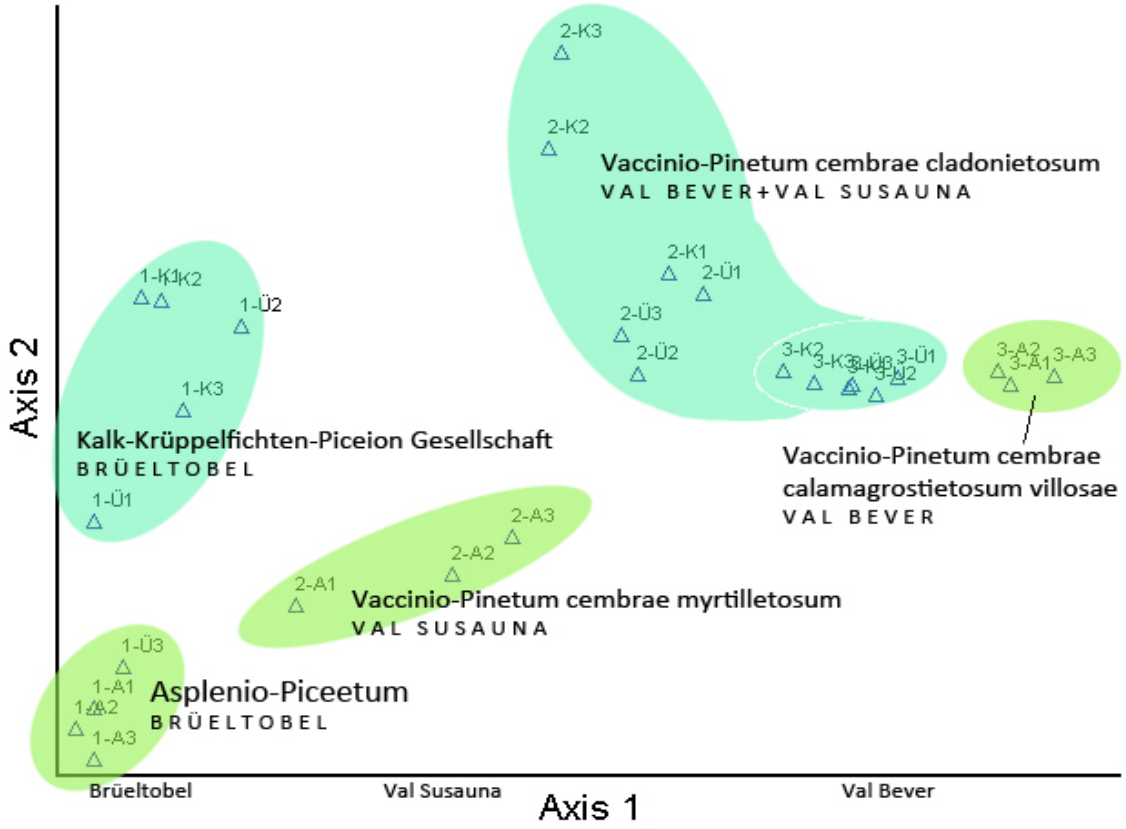


Abbildung 14: Ordination der Aufnahmeflächen aller Untersuchungsgebiete

Türkise Gruppierungen: Permafrostgesellschaften; Hellgrüne Gruppierungen: Potentielle natürliche Vegetation (Legende: 1 = Brüeltobel; 2 = Val Susauna; 3 = Val Bever; K = Kerzone; Ü = Übergangszone; A = Außenzone; 1,2,3 Aufnahmewiederholungen)

Die drei **Außenzonen** sind auf der X-Achse deutlich als ökologischer Gradient ablesbar. Das Untersuchungsgebiet Brüeltobel (1-A; 1-Ü) ganz links, relativ nah dran das Val Susauna (2-A) und weiter rechts mit deutlich mehr Abstand das Val Bever (3-A). Das Arteninventar des Brüeltobel (Kalk) und des Val Susaunas (Dolomit) sind sich folglich ähnlicher als das des Val Bevers (Granit). Dies erscheint in Anbetracht des Ausgangsgesteines plausibel und macht die dargestellte Reihung schlüssig interpretierbar.

Oberhalb der Aufnahmeflächengruppierung der Außenzone des Brüeltobel befindet sich die Gruppierung der **Kernzone des Brüeltobel** (1-K; 1-Ü). Interpretieren lässt sich diese Anordnung dadurch, dass beide Gruppierungen einen gemeinsamen Grundstock an Arten besitzen, die Kernzonengesellschaft aber noch zusätzlich exklusive Arten besitzt.

Die **Kernzonengesellschaft des Val Bever und des Val Susauna** (2-K; 2-Ü; 3-K; 3-Ü) kann als eine ökologisch ähnliche Artengruppe beschrieben werden. Sie steht mittig zwischen den beiden Untersuchungsgebieten, besitzt aber ebenfalls eigene spezifische Arten, wodurch auch sie oberhalb der beiden Außenzonen angeordnet ist. Die Aufnahmeflächen des Val Bever (3-K; 3-Ü) sind sich dabei deutlich ähnlicher, da sie sehr viel dichter angeordnet sind. Die Aufnahmeflächen der Kernzone des Val Susaunas (2-K; 2-Ü) haben eine weitere Streuung was durch weitere exklusive Arten, die nur im Val Susauna vorkommen zu erklären ist.

4.2 Klassifikation der Pflanzengesellschaften

In diesem Kapitel werden die Gesellschaften in der Reihenfolge beschrieben, wie sie sich aus der diagonalen Anordnung in der Vegetationstabelle (Anhang 10.1) herauskristallisiert haben. Anhand von floristischen Merkmalen wird die Zugehörigkeit bzw. Ähnlichkeit zu bereits beschriebenen Gesellschaften dargestellt.

Für diese Arbeit wird im Folgenden die Pflanzengesellschaftsansprache von Oberdorfer (1992) verwendet. Alle Aufnahmen der drei Untersuchungsgebiete gehören der Klasse Vaccinio-Piceetea, der Ordnung Vaccinio-Piceetalia und dem Verband Vaccinio-Piceion an. Für das Engadin wird zusätzlich die Arbeit von Mayer (1974) hinzugezogen, da diese die Lärche-Arvenwälder auf Assoziationsebene stärker gliedert. Hier wird die Gesellschaftsansprache von Mayer (1974) an die syntaxonomische Eingliederung von Oberdorfer (1992) angehängt.

Die Hypothese, dass sich die Aufnahmeflächen auf den Permafrostlinsen aller drei Untersuchungsgebiete ähneln, hat sich nicht bestätigt. Vielmehr lassen sie sich klar durch exklusive

Trennarten unterscheiden. Aus diesem Grund werden die Gesellschaften für jedes Untersuchungsgebiet einzeln angesprochen. So haben sich fünf Gesellschaftsansprachen in dieser Arbeit herauskristallisiert. Zwei für den Brüeltobel (I, II.) und drei für das Engadin (III., IV., V.):

I. Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft
II. Asplenio Piceetum
III. Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum
IV. Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae
V. Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum

4.2.1 Pflanzengesellschaften in den Appenzeller Alpen - Fichtenwälder

Für das gesamte Untersuchungsgebiet Brüeltobel sind kalkzeigende Pflanzen, die bis auf das Ausgangsgestein wurzeln sowie säurezeigende Arten, die in der Humusauflage wurzeln, charakteristisch. Es können zwei Pflanzengesellschaften unterschieden werden, die beide den Fichtenwälder zuzuordnen sind.

Auf der Permafrostlinse des Brüeltobel findet sich eine mit Zwergwuchs-Fichten, Kalkzeigern und Glazialrelikten bestandene Gesellschaft. Sie weist Charakterzüge eines alpinen Kalk-Schneetälchens auf. Vorkommen von Sphagnen geben der Subassoziation aber auch Charakterzüge eines Torfmoos-Fichtenwaldes. In der Literatur lässt sich keine Beschreibung finden, die dieses vorgefundene Arteninventar beschreibt. Darum wird die Gesellschaft in dieser Arbeit folgend als I. Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft bezeichnet. Die potentielle natürliche Vegetation des Untersuchungsgebietes entspricht dabei der typischen Ausbildung des II. *Asplenio-Piceetum (Oberdorfer, 1992).*

I. Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft

Die Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaftsstruktur ähnelt in ihrer Moos- und Krautschicht sehr dem Sphagno-Piceetum calamagrostietosum villosae nach Ellenberg und Klötzli (1972). Jedoch fehlen in der hier beschriebenen floristischen Einheit einige dieser Arten. Dafür kommen kalkliebende Glazialrelikte vor (Abbildung 15).

Bestandsstruktur

Charakteristisch für die Vegetation auf der Permafrostlinse sind die physiognomisch-strukturellen Merkmale. Die Fichte ist bestandbildend, ohne eine andere beigemischte Baumart. Auffallend ist ihr krüppeliger, gedrungener Zwergwuchs, der weniger als einen Meter Höhe aufweist und eine Deckung von 50 % nicht überschreitet. Lichtbedürftige Arten spielen daher im Unterwuchs eine große Rolle. Sie wachsen in einem mächtigen Moospolster, das sämtlichen Hangschutt überwallt und einen Deckungsgrad von 75% aufweist. Zwergsträucher bilden zusammen mit sehr kleinen krautigen Arten einen lichten Unterwuchs aus, in dem Glazialrelikte vorkommen.

Artengruppenstruktur und soziologische Einordnung

Es findet sich eine außergewöhnliche Artenkombination in der Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft. Kalk- und Säurezeiger kommen mit einer großen Anzahl vor und bilden das Gerüst der Gesellschaft. Darüber hinaus findet sich eine pflanzensoziologische Einheit, die für diesen Standort untypische Arten aufweist. Es sind Glazialrelikte mit Pioniercharakter, die licht-, feuchtigkeits- und kälteliebend sind. Normalerweise sind sie auf Standorten wie Kalkmagerrasen oder Schneetälchen zu erwarten.

Ordnungs-Charakterarten des Vaccinio-Piceetalia sind in der Zwergstrauchschicht *Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinu agg.* und *Huperzia selago*. Sie stellen den bodensauren Unterwuchs. Auf der dicken Tangelhumusauflage wachsen zudem azidophile Moose, die auch für alle anderen Gesellschaften dieser Arbeit typisch sind: *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium* und *Rhytidiadelphus triquetrus.* Darüber hinaus finden sich weitere säurezeigende Moose, die exklusiv nur auf den Aufnahmeflächen auf Permafrost vorkommen. Dazu gehören *Ptilium crista-castrensis, Calypogeia fissa, Rhytidiadelphus loreus* und *Sphagnum quinquefarium.* Sie zeigen Anpassungen an sehr feuchte als auch sehr kalte Standortbedingungen. Diese sind Stellenweise so feucht, dass Sphagnen kleinstandörtliche Bulten bilden, die einem initialen Hangmoor gleichen. Weitere exklusive Arten der Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft zeigen zusätzlich typische Zeigerwerte als Lichtpflanzen und Kalkzeiger. Dazu gehören *Salix repens, Carex firma, Pyrola rotundifolia* und die Glazialrelikte *Salix reticulata, Dryas octoptala* und *Saxifraga aizoides.* Sie kommen aufgrund der lichten Zwergsträucher, der starken Unterkühlung durch die Perma-

frostlinse und des sehr feuchten Standortmosaiks vor und ergänzen das floristische Bild um den charaktergebenden Aspekt dieser Gesellschaft.

Standortökologie

Säurezeigende Moose bilden die Bodenauflage und zeigen klar die sauren Verhältnisse des Tangelhumus in der Auflage. Reliktische Zwergsträucher und andere Kältestrategen wachsen darüber und zeigen hier einen basenreicheren Standort an. Der Tangelhumus ist hier sehr gering mächtig, wodurch das Wurzelsystem der ausdauernden Chamaephyten vom karbonatischen Ausganggestein beeinflusst wird. Außerdem geht Tangelhumus in den unteren Schichten in Moder über und reagiert dadurch weniger sauer (Ellenberg und Leuschner, 2010). Dies ist auch für das Asplenio-Piceetum typisch.

Interessant sind die exklusiven Arten der Permafrostlinse hinsichtlich ihrer typischen Vergesellschaftung. Allen gemein ist eine arktische-alpine Verbreitung mit Reliktstandort in den Alpen. Ihre Zeigerwerte charakterisieren sie als starke Licht-,Kalk-, Kälte- und Feuchtezeiger. Dryas *octopetala, Carex firma* und *Salix reticulata* sind für Steinfluren und alpine Rasen typisch. Es sind Pioniere und Lichtzeiger auf Kalkschuttböden, die durch immer wieder auftretende Störungen durch Steinschlag im Untersuchungsgebiet auftreten können. Eine lange Schneelage auf der Permafrostlinse (Nordhang, hoher Niederschlag am Säntis) begünstigt ihr Vorkommen. Gleiches gilt für *Saxifraga aizoides* und *Salix repens*, allerdings können sie den Quellfluren bzw. den feucht-humosen Magerrasen zugeordnet werden. Somit ist nicht nur ein kaltes und basisches, sondern vor allem auch ein (stau-)feuchtes Klima, verbunden mit sehr viel Strahlung charakteristisch für die Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft.

Die Fichte ist als einzige Baumart in der Lage in der subalpinen Stufe an die klimatische Waldgrenze der niederschlagsreichen Randbereiche der Alpen emporzusteigen. Dort ist sie in der Torfmoos-Fichtenwald-Gesellschaft (Piceetum subalpinum sphagnetosum) häufig. Auch hier gleicht die Permafrostgesellschaft einem Waldgrenzökoton, in dem die Fichte noch existieren kann. Ihr Zwergwuchs ist dabei keine Anpassung, sondern spiegelt ein gehemmtes Wachstum wieder.

Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft

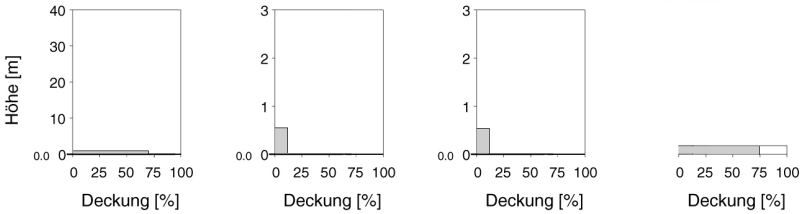
V: Vaccinio-Piceion / O: Vaccinio-Piceetalia / K: Vaccinio-Piceetea

Torfmoos Fichtenwald mit Kalkzeiger-Eiszeitrelikten

Lage der Aufnahmen

Kartierte Zone des Torfmoos Fichtenwald im Untersuchungsgebiet

Struktur und Arten



Baumschicht

Abies alba
Picea abies
Pinus mugo subsp.uncinata
Sorbus aucuparia

Zwergstrauchschicht

Arctostaphylos alpina
Pinus mugo
Rhododendron hirsutum
Salix caprea c.f.
Salix repens
Salix reticulata
Salix waldsteiniana
Sorbus aucuparia
Vaccinium myrtillus
Vaccinium uliginosum aggr.
Vaccinium vitis-idaea

Solidago virgaurea
Stellaria longifolia

Krautschicht

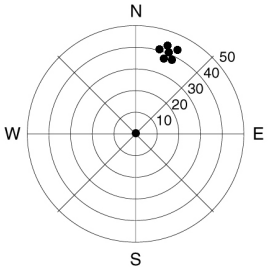
Alchemilla conjuncta aggr.
Asplenium viride
Avenella flexuosa
Campanula rapunculoides
Campanula rotundifolia
Carex firma
Carex frigida
Chrysosplenium alternifolium
Cystopteris montana
Dryas octopetala
Galium album
Gymnocarpium robertianum
Homogyne alpina
Huperzia selago
Luzula sylvatica aggr.
Lycopodium annotinum aggr.
Orthilia secunda
Oxalis acetosella
Primula auricula
Pyrola rotundifolia c.f.
Saxifraga aizoides
Sesleria caerulea

Moos- und Flechten-schicht

Barbilophozia floerkei
Calypogeia fissa
Cyrtomnium hymenophylloides
Drepanocladus revolvens
Eurhynchium angustirete
Fissidens adianthoides
Fissidens dubius
Hylocomiastrum umbratum
Hylocomium splendens
Leiocolea collaris
Mnium spinosum
Plagiochila asplenioides
Plagiochila porelloides
Plagiumnium affine
Pleurozium schreberi
Pohlia cruda
Polytrichum formosum
Ptilidium ciliare
Ptilium crista-castrensis
Racomitrium lanuginosum
Rhytidiadelphus loreus
Rhytidiadelphus triquetrus
Sphagnum quinquefarium

Orographie

Exposition/Neigung [°]



Untersuchungsgebiet: Brüeltobel
Aufnahmezone: Permafrost
Ausgangsgestein: Schrattenkalk

Zahl der Aufnahmen: 3
Artenzahl gesamt: 61
Mittlere Artenzahl je Aufnahmefläche: 28

Abbildung 15: Steckbrief des Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft

II. Asplenio-Piceetum

Der Streifenfarn-Block-Fichtenwald (*Asplenio-Piceetum*) wurde von Kuoch 1954 beschrieben und siedelt in der montan-hochmontanen Höhenstufe. Diese Gesellschaft wurde für den Schweizer Jura, für die Schweizer Vor- und Zwischenalpen und für die Berchtesgadener und Chiemgauer Alpen nachgewiesen (Oberdorfer, 1992).

Es handelt sich um eine natürlich vorkommende, lokal begrenzte Fichtenwaldgesellschaft, die auf stabilisierten grobblockig zerfallenen Hartkalkgesteinen siedelt. Sie besitzt ein ausgeprägtes Standort- und Vegetationsmosaik in den niederschlagsreichen Rand- und Zwischenalpen auf einer Höhe von 1350 bis 1600. In den aufgelockerten, mäßig wüchsigen Fichtenbeständen sind Laubbaumarten beigemischt. Üppige Moospolster breiten sich über den Blöcken aus und ihre abgestorbenen Teile bilden bei einem feucht-kühlen Klima eine mächtige Rohhumusdecke aus. Die Besonderheit dieser Waldgesellschaft liegt in dem kleinräumigen Standortmosaik. Typische Fichtenwald-Charakterarten und moosreiche Zwergstrauchvegetation treten zusammen mit Kalkschutt- und Felsspaltenbesiedlern auf. Dies kommt auch in der Gesellschaftsbezeichnung zum Ausdruck, in der *Asplenium viride* als ein typischer Kalkbesiedler mit säuretoleranten und liebenden Arten kombiniert wird (Abbildung 16).

Bestandsstruktur

Das Erscheinungsbild des Asplenio-Piceetum in seiner typischen Ausbildung wird in der Baumschicht von der Fichte beherrscht. Für sie ist der Rohhumus ein ideales Keimbett. Die Eberesche ist als Pionier beigemischt. Die Buche beteiligt sich nur in sehr geringem Umfang am Bestandsaufbau und ist oftmals durch mehrstämmigen Wuchs und geringe Größe gekennzeichnet. Durch die Hangneigung von 40° sind immer wieder Bestandslücken vorhanden, in denen sich Eberesche und Buche etablieren können. Durch die Baumhöhen der Fichten (ca. 20 m) und Deckungsgrade zwischen 90 - 100 % kommen nur wenige Straucharten (sechs Arten insgesamt) vor. Auch die Krautschicht weist geringe Deckungsgrade um 25 % auf. Dafür besitzt die Moosschicht Deckungsgrade von 75 %.

Artengruppenstruktur und soziologische Einordnung

Die lichte, stufige Baumschicht wird von der Fichte gebildet. Sie ist Klassen- und Ordnungs-Charakterart. Unter den Fichtenbeständen bildet sich eine artenreiche Zwergstrauch-, Kraut- und Moosschicht aus, mit einer großen Anzahl an feuchtigkeits- und säureliebenden Arten.

Die Tangelhumusauflage mit dem eingestreuten Kalkschutt bilden die Grundlage für die außergewöhnliche Artenkombination.

Arten der bodensauren Nadelwälder wie *Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum agg.* und *Huperzia selago* stellen die Klassen-Charakterarten dar. Sie sind aspektbildend und im gesamten Untersuchungsgebiet zu finden. Die exklusiven Differentialarten sind zur Hälfte Säurezeiger und zur Hälfte Kalkzeiger, was auf das typische Standortmosaik zurückzuführen ist. Blockbesiedler und somit Kalkzeiger sind *Asplenium viride* und *Cystopteris montana*, die gleichzeitig die Differentialarten der Gesellschaft sind. Säurezeigende Trennarten sind *Luzula sylvatica ssp. sieberi, Gymnocarpium dryopteris* und *Solidago virgaurea.* Weitere exklusive Nadelwaldarten sind Stauden der subalpinen Hochstaudenfluren wie *Adenostyles alliariae,* mesophile Laubwaldarten wie *Campanula rapunculoides* oder *Lamium galeobdolon.* Bezeichnend für die artenreiche Moosschicht sind einerseits Kalkfelsarten wie *Fissidens dubius, Ctenidium molluscum* oder *Cyrtomnium hymenophylloides*, sowie andererseits azidophile Rohhumusbesiedler wie *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium, Rhytidiadelphus triquetrus* und *Polytrichum formosum*. Eine weitere aspektbildende azidophile Art ist *Oxalis acetosella*.

Standortökologie

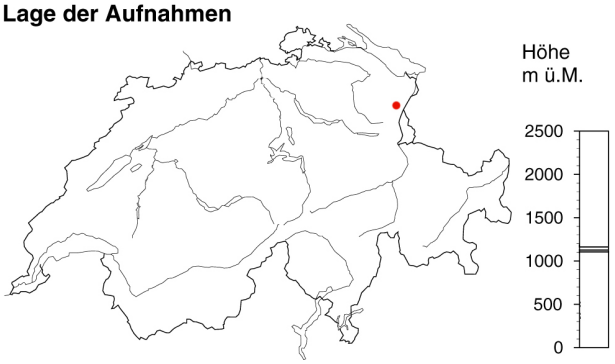
Standortökologisch unterliegen Streifenfarn-Blockfichtenwälder ausgesprochener lokalklimatischer Ungunst. Die gehemmte biologische Aktivität durch kühl-humide Verhältnisse verbunden mit der Akkumulation von Humus lässt eine mächtige Tangelhumusschicht heranwachsen. Diese reagiert in den obersten Schichten genauso sauer wie ein Rohhumus, in den unteren Schichten weicht er jedoch davon ab (Ellenberg und Leuschner, 2010). Für Arten mit einem tiefreichenden Wurzelsystem ist eine günstige Nährstoffversorgung zu erwarten. Die Mächtigkeit des Tangelhumus gewährt eine optimale Wasserversorgung und schützt vor Austrocknung. Diese ökologischen Bedingungen fördern die kältetolerante Fichte gegenüber anderen Baumarten.

Die Zeigerwerte der Charakterarten spiegeln die kleinstandörtlichen Standortbedingungen wider. Die Temperaturzahlen bewegen sich zwischen Kühlezeigern und Wärmezeigern, wobei erstere häufiger auftreten. Die Feuchtezahl repräsentiert im Mittel den Frischezeiger. Die Reaktionszahl schwankt deutlich je nach Art zwischen Säure- und Kalkzeigern, abhängig vom

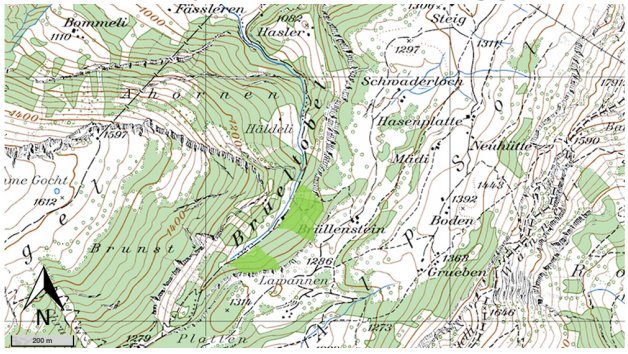
Asplenio-Piceetum (Kuoch, 1954)

V: Vaccinio-Piceion / O: Vaccinio-Piceetalia / K: Vaccinio-Piceetea
Streifenfarn-Block-Fichtenwald

Lage der Aufnahmen

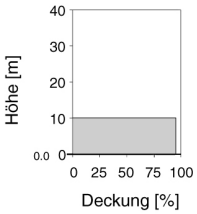


Kartierte Zone des Asplenio-Piceetum im Untersuchungsgebiet



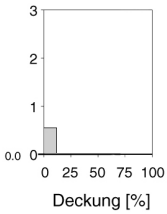
Struktur und Arten

Baumschicht



Fagus sylvatica
Picea abies
Sorbus aucuparia

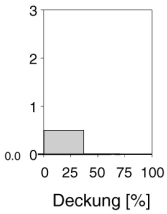
Zwergstrauchschicht



Lonicera caerulea
Lonicera xylosteum
Rosa pendulina
Rubus idaeus
Vaccinium myrtillus
Vaccinium vitis-idaea

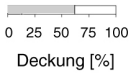
Saxifraga rotundifolia
Sesleria caerulea
Solidago virgaurea
Solidago virgaurea subsp. minuta
Stellaria longifolia
Valeriana tripteris

Krautschicht



Adenostyles alpina
Asplenium viride
Avenella flexuosa
Campanula rapunculoides
Campanula rotundifolia
Chaerophyllum villarsi
Cystopteris montana
Festuca altissima
Gentiana asclepiadea
Gymnocarpium robertianum
Homogyne alpina
Huperzia selago
Lamium album
Lamium galeobdolon subsp. montanum
Luzula sylvatica aggr.
Lycopodium annotinum aggr.
Mercurialis perennis
Oxalis acetosella
Paris quadrifolia
Polystichum aculeatum
Polystichum lonchitis
Prenanthes purpurea

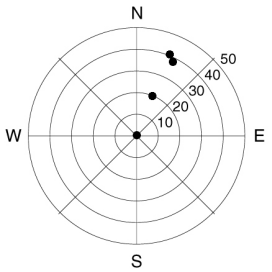
Moos- und Flechtenschicht



Barbilophozia floerkei
Calypogeia fissa
Conocephalum conicum
Ctenidium molluscum
Cyrtomnium hymenophylloides
Dicranum scoparium
Eurhynchium angustirete
Eurhynchium striatum
Fissidens adianthoides
Fissidens dubius
Hylocomiastrum umbratum
Hylocomium splendens
Mnium spinosum
Plagiochila asplenioides
Pohlia cruda
Polytrichum formosum
Rhytidiadelphus loreus
Sphagnum quinquefarium
Trichocolea tomentella
Tritomaria exsectiformis

Orographie

Exposition/Neigung [°]



Untersuchungsgebiet: Brüeltobel
Aufnahmezone: nat. Vegetation
Ausgangsgestein: Schrattenkalk

Zahl der Aufnahmen: 3
Artenzahl gesamt: 58
Mittlere Artenzahl je Aufnahemfläche: 38

Abbildung 16: Steckbrief des Asplenio-Piceetum

kleinstandörtlichen Wuchsort der Art. Trotz dieser Heterogenität ist das *Asplenio-Piceetum* als natürliche Dauergesellschaft anzusehen (Mayer, 1964).

4.2.2 Pflanzengesellschaften im Oberengadin – Lärchen-Arvenwälder

Alle Aufnahmen sind durch das Vorhandensein von Lärche, Arve und Moosglöckchen zu charakterisieren. Es lassen sich drei pflanzensoziologische Einheiten differenzieren, die teilweise nur durch sehr wenige exklusive Arten gebildet werden. Sie zeigen III. die Permafrostlinsen des Val Bever und des Val Susauna (Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum), die einen gemeinsamen Grundstock an Arten besitzen und nur wenige exklusive Arten zur Unterscheidung untereinander aufweisen. IV. den Außenbereich des Val Bever (Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae) und V. den Außenbereich des Val Susauna (Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum).

III. Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum

Auf den Permafrostlinsen des Val Bever und Val Susauna findet sich eine Gesellschaft des Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum, des Lärchen-Zirben Blockwaldes (Abbildung 17). Die Gesellschaftsstruktur entspricht im Grundstock einem Silikat-Lärchen-Arvenwald. Allerdings ist die Physiognomie der Bäume ungewöhnlich klein und der Bestand ist deutlich lichter. Auffallend ist das Vorkommen von Rentierflechten und einer dicke Moosschicht. Dazwischen ragen Blöcke des anstehenden Granit- bzw. Dolomit-Hangschuttes aus der Vegetation hervor.

Diese Gesellschaft wurde für den Bergsturz Teufelsmühl/Lärchach im Naturschutzgebiet Wiegenwald in den Hohen Tauern von Mayer (1964) beschrieben. Auch hier wurde Sommereis durch Kaltluftverhältnisse im Blockgefüge gefunden und als Grund für die langsame Vegetationsentwicklung angesehen.

Bestandsstruktur

Charakteristisch für die Vegetation auf den Permafrostlinsen sind die physiognomisch-strukturellen Merkmale. Arve und Lärche sind die bestandbildenden Bäume. Auffallend ist ihr gedrungener Zwergwuchs, der meist eine Höhe von lediglich zwei Metern aufweist und

eine Deckung von 50 % nicht überschreitet. Lichtbedürftige Arten spielen daher im Unterwuchs eine große Rolle. Typisch sind mächtige Moos- und Flechtenpolster, die den Hangschutt überwallen und einen Deckungsgrad von 75 % aufweisen. Zwergsträucher bilden mit einer Deckung von 25 bis 50 % zusammen mit sehr kleinen krautigen Arten (5 % Deckung) einen lichten Unterwuchs aus.

Artengruppenstruktur und soziologische Einordnung

Die Baumartenschicht auf den Permafrostlinsen wird von der Lärche und der Arve gebildet. Sie sind dabei Verbands-Charakterart des Vaccinio-Pinetum cembrae.

Die Zwergsträucher *Vaccinium vitis-idaea* und *Vaccinium myrtillus* sind Klassen-Charakterarten des *Vaccinio-Piceetea*. Ungewöhnlich ist die Beimischung von *Empetrum nigrum subsp. hermaphroditum*, welches als Verbands-Charakterart des Loiseleurio-Vaccinions einen alpinen Charakter zeigt und üblicherweise oberhalb der Baumgrenze vorkommt. Es zeigt zusammen mit *Linnea borealis* die Azonalität der Vegetation an.

Cladonia-Arten sind auf den Aufnahmeflächen Aspekt bildend. Sie weisen eine hohe Deckung auf und kommen exklusiv nur auf den Flächen der Permafrostlinsen im Val Bever und Val Susauna vor und stellen damit die Subassoziations-Charakterarten. Sie sind ausgesprochene Lichtzeiger. Typisch sind sie für die alpinen Tundren und oreoborealen Wälder. Im Untersuchungsgebiet kommen sie azonal vor. Zu ihnen gehören *Cladonia arbuscula, Cladonia portentosa* und *Cladonia rangiferina*. Gleiches gilt für die boreale Apfelflechte *Peltigeria aphtosa*. Sie ist außerdem ein Kältezeiger.

Die azidophile Rohhumusbesiedler des *Hylocomium*-Vereins finden sich auch im Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium, Rhytidiadelphus triquetrus* und *Polytrichum formosum*. Sie bilden eine viele Zentimeter mächtige Moosschicht, die gerade für diese Permafrostlinsen so typisch ist.

Im Val Bever kommt *Avenella flexuosa* konstant auf allen Aufnahmeflächen der Kernzone vor, hat aber keine soziologische Bedeutung, da sie auf allen Kernzonen-Aufnahmen des Val Susaunas fehlt.

Das **Val Susauna** zeigt zusätzlich zu den Assoziations-Charakterarten des Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum eine weitere exklusive Artengruppe, die das Val Susauna von dem Val Bever unterscheidet. Dazu gehören die Rentierflechten *Cladonia stellaris* und *Cetraria*

islandica, die das gleiche ökologische Verhalten besitzen, wie die bisher beschriebenen *Cladonia*-Arten und ebenfalls aspektbildend sind. Weitere Arten sind *Sesleria caerulea*, auch eine Lichtzeiger-Art und die Orchidee *Goodyera repens*. Der Zwergstrauch *Vaccinium uliginosum agg.* ist als Verbands-Charakterart dem Loiseleurio-Vaccinion zuzuordnen. Es ist eine Lichtart und kommt im Val Susauna azonal vor, genauso wie das bereits angesprochene *Empetrum nigrum subsp. hermaphroditum.* Außerdem wächst das Krummholz *Pinus mugo subsp. uncinata* im Val Susauna, ebenfalls als Lichtzeigerart.
Die exklusiven Arten der Kernzone des Val Susauna können durch ihr ökologisches Verhalten ebenfalls der Gesellschaft des Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum zugeordnet werden und stellen aufgrund der ökologischen Ähnlichkeit keine eigene Subassoziation dar.

Standortökologie

Die Bodengenese hat auf dem Hangschutt nur initial begonnen und das Gestein steht bis zur Oberfläche an. Typisch sind mächtige Moos- und Flechtendecken, die im Val Susauna und Val Bever die Bodenauflage bilden und klar die sauren Verhältnisse des Tangelhumus und des silikatischen Ausgangsgesteines zeigen. Auf diesem Störungsbett sind Lärche und Arve Pioniere. *Cladonia*-Arten spielen eine wesentliche Rolle bei der Charakterisierung der Gesellschaft. Als Lichtzeiger können sie nur aufgrund des lichten Baumbestandes existieren. Azonale Elemente sind neben den Rentierflechten auch *Empetrum nigrum subsp. hermaphroditum* und *Vaccinium uliginosum agg.* Sie kommen normalerweise oberhalb der Baumgrenze vor und können auf den untersuchten Permafrostlinsen nur aufgrund der spezifischen Kaltluftverhältnisse und der damit einhergehenden langsamen Vegetationsentwicklung der anderen Arten existieren.
Die Hangneigung der Aufnahmeflächen bewegt sich zwischen 25° und 35°. Das Ausgangsgestein ragt im Val Bever deutlich mehr aus der Vegetation hervor als im Val Susauna. Die Exposition bewegt sich zwischen Nord und Nordnordost.

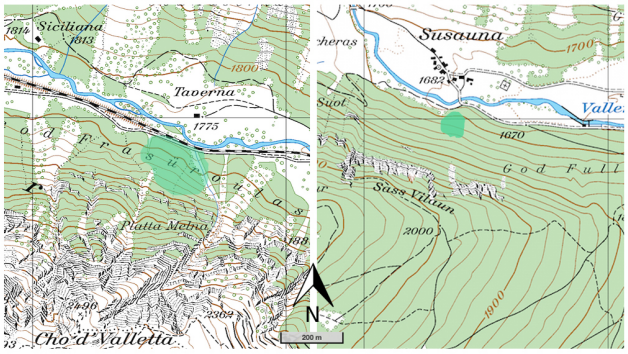
Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum

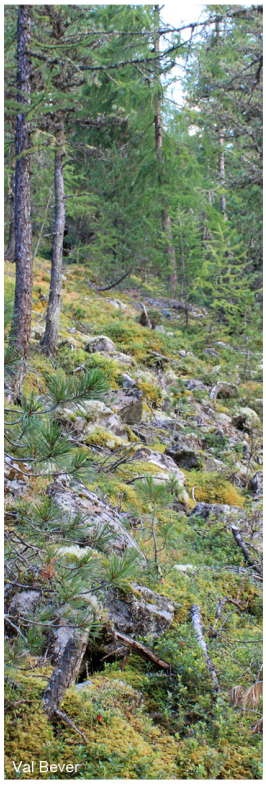
V: Vaccinio-Piceion / O: Vaccinio-Piceetalia / K: Vaccinio-Piceetea

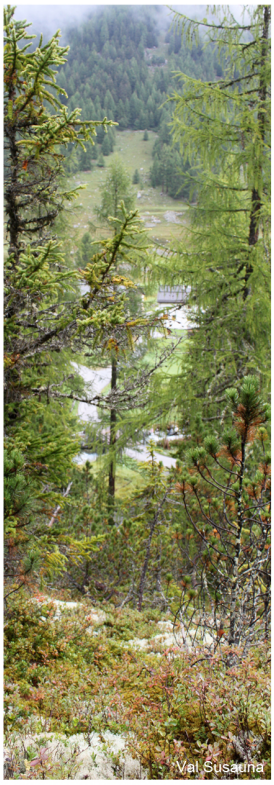
Lärchen-Arven-Blockwald

Lage der Aufnahmen

Kartierte Zone des Lärchen-Arven Blockwaldes im Val Bever und Val Susauna

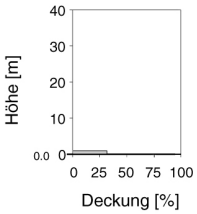






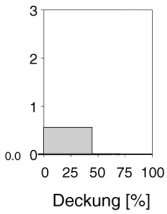
Struktur und Arten

Baumschicht



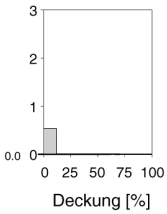
Larix decidua
Pinus cembra
Pinus mugo subsp. uncinata
Picea abies

Zwergstrauchschicht



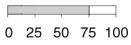
Arctostaphylos alpina
Empetrum nigrum subsp. hermaphroditum
Erica carnea
Lonicera caerulea
Rhododendron ferrugineum
Rosa pendulina
Salix x hegetschweileri
Sorbus aucuparia
Vaccinium myrtillus
Vaccinium uliginosum aggr.
Vaccinium vitis-idaea

Krautschicht



Avenella flexuosa
Calamagrostis villosa
Carex canescens
Dryas octopetala
Goodyera repens
Gymnocarpium robertianum
Homogyne alpina
Linnaea borealis
Luzula sylvatica aggr.
Melampyrum sylvaticum
Orthilia secunda
Oxalis acetosella
Sesleria caerulea
Thalictrum aquilegiifolium

Moos- und Flechtenschicht

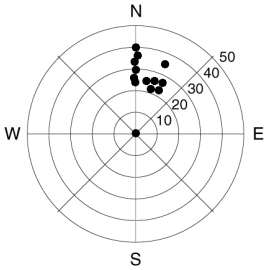


Barbilophozia hatcheri
Barbilophozia lycopodioides
Dicranum majus
Hylocomium splendens
Lophozia obtusa
Plagiothecium laetum c.f.
Pleurozium schreberi
Pohlia cruda
Pohlia ludwigii
Pohlia nutans
Polytrichum formosum
Ptilidium ciliare
Ptilium crista-castrensis
Racomitrium canescens subsp. canescens
Rhytidiadelphus triquetrus
Sanionia uncinata

Cetraria islandica
Cladonia arbuscula
Cladonia portentosa
Cladonia rangiferina
Cladonia stellaris
Peltigeria aphtosa

Orographie

Exposition/Neigung [°]



Untersuchungsgebiete: 1. Val Bever
2. Val Susauna

Aufnahmezone: Permafrost

Ausgangsgestein: 1. Granit
2. Dolomit

Zahl der Aufnahmen:	12
Artenzahl gesamt:	46
Mittlere Artenzahl je Aufnahmefläche:	22

Abbildung 17: Steckbrief des Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum

IV. Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae

Der Außenbereich des Untersuchungsgebietes Val Bever ist mit der Gesellschaft des Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae bestanden (Abbildung 18). Dies ist eine Assoziation des Silikat-Lärchen-Arvenwaldes (Vaccinio-Pinetum cembrae). Auch Pallmann und Haffter (1933) haben eine gleichzusetzende Reitgras-Subassoziation des Lärchen-Arvenwaldes für das Engadin angesprochen und als *Rhodoreto-Vaccinietum calamagrostidetosum* bezeichnet.

Die Gesellschaft findet sich nur in den unteren Lagen des Lärchen-Arvengürtels und steigt selten über 2000 m. Sie findet sich exemplarisch an steilen Sonnenseiten und stellt eine natürliche Auflichtungsausbildung des Lärchen-Arvenwaldes dar. Im Untersuchungsgebiet beherrscht sie den Nordhang. Der Deckungsgrad der Waldbäume ist geringer als in der Subassoziation Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum (V.), welches im Val Susauna die potentielle natürliche Vegetation stellt. Das namengebende Reitgras (*Calamagrostis villosa*) dominiert durch den lichten Baumbestand, während die Zwergstrauchvegetation keine Rolle spielt. Durch den dichten Wurzelfilz des Reitgrases treten Moose und Flechten zurück, während sich Phanerogame noch etwas länger halten. Auch die Arve verjüngt sich nur ungenügend und kommt eingestreut in Gruppen vor. Insgesamt ist die Gesellschaft weniger artenreich. Für das Engadin beschreibt Mayer (1974) sie als regressives Entwicklungsstadium nach Brand, Kahlschlag, Beweidung oder Lawinenabgang.

Bestandsstruktur

Das Erscheinungsbild des Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae, des Reitgras-Lärchen-Arvenwaldes, wird auf den Aufnahmeflächen der Außenzone des Val Bever von der Lärche und der Arve in der Baumschicht geprägt. Diese haben eine Gesamtdeckung von 50 – 75 %, wobei die Lärche anteilig doppelt so viel Deckung ausmacht wie die Arve. Das Reitgras und andere Gräser fallen besonders auf und bilden einen dichten Filz aus. Infolge des lockeren Baumschlusses können wärme- und lichtbedürftigere Arten eindringen. Die Krautschicht ist mit einer Deckung von 50 % deutlich stärker ausgeprägt als die Zwergstrauchschicht mit 25 – 50 % ist. Die Moose werden durch den Filz des Reitgrases und durch die konkurrenzstärkere, lichtbedürftigere Krautschicht verdrängt und besitzen so nur eine Deckung von 5 %. Durch ihren lichten Baumwuchs hat die Gesellschaft einen sehr parkartigen Charakter, der durch die sehr lichtdurchlässigen Lärchen noch verstärkt wird.

Die Hangneigung der Aufnahmeflächen bewegt sich zwischen 30° und 35°. Ältere Lawinengänge sind ersichtlich.

Artengruppenstruktur und soziologische Einordnung

Pinus cembra und *Larix decidua* sind Verbands-Charakterart des Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae, auch wenn die Lärche von den Deckungsgraden vorherrscht.

Die Zwergsträucher *Vaccinium vitis-idaea* und *Vaccinium myrtillus* sind Ordnungs-Charakterarten des *Vaccinio-Piceetea*. Als weitere Ordnungs-Charakterarten in der Krautschicht ist *Linnaea borealis* zu nennen.

Assoziationscharakterart sind *Calamagrostis villosa, Rhododendron ferrugineum* und *Lonicera caerulea*, die mit Deckungsgraden bis zu 25 % Deckung vorkommen. Das Vorkommen von *Rhododendron ferrugineum* ist durch den lichten Baumbestand zu erklären. Natürlicherweise kommt er auf blockigen Graten und Rippen vor und ist hier verschleppt und wahrscheinlich durch anthropogenen Einfluss als Unterwuchs typisch.

Die Krautschicht ist unbedeutend und wird ansonsten von Gräsern dominiert, wie *Avenella flexuosa* und *Luzula luzuloides.* Die weiteren Begleiter, meist mesophile Phanerogame, spielen ebenfalls eine untergeordnete Rolle.

Die auf allen Aufnahmeflächen dieser Arbeit zu findenden azidophilen Rohhumusbesiedler, sind auch im Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae zu finden, allerdings mit einer sehr geringen Deckung: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium, Rhytidiadelphus triquetrus* und *Polytrichum formosum*.

Die Anwesenheit des Zwergwacholders *Juniperus communis subsp. alpina* ist ein klares Anzeichen von Pionierbesiedelung. Dies ist auf Störung durch Lawinen oder anthropogenen Einfluss zurück zu führen. Eine Einordnung in das *Larici-Cembretum juniperetosum* ist aber aufgrund der geringen Stetigkeit und Deckung nicht gegeben. Eine „Einrutschung“ aus den höheren exponierteren Lagen, in denen die Art vorkommt, ist denkbar (Mayer, 1974).

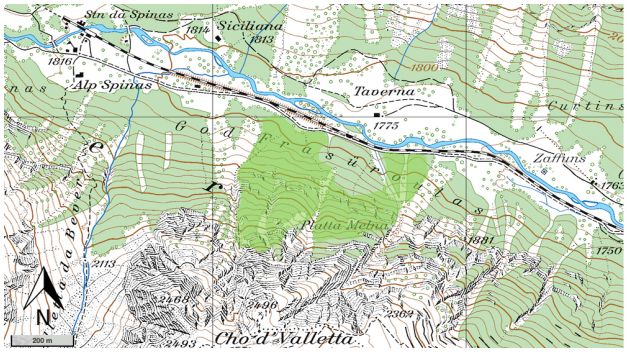
Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae

V: Vaccinio-Piceion / O: Vaccinio-Piceetalia / K: Vaccinio-Piceetea

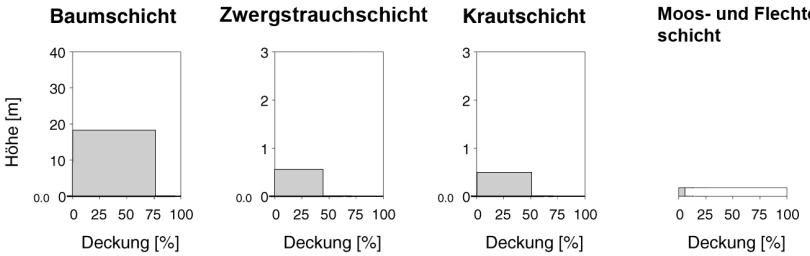
Reitgras-Lärchen-Arvenwald

Lage der Aufnahmen

Kartierte Zone des Reitgras-Lärchen-Arvenwaldes im Untersuchungsgebiet



Struktur und Arten



Baumschicht

Larix decidua
Pinus cembra

Zwergstrauchschicht

Empetrum nigrum subsp. hermaphroditum
Juniperus communis subsp. alpina
Lonicera caerulea
Rhododendron ferrugineum
Rosa pendulina
Rubus idaeus
Vaccinium myrtillus
Vaccinium vitis-idaea

Krautschicht

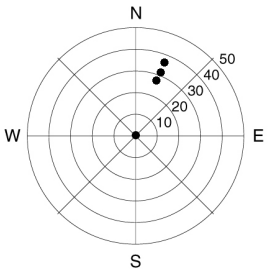
Aster bellidiastrum
Avenella flexuosa
Calamagrostis villosa
Festuca altissima
Galium uliginosum
Linnaea borealis
Luzula luzuloides
Orthilia secunda
Oxalis acetosella
Solidago virgaurea subsp. minuta

Moos- und Flechtenschicht

Barbilophozia lycopodioides
Brachythecium rutabulum
Dicranum scoparium
Eurhynchium striatum
Hylocomium splendens
Plagiumnium affine
Pleurozium schreberi
Pohlia cruda
Pohlia ludwigii
Polytrichum formosum
Ptilidium ciliare
Ptilium crista-castrensis
Rhodobryum roseum
Rhytidiadelphus triquetrus

Orographie

Exposition/Neigung [°]



Untersuchungsgebiet: Val Bever
Aufnahmezone: nat. Vegetation
Ausgangsgestein: Granit

Zahl der Aufnahmen: 3
Artenzahl gesamt: 34
Mittlere Artenzahl je Aufnahmefläche: 22

Abbildung 18: Steckbrief des Vaccinio-Pinetum cembrae callamagraostietosum villosae

Standortökologie

Der Reitgras-Lärchen-Arvenwald stellt eine natürliche Auflichtungsausbildung des Lärchen-Arvenwaldes auf zur Austrocknung neigenden Standorten dar. Typischerweise kommt diese Gesellschaft an Sonnenseiten vor. Für das Engadin beschreibt Mayer (1974) sie als regressives Entwicklungsstadium nach Brand, Kahlschlag, Beweidung oder Lawinenabgang. Der Schneeschutz ist von kürzerer Dauer (Mayer, 1974, Pallmann und Haffter, 1933).

Kristallines Ausgangsgestein steht an, wodurch die Charakterarten saure Reaktionszahlen aufzeigen. Die Böden sind kaum verwittert und besitzen einen sehr geringmächtigen Ah-Horizont. Darauf befindet sich eine Rohhumusauflage, die ebenfalls Säurezeiger bedingt. Die Temperatur- und Feuchtezahl bewegt sich im mittleren Bereich, obwohl die Flächen in einem kontinentalen Klima liegen, was wiederum die Kontinentalitätszahlen belegen. Die Kontinentalität ist auch der Grund für die langsame Bodengenese. Die Lichtzahl ist bei den Charakterarten gerade im Unterwuchs auffällig hoch, was auf die parkartige und lockere Struktur der Wälder zurückzuführen ist.

V. Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum

Der Außenbereich des Untersuchungsgebietes Val Susauna ist mit der Gesellschaft des Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum, einem Lärchen-Arvenwald mit Heidelbeere bestanden (Abbildung 19). Die Gesellschaftsstruktur entspricht im Grundstock dem Untersuchungsgebiet Val Bever mit seinem Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae.

Bestandsstruktur

Das Erscheinungsbild des *Larici-Cembretum myrtilletosum,* des Lärchen-Arvenwaldes mit Heidelbeere, wird von den drei Baumarten *Piecea abies, Larix decidua* und *Pinus cembra* geprägt. Die Baumschicht weist eine Deckung von 75 bis 90 % auf. Lärche und Arve wirken beigemischt, die Fichte dominiert das Erscheinungsbild. Eine Strauchschicht fehlt gänzlich. Aber auch die Zwergstrauchschicht ist mit 15 % nur schwach ausgebildet und wird, wie es der Gesellschaftsname aussagt, von *Vaccinium myrtillus* dominiert. Die Krautschicht ist mit 30 % Deckung besser vertreten und wird von wenigen Arten gebildet. Die Moosschicht hat eine Deckung von 25%.

Artengruppenstruktur und soziologische Einordnung

Larix decidua und *Pinus cembra* sind Verbands-Charakterarten, nur die Fichte ist Ordnungs-Charakterart. Der Unterwuchs des Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum ähnelt sehr dem Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae, welches in der Außenzone des Val Bever vorkommt. Der Unterschied ist durch das dicht schattende Kronendach der Fichte bedingt.

Die Zwergsträucher sind ähnlich zusammengestellt wie die Baumschicht. *Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus* und *Linnea borealis* sind Ordnungs-Charakterarten des *Vaccinio-Piceetalia*. *Rhododendron ferrugineum, Calamagrostis villosa und Lonicera caerulea* sind Als Assoziations-Charakterarten auf fast allen Flächen vertreten, allerdings nur mit sehr geringer Deckung. Allerdings kommt *Rhododendron ferrugineum* nur vereinzelt an lichten Stellen vor. Durch die fehlende Strauchschicht dominieren die Zwergsträucher und die Heidelbeere ist dabei aspektbildend, was in der Gesellschaftsbezeichnung zum Ausdruck kommt. In der Krautschicht finden sich viele Gräser wie *Calamagrostis villosa* und vereinzelt *Avenella flexuosa* und *Luzula sylvatica agg.,* die ebenfalls aspektbildend sind.

Exklusive Arten im Val Susauna sind *Melampyrum sylvaticum, Pohlia nutans* und *Hieracium lachenalii*. Sie kommen nur mit sehr gering mcähtigen Deckungsgraden vor und besitzen auch sonst keine besonderen Zeigerwerte.

Die azidophile Rohhumusbesiedler finden sich auch im Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium, Rhytidiadelphus triquetrus* und *Polytrichum formosum*. Allerdings bilden sie hier nur einer sehr geringmächtige Auflage.

Standortökologie

Mayer (1974) beschreibt für die Ostalpen das Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum für schattenseitige Hänge der hochsubalpinen Stufe (1800 – 2100 m) in den Zentral- und Zwischenalpen (Glungezer-Patscherkofelgebiet, Gurktaler Alpen-Paal). Mäßig steile Hanglagen mit ausgeglichenem Relief werden als typisch angesehen. Die Gesellschaft stockt auf nicht zu nährstoffarmen silikatischen Böden mit eine geringen Rohhumusauflage. Sie können als potentielle Almstandorte dienen und sind aus diesem Grund oftmals gerodet. Wuchs und Struktur der Gesellschaft erinnern an subalpine Fichtenwälder (Mayer, 1974).

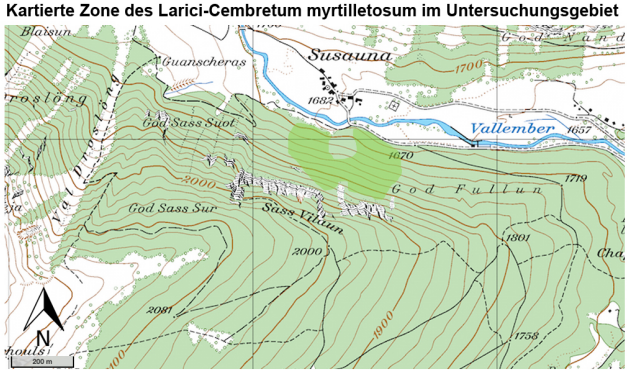
Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum

V: Vaccinio-Piceion / O: Vaccinio-Piceetalia / K: Vaccinio-Piceetea

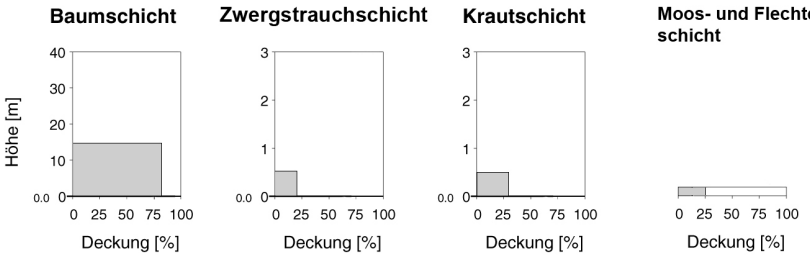
Lärchen-Arvenwald mit Heidelbeere

Lage der Aufnahmen

Kartierte Zone des Larici-Cembretum myrtilletosum im Untersuchungsgebiet



Struktur und Arten



Baumschicht

Larix decidua
Picea abies
Pinus cembra

Zwergstrauchschicht

Erica carnea
Lonicera caerulea
Lonicera xylosteum
Rhododendron ferrugineum
Rosa pendulina
Sorbus aucuparia
Vaccinium myrtillus
Vaccinium uliginosum aggr.
Vaccinium vitis-idaea

Krautschicht

Avenella flexuosa
Calamagrostis villosa
Clematis alpina
Festuca quadriflora
Geranium sylvaticum
Hieracium lachenalii
Homogyne alpina
Linnaea borealis
Luzula sylvatica aggr.
Lycopodium annotinum aggr.
Melampyrum sylvaticum
Oxalis acetosella
Rubus saxatilis c.f.
Sesleria caerulea
Solidago virgaurea subsp. minuta
Valeriana tripteris

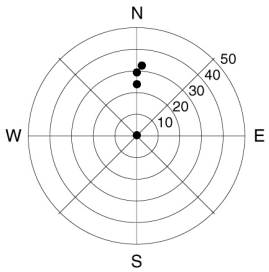
Moos- und Flechtenschicht

Barbilophozia hatcheri
Barbilophozia lycopodioides
Brachythecium starkei
Fissidens adianthoides
Hylocomium splendens
Kiaeria falcata
Lophozia obtusa
Mnium spinosum
Plagiochila asplenioides
Plagiothecium denticulatum
Pleurozium schreberi
Pohlia cruda
Pohlia ludwigii
Pohlia nutans
Ptilium crista-castrensis
Rhizomnium punctatum
Rhytidiadelphus triquetrus

Cetraria islandica

Orographie

Exposition/Neigung [°]



Untersuchungsgebiet: Val Susauna
Aufnahmezone: nat. Vegetation
Ausgangsgestein: Dolomit

Zahl der Aufnahmen: 3
Artenzahl gesamt: 46
Mittlere Artenzahl je Aufnahemfläche: 31

Abbildung 19: Steckbrief des Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum

4.3 Interpretation der Artenzusammensetzung auf den Permafrostlinsen

Die vorkommenden Arten, ihre Verbreitungsareale als auch ihre ökologische und physiognomische Anpassungen geben eine Fülle an Informationen zum Sonderstandort Permafrostlinse. Es lassen sich einige Arten als Glazialrelikte florengeschichtlich erklären. Außerdem lassen ökologische und physiognomische Anpassungen einen Vergleich zwischen den einzelnen Permafrostlinsen zu, obwohl der pflanzensoziologische Vergleich einen klaren Unterschied in der Gesellschaftsstruktur zwischen dem Appenzell und dem Engadin ergeben hat.

4.3.1 Florengeschichtlicher Inhalt und Verbreitungsareale

Heutige Verbreitungsareale von Pflanzensippen sind das Ergebnis von historischen Prozessen, des Ausbreitungsvermögens und der physiologischen und ökologischen Eigenschaften. Arealgrenzen werden oftmals durch Ausbreitungsbarrieren, wie beispielsweise Meeresarme oder Gebirge gebildet. Die Alpen bilden dabei einen Teil eines Areals, der sogenannten arktisch-alpischen Disjunktion. Dieses Verbreitungsareal besiedelt zwei Teilareale, einerseits die Arktis und Teile der borealen Zone, andererseits die Alpen. Die Aufsplitterung in zwei Teilareale ist historisch bedingt. Während der letzten Eiszeit kamen diese kälteharten Arten in Mitteleuropa in Form einer Kältesteppe vor. Mit dem Rückzug der Gletscher zogen sich auch die Arten des alpisch-arktischen Areals zurück und kommen heute separiert voneinander in den nördlichen Teilen Skandinaviens und den Hochlagen der Alpen vor (Fischer, 2003).

Typische Beispiele für die arktisch-alpische Disjunktion sind *Dryas octopetala, Salix reticulata* und *Linnaea borealis*. Sie sind in den Kernzonen der Untersuchungsgebiete auf den Permafrostlinsen zu finden. Nicht aber außerhalb des Kernbereichs in den Wäldern. *Dryas* ist dabei nur auf Kalk im Appenzell zu finden, *Linnaea* wiederum nur im Engadin im Zentralalpin. Normalerweise treten sie oberhalb der Baumgrenze auf. Somit handelt es sich bei den Kernzonen um einen azonalen Standort unterhalb der Baumgrenze. Im übertragenen Sinne kann die Permafrostlinse als Waldgrenzökoton, als Mosaik-Verbreitungsareal der arktisch-alpischen Disjunktion angesehen werden (Pfadenhauer und Klötzli, 2014).

4.3.2 Anpassungsstrategien der Pflanzen

Physiognomische Ausprägungen der Wuchsform sind Ausdruck einer bestimmten Umweltsituation und der physiologischen und ökologischen Anpassung der Pflanze. Sie sind oftmals

ein besserer Hinweis auf Umweltbedingungen, vor allem auf klimatische, als rein floristische Kriterien. Physiognomische Pflanzenfunktionstypen können dazu heran gezogen werden. Sie gehen auf das bekannteste System der Lebensformen des dänischen Botanikers Raunkiaer (1910) zurück. Gefäßpflanzen können unabhängig von ihrer taxonomischen Verwandtschaft nach Wuchsformen klassifiziert werden. Diese Idee liegt der Beobachtung zu Grunde, dass sich konvergente Wuchsformen unter ähnlichen Standortbedingungen entwickeln (Pfadenhauer und Klötzli, 2014). Das Walgrenzökoton zeigt sich in kontinental geprägten nemoralen Hochgebirgslagen und eben auch auf dem azonalen Standort der Permafrostlinsen. Auf der Kernzone des Untersuchungsgebietes prägt es sich in Form von 1. Zwergwuchs, 2. subalpinen Zwergstrauchheiden und Spaliersträucher, 3. Moose, 4. alpinen Strauchflechten und 5. alpinen Polsterpflanzen aus.

Der **Zwergwuchs** der Bäume auf den Permafrostlinsen stellt keine Anpassung an den unterkühlten Standort dar. Vielmehr ist er Ausdruck eines gehemmten Wachstumes, der als Baumartengrenze auf einem azonalen Standort im übertragenen Sinne interpretiert werden kann.

Zu den **subalpinen Zwergsträuchern** zählen Ericaceaen (wie *Rhododendron* und *Vaccinium*) und Cupressaceaen (*Juniperus*), die alle auf den Untersuchungsflächen stark vertreten sind. Spaliersträcher der Salicaceae (*Salix*) finden sich nur im Appenzell und sind durch *Salix reticulata* und *Salix repens* vertreten. In ariden Gebirgen fehlen sie völlig, da sie den Schneeschutz vor tiefen Frösten im Winter benötigen. Die Formation entwickelt sich daher nur bis zur einer Vegetationshöhe, die der mittleren Mächtigkeit der Schneedecke entspricht.

Sowohl hinsichtlich der Artenzahlen als auch der physiognomischen und stofflichen Bedeutung spielen **Moose** eine wichtige Rolle auf dem Rohhumus und bilden dichte Bestände aus. Physiognomisch dominant sind Laubmoose, so wie sie auch für die borealen Wälder und Tundren typisch sind. Wichtige Gattungen sind *Brachythecium, Dicranum, Hylocomium, Hypnum, Pleurozium, Politrichum, Ptilium* und *Rhytidiadelphus*.

Auch **Strauchflechten** (nur im Engadin) sind ein regelmäßiger Bestandteil der Vegetation im Hochgebirge, wo die Wettbewerbsfähigkeit der Phanerogamen wegen Trockenheit, Nährstoffmangel oder Schneefreiheit im Winter herab gesetzt ist. Typische Flechten sind *Cladonia*-Arten, *Cetraria islandica* und *Peltigeria aphtosa*, die alle im zentralen Bereich der Permafrostlinse vorkommen.

Es sei auch noch *Carex firma* erwähnt, die als typische alpine **Polsterpflanze** der alpinen Stufe im Appenzell vorkommt. Allerdings bildet sie hier nicht die für sie typischen Polster aus (Pfadenhauer und Klötzli, 2014).

Zusammenfassend ist zu sagen, dass die Wuchsformen-Ausprägung des Arteninventars auf Permafrostlinsen sich sehr ähnelt. Dennoch wird sie maßgeblich vom Relief mitgeprägt. So gibt es Einzelbäume, die auch auf der Permafrostlinse deutlich größer werden, da sie einen günstigeren (wärmeren) Mikrostandort zum Beispiel auf einem Stein besiedeln.

4.4 Transektanalyse - Darstellung physiognomisch-struktureller Merkmale

Die Unterkühlung des Untergrundes auf der Permafrostlinse wirkt sich entscheidend auf die Wuchsformentypen der Vegetation aus. Über das Arteninventar ist keine einheitliche Aussage zu einer Permafrostlinsengesellschaft möglich, aber über ihre Wuchsform. Baumhöhen (Zwergwuchs) und Stammdurchmesser zeigen diese Ausprägung deutlich. Dies wird im Folgenden in einem Transektvergleich der drei Untersuchungsgebiete dargestellt.

Die Ergebnisse der Transektaufnahmen wurden je Untersuchungsgebiet in einem Schnitt mit dazugehörigem Grundriss visualisiert (s. Abbildung 20, Abbildung 21, Abbildung 22). Die in Tabelle 3 zusammengefassten Ergebnisse sind in den Schnitten im Detail eines jeden erfassten Baumes ablesbar.

4.4.1 Vergleich des Stammdurchmessers und der Höhe

Der Stammdurchmesser wird bei forstlichen Bestandsaufnahmen zur Bestimmung der Holzmasse verwendet. Bei älteren Bäumen kann er auch zur Abschätzung des Baumalters herangezogen werden. In Verbindung mit den Ergebnissen der Höhenmessung dienen diese Parameter in dieser Arbeit einer rein deskriptiven Bestandsaufnahme der gesamten Untersuchungsgebiete (Tabelle 3).

Der Stammdurchmesser beträgt in den **Kernzonen** der drei Untersuchungsgebiete durchschnittlich jeweils 3,6 cm, 2,7 cm und 1,2 cm (Tabelle 3). Setzt man diesen Durchschnittsdurchmesser mit den Ergebnissen der Altersstruktur (Kapitel 4.4.2) in Verbindung, nämlich mit einem durchschnittlichen Zuwachs von 0,12 cm pro Jahr, erhält man ein durchschnittliches Alter zwischen 10 und 30 Jahren. Dadurch wird klar, das es sich um keinen Jungendbe-

stand der Bäume handelt, was durch die Baumhöhen von durchschnittlich 1,8 m, 1,1 m und 0,5 m zu vermuten wäre, sondern um zwergwüchsige Bäume.

Die **Außenzonen** zeigen ein ganz anderes Bild, welches einer nicht wachstumsgehemmten Waldstruktur entspricht. Der durchschnittliche Stammdurchmesser beträgt in den drei Untersuchungsgebieten 22 cm, 16,5 cm und 8,7 cm. Mit durchschnittlichen Baumhöhen von 10,2 m, 11,2 und 6 cm. Eine Wachstumshemmung durch thermale Regime einer Permafrostlinse ist in diesen Zonen aufgrund des Wachstumes ausgeschlossen.

Der **Übergangsbereich** ähnelt hinsichtlich seiner Ergebnisse der Stammdurchmesser- und Höhenmessung deutlich mehr der Kernzone, ist aber hinsichtlich seiner Artenzusammensetzung nicht unbedingt dazu zählbar. Vielmehr zeigt er den fließenden Gradienten zwischen der natürlichen Vegetation und wachstumsgehemmten Kernzone.

Das Transekt zeigt somit den fließenden Übergang in Form eines Gradienten zwischen der wachstumsgehemmten Permafrostlinse und der potentiellen natürlichen Vegetation hinsichtlich der Höhe, des Stammdurchmessers und bedingt im Zuwachs.

Tabelle 3: Daten der Parameter BHD, Höhe, Zuwachs der kartierten Transekte

Val Bever
65 m Transekt

	Transekt	Baumanzahl	Ø Stammdurchmesser (cm)	Ø Höhe (m)	Ø Zuwachs (cm)	Baumarten
Kernzone	25 m	29	3,64	1,82	4,08	Pinus cembra
Übergangszone	15 m	29	5,08	2,52	3,89	Larix decidua
Außenzone	15 m	8	21,98	10,18	5,17	

Val Susauna
50 m Transekt

	Transekt	Baumanzahl	Ø Stammdurchmesser (cm)	Ø Höhe (m)	Ø Zuwachs (cm)	Baumarten
Kernzone	20 m	58	2,68	1,11	2,83	Pinus cembra
Übergangszone	10 m	16	6,08	3,36	2,8	Larix decidua
Außenzone	20 m	11	16,45	11,16	1	Pinus mugo ssp. uncinata
						Picea abies

Brüeltobel
40m Transekt

	Transekt	Baumanzahl	Ø Stammdurchmesser (cm)	Ø Höhe (m)	Ø Zuwachs (cm)	Baumarten
Kernzone	10 m	88	1,19	0,53	1,35	Picea abies
Übergangszone	15 m	38	3,55	1,81	2,77	Sorbus aucuparia
Außenzone	15 m	17	8,73	5,96	1,64	Salix caprea

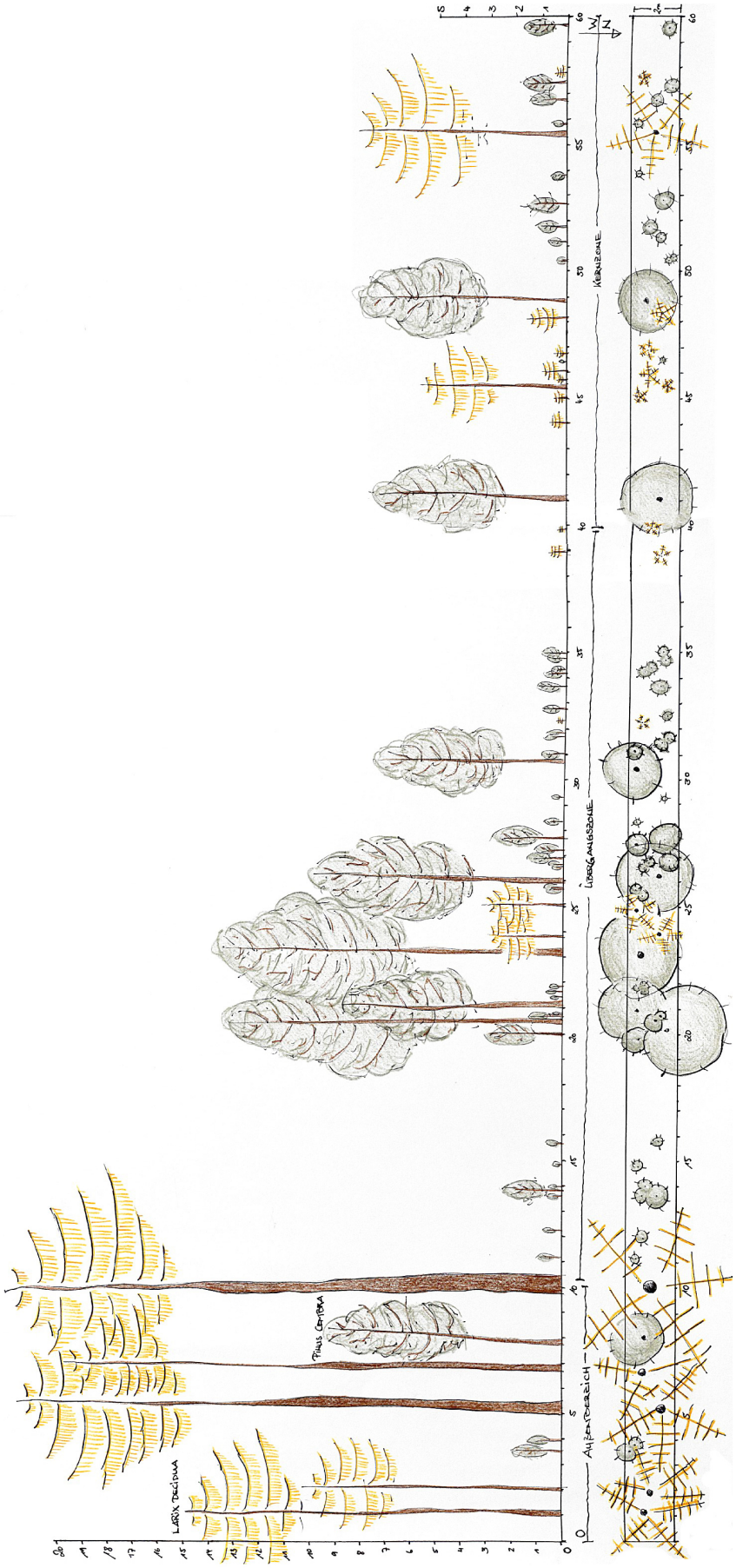


Abbildung 20: Schnitt und Grundriss des Transekts im Untersuchungsgebiet Val Bever

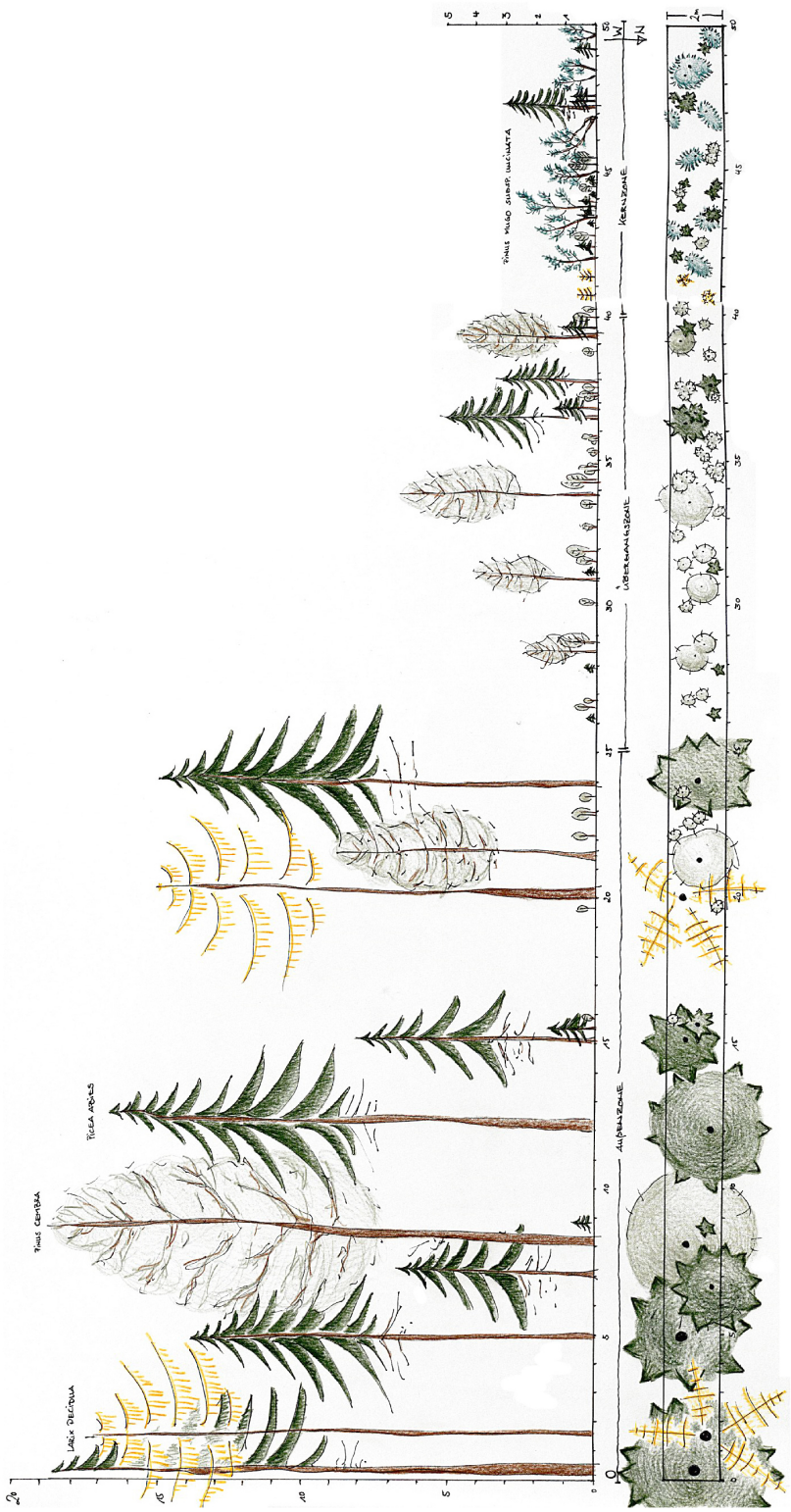


Abbildung 21: Schnitt und Grundriss des Transekts im Untersuchungsgebiet Val Susauna

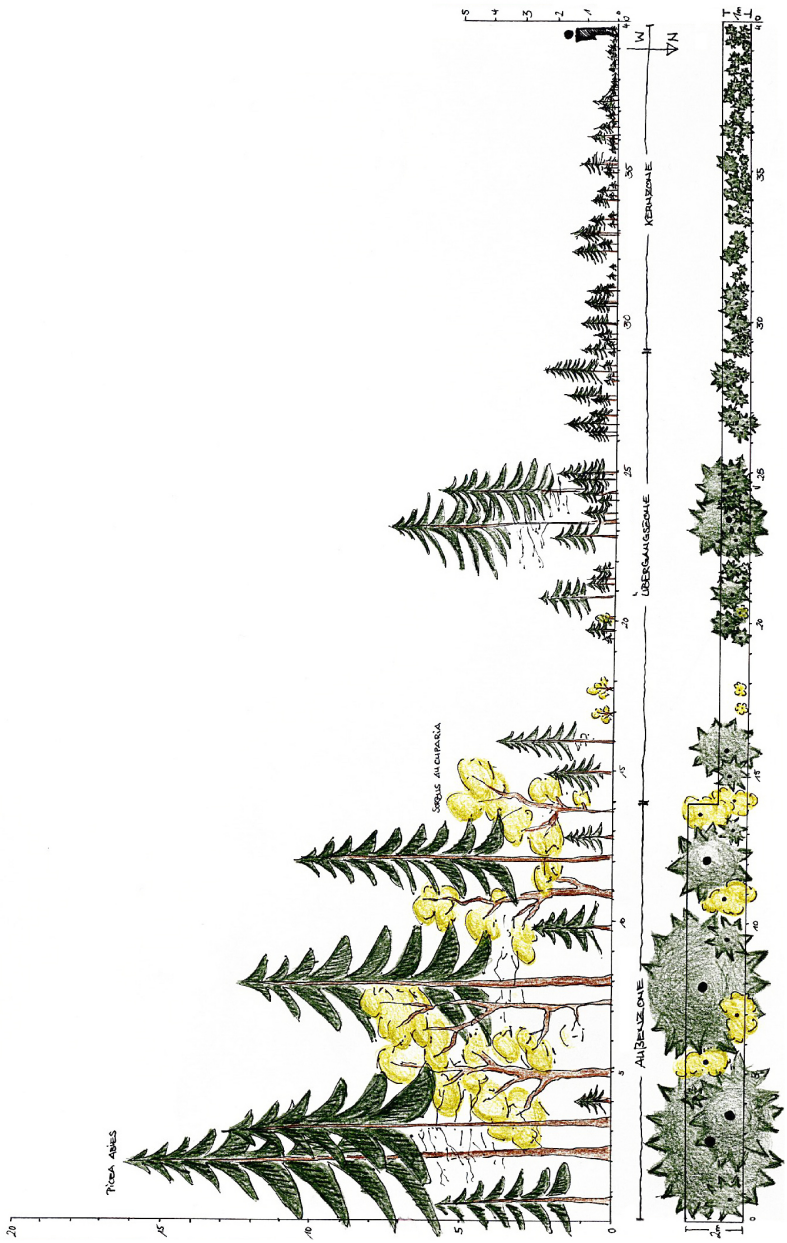


Abbildung 22: Schnitt und Grundriss des Transekts im Untersuchungsgebiet Brüeltobel

4.4.2 Altersstruktur

Das Alter der untersuchten Bäume auf den drei Permafrostlinsen (Tabelle 4) bewegt sich zwischen 27 und 122 Jahren. Gerade letzteres ist bei einem Stammdurchmesser von gerade einmal 5 cm bemerkenswert. Der durchschnittliche Jahreszuwachs bewegt sich bei den beprobten Bäumen, unabhängig von Baumart und Untersuchungsgebiet, zwischen 0,04 cm und 0,12 cm. Diese Ergebnisse können jedoch aufgrund der geringen Wiederholungen nicht als repräsentativ angesehen werden. Was sie jedoch eindeutig zeigen ist ein stark verlangsam-

tes Wachstum, unabhängig von der Baumart. Dies ist durch die starke Unterkühlung des Untergrundes durch den Permafrost bedingt.

Tabelle 4: Altersstruktur der Bäume auf den Permafrostlinsen

Untersuchungsgebiet	Baumart	Alter	Durchmesser (cm)	Ø Jahreszuwachs (cm pro Jahr)	Höhe (cm)
Val Bever	Larix decidua	40	4,75	0,12	31
Val Bever	Picea abiea	43	2,9	0,07	38
Val Bever	Pinus cembra	49	2,1	0,04	47
Val Susauna	Larix decidua	81	4,2	0,05	54
Val Susauna	Picea abies	122	5	0,04	63
Val Susauna	Pinus cembra	27	3,2	0,12	32
Val Susauna	Pinus mugo ssp. uncinata	60	4,25	0,07	67
Brüeltobel	Picea abies	77	3,2	0,04	53

4.5 Standortfaktor Boden

4.5.1 Bodenprofile

Die Bodenhorizontansprache fällt zwischen den drei Untersuchungsgebieten Val Bever, Val Susauna und dem Brüeltobel sehr ähnlich aus. Allen gemein ist eine mehr oder weniger dicke Rohhumusauflage und eine fast gleiche Horizontabfolge (Abbildung 24, Abbildung 25, Abbildung 26). Nur in der Mächtigkeit der Horizonte unterscheiden sich die Profile. Die organischen Bodenhorizonte L (Streu), Of (Fermentationslage) und Oh (Humifizierungslage) kommen in jedem Untersuchungsgebiet vor und bilden das eigentliche Profil. Ein Ah-Horizont (mineralischer Bodenhorizont mit Humus Anreicherung (Finnern, 1994)) findet sich in der Übergangs- und Außenzone des Val Bever und in der Außenzone des Val Susauna. Darunter befindet sich das Ausgangsgestein des jeweiligen Standortes in Form eines Cv-Horizontes (Ausgangsgestein mit schwacher Verwitterung). Bei den Profilen ohne Ah-Horizont folgt der unverwitterte Hangschutt direkt nach dem Oh. Mächtige Moosauflagen, die im übertragenen Sinne einen weiteren Horizont ausbilden, sind in allen Untersuchungsgebieten auf jedem Profil der Kern- und Übergangszone vorhanden.

Die Profil- bzw. Humusmächtigkeiten in der Außenzone aller drei Untersuchungsgebiete beträgt 20 cm. Die Übergangszone besitzt im Brüeltobel und Val Bever das tiefgründigste Profil des jeweiligen Untersuchungsgebietes mit 35 cm und 33 cm. Nur im Val Susauna sind es 24 cm. Dafür ist im Val Susauna die Kernzone mit 47 cm die mächtigste, gefolgt vom Val Bever

mit 25 cm und Brüeltobel mit 22 cm. Aber auch die Horizontmächtigkeiten unterscheiden sich und können in einem Tiefenprofil mit jeweiligem Foto in den Bodensteckbriefen abgelesen werden. Da keine Wiederholungen gemacht wurden, können diese Ergebnisse nicht als repräsentativ angesehen werden.

4.5.2 Bodentemperatur

Die Bodentemperatur wurde je Profil in 5 cm Schritten gemessen und in einem Tiefenprofil je Untersuchungsgebiet dargestellt (Abbildung 23). Dabei handelt es sich um eine Momentaufnahme. Weder Tagesverlauf, noch der Verlauf einer längeren zeitlichen Periode wurden für den Zeitraum der Probenahme dokumentiert. Die Bodentemperaturen geben lediglich einen Eindruck vom Temperaturregime während des wärmsten Zeitraumes des Jahres. Die Lufttemperatur wurde ebenfalls gemessen und betrug zwischen 14 und 16 °C.
Für eine bessere Interpretation der Bodentemperaturen sollten die Jahresdurchschnittswerte von Schwindt (2013) in Tabelle 1 herangezogen werden. Hier liegen die Temperaturen in 5 cm Tiefe zwischen 1,4 und 0,8 °C. Darunter sind die Jahresmitteltemperaturen noch kälter. Es muss aber berücksichtigt werden, dass es sich um eine Jahresdurchschnittstemperatur handelt, und folglich durchaus wärmere und kältere Temperaturen im Verlauf des Jahres vorherrschen. Dadurch wird deutlich, dass die hier dargestellten Temperaturverläufe nicht repräsentativ sind.

Im **Val Bever** sind die Messung der Übergangs- und der Kernzone vergleichbar mit ca. 9 °C in 5 cm Tiefe und ca. 3 °C in 20 bzw. 40 cm Tiefe auf dem Ausgangsgestein. Die Außenzone weist unabhängig von der gemessenen Tiefe Temperaturen zwischen 6 und 7 °C auf. Gleiches gilt für die Außenzone des **Val Susauna**. Hier bewegen sich die Temperaturen zwischen 9 und 10 °C, unabhängig von der Tiefe. Die Kernzone weist ähnlich wie die Außenzone in 5 cm fast 10 °C auf und ist in 27 cm auf nur 7,3 °C abgekühlt. Die Überganszone weist die kältesten Temperaturen im Val Susauna mit 5,9 °C in 5 cm, als auch mit 3,6 °C in 33 cm Tiefe. Das Untersuchungsgebiet **Brüeltobel** ist der einzige Standort, in dem ein Gradient zwischen den Zonen und in allen drei Temperaturmessungen zu beobachten ist. In der Außenzone bewegt er sich von 12,3 (5 cm) auf 11,5 °C (20 cm). In der Übergangszone ist der Verlauf von 11,4 °C (5 cm) zu 9,1 °C (30 cm) und in der Kernzone von 10,8 °C (5 cm) zu 7,7 °C in 25 cm Tiefe. Bei den Temperaturmessungen im Engadin ist ein solcher Gradient nicht ablesbar.

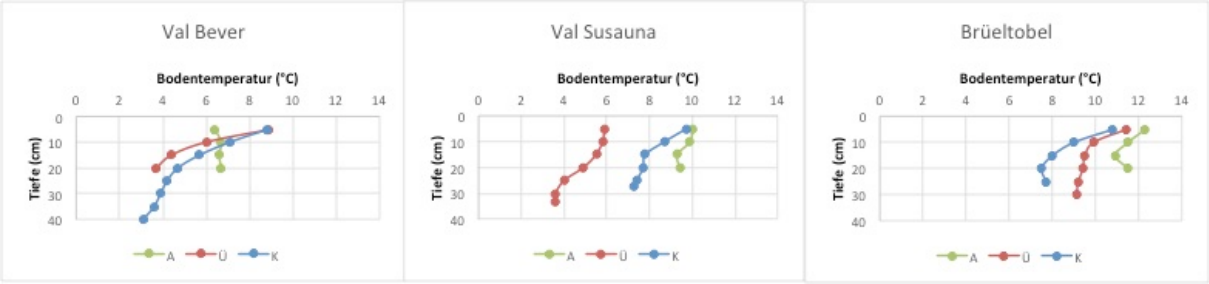


Abbildung 23: Bodentemperaturen der drei Untersuchungsgebiete je Profil und Zone (A: Außenzone; Ü: Übergangszone; K: Kernzone)

4.5.3 Bodenchemie

Es wurden neben dem pH und dem C/N Verhältnis die Nährelemente Stickstoff (N), Phosphor (P), Kalium (K), Calcium (Ca), Magnesium (Mg) und Mangan (Mn) je Bodenhorizont analysiert und in Tiefenprofilen dargestellt. Im Folgenden werden die Nährelemente je Untersuchungsgebiet zusammengefasst beschrieben.

Für das **Val Bever** (Abbildung 24) lässt sich allgemein feststellen, dass die Verläufe der verschiedenen Nährelemente sich zwischen den Horizonten, als auch zwischen den Aufnahmezonen kaum verändern und somit ein gleichbleibender Trend für das gesamte Untersuchungsgebiet ablesbar ist. Der pH-Wert ist mit 3,5-4,5 recht sauer, was durch den Granit als Ausgangsgestein bedingt wird. Das C/N Verhältnis bewegt sich im Mittel zwischen 30 und 40, was einem weiteren Verhältnis entspricht. Für die Pflanzen bedeutet dies Stickstoffmangel. Stickstoff ist im L mit 10 mg/g, ab dem Of mit bis zu 15 mg/g vorhanden. Phosphor liegt mit 700-1000 µg vor und zeigt im Tiefenprofil keine wirklichen Trends. Gleiches gilt für Kalium, welches mit 1000-2500 µg vorkommt. Calcium und Magnesium kommen beide in sehr geringen Mengen vor, welche zwischen den Horizonten nicht variieren. Auch das Vorkommen von Mangan geht ab dem Of gegen null. Nur im L Horizont haben wir Mengen zwischen 400 und 700 µg.

Für das **Val Susauna** (Abbildung 25) lassen sich insofern Trends ablesen, als das die Nährelemente im L- und Of-Horizont gleich verlaufen und im Oh-Horizont eine starke Zunahme erfahren. Die Verläufe von Kern- und Übergangszone sind dabei nahezu identisch, nur die Außenzone lässt sich deutlich in ihrem Verlauf unterscheiden. Im Allgemeinen ist das Val Susauna das nährstoffärmste Untersuchungsgebiet, was durch den dolomitischen Unter-

grund zu erklären ist. Der pH-Wert befindet sich im L Horizont wie im Val Bever zwischen 3,5 und 4,5. Ab dem Of verschiebt sich der Wert in einen mehr basischen Bereich bis zu 6,5. Bedingt durch das dolomitische Ausganggestein besitzen auch Calcium und Magnesium einen sehr starken Trend zu hohen Werten in den tieferen Horizonten. Calcium kommt mit Werten bis 40000 µg vor, Magnesium mit mehr als 5000 µg. Das C/N Verhältnis bewegt sich zwischen 30 und 50 und ist spiegelt damit ein recht weites Verhältnis wieder. Stickstoff liegt auch hier folglich im Mangel vor und kommt auf Werte zwischen 10 und 15 mg/g. Phosphor kommt mit selten mehr als 500 µg vor und besitzt somit im Val Susauna die geringsten Werte. Das Vorkommen von Mangan ist auch hier ehr indifferent und geht gegen null. Nur Kalium zeigt ab dem Oh eine starke Zunahme bis zu 5000 µg.

Das Untersuchungsgebiet **Brüeltobel** (Abbildung 26) unterscheidet sich hinsichtlich seiner chemischen Bodenparameter ein wenig mehr von den Standorten im Engadin. Die Nährelemente kommen im allgemeinen im L- und Oh-Horizont nahezu in gleichen Mengen vor, unabhängig von der Zone des Profils. Im Of-Horizont liegen sie allerdings gestaffelt vor, wobei die Außenzone immer die höchsten Mengen aufweist, ausgenommen vom Phosphor. Der Verlauf des pH-Wertes ist aber nahezu identisch mit dem des Val Susaunas mit 4,5 im L und 6,5 im Oh. Dafür liegt das C/N Verhältnis mit Werten bis über 20 bei der Hälfte von den Werten der anderen beiden Untersuchungsgebiete, was eine bessere Nährstoffverfügbarkeit bedeutet. Dies spiegelt sich auch in den konstant höheren Stickstoffwerten um die 20 mg/g wieder. Eine mögliche Erklärung dafür ist die Nähe zu dem landwirtschaftlich genutzten Alpenvorland, wodurch ein Stickstoffeintrag durch Wind und Regen gegeben ist. Der Phosphorgehalt entspricht dem des Val Susaunas mit 600 µg im L und bis zu 1200 µg im Oh. Der Kaliumgehalt entspricht dem des Val Bevers 1000 µg im L und 2500 µg im Oh. Calcium und Magnesium entsprechen im L Horizont den anderen beiden Untersuchungsgebieten. Im Oh liegen die Werte im Mittel von Val Bever und Val Susauna. Mangan liegt mit sehr geringen Werten wie in allen Untersuchungsgebiet vor.

Die Untersuchungen der Nährelemente wurden nicht wiederholt. Die hier gemachten Angaben beziehen sich immer nur auf ein Profil und können daher nicht als repräsentativ gewertet werden. Dennoch geben sie einen Eindruck von dem Nährstoffregime innerhalb eines Untersuchungsgebietes und zwischen ihnen.

Der Brüeltobel kann im Allgemein als nährstoffreichstes Untersuchungsgebiet charakterisiert werden, was durch seine Lage am Alpenrand durch landwirtschaftliche Einträge plausibel erklärt werden kann. Das Val Susauna ist das nährstoffärmste Untersuchungsgebiet, was wiederum durch den dolomitischen Untergrund bedingt wird. Trends lassen sich zwischen den drei Untersuchungsgebieten aber nur bedingt feststellen. Die bodenchemischen Parameter sind innerhalb eines Untersuchungsgebietes im Vergleich der Außen- und der Kernzone sehr ähnlich. Das bedeutet im Vergleich innerhalb eines jeden Untersuchungsgebiet, dass die bodenchemischen Parameter keinen nennenswerten Einfluss auf die physiognomischen Ausprägungen der Pflanzen besitzen können.

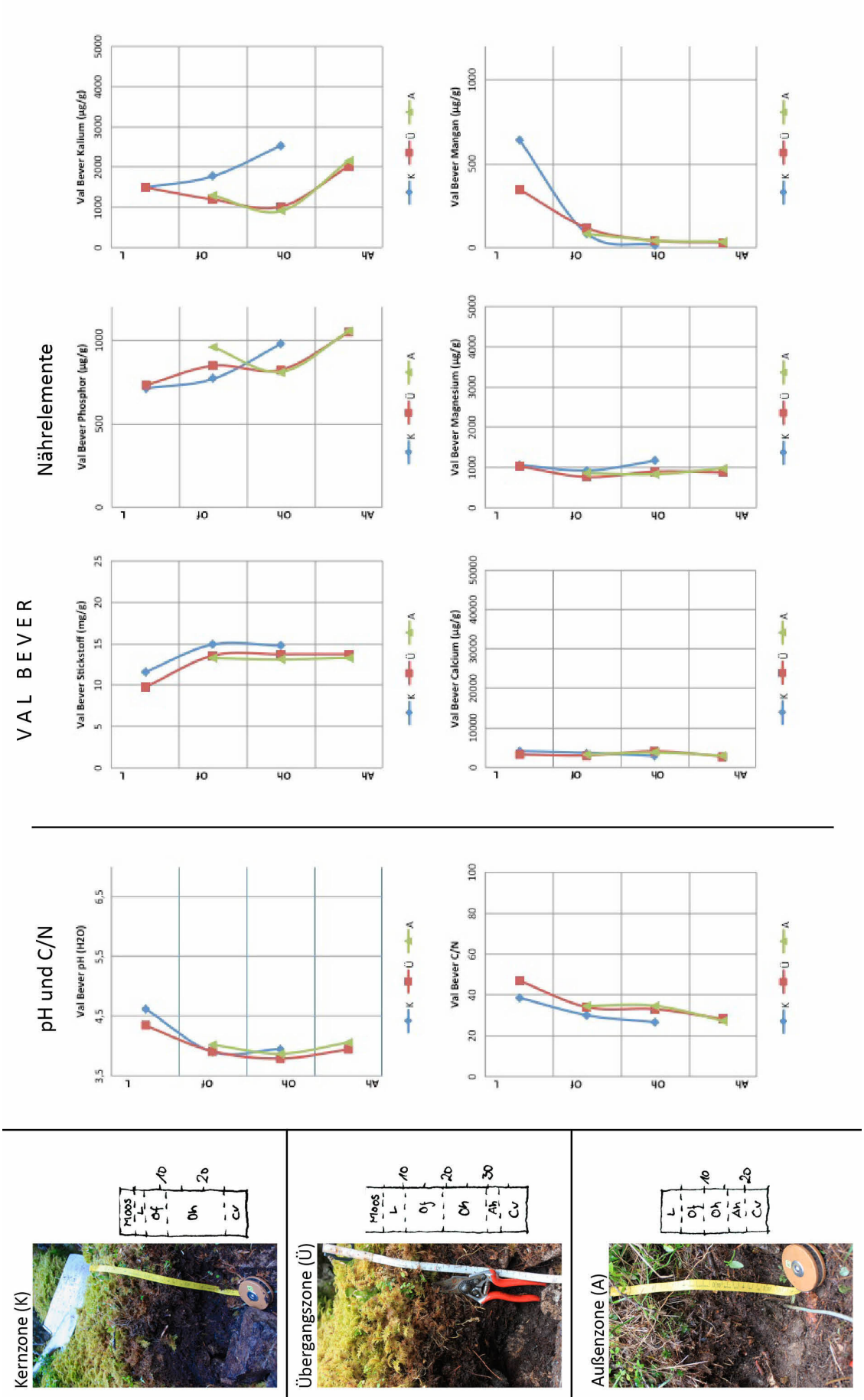


Abbildung 24: Steckbrief der Bodenansprache im Untersuchungsgebiet Val Bever

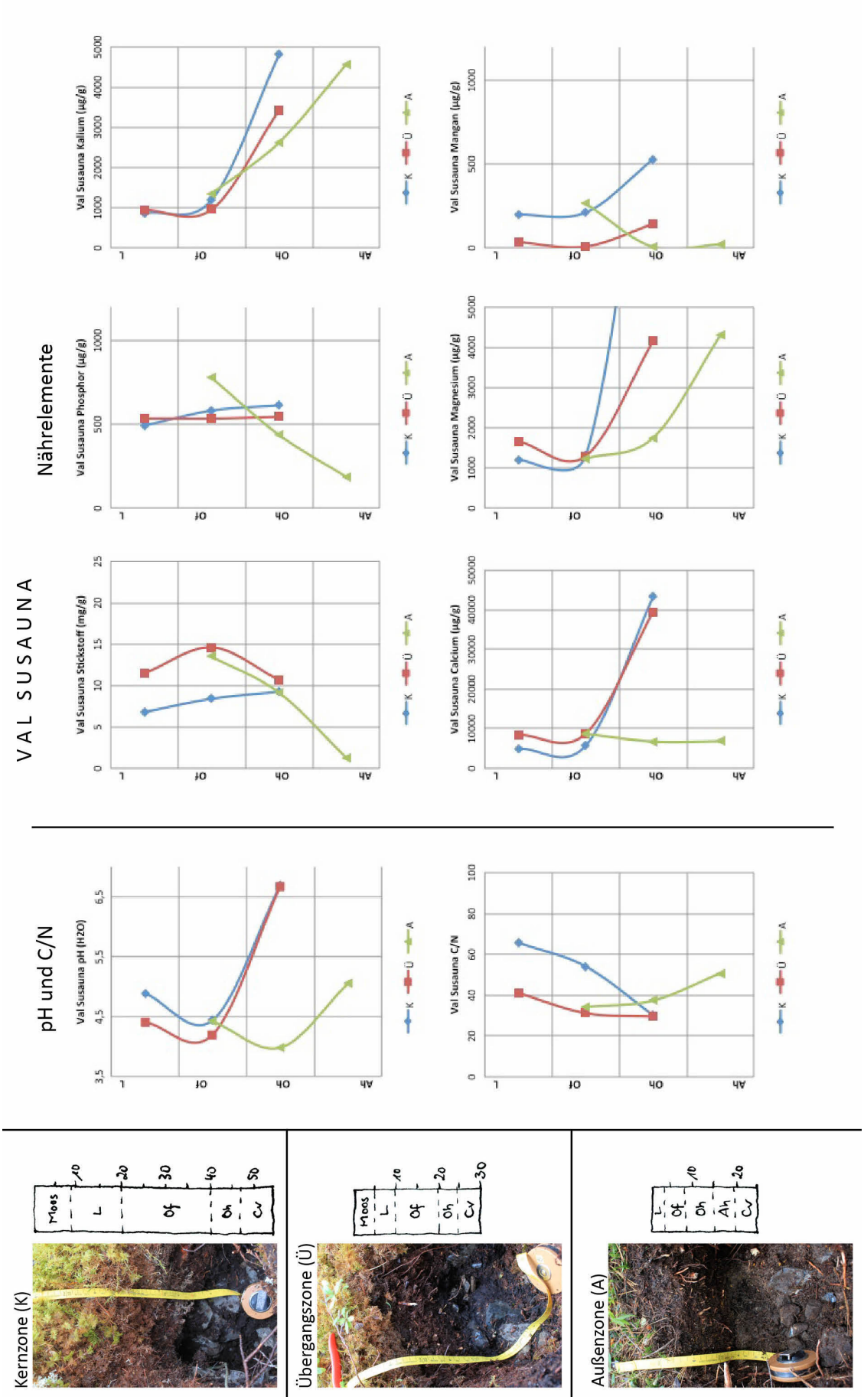


Abbildung 25: Steckbrief der Bodenansprache im Untersuchungsgebiet Val Susauna

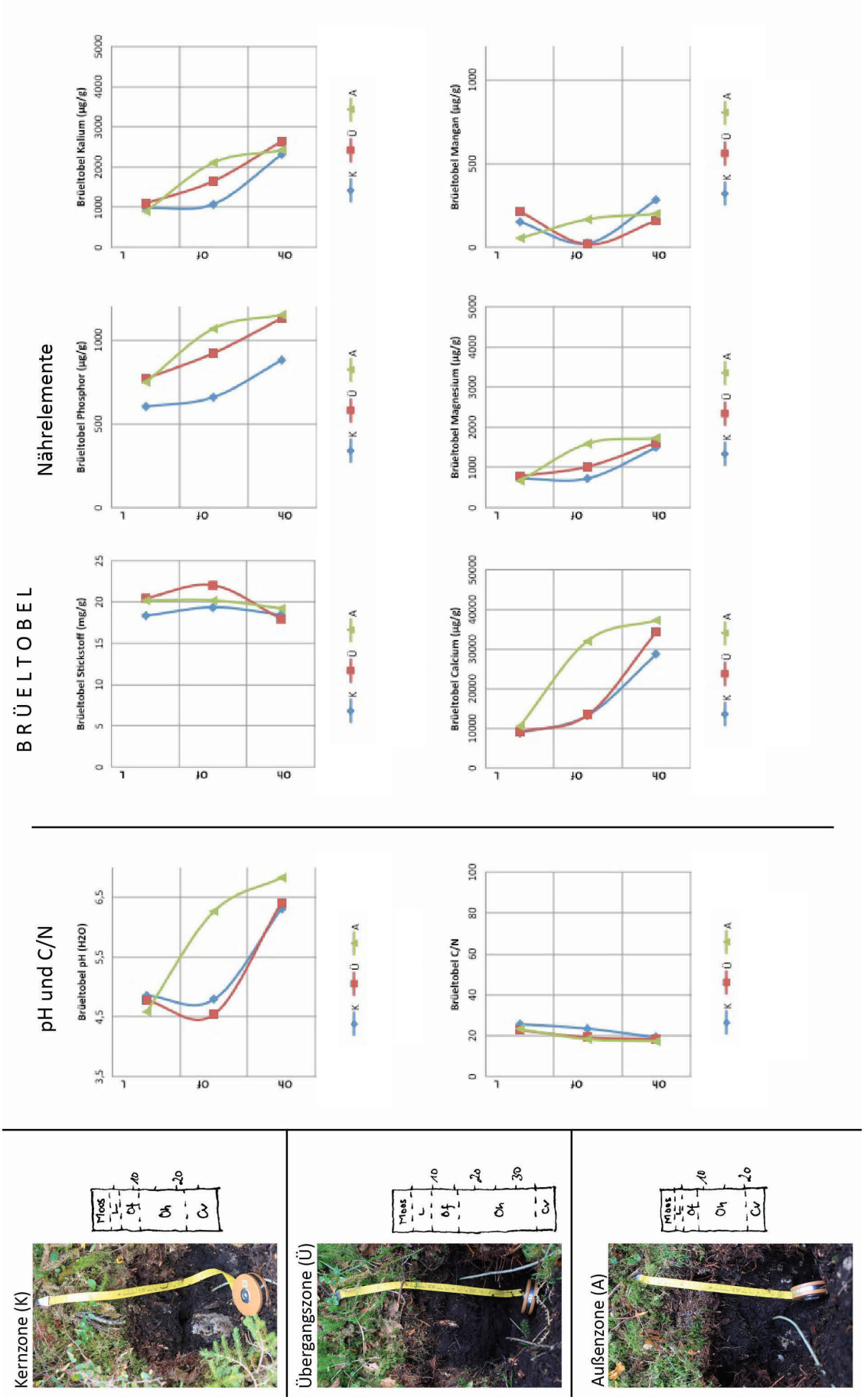


Abbildung 26: Steckbrief der Bodenansprache im Untersuchungsgebiet Brüeltobel

5. DISKUSSION UND AUSBLICK

5.1 Diskussion der Methodik

Pflanzensoziologie – Ein synthetisches System

Die Pflanzensoziologie ist ein System, nach der die aufgenommenen Pflanzenarten einer Gesellschaft zugeordnet werden. Es muss unbedingt als synthetisches System betrachtet werden. Die Pflanzensoziologie eröffnet die Möglichkeit, die Vegetationsdecke der Erde nach einem einheitlichem Verfahren zu beschreiben und vergleichbar zu machen. Gleiches gilt für die Taxonomie. Dadurch werden Ergebnisse vergleichbar und summarische Aussagen auch global möglich. Außerdem können Rückschlusse von der Artenkombination auf die ökologischen und abiotischen Standortfaktoren sowie die Interpretation des Sukzessionsstadiums und des anthropogenen Einflusses gegeben werden (Tüxen, 1970). Klassifikationssysteme, sowohl die Taxonomie als auch die Pflanzensoziologie stehen aber oftmals auch wegen grundsätzlicher Probleme in der Diskussion. Zum einen ist eine zuverlässige Bestimmung der Art und eine Ansprache der abstrakten Pflanzengesellschaft nicht immer eindeutig möglich. Zum anderen wirken die Systeme zum Teil willkürlich und subjektiv (Ruffing, 2010, Tüxen, 1970).

So ist es im Fall dieser Arbeit nicht verwunderlich, dass zum einen die Untersuchungsgebiete der Permafrostlinsen mittels Vegetation nicht zweifelsfrei vegetationskundlich angesprochen werden können. Bei ihnen liegt das Problem in der Heterogenität des Arteninventars. Jede Permafrostlinse scheint eine eigene Gesellschaft zu besitzt. Für das Untersuchungsgebiet Appenzell war eine pflanzensoziologische Ansprache der potentiellen natürlichen Vegetation außerhalb der Permafrostlinse problemlos möglich. Dies trifft aber nicht für das Engadin zu. Die syntaxonomische Zuordnung des natürlich vorkommenden alpinen Lärchen- und Arvenwaldes im Engadin außerhalb der Permafrostlinse wird nach wie vor kontrovers diskutiert (Ellenberg und Leuschner, 2010). Der (hoch-) subalpine Lärchen-Arvenwald (*Larici-Cembretum*) ist die charakteristische Leitgesellschaft der Waldkrone kristalliner Gesteine. Mit einem Verbreitungsschwerpunkt (Arealzentrum) vom Engadin bis zu den hohen Tauern tritt die Gesellschaft arealgeographisch in den Innen- und Zwischenalpen auf. Nur vereinzelt findet sich die Gesellschaft in den nördlichen Randalpen. Sie wird durch charakteristische Ausbildungen der Vegetationseinheiten vegetationskundlich repräsentiert. Ökologisch ist die Gesellschaft durch eine gut entwickelte Höhenstufe (1800-2500) gekennzeichnet. Sie besitzt durch das Vorherrschen reifer Gesellschaftsausbildungen syngenetisch geringe Aufbauunter-

schiede zwischen Initial- und Terrminalphase (Mayer, 1974). Allerdings werden die Subassoziationen wie beispielsweise das Vaccinio-Pinetum cembrae calamgrostietoseum (Oberdorfer, 1992) von Mayer (1974) als Larici-Cembretum calamgrostietoseum und von Pallmann und Haffter (1933) wiederum speziell für das Oberengadin als Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum bezeichnet. Auch wenn die Ansprache von Oberdorfer (1992) als aktuell gültig angesehen werden kann, schlagen Ellenberg und Leuschner (2010) vor es als Rhododendro-Vaccinietum calamagrostietosum zu bezeichnen. Für die Ostalpen hat Mayer (1974) die Lärchen-Arvenwälder stärker gegliedert, weshalb sich diese Arbeit an dessen Gesellschaftsbezeichnungen orientiert und ansonsten die anerkannte Klassifikation von (Oberdorfer, 1992) anwendet.

Grund für diese Unstimmigkeiten sind die isolierten Vorkommen in Europa, die Entwicklungsstufe der Waldgesellschaft und der anthropogene Einfluss. Ellenberg und Leuschner (2010) diskutieren die Rolle von *Rhododendron ferrugineum* im Lärchen-Arvenwald, die erst durch anthropogenen Einfluss einwandern konnte. In dem Zusammenhang spielt die Altersphase der Waldgesellschaft eine wichtige Rolle, da diese aufgrund der Almen und Beweidung nur selten so dicht anzutreffen ist, wie sie sich natürlicherweise schließen würde. In diesem Falle fehlen Lärche und Alpenrose und die weniger lichthungrige Heidelbeere breitet sich aus. Da die Lärchen-Arvenwälder eine wichtige Funktion als Schutzwälder im Engadin innehaben, ist der Mensch bestrebt, die forstwirtschaftlich eher erwünschte Lärche zu fördern und die natürliche Waldentwicklung im Stadium eines überalterten Vorwaldes anzuhalten. Dies entspricht dann der Reifephase des Lärchen-Arvenwaldes (Ellenberg und Leuschner, 2010). Holzeinschlag von Arve und Lärche sind im Val Bever ersichtlich. Auch grenzt an das Untersuchungsgebiet direkt eine Viehweide an. Es ist fraglich, ob möglicherweise in der Vergangenheit die Fläche auch als Waldweide mitgenutzt wurde. Das Tal des Val Bever ist durch eine Straße und die Rhätische Bahn infrastrukturell gut erschlossen. Da Alpweidebetriebe den Aufbau dieser Wälder durch Rodung seit der Bronzezeit beeinflussen, wurde diese Gesellschaft erst von Ellenberg (1963) als naturnahe geschlossene Waldgesellschaft (Larici-Cembretum) systematisch berücksichtigt (Mayer, 1974). Es ist jedoch fragwürdig wie natürlich diese Lärchen-Arvenwälder wirklich sind, was die unterschiedlichen Ansätze in der Ansprache dieses Waldes erklärt.

Methodenvergleich: Pflanzensoziologie und Transektanalyse

Bei der soziologischen Einordnung der Gesellschaften auf den Permafrostlinsen hat das System der Pflanzensoziologie in seiner bisherigen Form nur bedingt Anwendung finden können. Grund war der kleinräumige Sonderstandort, der bisher nicht in diesem System erfasst ist. Außerdem scheint es, als ob jede Permafrostlinse ein exklusives Arteninventar besitzt, welches aber hinsichtlich seiner Zeigerwerte vergleichbar ist. Aus diesem Grund ist für zukünftige Studien eine methodische Abwandlung des Braun-Blanquet-Ansatzes sinnvoll. Scamoni (1963) entwickelte einen Ansatz, bei dem soziologische Artengruppen der Kennzeichnung einer Gesellschaft mehr Bedeutung zukommt als der Charakterart. Danach werden Assoziationen durch charakteristische Kombination von soziologischen Artengruppen gekennzeichnet. Dieser Ansatz wird den Permafroststandorten mit den unterschiedlichen zonalen Einflüssen und exklusiven Arten mehr gerecht als der Braun-Blanquet-Ansatz. Die Gefahr dieses Ansatzes liegt jedoch in der quasi unbegrenzten Möglichkeit, Assoziationen aufstellen zu können.

In dieser Arbeit wurden neben der pflanzensoziologischen Erhebung nach Braun-Blanquet (1964) die Wuchsformen der Arten in einem Transekt erfasst und physiognomisch und strukturell verglichen. Die Pflanzensoziologie bewegt sich auf der taxonomischen Ebene, wohingegen die Physiognomie über konvergente Wuchsformen einen floristischen Gradienten vergleicht. Beide Methoden klassifizieren in einem synthetischen System, um überhaupt vergleichen zu können (Tüxen, 1970) und ergänzen sich bei der Beschreibung der vorgefundenen Vegetation gegenseitig. Gerade auf pflanzensoziologsicher Ebene, wo das Braun-Blanquet-System nicht mehr ganzheitlich bei der Beschreibung einer Permafrostlinsengesellschaft greift, ergänzt die Transektaufnahme. Das Ergebnis ist eine ganzheitlichere Beschreibung der Vegetation auf Permafrostlinsen.

5.2 Diskussion der Hypothesen

i. Es gibt eine Pflanzengesellschaft auf Permafrostlinsen

Sowohl die händische pflanzensoziologische Sortierung der Vegetationstabelle als auch die statistische Auswertung ergeben keine einheitlich ansprechbare Gesellschaft auf Permafrostlinsen. Vielmehr können physiologische Gemeinsamkeiten sowie ein gemeinsamer Arteng-

rundstock aufgezeigt werden. Auch können Gemeinsamkeiten in den Wuchstypen und ihren physiognomischen Anpassungen beschrieben werden. Diese Aspekte machen einen Vergleich der drei Permafrostlinsen und eine als vorläufig zu betrachtende Gesellschaftsansprache möglich.

Unter Betrachtung der Vegetationstabelle der Permafrostlinsen dieser Arbeit können drei "Ebenen" der soziologischen Artengruppenansprache und Struktur auf Permafrostlinsen festgestellt werden, die sich sowohl verbindend als auch differenzierend auf eine potentielle Permafrostgesellschaft auswirken.

Die erste, alles verbindende Gruppe sind die azidophilen Rohhumusbesiedler. Namentlich sind dies die Moose *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium* und *Rhytidiadelphus triquetrus*. Diese Arten kommen nahezu auf allen Aufnahmeflächen vor und verbinden sie nicht nur auf Artenebene, sondern auch strukturell. Die beiden Moose *H. splendens* und *P. schreberi* bilden dichte, viele Zentimeter mächtige und alles überwallende Moospolster aus, die maßgeblich charakterprägend für die Permafrostlinsen sind. Bei der Transektkartierung wurde die Moosmächtigkeit nicht erfasst. Die hohe Deckung der Moosschicht zwischen 75 und 100 % ist aber allen Permafrostlinsen gemein und differenziert sie von den jeweiligen Außenzonen. Außerdem sind diese Arten Kühlezeiger, die vorwiegend in der subalpinen Stufe vorkommen. Da das Untersuchungsgebiet Brüeltobel noch der montanen Stufe zuzurechnen ist, erklärt sich diese Ausprägung der Zeigerwerte durch die thermische Unterkühlung.

Die zweite Ebene spiegelt die natürlich Vegetation im jeweiligen Untersuchungsgebiet wider. Folglich hat das Untersuchungsgebiet Appenzell einige andere Arten als die Untersuchungsgebiete im Engadin, deren Arten der Ebene zwei weitestgehend identisch sind. Im Appenzell entsprechen die Klassen-Charakterarten der Klasse Vaccinio-Piceetea dieser Ebene. Sie kommen in der natürlichen Vegetation außerhalb der Permafrostlinse genauso vor. Namentlich sind dies die bestandbildende *Picea abies, Lycopodium annotinum agg., Huperzia selago, Vaccinium myrtillus* und *Polytrichum formosum*. Im Engadin haben wir es mit einer anderen Artengruppe zu tun, da es sich hier zum einen um eine andere Vegetationsstufe handelt und zum anderen eine andere Gesellschaft natürlicherweise vorherrscht. Hier sind die gemeinsamen Arten des Val Bever und des Val Susaunas *Larix cedidua, Pinus cembra* und *Linnaea borealis*.

Die dritte Ebene spiegelt die exklusiven Arten der jeweiligen Permafrostlinse wider. Außer den azidophilen Moosen der Ebene eins besitzen die Permafrostlinsen keine gemeinsamen, charakterisierenden Arten. Die exklusiven Arten des Brüeltobel sind ausgesprochene Licht-, Kühle- und Kalkzeiger. Namentlich sind es *Salix reticulata, Drays octopetala, Saxifraga aizoides, Carex firma, Barbilophozia floerkei, Salix repens* und *Pyrola rotundifolia*. Der Schrattenkalk im Untergrund bedingt die Kalkzeiger, trotz des sauren Tangelhumus. Durch die thermische Unterkühlung des *chimney effects* erscheint es logisch, dass die exklusiven Arten eine Anpassung als Kühlezeiger besitzen. Die zusätzliche Anpassung dieser Arten als Lichtzeiger kann durch den sehr lichten Baumbestand erklärt werden. Damit sind die exklusiven Arten an alle am Standort wirkenden Faktoren angepasst. Sie kommen allerdings nur in einer sehr geringen Deckung auf der Permafrostlinse des Brüeltobel vor.

Die Ebene drei wird im Engadin etwas anders aufgebaut. Val Susauna und Val Bever besitzen einen gemeinsamen Grundstock an exklusive Arten. Darüber hinaus hat das Val Susauna zusätzliche exklusive Arten. In dieser Arbeit wurden die Bestände der beiden Untersuchungsgebiete als eine Gesellschaft angesprochen. Zudem handelt es sich bei den meisten Arten um die gleiche Familie der *Cladoniaceae*. Der gemeinsame Grundstock der exklusiven Arten in beiden Untersuchungsgebieten wird von *Cladonia arbuscula, Cladonia portentosa, Cladonia rangiferina, Empetrum nigrum subsp. hermaphroditum, Ptilium ciliare* und *Peltigeria aphtosa* gebildet. Bei ihnen ist es ähnlich wie bei den exklusiven Arten im Brüeltobel. Die Zeigerwerte charakterisieren sie als ausgesprochene Lichtzeiger, die zudem äußerst stickstoffarme Standorte anzeigen. Durch die höhere Lage in den Alpen, die damit verbundene höhere Strahlungsintensität und der ebenfalls lichtere Baumbestand erklären die Anpassung als Lichtpflanze bei den exklusiven Arten. Die Stickstoffverfügbarkeit ist im Val Susauna und Val Bever gleich gering mit ca. 10 mg/g. Das blockig anstehende Ausgangsgestein sowie eine mächtigere Tangelhumusauflage als im Brüeltobel bedingen den Stickstoffmangel. Viele von diesen Arten sind zusätzlich Kühle- bis Mäßigwärmezeiger. Allerdings nicht so einheitlich wie es im Brüeltobel der Fall ist. Das gleiche Spektrum der Zeigerwerte weisen die exklusiven Arten des Val Susauna auf. Hier sind es namentlich *Cetraria islandica, Cladonia stellaris, Googyera repens, Sesleria caerulea, Pinus mugo subsp. uncinata* und *Vaccinium uliginosum agg.*. Außerdem besitzen alle exklusiven Arten des Engadins eine subkontinentale Kontinentalitätszahl. Wohingegen die exklusiven Arten des Brüeltobel ein ehr subozeanisches Spektrum zeigen, welches sich aber nicht so deutlich bei allen Arten abzeichnet. Dies ist ganz klar

durch die unterschiedlichen Lagen der Untersuchungsgebiete in den ozeanisch geprägten Randalpen und den kontinentalen Zentralalpen zu interpretieren.

Interessant sind die starken Lichtzeigerzahlen der exklusiven Pflanzen auf den Permafrostlinsen. Entgegen der Charakterisierung der Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze, die über geringe solare Einstrahlungen gegeben wird, offenbaren die Zeigerwerte das Gegenteil. Hier bedarf es in Bezug auf die Einstrahlung eine angepasste Beschreibung der Permafrostlinsen.

Die Permafrostlinsen können pflanzensoziologisch hauptsächlich auf der ersten und dritten Ebene verglichen und charakterisiert werden. Die Moose der ersten Ebene prägen das physiognomische Bild des Standortes Permafrostlinse, auch wenn sie pflanzensoziologisch unbedeutend sind. Die dritte Ebene addiert die pflanzensoziologisch bedeutenden exklusiven Arten der jeweiligen Permafrostlinse hinzu. Diese machen aber auch eine einheitliche Ansprache einer Permafrostlinsen-Gesellschaft auf Grundlage des Artenspektrums schwierig. Darum wurden auf Grundlage der exklusiven Arten zwei Permafrost-Gesellschaften angesprochen. Im Brüeltobel die Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft, welche als ozeanische, randalpine und basische Ausprägung der Permafrostlinsen anzusehen ist. Im Gegensatz dazu wurde für das Engadin die Gesellschaft des Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum angesprochen, welche als kontinental, inneralpin und silikatisch charakterisiert werden kann. Die Gesellschaftsnamengebung orientiert sich an dem bestehenden System der Pflanzengesellschaften Mitteleuropas für Nadelwälder (Oberdorfer, 1992). Sie kann aber nicht als finale Bezeichnung angesehen werden.

Die zweite Ebene der pflanzensoziologischen Gruppierungen entspricht dem zonalen Charakter des jeweiligen Untersuchungsgebietes, der sich in der Baumschicht der Untersuchungsgebiete widerspiegelt. Da die Bäume (zweite Ebene) nicht die physiologische Anpassung an den Sonderstandort Permafrostlinse besitzen, ist ihr Wachstum stark gehemmt. Dies äußert sich in dem charakteristischen Zwergwuchs. Im Vergleich zu den exklusiven Arten der Ebene drei, die gut an den unterkühlten Standort angepasst sind, können die Bäume gerade noch überleben. Diese Erkenntnis lässt sich mit den Ergebnissen der Altersansprache der Bäume und der Bodenanalysen belegen. Weder handelt es sich um ein Jugendstadium des

Waldes, noch um einen ausgesprochen Nährstoffmangelstandort. Die Bäume können teilweise über 100 Jahre alt sein, obwohl sie kaum über Kniehöhe hinauswachsen. Die Tangelhumusstandorte sind allgemein schwächer mit Nährstoffen in pflanzenverfügbarer Form versorgt. Zwischen Außenzone und Kernzone lassen sich nur geringe Unterschiede in der Nährstoffverfügbarkeit des Bodens feststellen. In der Physiognomie sind aber deutliche Unterschiede erkennbar. Das bedeutet, dass der Parameter Boden als limitierender Faktor für das Zwergwachstum der Bäume auf den Permafrostlinsen auszuschließen ist. Der Zwergwuchs der Bäume kann aber dennoch helfen, weitere potentielle Permafroststandorte ausfindig zu machen, da diese maßgeblich durch die Unterkühlung ausgeprägt wird.

Das Engadin blickt auf eine Jahrhunderte zurück liegende Nutzung durch Almwirtschaft und Holzeinschlag (Ellenberg und Leuschner, 2010, Gobet et al., 2004). Gleiches ist für das viel besser erschlossene Gebiet Brüeltobel in den Randalpen bei Appenzell anzunehmen. Ein anthropogener Einfluss kann somit nicht zur Gänze ausgeschlossen werden. Es ist aber anzunehmen, dass der Sonderstandort Permafrostlinse nur als Kühlkeller und ansonsten für keine Form der Nutzung interessant war. So ist lediglich ein Einfluss durch Forscher durch Tritt zu erkennen, der zu vernachlässigen ist. Eine Ansprache als ranglose Forst- oder Fragmentgesellschaft ist folglich auszuschließen (Fischer, 2003).

ii. Die Vegetation auf Permafrostlinsen ist azonal

Als azonale Pflanzengesellschaften werden Pflanzenkombinationen bezeichnet, die in ungefähr gleicher Form in mehreren Vegetationszonen der Welt auftreten, da sie von extremen Bodenfaktoren bedingt werden. Im Falle der Permafrostlinsen handelt es sich dabei klar um die thermische Bodenunterkühlung durch den *chimney effect*. Sie werden zwar durch das Allgemeinklima beeinflusst, jedoch weniger stark als die zonal vorherrschende Vegetationseinheit (Ellenberg und Leuschner, 2010). Aus diesem Grund spielt auch die Nährstoffverfügbarkeit, so wie es die Ergebnisse der Bodenanalyse zeigen, für das Pflanzeninventar eine zu vernachlässigende Rolle. Die Permafrostlinsen sind Teil eines Mosaiks in der Landschaft, welches am besten durch die zonale Vegetation abgegrenzt und damit charakterisiert werden kann. Aus diesem Grunde wurde die zonale Vegetation außerhalb der Permafrostlinsen ebenfalls erfasst und pflanzensoziologisch angesprochen.

Aufgrund der Bedenken bei der Gesellschaftsansprache kann auch diese Hypothese, dass es sich bei den Permafrostlinsen um azonale Standorte handelt, weder vollständig beantwortet noch wiederlegt werden. Auch hier bedarf es einer sehr viel größeren Daten- und Untersuchungsgebietsgrundlage. Was mit ziemlicher Sicherheit gesagt werden kann ist, dass der Einfluss der Permafrostlinsen größer ist, als der des allgemeinen Klimas. Diese Annahme lässt sich sowohl durch das Ergebnis, das die Bodennährstoffe den Zwergwuchs auf den Permafrostlinsen nicht bedingen als auch durch die Anwesenheit von Eiszeitrelikte bestätigen. Dabei liegt die Annahme nahe, dass nicht die Anwesenheit einer Permafrostlinse notwendig ist, sondern das ein stark unterkühltes Mikroklima durch den *chimney effect* die gleichen Effekte auf die Vegetation ausübt. Die als Eiszeitrelikte angesprochenen Arten kommen normalerweise in höher gelegenen Zonen der Alpen oberhalb der Baumgrenze vor und zeigen somit den azonalen Charakter des Standortes. Diese Arten können durch Rutschungen, Samenflug, Tiere oder durch Schwemmwasser auf die Permafrostlinsen gelangt sein. Allerdings stellen diese Arten nur einen Teil des gesamten Arteninventars. Zu gleichen Ergebnissen kommt auch Bauermeister (2002) in ihrer Diplomarbeit zu unterkühlten Schutthalden mit azonaler Vegetation.

iii. Es existieren floristische und physiognomische Ähnlichkeiten zwischen Permafrostlinsen unter der Baumgrenze und einem Waldgrenzökoton der borealen Zone

Diese Hypothese entstand aufgrund der Gemeinsamkeiten zwischen den vertikalen Vegetationsstufen der Orobiome (außerhalb der Tropen) und den breitengradparallelen Anordnung der Vegetationszonen. Dabei kann die obere montane Stufe der Alpen als „oreoborealer“ immergrüner Nadelwald bezeichnet werden. Floristisch ist er den Fichten- und Lärchenwäldern der borealen Zone ähnlich. Die subalpine Stufe ist mit dem im Norden der borealen Zone befindlichen Waldgrenzökoton vergleichbar. Das Ökoton ist durch den Übergang von Wald- zu Baumgrenze gekennzeichnet. In der alpinen Stufe dominieren „oreopolare“ Gras- und Zwergstrauchtundren, die schließlich in eine alpine (Kälte-) Halbwüste übergehen. Außerdem besitzen die Alpen und die boreale Zone spätestens seit der letzten Eiszeit eine gemeinsame Florengeschichte (Kapitel 4.3.1). So gibt es eine Reihe gemeinsamer Florenelemente, wie beispielsweise *Dryas, Linnaea*, Spalierweiden und arktisch-alpinen Florenelemente (Pfadenhauer und Klötzli, 2014). Die Gefäßpflanzenflora auf den Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze ist ehr artenarm, dafür aber spezialisiert. Zwergsträucher und

azidophile Moose und Flechten nehmen eine herausragende Stellung ein, sowohl auf den Permafrostlinsen als auch in dem borealen Waldgrenzökoton. Auch der Vergleich des physiognomischen Gradienten der Bäume zwischen borealer und polarer Zone einerseits und der hochmontanen und alpinen Höhenstufe andererseits zeigt deutlich den graduellen Übergang von Wald zu baumfreier Tundra. Auf den Permafrostlinsen zeigen die Bäume ein gehemmtes Wachstum und werden zum Zentrum hin immer kleiner. Das Waldgrenzökoton zeichnet sich allgemein durch Krummholz, Spalier- und Zwergwuchs aus. Es handelt sich dabei sehr wahrscheinlich um eine thermische Grenze des Baumwachstumes. Als thermischer Schwellenwert wird eine Temperatur von + 6,4 °C in der Vegetationszeit angegeben (Körner und Paulsen, 2004).

Die physiognomische Ähnlichkeit zwischen Vegetationsstufen und -zonen darf jedoch nicht über Unterschiede hinweg täuschen. Die Pflanzen der alpinen Stufe sind physiologisch und morphologisch sehr viel stärker gegen Hitze und Kälte gewappnet, weil die täglichen Strahlungs- und Temperaturschwankungen höher sind als in der Arktis (Körner, 2003). Aus diesem Grund würde sehr wahrscheinlich ein pflanzensoziologischer Vergleich zwischen Aufnahmeflächen auf dem Sonderstandort Permafrostlinse unterhalb der Baumgrenze und in einem Waldgrenzökoton der borealen Zone keine vergleichbaren Ergebnisse liefern. Es lassen sich aber konvergente Wuchstypen und physiognomische Ähnlichkeiten aufzeigen, die zumindest einen Vergleich der Permafrostlinsen mit einem nemoralen subalpinen Waldgrenzökoton zulassen. Floristisch wird dies auf den Permafrostlinsen durch die jeweils vorherrschende zonale Baumart in dem Gebiet (Brüeltobel: *Picea abies*; Engadin: *Pinus cembra, Larix decidua, Picea abies*) gebildet.

6. AUSBLICK

Die Kernfrage dieser Arbeit, ob es eine eigene Pflanzengesellschaft auf Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze gibt, konnte auf Grundlage der pflanzensoziologischen Erhebungen der drei Untersuchungsgebiete nur bedingt beantwortet werden. Vielmehr aber geben die beiden weiteren Hypothese Antworten und die Grundlage für einen Vergleich dieser Standorte. Es handelt sich aufgrund des Floreninventars um einen azonalen Standort, der einem Waldgrenzökoton gleicht. Die Ergebnisse dieser Arbeit ergeben zwar keine einheitliche Ansprache einer Gesellschaft auf Permafrostlinsen, aber eine erste Differenzierung. So scheint es mindestens eine Gesellschaft auf Kalkböden und eine auf Silikatböden zu geben, so wie dies beispielsweise auch bei der Klasse der Schneeboden-Gesellschaften (Oberdorfer, 1992) der Fall ist. Es könnte aber auch vermutet werden, dass es sich um eine ozeanische und eine kontinentale Differenzierung handelt. Zum einen zeigen die Zeigerwerte der exklusiven Arten der Permafrostlinsen diese Ausprägung, zum anderen ergibt sich dies aus der räumlichen Verteilung der Untersuchungsgebiete auf das Rand- und das Zentralalpin. Die vorläufige systematische Einordnung der beiden definierten Permafrostgesellschaften in das bestehende pflanzensoziologische System kann nicht ohne weitere Studien als richtig angesehen werden. Diese Ergebnisse können durch die Diplomarbeit von Bauermeister (2002), die ebenfalls zur Vegetation auf unterkühlten Hangschutthalden in der Schweiz gearbeitet hat, bestätigt werden.

Hinsichtlich der Repräsentativität dieser Arbeit ist ein Vergleich von drei Untersuchungsgebieten das absolute Minimum für eine erste pflanzensoziologische Aussage. Für eine ganzheitliche Aussage sollten weitere Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze in die Gesellschaftsansprache miteinbezogen werden. Idealerweise werden dazu die gesamten Alpen berücksichtigt. Dazu können alle bekannten Blockhalden mit Kaltluftaustritten herangezogen werden. Sie besitzen ein vergleichbares Mikroklima durch die Thermische Unterkühlung, auch wenn unter ihnen kein Permafrost nachweisbar ist. Pflanzensoziologisch macht dies keinen Unterschied. Solche Kaltlöcher sind lange bekannt und keine Seltenheit. Punz et al. (2005) erfassen für den Ostalpenraum 43 Kaltloch-Fundorte, Wakonigg (1996) beschreibt acht Fundorte. Für die Schweiz beschreibt die Arbeit von Bauermeister (2002) zehn Standorte, wobei sicherlich mehr zu vermuten sind. Pflanzensoziologische Arbeiten wie auch ökologische Untersuchungen an Kaltlochstandorten mit Hilfe von Zeigerwerten oder Wuchstypen fehlen noch weitestgehend. Auch wenn sowohl diese Arbeit als auch Punz et al. (2005) und

Bauermeister (2002) vermuten, dass floristische Besonderheiten in Form von exklusive Arten nicht zu erwarten sind, wohl aber das Vorkommen von azonalen Arten, ist es dennoch absolut interessant, wie diese Sonderstandorte letztlich einzuordnen und pflanzensoziologisch anzusprechen sind.

7. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden die im September 2014 durchgeführten Vegetationsaufnahmen auf Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze pflanzensoziologisch untersucht und charakterisiert. Das Hauptaugenmerk liegt dabei auf dem Vergleich der drei Permafrostlinsen und einer Ansprache ihrer potentiellen Gesellschaft. Dazu wurden die pflanzensoziologisch und physiognomisch Ergebnisse der drei Untersuchungsgebiete mit nachgewiesenen Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze untereinander verglichen und von der potentiellen natürlichen Vegetation abgegrenzt.

Die Untersuchungsgebiete unterscheiden sich hinsichtlich ihres geologischen Untergrundes (Granit, Dolomit, Kalk) maßgeblich. Aber auch die Vegetationsstufen (montan, subalpin) und die damit verbundenen natürlich vorherrschenden Pflanzengesellschaften, sowie Kontinentalität und Klima sind nicht vergleichbar. Umso interessanter ist, dass sich dennoch große Gemeinsamkeiten zwischen den Untersuchungsgebieten aufzeigen lassen, auch wenn dies nur bedingt auf Grundlage der pflanzensoziologischen Aufnahmen geleistet werden kann. Vielmehr könne Gemeinsamkeiten hinsichtlich der physiognomischen Vergleiche, der Zeigerwerte und der Interpretation der Wuchstypen aufgezeigt werden.

Die Ansprache der pflanzensoziologischen Erfassung des Arteninventars zeigt kein einheitliches Ergebnis einer potentiellen Permafrostlinsen-Gesellschaft. In dieser Arbeit lassen sich insgesamt zwei Permafrostgesellschaften charakterisieren. Die Kalk-Krüppelfichten-Piceion Gesellschaft findet sich im Randalpin und kann verallgemeinert als basisch und ozeanisch beschrieben werden. Das Vaccinio-Pinetum cembrae cladonietosum bildet den Antagonisten im Zentralalpin, der als silikatisch und kontinental charakterisiert werden kann. Es ist anzunehmen, dass weiterführende Untersuchungen eine Zuordnung entweder zu einer karbonatischen oder silikatischen Ausprägung zulassen.

Außerhalb der Permafrostlinsen kann in jedem Untersuchungsgebiet eine potentielle natürliche Gesellschaft angesprochen werden: Im Brüeltobel das Asplenio Piceetum; im Val Bever das Vaccinio-Pinetum cembrae calamagrostietosum villosae und im Val Susauna das Vaccinio-Pinetum cembrae myrtilletosum. Die vorherrschende zonale Vegetation bedingt die heterogene soziologische Ansprache sowie die Unterschiede in den exklusiven Arten der Permafrostlinsengesellschaften, die nicht als endgültig betrachtet werden kann.

Die Zeigerwerte der exklusiven Arten der Permafrostlinsen zeigen homogene Anpassungen an die unterkühlte Hangschutthalde. Kältetolerante Licht-, Nährstoffmangel- und Feuchtezeigerarten mit einem hohen Anteil an subalpinen Arten und Glazialrelikten lassen den Schluss zu, des es sich um einen azonalen Standort handelt. Darüber hinaus charakterisiert die Baumartenschicht mit einem stark gehemmten Wachstum, der sich durch Zwerg- und Krüppelwuchs äußert, den Sonderstandort als azonales Waldgrenzökoton. Dies ermöglicht sowohl einen Vergleich zwischen den Permafroststandorten, als auch mit dem Waldgrenzökoton der subalpinen Stufe.

Der Boden kann als nährstoffarmer, humus- und skelettreicher Tangelhumus beschrieben werden. Ein Einfluss der Bodennährstoffverfügbarkeit auf den Zwergwuchs ist aber aufgrund seiner Homogenität innerhalb eines Untersuchungsgebietes auszuschließen. Dieses Ergebnis wird außerdem durch das Alter der meist nur kniehohen Bäume, von bis zu über hundert Jahren, belegt.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass ein Vergleich von Permafrostlinsen unterhalb der Baumgrenze nur bedingt über exklusives Arteninventar gegeben werden kann. Es bedarf für eine ganzheitliche Beschreibung den Vergleich der Zeigerwerte, der Physiognomie und der Wuchstypen. Für eine abschließende Charakterisierung dieses azonalen Sonderstandorts bedarf es aber weiterer, umfassenderer Forschung. Dabei ist eine Gesellschaftsdifferenzierung zwischen karbonatischen und silikatischen Standorten zu erwarten.

8. LITERATURVERZEICHNIS

ANISIMOVA, O. A. & NELSON, F. E. 1996. Permafrost distribution in the Northern Hemisphere under scenarios of climatic change. *Global and Planetary Change,* 14**,** 59-72.

BAUERMEISTER, R. 2002. *Azonale Vegetation auf unterkühlten Schutthalden: eine Studie zur Charakterisierung und Erklärung der Vegetationsmuster*.

BERNHARD, F. 2004. *Technische Temperaturmessung*, Springer.

BRAUN-BLANQUET, J. 1964. *Pflanzensoziologie,* Wien, New York, Springer.

CYSAT, J. L. 1661. *Beschreibung dess berühmbten Lucerner- oder 4-Waldstättensees.,* Hautten Luzern.

DELALOYE, R. & LAMBIEL, C. 2005. Evidence of winter ascending air circulation throughout talus slopes and rock glaciers situated in the lower belt of alpine discontinuous permafrost (Swiss Alps). *Norsk Geografisk Tidsskrift,* 59.

DELALOYE, R., REYNARD, E., LAMBIEL, C., MARESCOT, L. & MONNET, R. 2003. Thermal anomaly in a cold scree slope (Creux du Van, Switzerland). *Permafrost, Proceedings of the eight International Conference on Permafrost, Zürich, Switzerland***,** 175-180.

DÜLL, R. & DÜLL-WUNDER, B. 2012. *Moose einfach und sicher bestimmen,* Wiebelsheim, Quelle & Meyer.

EGGENBERG, S. & MÖHL, A. 2009. *Flora Vegetativa,* Bern, Stuttgart, Wien, Haupt Verlag.

ELLENBERG, H. 1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Band 2: Einführung in die Phytologie. Grundlagen der Vegetationsgleiderung,* Stuttgart, Ulmer.

ELLENBERG, H. & KLÖTZLI, F. 1972. *Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz*, Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft.

ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. 2010. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*, Ulmer.

ELLENBERG, H. & WALTER, H. 1956. *Grundlagen der Vegetationsgliederung* Stuttgart, Eugen Ulmer.

ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. 2001. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa,* Göttingen, Erich Goltze.

ETZELMÜLLER, B., HOELZLE, M., HEGGEM, E. S. F., ISAKSEN, K., MITTAZ, C., VONDER MÜHLL, D., ODEGARD, R. S., HAEBERLI, W. & SOLLID, J. L. 2001. Mapping and modelling the occurence and distribution of mountain permafrost. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography,* 55 (4)**,** 186-194.

FINNERN, H. 1994. *Bodenkundliche Kartieranleitung*, Schweizerbart.

FISCHER, A. 2003. *Forstliche Vegetationskunde: eine Einführung in die Geobotanik ; 31 Tabellen,* Stuttgart, Eugen Ulmer.

FRAHM, J. P. & FREY, W. 2004. *Moosflora,* Stuttgart, Ulmer.

FRENCH, H. M. 1996. *The periglacial environment,* Harlow, Essex, Addison Wesley Longman.

FRENCH, H. M. 2007. *The Periglacial Environment*, Wiley.

GOBET, E., HOCHULI, P. A., AMMANN, B. & TINNER, W. 2004. Vom Urwald zur Kulturlandschaft des Oberengadins - Vegetationsgeschichte der letzten 6200 Jahre. *Jahrbuch der Schweizerischen Gesellschaft für Ur- und Frühgeschichte,* 87**,** 255-270.

GUDE, M. & HAUCK, C. 2003. Probable occurence of sporadic permafrost in non-alpine scree slopes in Central Europe. *Permafrost, Proceedings of the eight International Conference on Permafrost, Zürich, Switzerland***,** 331-336.

HAEBERLI, W. 1975. Untersuchungen zur Verbreitung von Permafrost zwischen Flüelapass und Piz Grialetsch (Graubünden). *Mitteilungen der Versuchsanstalt für Wasserbau, Hydrologie und Glaziologie, ETH Zürich,* 17.

HAEBERLI, W. 1990. Permafrost. *Mitteilungen der Versuchanstalt für Wasserbau, Hydrologie und Glaziologie der ETH Zürich*.

HAEBERLI, W., NOETZLI, J., ARENSON, L., DELALOYE, R., GÄRTNER-ROER, I., GRUBER, S., ISAKSEN, K., KNEISEL, C., KRAUTBLATTER, M. & PHILIPPS, M. 2010. Mountain permafrost: development and challenges of a young research field. *Journal of Glaciology,* 56 (200)**,** 1043-1058.

HALLINGBÄCK, T. & HOLMÅSEN, I. 1985. *Mossor: en fälthandbok,* Stockholm, Interpublishing.

HANTKE, R. 1991. *Landschaftsgeschichte der Schweiz und ihrer Nachbargebiete: Erd-, Klima- und Vegetationsgeschichte der letzten 30 Millionen Jahre,* Thun, Ott.

HARRIS, C., HAEBERLI, W., VONDER MÜHLL, D. & KING, L. 2001. Permafrost Monitoring in the High Mountains of Europe: The PACE Projekt in it´s Global Context. *Permafrost and Periglacial Processes,* 12**,** 3-11.

HARRIS, S. A. & PEDERSEN, D. E. 1998. Thermal Regimes beneatth coarse blocky materials. *Permafrost and Periglacial Processes,* 9**,** 215-225.

HEIERLI, H. 1984. *Die Ostschweizer Alpen und ihr Vorland*, Borntraeger.

HOELZLE, M. 1994. Permafrost und Gletscher im Oberengadin
Grundlagen und Anwendungsbeispiele für automatisierte Schätzverfahren. *Versuchsanstalt für Wasserbau, Hydrologie und Glaziologie der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich,* 132.

HOELZLE, M., VONDER MÜHLL, D. & HAEBERLI, W. 2002. Thirty years of permafrost research in the Corvatsch-Furtschellas area, Eastern Swiss Alps: a review. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography,* 56 (2)**,** 137-145.

ISHIKAWA, M., FUKUI, K., AOYAMA, M., IKEDA, A., SAWADA, Y. & MATSUOKA, N. 2003. Mountain permafrost in Japan: distribution, landforms and thermal regimes. *Zeitschrift für Geomorphologie,* 130.

KELLER, F. 1992. Automated mapping of mountain permafrost using the program PERMAKART within the Geographical Information System ARC/INFO. *Permafrost and Periglacial Processes,* 3**,** 133-138.

KELLER, F. & TAMÁS, M. 2003. Enhanced ground cooling in periodswith thin snow cover in the Swiss National Park. *Permafrost, Proceedings of the eighth International Conference on Permafrost.* Zürich, Schweiz.

KNEISEL, C. & HAUCK, C. 2003. Multi-method geophysical investigation of a sporadic permafrost occurence. *Zeitschrift für Geomorphologie Supplementbände - Geophysical applications in geomorphology,* 132.

KNEISEL, C., HAUCK, C. & VONDER MÜHLL, D. 2000b. Permafrost below the timberline confirmed and characterised by geoelectrical resistivity measurements, Bever Valley, eastern Swiss Alps. *Permafrost and Periglacial Processes,* 11 (4)**,** 295-304.

KNEISEL, C., RÖDDERT, T. & SCHWINDT, D. 2014. Frozen ground dynamics resolved by multi-year and year-around electrical resistivity monitoring at three alpine sites in the Swiss Alps. . *Near Surface Geophysics,* 12**,** 117-132.

KNEISEL, C. & SCHWINDT, D. 2008. Geophysical mapping of isolated permafrost lenses at a sporadic permafrost site at low atitude in the Swiss Alps. *9th International Conference on Permafrost, Fairbanks, Alaska*.

KÖRNER, C. 2003. *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology og High Mountain Ecosystems,* Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag.

KÖRNER, C. & PAULSEN, J. 2004. World-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography,* 31**,** 713 - 732.

KRAINER, K. 2007. Permafost und Naturgefahren in Österreich. *Online-Fachzeitschrift Ländlicher Raum, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft*.

LABHART, T. P. 1995. *Geologie der Schweiz,* Thun, Ott Verlag.

LANDESTOPOGRAFIE, B. f. 1995. *Landeskarte der Schweiz, Oberengadin 1:50000; Blatt Nr. 5013*. Wabern.

LANDWEHR, J. 1984. *Nieuwe atlas Nederlandse bladmossen,* Zuthepen, Niederlande, Thieme.

LAUBER, K., WAGNER, G. & GYGAX, A. 2012. *Flora Helvetica,* Bern, Stuttgart, Wien, Haupt Verlag.

LUGON, R. & DELALOYE, R. 2001. Modelling Alpine Permafrost Distribution: Val de Réchy, Valais Alps (Switzerland). *Norwegian Journal of Geography***,** 224 - 229.

MAYER, H. 1964. Bergsturzbesiedlung in den Alpen. *Mitteilungen der Staatsforstverwaltung Bayern, München,* 34.

MAYER, H. 1974. *Wälder des Ostalpenraumes,* Stuttgart, G. Fischer.

MORARD, S., DELALOYE, R. & DORTHE, J. 2008. Seasonal thermal regime of a mid-latitude ventilated debris accumulation. *9th International Conference on Permafrost, Fairbanks, Alaska*.

MUCINA, L., GRABHERR, G. & WALLNÖFER, S. 1993. *Die Pflanzengesellschaften Österreichs Teil III: Wälder und Gebüsche,* Jena, Stuttgart, New York, Gustav Fischer.

MÜLLER, M. 1987. Bodenbildung auf Silikatunterlage in der alpinen Stufe des Oberengadins (Zentralalpen, Schweiz). *CATENA,* 14**,** 419-437.

OBERDORFER, E. 1992. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil IV: Wälder und Gebüsche,* Jena, Stuttgart, New York.

PALLMANN, H. & HAFFTER, P. 1933. *Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der*

Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung Rhodoreto-Vaccinietalia, Berichte der Schweizer Botanischen Gesellschaft.

PFADENHAUER, J. 1993. *Vegetationsökologie - ein Skriptum,* Eching, IHW- Verlag.

PFADENHAUER, J. & KLÖTZLI, F. 2014. *Vegetation der Erde,* Berlin, Heidelberg, Springer Spektrum.

PFADENHAUER, J., POSCHOLD, P. & BUCHWALD, R. 1986. Überlegungen zu einem Konzept geobotanischer Dauerflächenfür Bayern. Teil I: Methodik der Anlage und Aufnahme. *ANL - Berichte der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege,* 10**,** 41-60.

PLEISCHL, A. 1838. *Über das Eis im Sommer zwischen den Basaltstücken bei Kameik nächst Leitmeritz in Böhmen* Beitr. Physikal. Geogr. Böhmens.

PUNZ, W., SIEGHARDT, H., MAIER, R., ENGENHART, M. & CHRISTIAN, E. 2005. Kaltlöcher im Ostalpenraum. *Zoologisch-Botanische Gesellschaft Österreich,* 142**,** 27-45.

RAUNKIAER, C. 1910. Statisik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. *Beihefte Biologisches Centralblatt,* 27 II, 171 - 206 d.

REISIGL, H. & KELLER, R. 1989. *Lebensraum Bergwald: Alpenpflanzen in Bergwald, Baumgrenze und Zwergstrauchheide: vegetationsökologische Informationen für Studien, Exkursionen und Wanderungen*, Fischer.

ROTHMALER, W. & JÄGER, E. J. 2005. *Exkursionsflora von Deutschland: Gefässpflanzen: Grundband*, Spektrum Akademischer Verlag GmbH.

ROTHMALER, W. & JÄGER, E. J. 2007. *Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 3: Gefäßpflanzen: Atlasband*, Spektrum Akademischer Verlag.

RUFFING, R. 2010. *Michel Foucault*, UTB GmbH.

SAWADA, Y., ISHIKAWA, M. & ONO, Y. 2003. Thermal regime of sporadic permafrost in a block slope on Mt. Nishi-Nupukaushinupuri, Hokaido Island, Northern Japan. *Geomorphology,* 52.

SCAMONI, A. 1963. *Einführung in die praktische Vegetationskunde,* Jena, Gustav Fischer.

SCHWINDT, D. 2007. *Geophysikalische Kartierung und bodenundliche Charakterisierung eines subalpinen Standorts mit Permafrost, Val Bever - Schweiz.* Diplomarbeit.

SCHWINDT, D. 2013. *Permafrost in Ventilated Talus Slopes Below the Timberline: A Multi-methodological Study on the Ground Thermal Regime and Its Impact on the Temporal Variability and Spatial Heterogeneity of Permafrost at Three Sites in the Swiss Alps*.

SMITH, A. J. E. 1980. *The Moss Flora of Britain and Ireland,* Camebridge, Cambridge University Press.

TÜXEN, R. 1970. Pflanzensoziologie als synthetische Wissenschaft. *Miscellaneous Papers,* Bd. 5**,** 141-159.

VAN EVERDINGEN, R. O. 1993. A multi-lingual index of permafrost terms *6th International Conference on Permafrost*.

WAKONIGG, H. 1996. Unterkühlte Schutthalden. *Arbeiten aus dem Institut für Geographie der Karl-Franzens-Universität Graz,* 33**,** 209-223.

WHITTAKER, R. H., WESTHOFF, V. & MAAREL, E. v. d. 1973. *Ordination and Classification of Communities, Handbook of Vegetation Science 5*, Junk.

WILLIAMS, P. J. & SMITH, M. W. 1991. *The frozen earth - Fundamentals of Geocryology,* Camebridge, Camebridge University Press.

WIRTH, V. 1995. *Flechtenflora: Bestimmung und ökologische Kennzeichnung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete*, E. Ulmer.

WIRTH, V. & KIRSCHBAUM, U. 2014. *Flechten einfach bestimmen: ein zuverlässiger Führer zu den häufigsten Arten Mitteleuropas*, Quelle & Meyer.

ZACHARADA, M., GUDE, M. & RŮŽIČKA, V. 2007. Thermal regime of three low elevation scree slopes in Central Europe. *Permafrost and Periglacial Processes,* 18**,** 301-308.

9. QUELLEN

BAFU (2015). Bundesamt für Umwelt, Schweizerische Eidgenossenschaft
URL: http://www.bafu.admin.ch

Das nationale Daten- und Informationszentrum der Schweizer Flora (2004-2015).
URL: http://www.infoflora.ch/

Historisches Lexikon der Schweiz (2015).
URL: http://www.hls-dhs-dss.ch

Kew Botanical Gardens (2014). The Plant List - A working list off all plant species
URL: http://www.theplantlist.org/

Lüth, M. (2004 - 2011). Bildatlas der Moose Deutschlands.
URL: http://bildatlas-moose.de/

MeteoSchweiz. (2015). Bundesamt für Meterologie und Klimatologie.
URL: http://www.meteoschweiz.admin.ch/home.html?tab=overview

Moosflora der Schweiz (2011).
URL: http://www.swissbryophytes.ch/

swisstopo (2015). Bundesamt für Landestopografie.
URL: http://www.swisstopo.admin.ch/

10. ANHANG

10.1 Vegetationstabelle

10.2 Inhaltsverzeichnis des Herbariums - Liste der Moose und Flechten

INHALTSVERZEICHNIS DES HERBARIUMS

ABTEILUNG: LAUBMOOSE
Unt. Abt.: BRYOPHYTINA

Klasse: Bryopsida
- Ordnung: Bryales
  - Cyrtomnium hymenophylloides
  - Mnium spinosum
  - Plagiumnium affine
  - Pohlia cruda
  - Pohlia elangata
  - Pohlia ludwigii
  - Pohlia nutans
  - Rhizomnium punctatum
  - Rhodobryum roseum
- Ordnung: Dicranales
  - Campylopus pyriformis
  - Dicranoweisia crispula
  - Dicranum majus
  - Dicranum scoparium
  - Distichium capillaceum
  - Kiaeria falcata
  - Paraleucobryum longifolium
- Ordnung: Fissidentalis
  - Fissidens adianthoides
  - Fissidens dubius
- Ordnung: Grimmiales
  - Grimmia ovalis
  - Racomitrium canescens subsp. canescens
  - Racomitrium lanuginosum
- Ordnung: Hypnales
  - Brachythecium mildeanum
  - Brachythecium rutabulum
  - Brachythecium starkei
  - Ctenidium molluscum
  - Drepanocladus revolvens
  - Eurhynchium angustirete
  - Eurhynchium speciosum
  - Eurhynchium striatum
  - Hylocomiastrum umbratum
  - Hylocomium splendens
  - Plagiothecium denticulatum
  - Plagiothecium undulatum
  - Pleurozium schreberi
  - Ptilium crista-castrensis
  - Rhytidiadelphus loreus
  - Rhytdiadelphus triquetrus
  - Scleropodium purum
  - Sanionia uncinata
- Ordnung: Neckerales
  - Isothecium alopecuroides
- Ordnung: Pottiales
  - Geheebia gigantea
- Ordnung: Timmiales
  - Timmia austriaca

Klasse: Polytrichopsida
- Ordnung: Polytrichales
  - Pogonatum urnigerum
  - Polytrichum formosum

Klasse: Sphagnopsida
- Ordnung: Sphagnales
  - Sphagnum quinquefarium

ABTEILUNG: LEBERMOOSE

Klasse: Marchantiopsida
- Ordnung: Marchantiales
  - Conocephalum conicum

Klasse: Jungermanniopsida
- Ordnung: Metzgeriales
  - Metzgeria furcata
- Ordnung: Jungermanniales
  - Barbilophozia floerkei
  - Barbilophozia hatcheri
  - Barbilophozia lycopdioides
  - Calypogeia fissa
  - Calypogeia muelleriana
  - Leiocolea collaris
  - Lepidozia reptans
  - Lophozia perssonii
  - Plagiochila asplenioides
  - Plagiochila porelloides
  - Ptilium ciliare
  - Trichocolea tomentella
  - Tritomaria exsectiformis

ABTEILUNG: SCHLAUCHPILZE
Unt. Abt.: PEZIZOMYCOTINA

Klasse: Lecanoromycetes
- Ordnung: Lecanorales
  - Cetraria islandica
  - Cladonia arbuscula
  - Cladonia portentosa
  - Cladonia rangiferina
  - Cladonia stellaris
  - Letharia vulpina
  - Peltigeria aphtosa

MASTERTHESIS
JOHANNA-LUISE KOZÁK
TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN
WISSENSCHAFTSZENTRUM WEIHENSTEPHAN
STUDIENFAKULTÄT LANDSCHAFT
FACHGEBIET FÜR GEOBOTANIK
TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN