©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 30: 83–104. Göttingen 2010.

# Wiederbewaldung von beweideten Mooren des Alpenvorlandes

– Gert Rosenthal –


## Zusammenfassung

Der Offenlandcharakter und der FFH-Status vieler bisher extensiv beweideter Niedermoore Oberbayerns sind aktuell durch ein abnehmendes Nutzungsinteresse seitens der Landwirtschaft gefährdet. Bei abnehmendem Beweidungsdruck breiten sich Waldinseln in die bisher vom Weidevieh offen gehaltenen Moorflächen (*Caricion davallianae, Caricion lasiocarpae*) aus. Da der Zeitbedarf der progressiven Sukzession und Waldentwicklung das Zeitbudget des normalen Vegetationskundlers bei weitem übersteigt, wurden die wichtigsten Sukzessionspfade durch das Verfahren der „time-by-site-substitution" rekonstruiert. Hierzu wurden Offenland-Wald-Ökotone in noch bestehenden extensiv beweideten, großflächigen Allmendweiden (> 50 ha) auf Anmoor-, Kalkflachmoor- und Zwischenmoorstandorten untersucht. Die Sukzessionen streben über Waldpionierstadien Schwarzerlen-Fichten-Auwäldern, Fichten-Schwarzerlen-Bruchwäldern bzw. Fichten-Moorwäldern entgegen, wobei der Fichte (*Picea abies*) in den (bisher erreichten) Endstadien der Vegetationsentwicklung gegenüber der in den intermediären Sukzessionsstadien vorherrschenden Schwarzerlen (*Alnus glutinosa*) und Moorkiefern (*Pinus* x *rotundata*) in den voralpinen Standorten eine hohe Bedeutung zukommt. Die Ansiedlung nässeempfindlicher Pflanzenarten, darunter auch der Fichte, wird durch die Bultbildung der Schwarzerle bzw. der Torfmoose (auf den Zwischenmoorstandorten) begünstigt, womit die biogene Bultbildung zu einem entscheidenden sukzessionsbestimmenden Faktor avanciert. Die Beweidung wirkt auf Anmoor- und Kalkflachmoorstandorten sukzessionsbeschleunigend durch die Schaffung von Keimungsnischen für die Schwarzerle, während sie auf Zwischenmoorstandorten die Bultbildung der Torfmoose und damit die Ansiedlung von Moorkiefer und Fichte als späte Sukzessionsarten unterdrückt. Die Artenzahlen (α-Diversität) sind in den späten Sukzessionsstadien der verschiedenen Moorwaldgesellschaften aufgrund der bultbedingten Vielfalt an Kleinstandorten signifikant höher als in den frühen (Grasland betonten) Sukzessionsstadien. Trotzdem sollte naturschutzfachlich ein Nebeneinander von frühen und späten Stadien angestrebt werden, weil es sich bei den lichtbedürftigen Offenlandarten und den schattenverträglichen Waldarten um komplementäre Artengruppen handelt, womit auf kleiner Fläche außergewöhnlich hohe Gesamtartenzahlen (γ-Diversität) erreicht werden können.



## Abstract: Reforestation of grazed mires in the foreland of the Alps

The nature-conservation value of open fen vegetation in Upper Bavaria is currently under threat because the traditional land use, low-intensity grazing of cattle on large common pastures (> 50 ha), is economically no longer efficient for the farmers in this region. Reducing the grazing intensity initialises secondary progressive successions and forest expansion at the expense of open fen grasslands, which represent important FFH-biotopes (*Caricion lasiocarpae, Caricion davallianae*). The succession lines were reconstructed for different mire types by applying the "time-by-site-substitution" method: we examined the transition zones (ecotones) from open fen grasslands to forests in different mire habitats, eutrophic Anmoor habitats, mesotrophic calcareous fens, and oligo-mesotrophic transition mires. The vegetation development leads to intermediate pioneer forest stages and ends with alder-spruce-fen-woods (*Alno-Ulmion, Alnion, Vaccinio-Piceion*). Within the pioneer stages, *Alnus glutinosa* and *Pinus* x *rotundata* are dominant trees, whereas *Picea abies* is more prominent in the final stages. The establishment of plant species indicating fresh and dry habitats depends on the gradual growth of hummocks of alder and *Sphagnum*-species during the succession. They also serve as succession promoters because they facilitate establishment of later successional tree species such as spruce. Low-intensity grazing of cattle accelerates forest succession on calcareous fens because trampling generates favourite micro-sites for alder seedlings, but it retards the succession rate on transition mires due to the destruction of *Sphagnum* hummocks. An increasing small-scale heterogeneity of habitat conditions by the development of hummock-hollow complexes causes the plant species diversity (α-diversity) of vascular plants and mosses to be significantly higher in late (forests) than in early succession stages (fen grasslands). From a nature-conservation point of view, spatial mosaics of different succession stages within these large

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

pastures should be maintained: complementary species groups growing in different succession stages guarantee an exceptionally high species diversity on the landscape scale (γ-diversity).

**Keywords**: sedge mires, grazing, trampling, vegetation dynamics, succession, nature conservation, diversity, Bavaria

## 1. Einleitung

Die baumfreien Niedermoor-Pflanzengesellschaften des *Caricion davallianae* und *Caricion lasiocarpae* in den Allmendweiden des oberbayrischen Voralpenraums gehören zu den floristischen Kleinoden in der Vegetation Mitteleuropas (QUINGER et al. 1995), was sich auch in ihrem FFH-Status und ihrem Schwerpunktvorkommen im Voralpenraum widerspiegelt (LRT 7230 und LRT 7140, SSYMANK et al. 1998). Sie verdanken ihre Entstehung u. a. der Jahrhunderte langen extensiven (Rinder-) Beweidung auf großen (> 50 ha) Gemeinschaftsweiden, die auf einigen (trotz der im 19. Jahrhundert durchgeführten Gemeinheitsteilungen verbliebenen) Restflächen bis heute von großen Viehherden beweidet werden (LEDERBOGEN et al. 2004). Die kuppige, jungpleistozän geprägte Voralpenlandschaft mit einem Mosaik aus Mooren und trockenen Grundmoränenböden erlaubt den Weidetieren die Selektion der saisonal besten Weidegründe. Auf den bis in die 1960er Jahre weitgehend ungedüngten Allmendweiden beinhaltete dies auch die regelmäßige Beweidung der offenen Moore, was ihre Wiederbewaldung und die Entwicklung der potentiellen natürlichen Moorwaldgesellschaften unterdrückte. Die Düngung der trockenen Grundmoränenstandorte veränderte das Selektionsverhalten allerdings zugunsten der produktiven Weidelgrasweiden auf den Kuppenstandorten, so dass die Moore wegen ihrer schlechteren Futterqualität mehr und mehr gemieden wurden.

Die selektive Verbrachung der Moore in den letzten Jahrzehnten hat an vielen Stellen die Wiederbewaldung und damit den Verlust von Offenland-Pflanzengesellschaften des *Caricion davallianae* und *Caricion lasiocarpae* eingeleitet. Ursächlich hierfür waren neben der Düngung der Mineralbodenstandorte der Weideumtrieb und die Koppelung, was den Gehölzverbiss in den Mooren verminderte. Regressive Sukzessionen wirken unter den derzeitigen Bedingungen der Weideführung kaum noch landschaftsbildend, sondern erfolgen allenfalls noch kleinflächig. Es ist daher bereits jetzt zu beobachten, dass sich der Wald in die ehemals offenen Moor- und Riedflächen hinein ausbreitet (PERINGER & ROSENTHAL 2009), womit zu befürchten steht, dass die lichtbedürftigen Pflanzenarten der Kleinseggenrieder und Zwischenmoore, wie zum Beispiel *Primula farinosa* und *Swertia perennis,* trotz geeigneter standortökologischer Bedingungen dem natürlichen Prozess der Wiederbewaldung zum Opfer fallen.

Ein naturschutzfachlich begründetes Management solcher Moorflächen bedarf vegetationsökologischer Grundlagenforschung; denn erst fundierte Kenntnisse der Sukzessionspfade, -geschwindigkeiten und -mechanismen können die notwendige Sukzessionssteuerung und das Weidemanagement optimieren (SCHREIBER 2006). Im Zentrum der vorliegenden Untersuchungen steht deshalb die Frage, welche Pflanzengesellschaften sich im Verlaufe der Wiederbewaldung in selektiv unterbeweideten Moorflächen der untersuchten voralpinen Allmendweiden ablösen, welche Baumarten dabei die Hauptrolle spielen und wie sich dies auf die Artenzusammensetzung und die Artenzahlen auswirkt.

## 2. Lage der Untersuchungsflächen

Die Untersuchungsflächen befinden sich in der würmzeitlichen Jungmoränenlandschaft Oberbayerns östlich des Lech in den Landkreisen Weilheim und Ostallgäu im Naturraum „Voralpines Hügel- und Moorland“. Die glaziale Prägung dieses Naturraums spiegelt sich in einem kleinräumig strukturierten Relief in Höhen von 800 bis 900 m ü. NN wider. Die Moore sind in den Geländesenken als Hang-, Durchströmungs- und Verlandungsmoore ausgebildet. Die untersuchten Moore repräsentieren eutroph-kalkreiche und mesotroph-kalkreiche An- und Flachmoore sowie oligo- bis mesotroph-subneutrale Zwischenmoore

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

(moorökologische Zuordnung nach SUCCOW & JOOSTEN 2001). Als wesentlicher Faktor für den außerordentlichen Moorreichtum des Naturraumes ist neben der Geomorphologie das kühl-feuchte Alpenrandklima verantwortlich. Die Jahresniederschläge betragen 1.200 bis 1.400 mm bei Jahresmitteltemperaturen von 6° bis 7° C.

Die Allmendweiden Oberbayerns waren bereits im frühen Mittelalter als Gemeinschaftsland der Gemeindemitglieder für die gemeinsame Nutzung von Wald, Weide und Wasser vorgesehen (TREMMEL 1992). Nach den Gemeinheitsteilungen im 19. Jahrhundert verblieben nur wenige Relikte dieser einstmals flächenhaft vorherrschenden Besitz- und Nutzungsform als großflächige (> 50 ha) Allmendweiden. Sie werden heute ausschließlich als Jungviehweiden (Braunvieh) genutzt, wobei die trockenen Mineralbodenstandorte in der Regel gedüngt und die Tiere regelmäßig umgetrieben werden. Der Beweidungsdruck auf die (nicht gedüngten) Moorstandorte hat sich dadurch stark vermindert, zumal die Sauergräser nicht mit den schmackhaften Weidelgrasweiden der Mineralböden konkurrieren können. Die Moore werden zwar be- und teilweise zertreten, die Pflanzen aber kaum befressen. Konsequenz dieses selektiven Weideverhaltens ist, dass der Fraß als sukzessionssteuernder Faktor inzwischen weitgehend entfallen ist.

## 3. Methoden

Da die Wiederbewaldung solcher Moore ein Langzeitprozess ist, der die gängigen Projektlaufzeiten bei weitem überschreitet, wurde die Sukzession in der vorliegenden Untersuchung durch den räumlichen Vergleich unterschiedlicher Sukzessionsstadien auf ein und demselben Standort (time-by-site-substitution) rekonstruiert und mit dendrochronologischen Untersuchungen (PERINGER & ROSENTHAL 2009) und Dauerflächenbeobachtungen (PERINGER 2008) abgeglichen. Hierzu wurden im Jahre 2002 Vegetationsaufnahmen in acht verschiedenen Allmendweiden paarweise in benachbarten, standörtlich vergleichbaren Vegetationsbeständen angefertigt, die sich in unterschiedlich weit fortgeschrittenem Stadium der progressiven sekundären Sukzession befanden (n = 151).

Die Flächengröße richtete sich nach dem zuvor bestimmten Minimumareal auf möglichst homogenen Standorten von 15–16 $m^2$ in den Offenlandstadien (I), von 28–30 $m^2$ in den Pionierwaldstadien (II) und von 40–46 $m^2$ in den Waldstadien (III und IV); Bult-Schlenken-Mosaike wurden als Einheit betrachtet. Höhe und Ausdehnung der Schwarzerlen- und Torfmoos-Bulte wurden abgeschätzt.

Für die wichtigen waldbildenden Baumarten Fichte (*Picea abies*), Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) und Moorkiefer oder Spirke (*Pinus* x *rotundata*) wurden Kronenhöhe, Durchmesser, Deckung und Vitalität in fünf Vegetationsschichten geschätzt (Baumschicht 1 = > 10 m, Baumschicht 2 = 5–10 m, Strauchschicht 1 = 2–5 m, Strauchschicht 2 = 0.5–2 m, Feldschicht < 0.5 m). Die mit ihrer Krone in die jeweilige Schicht hineinragenden Baumindividuen wurden außerdem ausgezählt. Für die Auswertung wurden die Vegetationsaufnahmen je Moortyp (s.o.) aufgrund des Alters der Bäume (abgeschätzt über Höhe und Durchmesser, PERINGER & ROSENTHAL 2009), des Totholzanteils sowie der Höhe der gebildeten Bulte a priori drei bzw. vier Sukzessionsstadien zugeordnet. Die Einzelkriterien sind Tab. 2 zu entnehmen.

Die Beweidungsintensität wurde getrennt für die Verbiss- und die Trittintensität auf zwölf Allmendweiden und getrennt für die Moortypen nach einem vierstufigen Boniturschlüssel auf vegetationskundlich homogenen Flächen beurteilt, wobei nur die offenen bzw. schwach mit Gehölzen bestandenen Flächen (< 30 % Deckung und < 2 m Wuchshöhe der Gehölze) berücksichtigt wurden. Die Boniturklassen für die Verbissintensität lauten: 0, kein Verbiss; 1, < 1/3 der krautigen Vegetation auf 5–10 cm abgeweidet; 2, 1/3 bis 2/3 auf 5–10 cm abgeweidet; 3, > 2/3 auf 5–10 cm abgeweidet. Die Boniturklassen für die Trittintensität lauten: 0, keine Trittspuren; 1, Narbenschäden auf < 10 % der Fläche; 2, Narbenschäden auf 10–25 %; 3, Narbenschäden auf > 25 %.

In den Vegetationstabellen wurden der Übersichtlichkeit halber Pflanzenarten, die nicht mindestens die Stetigkeitsklasse III (in 40–60 % der zugeordneten Vegetationsaufnahmen vorkommend) in einem der Sukzessionsstadien erreichten, weggelassen. Die mittleren Zeigerwerte für die Sukzessionsstadien wurden aus den ungewichteten Mittelwerten der zugeordneten Vegetationsaufnahmen errechnet. Zur statistischen Absicherung der Mittelwertunterschiede bei den Zeigerwerten und den Artenzahlen kamen der T-Test bzw. der DUNCAN-Mittelwerttest zur Anwendung.

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzenarten folgt OBERDORFER (2001), die der Moosarten FRAHM & FREY (2004). Die Benennung der Pflanzengesellschaften folgt OBERDORFER 1992a, b und OBERDORFER 1993.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

# 4. Ergebnisse

## 4.1. Weidewirkungen

Auf den hier untersuchten großen Allmendweiden beweiden die Rinder vor allem die frischen Mineralbodenstandorte, während die Moore erst aufgesucht werden, wenn das Futter knapp wird (Abb. 1). In den Mooren selbst erfolgt eine Selektion zugunsten der frühen Sukzessionsstadien (Stadium I), also von weitgehend gehölzfreien Feuchtgrünland- und Moorgesellschaften. Die späteren gehölzbetonten Stadien werden kaum als Nahrungsressourcen genutzt. Dabei sind vor allem die Feuchtweiden auf eutrophen Anmoorstandorten in direkter Nachbarschaft der Mineralbodenstandorte gut erreichbar und werden gegenüber den angrenzenden, eigentlichen Moorstandorten (Kalkflachmoore und Zwischenmoore) bevorzugt (Tab. 1). Letztere werden insbesondere bei höherem Gebüschanteil kaum beweidet, was auch für den Verbiss der Gehölze selbst gilt (LEDERBOGEN et al. 2004).

Im Gegensatz zur geringen Verbisswirkung manifestiert sich der Viehtritt aufgrund der geringen Narbenstabilität in langfristig sichtbaren Bodenstörungen. Durch die regelmäßige Benutzung von Viehpfaden entsteht auf Dauer ein Mikrorelief aus Bulten (stehen gebliebene und nicht mehr betretene Torfkegel bis 50 cm Höhe) und Schlenken (herunter getretene und durch häufigen Tritt verdichtete Senkenbereiche). In den Zwischenmooren ist als wesentliche Trittwirkung die Zerstörung von *Sphagnum*-Bulten zu nennen.

Sowohl die standörtliche Abfolge der ökologischen Moortypen als auch die sukzessionale Abfolge unterschiedlicher Gebüschstadien spiegelt sich also sowohl in den Futterpräferenzen der Rinder als auch in den Fraß- und Trittwirkungen wider. Generell werden die besseren Futterressourcen zu Beginn der Weidesaison bevorzugt genutzt und erst im Hochsommer auch die schlechteren Futtergründe, wie z. B. Zwischenmoore mitbeweidet.

Tabelle 1: Flächenanteile der Boniturklassen für Tritt und Verbiss in beweideten voralpinen Mooren in zwölf Allmendweiden in den Jahren 2000 bis 2002

Table 1: Percentage of area of assessed rating classes for trampling and defoliation intensity in prealpine mires of twelve large common pastures in Upper Bavaria (2000–2002)

| | Boniturklasse | **0** | **1** | **2** | **3** | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Flächenanteile in % der Gesamtfläche | | | | Gesamtfläche (ha) |
| Verbiss | Anmoore | 11,7 | 48,5 | 35,8 | 4,1 | 15,8 |
| | Kalkflachmoore | 23,7 | 41,0 | 23,8 | 11,5 | 4,0 |
| | Zwischenmoore | 58,1 | 25,6 | 13,7 | 2,6 | 22,8 |
| Tritt | Anmoore | 2,1 | 45,8 | 37,7 | 14,5 | 15,8 |
| | Kalkflachmoore | 4,9 | 85,2 | 7,6 | 2,2 | 4,0 |
| | Zwischenmoore | 24,7 | 66,8 | 8,4 | 0,0 | 22,8 |

## 4.2. Abfolge der Sukzessionsstadien

Ausgangspunkt für die Sukzession sind gehölzfreie Grünland- und Moorgesellschaften, die im Gelände entlang von Nässe- und Trophiegradienten angeordnet sind. Die Anmoore leiten von den frischen Mineralböden der Grundmoränen zu den Kalkflachmooren sowie zu den Zwischenmooren über. Die gehölzfreien Initialstadien (I) sind Pflanzengesellschaften aus den Verbänden des *Cynosurion, Calthion* und *Agropyro-Rumicion*, des *Caricion davallianae* und des *Caricion lasiocarpae* (Tab. 2, Detailbeschreibung in LEDERBOGEN et al. 2004). Auf den Anmooren stellt vielfach das *Mentho-Juncetum inflexi,* als bereits fortgeschrittenes Brachestadium, den aktuellen Ausgangszustand der Sukzession dar.

Diese Pflanzengesellschaften entwickeln sich im Zuge der sekundären progressiven Sukzession über Zwischenstadien zu schwarzerlen-, fichten- oder spirkendominierten Wäldern.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 2: Sukzessionsserien in den verschiedenen Moortypen unter dem Einfluss großflächiger extensiver Beweidung

Table 2: Succession series for different mire types under the influence of low-intensity grazing in large common pastures

| **Sukzessionsstadien/Vegetationstypen** | | | **Kriterien für die Zuordnung zu Sukzessionsstadien** |
|---|---|---|---|
| | | Anmoore | |
| I | Feuchtweide und Flutrasen | *Lolio-Cynosuretum lotetosum, Mentho longifoliae-Juncetum inflexi, Epilobio-Juncetum effusi* | offen, einzelne kleine Erlen möglich |
| II | Erlenpionierwald | *Pruno-Fraxinetum* (Pionierwald) | bis 7 m hohe Erlen, hoher Totholzanteil |
| III | (Fichten-) Erlenauwald | *Pruno-Fraxinetum* | bis 23 m hohe Erlen und Fichten, geringer bis hoher Fichtenanteil |
| IV | (Erlen-) Fichtenauwald | *Pruno-Fraxinetum*, *Picea*-Fazies | bis 26 m hohe Fichten, geringer Erlenanteil, Versauerungszeiger |
| | | Kalkflachmoore | |
| I | Kalkkleinseggenried | *Primulo-Schoenetum ferruginei, Caricetum davallianae* | offen, einzelne kleine Erlen möglich |
| II | Erlenpionierwald | *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* (Pionierwald) | bis 8,5 m hohe Erlen, niedrige Bulte, geringer Fichtenanteil, hoher Totholzanteil |
| III | (Fichten)-Erlen-Bruchwald | *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* | Erlen > 9 m bis 17 m, hohe Bulte, Fichte in SS1 und BS2 nachschiebend |
| | | Zwischenmoore | |
| I | Fadenseggenmoor | *Caricetum lasiocarpae* | offen, einzelne Erlen und Fichten möglich |
| II | Minerotrophes Spirken- (Moorkiefern-) oder Fichtenfilz | *Carex lasiocarpa-Pinus* x *rotundata* Gesellschaft, „Fichtenfilz“ | halboffen, Fichten und/oder Spirken auf Sphagnum-Bulten, 2 bis 10 m hoch |
| III | Fichtenmoorwald | *Bazzanio-Piceetum* | dicht, Fichten 7 bis 18 m hoch (hoher Totholzanteil, einzelne Spirken als Relikt in Baumschicht möglich) |

Auf eutrophen **Anmooren** entstehen Schwarzerlen-Eschen-Auwälder (*Alno-Ulmion*), auf den mesotrophen **Kalkflachmooren** Walzenseggen-Erlenbruchwälder (*Alnion glutinosae*), wobei die späteren Sukzessionsstadien (III) durch höhere Fichtenanteile (*Picea abies*) in der Strauch- und Baumschicht gekennzeichnet sind (Abb. 2). Dies gilt insbesondere für die Anmoore, auf denen als (bisher erreichtes) Endstadium der Vegetationsentwicklung ein fichtendominierter Wald mit bis zu 26 m hohen Fichten in der ersten Baumschicht wächst (Tab. 2). Anders als in aufgelassenen *Calthion*-Beständen, die aus einem Mahdregime entlassen werden, ist die Entwicklung von ausdauernden Hochstauden- und Hochgrasbeständen des *Filipendulion* und *Magnocaricion* in den Feuchtweide-Gesellschaften der Allmendweiden nur selten zu beobachten. Einerseits werden die entsprechenden Arten (hochwüchsige Rhizomarten wie z. B. *Filipendula ulmaria*) durch Beweidung unterdrückt, andererseits scheint der Tritt eher die Ansiedlung der Schwarzerle über die generative Regeneration und damit die Wiederbewaldung zu fördern.

In den **Zwischenmooren** entwickeln sich über das Übergangsstadium der minerotrophen, dem *Caricion lasiocarpae* zugeordneten Bergkiefern- und Fichtenfilze (WAGNER 2000) dichte Fichtenmoorwälder (*Vaccinio-Piceion*) (Abb. 3, 4). Minerotrophe Bergkiefernmoore mit der Spirke (*Pinus* x *rotundata*) sind typische Pflanzengesellschaften in den Mooren des süddeutschen Alpenvorlandes, die durch Beweidung stabilisiert werden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 1: Wirkungen selektiver Beweidung in der Allmendweide „Mühlberger Viehweide“ (Landkreis Ostallgäu). Im Hintergrund der Bannwaldsee. Die intensiv beweideten Weidelgrasweiden auf Mineralböden stechen mit saftig grünen Farben hervor. Davor weniger intensiv beweidete Feuchtweiden, dahinter sehr extensiv beweidete Kalk-Kleinseggenrieder und Zwischenmoor-Gesellschaften.

Fig. 1: Effects of selective (cattle) grazing in the common pasture “Mühlberger Viehweide” (Upper Bavaria). Lake “Bannwaldsee” can be seen in the background. The intensively grazed *Cynosurion* pastures on mineral soils have a lush green colour. In front, less intensively grazed wet pastures, behind calcareous fens (*Caricion davallianae*) and transitional mires (*Caricion lasiocarpae*), which are mostly avoided by cattle.

Abb. 2: Offenland-Wald-Ökoton in einem Kalk-Flachmoor der Hachegger Viehweide (Landkreis Ostallgäu). Im Vordergrund ein extensiv beweidetes Kalk-Kleinseggenried (*Caricion davallianae),* dahinter erste Schwarzerlen-Ansiedlungen und ein bereits geschlossener Erlen-Pionierwald. Im Hintergrund ein Fichten-Erlen-Bruchwald (*Alnion glutinosae*), von dem die Wiederbewaldung der offenen Weideflächen ausgeht.

Fig. 2: Transition between open fen grassland and forest in the common pasture “Hachegger Viehweide” (Upper Bavaria). In the foreground a poorly grazed calcareous fen grassland (*Caricion davallianae*), followed by recently established alder (*Alnus glutinosa-*) saplings and already closed alder pioneer-forest. In the background alder-spruce fen-wood (*Alnion glutinosae*) which is the origin for the reforestation of the open fen grassland.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 3: Offenland-Wald-Ökoton in einem Zwischenmoor der Holzer Viehweide (Landkreis Ostallgäu). Im Vordergrund ein extensiv beweidetes Fadenseggenmoor (*Caricion lasiocarpae*), dahinter ein Spirkenfilz (*Carex lasiocarpa-Pinus* x *rotundata* -Gesellschaft) mit Spirken und Fichten auf Torfmoosbulten. Im Hintergrund der Fichtenmoorwald (*Bazzanio-Piceetum*).

Fig. 3: Transition between open sedge brown-moss vegetation (transitional mire) and forest in the common pasture "Holzer Viehweide" (Upper Bavaria). In the foreground, marginally grazed sedge brown-moss vegetation (*Caricion lasiocarpae*), followed by the *Carex lasiocarpa-Pinus* x *rotundata* community with *Pinus* x *rotundata* and *Picea abies* on *Sphagnum* hummocks. In the background, spruce fen-wood (*Bazzanio-Piceetum*).

Abb. 4: Verschiedene Stadien der Zwischenmoorentwicklung in der „Bayerniederhofener Viehweide" (Landkreis Ostallgäu): rechts des Zauns ein extensiv beweidetes Fadenseggenmoor (*Caricion lasiocarpae*), links ein seit 50 Jahren brachliegendes Fadenseggenmoor (ehemaliger Bestandteil der Weidefläche), in dem sich Torfmoospolster (u. a. *Sphagnum magellanicum* und *S. rubellum*) flächenhaft ausgebreitet haben. Auf diesen sind bereits erste Spirken aufgewachsen.

Fig. 4: Different succession stages in transitional mires in the common pasture "Bayerniederhofener Viehweide" (Upper Bavaria): the right hand side of the fence represents a marginally grazed sedge brown-moss vegetation (*Caricion lasiocarpae*), the left hand side an abandoned site (grazed until 50 years before now), where hummocks of *Sphagnum magellanicum* and *S. rubellum* have since grown up. They facilitated the establishment of *Pinus* x *rotundata*.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 5: In Kalk-Kleinseggenriedern siedeln sich Jungerlen bevorzugt an der Flanke von Bulten an, die durch den Viehtritt heraus modelliert wurden (*Eriophorum latifolium* fruchtend); die abgebildete Erle ist ca. 50 cm hoch.

Fig. 5: In calcareous fens alder saplings preferably establish at the edge of hummocks that previously developed through cattle trampling (*Eriophorum latifolium* fruiting); the alder sapling has a size of ca. 50 cm.

Die Sukzessionslinien sind, zumindest in den Anfangsstadien der Sukzession für jeden Moortyp charakteristisch. In späteren Stadien kommt es aber auch zu divergenten oder konvergenten Sukzessionen. Konvergent verlaufen die Sukzessionen in An- und Flachmooren, die beide ein Fichten-Erlenwald-Stadium (Stadium III) durchlaufen. Divergent verlaufen hingegen die Sukzessionen in Flach- und Zwischenmooren: die floristisch-strukturell sehr ähnlichen Ausgangsgesellschaften des Offenlandes (*Caricion davallianae* bzw. *Caricion lasiocarpae*) entwickeln sich zu Erlen-Fichtenbruchwäldern in den Flachmooren und zu Spirken-Fichtenfilzen und Fichtenmoorwäldern in Zwischenmooren. Die im Erscheinungsbild der Vegetation kaum hervortretenden Arten *Carex lasiocarpa, C. diandra, C. chordorizza, Homalothecium nitens, Trichophorum cespitosum* und *Sphagnum*-Arten charakterisieren die dem Spirken-Fichtenfilz zustrebenden Zwischenmoore und deuten bereits im Offenlandstadium eine andere Sukzessionsrichtung an.

### 4.3. Verhalten der Gehölze

An der progressiven Sukzession sind in den voralpinen Mooren als Hauptbaumarten die Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), die Bergkiefer (*Pinus* x *rotundata*) und die Fichte (*Picea abies*) beteiligt. In **Anmooren** und **Kalkflachmooren** ist die nässetolerante Schwarzerle Pionierbaumart: ihre Ansiedlung erfolgt bevorzugt dort, wo durch Viehtritt Bodenverwundungen und Bult-Schlenken-Mosaike entstanden sind (Abb. 5) (s. o.). Während die eutrophen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 6: In Schwarzerlen-Wäldern siedeln sich die schattenverträglichen Fichten fast ausschließlich auf den trockenen Erlenbulten an, die ihnen im Gegensatz zu den nassen Schlenken geeignete Keimungs- und Etablierungsbedingungen bieten („facilitation"). Im weiteren Verlauf der Sukzession kämpfen sich die Fichten in den Kronenraum des Erlenwaldes vor, um die Erlen schließlich durch Lichtkonkurrenz zu verdrängen.

Fig. 6: In alder-fen woods spruce trees almost exclusively grow on alder hummocks but not in wet depressions, because the former provide more favourable micro-sites for germination and establishment ("facilitation"). When growing up into the canopy of the alder wood, spruce will finally out-compete and substitute the more light-demanding alder.

Anmoore aufgrund des hohen Konkurrenzdrucks durch die Gräser nur einen sehr geringen Jungerlenbestand aufweisen, schreitet die Besiedlung in der schütteren Pflanzendecke des *Caricion davallianae* der Kalkflachmoore sehr viel rascher voran. Bei zeitlicher Koinzidenz von Mastjahren und guten Ausbreitungsbedingungen durch Starkwind erfolgt die Erlenbesiedlung in ca. 30 m breiten Streifen im Lee von mannbaren Schwarzerlen flächenhaft (Abb. 2). Das Höhenwachstum der einmal angesiedelten Jungerlen wird durch Verbiss zwar gebremst, aber meist nicht nachhaltig unterbunden. Sobald die Erlenkronen aus dem Fraßbereich der Weidetiere herausgewachsen sind, erfolgt insbesondere auf den eutrophen Standorten ein rapides Höhenwachstum, in dessen Verlauf es zu einer starken Ausdünnung innerhalb der Jungerlenindividuen kommt (Abb. 8). Diese Bestände sind daher durch einen hohen Totholzanteil gekennzeichnet. Regressive Sukzessionen vom Wald zum Offenland wurden nach Erreichung dieses Stadiums nicht beobachtet, zumal die Rinder solche Bestände meiden.

Die Bultbildung der Schwarzerlen in den Anmooren und Kalkflachmooren spielt für den weiteren Fortgang der Sukzession eine Schlüsselrolle, denn erst sie ermöglicht die Etablierung der später zur Dominanz gelangenden Fichte (Abb. 6). Im Gegensatz zu den lichtbedürftigen Schwarzerlen können sich die schattenverträglichen und in den dichten Erlen-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 7: In Zwischenmooren siedeln sich Spirken und Fichten ausschließlich auf den trockenen Bultkronen der Torfmoosbulte (hier *Sphagnum rubellum*) an und haben deren Ausbildung (nach Aufgabe oder starker Reduzierung der Beweidung) zur Voraussetzung.

Fig. 7: In transitional mires *Pinus* x *rotundata* and *Picea abies* exclusively establish on top of *Sphagnum* hummocks (in this case *Sphagnum rubellum*) and thus depend on their development, which only occurs when grazing has been abandoned.

stangenhölzern kaum mehr verbissenen Jungfichten unter der Baumschicht aus Erlen langsam nach oben kämpfen. Im Sukzessionsstadium III bilden Fichten bereits die Strauchschicht und sind an der unteren Baumschicht (BS 2, im Falle der Kalkflachmoore) bzw. sogar an der oberen Baumschicht (BS 1, im Falle der Anmoore) bereits deutlich beteiligt (Abb. 8). Dabei deutet sich die Entwicklung der Erlenpionierwälder zu Erlen-Fichtenwäldern bereits in Sukzessionsstadium II durch die reichliche Verjüngung der Fichte in der Feldschicht (< 0,5 m) an. Auf den eutrophen Anmooren kann sich die Fichte gegenüber der Schwarzerle sogar durchsetzen und bildet am Ende bis zu 26 m hohe Stämme aus. Eine Verjüngung von Schwarzerlen findet in den älteren Waldstadien ausschließlich durch Stockausschläge statt. Jungpflanzen sind mit stark verminderter Vitalität nur im Sukzessionstadium II vorhanden. Andere Gehölzarten wie Faulbaum (*Frangula alnus*) oder Eberesche (*Sorbus aucuparia*) sind als Jungpflanzen zwar oft in großer Zahl vorhanden, spielen für den Fortgang der Sukzession aber keine Rolle.

In den **Zwischenmooren** wird die Etablierung von Bäumen erst durch die Bultbildung der Torfmoose ermöglicht, die bei reduzierter Beweidung allmählich aus dem minerotrophen Grundwasserbereich heraus- und zu Torfmoosteppichen zusammenwachsen (Abb. 7). Die trockenen Bultkronen und Bultflanken sind bevorzugte Etablierungsorte für *Frangula alnus, Picea abies, Betula pubescens, Pinus* x *rotundata, Alnus glutinosa* und andere Baumarten, insbesondere dann, wenn die dichte Moosschicht aufgrund von (gelegentlichen) Trittverwundungen aufgelockert ist und offene, vererdete Keimungsstellen bietet. Als dominante Waldbildner erweisen sich im Laufe der Sukzession allein *Picea abies* und *Pinus* x *rotundata*, die zunächst die typischen, halboffenen Moorfilze (Stadium II) ausbilden. In den dichter

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

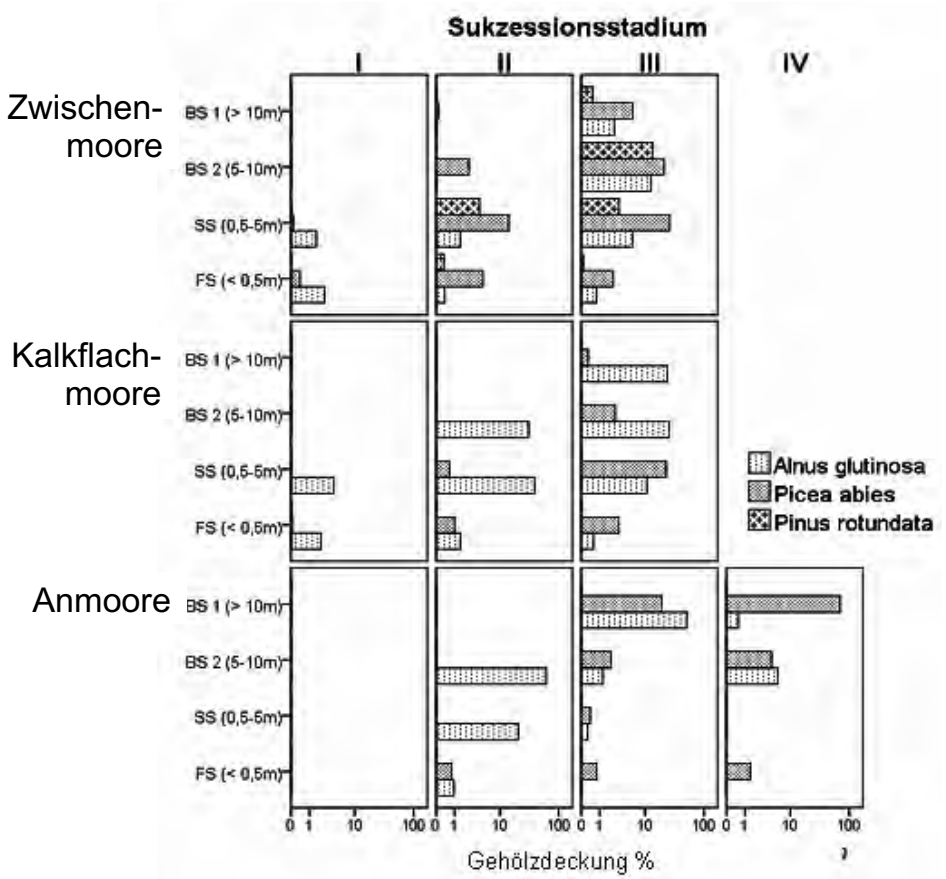


Abb. 8: Verteilung der wichtigen Baumarten (Deckungswerte auf der x-Achse) über die Höhenschichten (y-Achse) in verschiedenen Moortypen und Sukzessionsstadien. Höhenschichten: BS1 = Baumschicht 1 (> 10 m), BS2 = Baumschicht 2 (5–10 m), SS = Strauchschicht (0,5–5 m), FS = Gehölzjungwuchs in der Feldschicht (< 0,5 m).

Fig. 8: Distribution of the most important tree species (cover values on x-axis) over vegetation layers (y-axis) in different mire types and different succession stages. Vegetation layers: BS1 = tree layer 1 (> 10 m), BS2 = tree layer 2 (5–10 m), SS = shrub layer (0.5–5 m), FS = young trees in the herb/grass layer (< 0.5 m).

werdenden Moorkiefer-Fichten-Beständen vermag sich die Moorkiefer als extreme Lichtbaumart selbst nicht mehr zu verjüngen. Hohe Totholzanteile derselben belegen die starke Lichtkonkurrenz seitens der schnellwüchsigeren und schattenverträglicheren Fichte, die die Moorkiefern-Bestände unterwandert und übergipfelt (Abb. 8). In den schließlich vor allem im Randbereich von (nährstoffreicheren) Spirkenfilzen (Ausbildung mit *Crepis paludosa*) entstehenden Fichtenmoorwäldern (*Bazzanio-Piceetum*) sind die abgestorbenen Spirken nur noch als Relikte des vorhergegangenen Sukzessionsstadiums (Spirkenfilz) zu finden.

### 4.4. Dynamisches Verhalten der krautigen Pflanzenarten und Moose

Die Veränderungen der Artenzusammensetzung und der ökologischen Bedingungen im Verlaufe der Sukzession spiegeln sich in Veränderungen der mittleren Zeigerwerte wider: Die mittleren Feuchtezahlen zeigen für alle Sukzessionslinien eine Abtrocknung durch Bultwachstum und die höhere Transpirationsleistung der Bäume an (Tab. 3). Die abnehmenden Reaktionszahlen belegen die Versauerung der Moorstandorte, insbesondere der Zwischen-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 3: Mittlere ungewichtete Zeigerwerte, berechnet nach den Werten von ELLENBERG et al. (1992) für die Feuchte-, Reaktions-, Stickstoff- und Lichtzahl
Vergleich der Zeigerwert-Mittelwerte mit T-Test (kleine Buchstaben in Klammern hinter dem Mittelwert kennzeichnen die statistische Gruppenzugehörigkeit auf dem 5 %-Niveau).

Table 3: Mean unweighted indicator values for soil humidity, acidity, nutrient availability and light conditions (after ELLENBERG et al. 1992)
Statistical significance was tested with a T-Test (small letters indicate affiliation to groups on 5%-level).

| Sukzessionsstadium | I | II | III | IV | p |
|---|---|---|---|---|---|
| Anmoore | | | | | |
| F | 6,8 c | 6,8 c | 6,3 b | 5,9 a | 0,014 |
| R | 5,9 b | 5,8 ab | 5,7 ab | 5,3 a | 0,048 |
| N | 4,5 a | 4,8 a | 5,2 b | 5,2 b | 0,032 |
| L | 6,9 d | 6,4 c | 5,9 b | 4,8 a | < 0,001 |
| Kalkflachmoore | | | | | |
| F | 7,8 c | 7,4 b | 6,8 a | - | 0,015 |
| R | 6,4 b | 5,8 a | 5,7 a | - | 0,047 |
| N | 3,4 a | 4,4 b | 4,6 b | - | 0,022 |
| L | 7,5 c | 6,9 b | 6,3 a | - | < 0,001 |
| Zwischenmoore | | | | | |
| F | 7,8 c | 7,4 b | 6,8 a | - | 0,014 |
| R | 5,6 b | 4,5 a | 4,2 a | - | 0.028 |
| N | 2,6 a | 2,9 a | 3,8 b | - | 0,030 |
| L | 7,7 c | 7,3 b | 6,2 a | - | < 0,001 |

moore (Verminderung um 1,4 Einheiten). Die Stickstoffzahlen deuten eine Eutrophierung vor allem auf den Kalkflachmoor- und Zwischenmoorstandorten (Zunahme um jeweils 1,2 Einheiten) an, während die Lichtzahlen die mit der Bewaldung einhergehende Ausdunkelung dokumentieren.

Die Dynamik der soziologischen Artengruppen in der Feldschicht ist in den eutrophen **Anmooren** am deutlichsten ausgeprägt: während die lichtbedürftigen Grünland-, Magerrasen- und Kleinseggenriedarten bereits im Erlenpionierwald (Stadium II) stark zurückgehen, nehmen die schattenverträglichen Waldarten rasch zu (Tab. 4). Trotzdem bleibt die Artenzusammensetzung und Dominanzstruktur in der Feldschicht u. a. mit *Juncus inflexus, Calliergonella cuspidata* und *Agrostis stolonifera* noch weitgehend unverändert, da zahlreiche *Molinietalia-* und *Phragmitetalia-*Arten auch unter dem Schirm der Schwarz-Erlen noch ausreichende Lichtbedingungen vorfinden. Erst während der Sukzession zum (Fichten-) Erlenauwald (Stadium III, *Pruno-Fraxinetum*) erfolgt eine stärkere floristische und strukturelle Umgestaltung der Feldschicht. Die Gefäßpflanzen verlieren zugunsten von Moosarten wie *Plagiomnium elatum, P. undulatum, Brachythecium rutabulum, Hylocomium splendens* und *Thuidium tamariscinum* an Bedeutung. Im letzten Sukzessionsstadium des Fichtenauwaldes (IV) fallen dann zahlreiche Feuchtwiesen- und Röhrichtarten aufgrund der verstärkten Beschattung ganz aus, während Waldarten der *Querco- Fagetea* und *Vaccinio-Piceetea*, wie *Oxalis acetosella, Polytrichum formosum, Hylocomium splendens, Vaccinium myrtillus* und *Huperzia selago* zunehmen.

Das Offenlandstadium der **Kalkflachmoore** (Stadium I) ist durch lichtbedürftige, auf offene Keimungsstellen angewiesene Arten der *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* gekennzeichnet (Tab. 5). Dominanzbildner sind vor allem Moose wie *Drepanocladus revolvens, Calliergonella cuspidata* und *Campylium stellatum,* in deren teppichartige Rasen niedrigwüchsige Gefäßpflanzen eingebettet sind. Mit der Wiederbewaldung fallen bereits im Erlenpionierwald (Stadium II) zahlreiche Arten der Kleinseggenrieder aus. Nur wenige wie *Campylium*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 4: Sekundäre progressive Sukzession auf eutrophen Anmoorstandorten großflächiger, extensiv beweideter Allmendweiden im Voralpenland
Dargestellt sind Stetigkeitsklassen und Deckungsgrade (Mittelwerte in %, + = < 1 %) in vier Sukzessionsstadien (I bis IV): nur Arten mit mindestens Stetigkeitsklasse III (in mindestens einer der Sukzessionsstadien). Soziologisches Verhalten auf Ordnungs-/Klassenebene nach ELLENBERG et al. 1992: x gesellschaftsvag, k.A. keine Angabe.

Table 4: Secondary progressive succession in eutrophic Anmoor habitats in large prealpine pastures under the influence of low-intensity cattle grazing
Frequency classes (Roman numerals) and plant cover (mean values in %, + = < 1 %) for four succession stages (I to IV) are shown. Only species with at least frequency class III in at least one of the stages were included in the table. Sociological characteristics on order- and class-level after ELLENBERG et al. 1992: x wide amplitude, k.A. no information

| | **Sukzessionsstadium** | **I** | | **II** | | **III** | | **IV** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Aufnahmezahl | 30 | | 9 | | 38 | | 9 | | |
| | Mittlere Flächengröße ($m^2$) | 16,0 | | 28,1 | | 43,2 | | 46,7 | | |
| | Mittlere Artenzahl | 35,5 | | 43,7 | | 43,9 | | 37,3 | | |
| | Höhe Gehölze (m) | - | | 5,3 | | 15,5 | | 22,9 | | |
| | Feldschicht (FS) Deckung (%) | 89 | | 61 | | 62 | | 37 | | |
| | Moosschicht Deckung (%) | 30 | | 30 | | 38 | | 46 | | |
| waldbildende Gehölzarten | | Stet | Do | Stet | Do | Stet | Do | Stet | Do | Soz. Verhalten |
| BS 1 | Alnus glutinosa | . | | . | | V | 52 | II | 3 | Alnetalia glutinosae |
| (>10m) | Picea abies | . | | . | | III | 37 | V | 71 | Piceetalia abietis |
| BS 2 | Alnus glutinosa | . | | IV | 66 | II | 4 | III | 13 | Alnetalia glutinosae |
| (5-10m) | Picea abies | . | | . | | II | 5 | II | 20 | Piceetalia abietis |
| SS | Alnus glutinosa | I | + | III | 37 | I | 2 | . | | Alnetalia glutinosae |
| (0,5-5m) | Picea abies | . | | . | | I | 3 | . | | Piceetalia abietis |
| FS | Alnus glutinosa | . | | III | 2 | . | | . | | Alnetalia glutinosae |
| (<0,5m) | Picea abies | I | + | IV | 1 | IV | 1 | IV | 2 | Piceetalia abietis |
| | Juncus inflexus | V | 23 | III | 21 | I | 4 | . | | Agrostietalia stoloniferae |
| | Juncus effusus | V | 8 | V | 2 | III | 3 | . | | Molinietalia |
| | Poa pratensis | IV | 2 | I | + | II | 3 | . | | Molinio-Arrhenatheretea |
| | Ranunculus acris | IV | 2 | II | 1 | I | + | . | | Molinio-Arrhenatheretea |
| | Galium palustre | IV | 2 | III | 1 | I | 2 | . | | Phragmitetalia |
| | Plantago lanceolata | IV | 1 | III | + | I | + | . | | Molinio-Arrhenatheretea |
| | Briza media | IV | 2 | III | 2 | I | 2 | . | | Magerrasen |
| | Mentha longifolia | III | 9 | I | + | I | 1 | . | | Agrostietalia stoloniferae |
| | Carex nigra | III | 6 | I | 3 | I | 5 | . | | Caricetalia nigrae |
| | Carex hirta | III | 4 | II | 6 | I | 2 | . | | Agrostietalia stoloniferae |
| | Epilobium parviflorum | III | 2 | II | 5 | I | + | . | | Phragmitetalia |
| | Carex panicea | IV | 3 | IV | 3 | II | 1 | . | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Equisetum palustre | III | 2 | III | 3 | II | 1 | . | | Molinietalia |
| | Epilobium palustre | II | 1 | III | 1 | I | + | . | | Moore |
| | Festuca pratensis | V | 5 | IV | 2 | II | 2 | II | + | Molinio-Arrhenatheretea |
| | Climacium dendroides | V | 8 | IV | 12 | IV | 10 | II | 6 | x |
| | Holcus lanatus | V | 5 | V | 4 | II | 2 | II | + | Molinio-Arrhenatheretea |
| | Festuca rubra | V | 5 | V | 10 | IV | 4 | II | 3 | Molinio-Arrhenatheretea |
| | Calliergonella cuspidata | V | 24 | V | 20 | IV | 18 | II | 8 | |
| | Agrostis stolonifera | V | 8 | V | 9 | V | 7 | IV | 3 | Agrostietalia stoloniferae |
| | Valeriana dioica | IV | 8 | V | 6 | IV | 6 | II | 3 | Molinietalia |
| | Primula elatior | II | + | III | 1 | V | 4 | IV | 6 | x |
| | Lysimachia nemorum | II | 4 | III | 4 | V | 8 | IV | 3 | Fagetalia |
| | Oxalis acetosella | I | 2 | III | 6 | V | 5 | V | 13 | x |
| | Carex remota | I | 2 | II | 5 | IV | 7 | IV | 9 | Fagetalia |
| | Plagiomnium affine | III | 4 | II | 5 | III | 6 | V | 7 | k.A. |
| | Plagiomnium undulatum | I | 5 | II | 4 | IV | 9 | V | 16 | Fagetalia |
| | Vaccinium myrtillus | I | 3 | | | II | 2 | III | 2 | x |
| | Hylocomium splendens | I | 3 | | | III | 11 | IV | 17 | k.A. |
| | Circaea alpina | . | | II | 3 | III | 2 | II | 2 | Fagetalia |
| | Crataegus monogyna agg. | . | | II | + | IV | + | III | + | Prunetalia spinosae |
| | Fragaria vesca | . | | III | 2 | IV | 4 | V | 2 | Epilobietea |
| | Polytrichum formosum | . | | II | 11 | IV | 6 | V | 7 | k.A. |
| | Anemone nemorosa | . | | I | + | II | + | III | + | Querco-Fagetea |
| | Sorbus aucuparia | . | | I | + | III | + | V | + | x |
| | Hypnum cupressiforme | . | | I | 3 | IV | 3 | V | 3 | k.A. |
| | Rhizomnium punctatum | . | | . | | III | 7 | II | 3 | k.A. |
| | Polygonatum verticillatum | . | | . | | II | + | III | 6 | Betulo-Adenostyletea |
| | Eurhynchium angustirete | . | | . | | II | 7 | III | 7 | k.A. |
| | Maianthemum bifolium | . | | . | | II | 1 | V | 2 | x |

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 5: Sekundäre progressive Sukzession auf mesotrophen Kalkflachmoorstandorten großflächiger, extensiv beweideter Allmendweiden im Voralpenland
Dargestellt sind Stetigkeitsklassen und Deckungsgrade (Mittelwerte in %, + = < 1 %) in drei Sukzessionsstadien (I bis III): nur Arten mit mindestens Stetigkeitsklasse III (in mindestens einer der Sukzessionsstadien). Als Bultbesiedler (B) wurden solche Arten gekennzeichnet, die in mehr als 50% ihrer Vorkommen ausschließlich auf Bulten wuchsen. Soziologisches Verhalten auf Ordnungs-/Klassenebene nach ELLENBERG et al. 1992: x gesellschaftsvag, k.A. keine Angabe.

Table 5: Secondary progressive succession in mesotrophic calcareous fens in large prealpine pastures under the influence of low-intensity cattle grazing
Frequency classes (Roman numerals) and plant cover (mean values in %, + = < 1 %) for three succession stages (I to III) are given. Only species with at least frequency class III in at least one of the stages were included in the table. B indicates species which exclusively grew on alder hummocks in more than 50 % of the cases. Sociological characteristics on order- and class-level after ELLENBERG et al. 1992: x wide amplitude, k.A. no information

| | **Sukzessionsstadium** | **I** | | **II** | | **III** | | Bultbesiedler | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Aufnahmezahl | 10 | | 6 | | 7 | | | |
| | Mittlere Flächengröße (m²) | 15,2 | | 28,0 | | 40,8 | | | |
| | Mittlere Artenzahl | 43,3 | | 46,3 | | 63,4 | | | |
| | Höhe Gehölze (m) | 0,7 | | 6,7 | | 11,3 | | | |
| | Feldschicht (FS) Deckung (%) | 56 | | 52 | | 43 | | | |
| | Moosschicht Deckung (%) | 61 | | 29 | | 28 | | | |
| waldbildende Gehölzarten | | **Stet** | Do | **Stet** | Do | **Stet** | Do | | Soziologisches Verhalten |
| BS 1 | Alnus glutinosa | . | | . | | III | 43 | | Alnetalia glutinosae |
| (>10m) | Picea abies | . | | . | | I | 2 | | Piceetalia abietis |
| BS 2 | Alnus glutinosa | . | | IV | 47 | V | 26 | | Alnetalia glutinosae |
| (5-10m) | Picea abies | . | | . | | III | 5 | | Piceetalia abietis |
| SS | Alnus glutinosa | III | 8 | V | 40 | V | 11 | | Alnetalia glutinosae |
| (0,5-5m) | Picea abies | . | | I | 4 | V | 27 | B | Piceetalia abietis |
| FS | Alnus glutinosa | III | 4 | V | 2 | IV | 1 | | Alnetalia glutinosae |
| (<0,5m) | Picea abies | II | + | V | 1 | V | 3 | B | Piceetalia abietis |
| | Eriophorum latifolium | V | 4 | . | | . | | | Tofieldietalia |
| | Leontodon hispidus | IV | 8 | . | | . | | | Magerrasen |
| | Eriophorum angustifolium | IV | 5 | . | | . | | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Carex lepidocarpa | IV | 1 | . | | . | | | Tofieldietalia |
| | Linum catharticum | IV | + | . | | . | | | Molinietalia |
| | Galium uliginosum | IV | + | . | | . | | | Molinietalia |
| | Trifolium repens | III | 8 | . | | . | | | Arrhenatheretalia |
| | Drepanocladus revolvens | V | 45 | I | + | . | | | Utricularietalia |
| | Carex hostiana | V | 4 | I | + | . | | | Tofieldietalia |
| | Eleocharis uniglumis | V | 2 | III | 2 | . | | | Phragmitetalia |
| | Briza media | IV | 2 | I | + | . | | | Magerrasen |
| | Parnassia palustris | IV | + | I | + | . | | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Menyanthes trifoliata | III | 12 | III | 4 | . | | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Mentha aquatica | V | 5 | II | 2 | III | + | | Phragmitetalia |
| | Carex rostrata | V | 7 | III | 28 | III | 13 | | Phragmitetalia |
| | Molinia caerulea | V | 4 | IV | 5 | III | + | | x |
| | Carex davalliana | V | 7 | IV | 3 | IV | 4 | | Tofieldietalia |
| | Calliergonella cuspidata | V | 21 | V | 13 | V | 14 | | k.A. |
| | Campylium stellatum | V | 10 | V | 2 | V | 2 | | Utricularietalia |
| | Potentilla erecta | V | 5 | V | + | V | + | B | Nardo-Callunetea |
| | Valeriana dioica | V | 5 | V | 5 | V | 4 | | Molinietalia |
| | Plagiomnium elatum | V | 4 | V | 15 | V | 13 | | k.A. |
| | Carex elata | IV | 37 | V | 16 | IV | 21 | | Phragmitetalia |
| | Caltha palustris | III | 3 | V | 6 | V | 5 | | Molinietalia |
| | Cardamine amara | . | | V | 4 | IV | 6 | | Montio-Cardaminetea |
| | Polytrichum formosum | . | | IV | + | V | 3 | B | k.A. |
| | Deschampsia cespitosa | . | | III | 1 | III | + | B | x |
| | Solanum dulcamara | . | | III | + | IV | + | | x |
| | Galium mollugo agg. | . | | III | + | IV | + | B | Arrhenatheretalia |
| | Plagiothecium ruthei | . | | II | 2 | III | 1 | B | k.A. |
| | Plagiomnium undulatum | . | | II | + | III | 1 | B | Fagetalia |
| | Taraxacum sect. ruderalia | . | | II | + | IV | + | B | x |
| | Dryopteris carthusiana | . | | II | + | IV | + | B | x |
| | Rhizomnium punctatum | . | | II | + | IV | 2 | B | k.A. |
| | Sorbus aucuparia | . | | II | + | V | + | B | x |
| | Oxalis acetosella | . | | I | 3 | III | 6 | B | x |
| | Thuidium delicatulum | . | | I | + | III | 7 | B | k.A. |
| | Carex remota | . | | I | 3 | III | 14 | | Fagetalia |
| | Quercus robur | . | | I | + | IV | + | B | Querco-Fagetea |
| | Primula elatior | . | | I | + | IV | + | B | x |
| | Hypnum cupressiforme | . | | I | + | V | 7 | B | k.A. |
| | Paris quadrifolia | . | | . | | III | + | B | Fagetalia |
| | Dicranodontium denudatum | . | | . | | IV | 1 | B | k.A. |
| | Berberis vulgaris | . | | . | | IV | + | B | Prunetalia spinosae |
| | Fragaria vesca | . | | . | | IV | + | B | Epilobietea |

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

*stellatum, Carex davalliana, C. flava, C. pulicaris, Bryum pseudotriquetum, Dactylorhiza incarnata* und *Epipactis palustris* sind durchgehend in der kompletten Sukzessionsserie vom Kalkflachmoor zum Erlenbruchwald vertreten. Die *Drepanocladus revolvens*-Rasen haben unter der Baumschicht aus Schwarzerlen keine Existenzmöglichkeit mehr. Stattdessen werden neben den bereits im Offenlandstadium vorherrschenden Arten *Carex elata* und *Calliergonella cuspidata* nun zusätzlich *Plagiomnium elatum* und *Carex rostrata* dominant. Bereits im Pionierwaldstadium wandern zahlreiche *Querco-Fagetea-* und *Fagetalia*-Arten ein, die vornehmlich die von der Schwarzerle gebildeten Bulte besiedeln (s. Kap. 4.5 und Tab. 5). In den Schlenken etablieren sich *Alno-Ulmion-* und *Alnion*-Arten neben den zahlreichen aus dem Offenlandstadium übrig gebliebenen *Phragmitetalia-* und *Molinietalia*-Arten.

Das Endstadium der Waldentwicklung auf Kalkflachmooren unterscheidet sich deutlich von jenem auf Anmooren. Die geringere Nährstoffversorgung der Kalkflachmoore macht sich durch eine weniger dichte und weniger beschattende Baumschicht, geringere Wuchshöhen der Schwarz-Erlen und einen höheren Lichtgenuss der Feldschicht bemerkbar (vgl. Zeigerwerte in Tab. 3). Die bessere Lichtversorgung ist ein ausschlaggebender Faktor für die dichtere Strauchschicht aus Traubenkirsche (*Prunus padus)* und Faulbaum (*Frangula alnus)*, die reichliche Verjüngung von Schwarzerle und Fichte in Feld- und Strauchschicht und die deutlich höheren Artenzahlen in der Feld- und Moosschicht. Dabei weist ein hoher Anteil von Arten des *Caricion davallianae* und *Magnocaricion* sowie ein geringerer Anteil an *Fagetalia-* und *Alno-Ulmion*-Arten auf die nassen, zum Erlenbruchwald (*Carici elongatae-Alnetum glutinosae*) vermittelnden Bedingungen hin. Nährstoffzeiger wie *Sambucus nigra, Urtica dioica, Equisetum arvense* und *Rubus idaeus* fehlen hier im Gegensatz zum *Pruno-Fraxinetum* ganz.

Für die **Zwischenmoore** ist, einhergehend mit den Zeigerwerten für die Bodenreaktion (Tab. 3), eine starke Zunahme von Hoch- und Zwischenmoorarten zu beobachten (Tab. 6). Die verminderte Beweidungsintensität ermöglicht das Wachstum von bultbildenden Torfmoosen: für das Spirkenfilz (Stadium II) ist ein Mosaikkomplex aus reliktären Braunmoospolstern und minerotrophen Schlenken sowie neu aufwachsenden kleinen Regenmoorinseln (aus hohen, steilen *Sphagnum*-Bulten) charakteristisch. Die lichtbedürftigen Arten von Stadium I wie *Scorpidium scorpioides, Trichophorum cespitosum, Schoenus ferrugineus, Carex hostiana* und *Rhynchospora alba* gehen in Stadium II deutlich zurück. Unter anderem fallen *Utricularia minor, Pinguicula alpina, Drosera longifolia, Sesleria albicans* und *Sphagnum tenellum* ganz aus. Die bultbildenden Arten, namentlich *Sphagnum magellanicum*, *S. capillifolium* und *S. rubellum,* nehmen dagegen stark zu. Dies gilt ebenso für Bultbesiedler wie *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris, Calypogeia neesiana, Dicranodontium denudatum* und *Bazzania trilobata*, für die die Bultbildung durch die Torfmoose Grundvoraussetzung für ihre Etablierung ist. Während das Spirkenfilz (Stadium II) den *Scheuchzerio-Caricetea*-Arten noch ausreichend lichtreiche Standorte bot, ist der Übergang zum Fichtenmoorwald (III) durch ihren weitgehenden Verlust gekennzeichnet. Unter der dichten Baumschicht sind zwar weiterhin *Sphagnum*-Arten dominant, die N-Zeigerwerte deuten aber eine verstärkte Eutrophierung an. Waldmoose wie *Thuidium tamariscinum, T. delicatulum, Hylocomium splendens, Riccardia latifrons, Polytrichum formosum* und *Dicranodontium denudatum besiedeln* die vererdenden Bultkronen. Hier finden sich auch beweidungsempfindliche *Querco-Fagetea*-Arten, wie *Melica nutans, Daphne mezereum, Polygonatum verticillatum, P. multiflorum, Primula elatior* und *Brachypodium sylvaticum* ein.

### 4.5. Artenzahlentwicklung

Die höchsten Artenzahlen hinsichtlich der α-Diversität werden in den untersuchten Moortypen in späteren Sukzessionsstadien (II, III) und nicht im gehölzfreien Stadium (I) erreicht (Tab. 7). Verantwortlich sind hierfür vor allem die Moose, die in den Stadien II, III und IV signifikant höhere Artenzahlen aufweisen. Eine wesentliche Ursache ist die Entstehung von trockenen Bultstandorten im Laufe der Sukzession, die von weniger nässetoleranten Arten besiedelt werden können und die die Artengarnitur der nassen Schlenkenstandorte ergänzen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 6: Sekundäre progressive Sukzession auf oligo-/mesotrophen Zwischenmoorstandorten großflächiger, extensiv beweideter Allmendweiden im Voralpenland
Dargestellt sind Stetigkeit und Deckungsgrade (Mittelwerte in %, + = < 1 %) in drei Sukzessionsstadien (I bis III): nur Arten mit mindestens Stetigkeitsklasse III (in mindestens einer der Sukzessionsstadien). Als Bultbesiedler (B) wurden solche Arten gekennzeichnet, die in mehr als 50% ihrer Vorkommen ausschließlich auf Bulten wuchsen. Soziologisches Verhalten auf Ordnungs-/Klassenebene nach ELLENBERG et al. 1992: x gesellschaftsvag, k.A. keine Angabe.

Table 6: Secondary progressive succession in oligo-/mesotrophic transition mires in large prealpine pastures under the influence of low-intensity cattle grazing
Frequency classes (Roman numerals) and plant cover (mean values in %, + = < 1 %) for three succession stages (I till III) are given. Only species with at least frequency class III in at least one of the stages were included in the table. B indicates species which exclusively grew on hummocks in more than 50 % of the cases. Sociological characteristics on order- and class-level after ELLENBERG et al. 1992: x wide amplitude, k.A. no information

| | **Sukzessionsstadium** | **I** | | **II** | | **III** | | Bultbesiedler | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Aufnahmezahl | 10 | | 19 | | 13 | | | |
| | Mittlere Flächengröße (m²) | 16,0 | | 29,4 | | 41,9 | | | |
| | Mittlere Artenzahl | 49,6 | | 64,1 | | 59,2 | | | |
| | Höhe Baumschicht (m) | 0,4 | | 5,7 | | 10,7 | | | |
| | Feldschicht (FS) Deckung (%) | 63 | | 64 | | 33 | | | |
| | Moosschicht Deckung (%) | 58 | | 75 | | 62 | | | |
| waldbildende Gehölzarten | | **Stet** | Do | **Stet** | Do | **Stet** | Do | | Soziologisches Verhalten |
| BS 1 | Alnus glutinosa | . | | . | | II | 8 | | Alnetalia |
| (>10m) | Picea abies | . | | I | 2 | II | 15 | | Piceetalia |
| | Pinus x rotundata | . | | . | | I | 7 | | Sphagnetalia |
| BS 2 | Alnus glutinosa | . | | . | | IV | 19 | | Alnetalia |
| (5-10m) | Picea abies | . | | II | 12 | IV | 31 | | Piceetalia |
| | Pinus x rotundata | . | | I | 1 | II | 44 | | Sphagnetalia |
| SS | Alnus glutinosa | II | 8 | II | 6 | IV | 8 | | Alnetalia |
| (0,5-5m) | Picea abies | II | 1 | V | 17 | V | 27 | B | Piceetalia |
| | Pinus x rotundata | . | | III | 8 | I | 20 | B | Sphagnetalia |
| FS | Alnus glutinosa | III | 5 | II | 1 | IV | 1 | | Alnetalia |
| (<0,5m) | Picea abies | V | 1 | V | 5 | V | 2 | B | Piceetalia |
| | Pinus x rotundata | . | | III | 1 | I | 1 | B | Sphagnetalia |
| | Utricularia minor | III | 1 | . | | . | | | Utricularietalia |
| | Schoenus ferrugineus | V | 15 | II | 6 | . | | | Tofieldietalia |
| | Primula farinosa | V | 2 | II | 2 | . | | | Tofieldietalia |
| | Leontodon hispidus | V | 3 | III | 2 | . | | | Magerrasen |
| | Eriophorum latifolium | V | 3 | III | 1 | . | | | Tofieldietalia |
| | Parnassia palustris | V | 2 | III | 2 | . | | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Aster bellidiastrum | V | 1 | III | 2 | . | | | Seslerietalia |
| | Drepanocladus revolvens | V | 21 | IV | 7 | . | | | Utricularietalia |
| | Juncus articulatus | V | 3 | IV | 2 | . | | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Scorpidium scorpioides | IV | 14 | I | 2 | . | | | Utricularietalia |
| | Trichophorum cespitosum | IV | 12 | II | 7 | . | | | Oxycocco-Sphagnetea |
| | Pinguicula vulgaris | IV | + | II | + | . | | | Tofieldietalia |
| | Carex lepidocarpa | IV | + | II | 1 | . | | | Tofieldietalia |
| | Trichophorum alpinum | IV | 2 | III | 1 | . | | | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Tofieldia calyculata | IV | 2 | III | 2 | . | | | Tofieldietalia |
| | Linum catharticum | IV | 1 | III | 1 | . | | | Molinietalia |
| | Rhynchospora alba | III | 7 | I | 2 | . | | | Scheuchzerietalia |
| | Calliergon trifarium | III | 3 | I | + | . | | | Scheuchzerietalia |
| | Scheuchzeria palustris | III | 3 | II | 2 | . | | | Scheuchzerietalia |
| | Calluna vulgaris | III | 2 | II | 13 | . | | | Nardo-Callunetea |
| | Salix repens | III | 1 | III | 1 | . | | | Alnetalia |
| | Briza media | III | + | III | 1 | . | | | Magerrasen |
| | Dactylorhiza traunsteineri | II | + | III | + | . | | | Caricetalia nigrae |
| | Homalothecium nitens | II | 2 | IV | 6 | . | | B | Scheuchzerio-Caricetea |
| | Carex hostiana | V | 5 | II | 3 | I | + | | Tofieldietalia |
| | Sphagnum rubellum | III | 3 | II | 21 | I | + | B | Sphagnetalia magellanici |
| | Eriophorum vaginatum | III | + | II | 5 | II | 4 | B | Oxycocco-Sphagnetea |
| | Campylium stellatum | V | 20 | V | 5 | II | + | | Utricularietalia |
| | Carex panicea | V | 5 | V | 3 | II | + | | Scheuchzerio-Caricetea |

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Potentilla erecta | V | 4 | V | 5 | IV | + | | Nardo-Callunetea |
| Carex elata | V | 20 | V | 25 | IV | 12 | | Phragmitetalia |
| Molinia caerulea | V | 9 | V | 12 | V | 12 | | x |
| Frangula alnus | V | 1 | V | 5 | V | 3 | B | Alnetalia |
| Betula pubescens ssp. carpat. | III | + | IV | + | III | 11 | | Piceetalia |
| Plagiomnium elatum | III | 4 | IV | 5 | IV | 4 | | k.A. |
| Aulacomnium palustre | III | 3 | V | 5 | IV | 1 | B | Oxycocco-Sphagnetea |
| Calliergonella cuspidata | III | 11 | V | 14 | IV | 3 | | k.A. |
| Sphagnum magellanicum | III | 3 | V | 18 | V | 23 | B | Sphagnetalia magellanici |
| Valeriana dioica | III | 4 | V | 5 | V | + | | Molinietalia |
| Epipactis palustris | II | + | III | 5 | I | + | | Tofieldietalia |
| Carex rostrata | II | 19 | III | 2 | II | 4 | | Phragmitetalia |
| Menyanthes trifoliata | II | 8 | IV | 7 | II | 7 | | Scheuchzerio-Caricetea |
| Sphagnum angustifolium | I | + | III | 7 | II | 38 | B | Sphagnetalia magellanici |
| Polytrichum strictum | II | + | V | 5 | V | 2 | B | Sphagnetalia magellanici |
| Thuidium tamariscinum | I | + | I | 3 | IV | 10 | B | k.A. |
| Hylocomium splendens | I | 3 | II | 5 | III | 4 | B | k.A. |
| Sphagnum capillifolium | I | + | III | 26 | IV | 13 | B | k.A. |
| Vaccinium myrtillus | . | | IV | 3 | V | 8 | B | x |
| Riccardia latifrons | . | | II | + | III | 2 | | k.A. |
| Sorbus aucuparia | . | | II | + | IV | + | B | x |
| Caltha palustris | . | | II | 4 | IV | 3 | | Molinietalia |
| Berberis vulgaris | . | | I | + | III | + | B | Prunetalia |
| Dryopteris carthusiana | . | | I | + | III | + | B | x |
| Plagiomnium undulatum | . | | I | 5 | IV | 1 | | Fagetalia |
| Polytrichum formosum | . | | I | + | IV | 1 | B | k.A. |
| Bazzania trilobata | . | | I | 2 | IV | 3 | B | Piceetalia |
| Calypogeia neesiana | . | | I | 1 | IV | 2 | B | k.A. |
| Rhizomnium punctatum | . | | I | 19 | V | 8 | | k.A. |
| Dicranodontium denudatum | . | | I | 3 | V | 7 | B | k.A. |
| Tetraphis pellucida | . | | . | | III | + | B | k.A. |

Die hohen Gesamtartenzahlen der Sukzessionsserien (γ-Diversität) spiegeln die Vielfalt unterschiedlicher standortökologischer Bedingungen hinsichtlich Lichtklima, Bodenreaktion, Bodenfeuchte und Nährstoffangebot in den verschiedenen Sukzessionsstadien wider. Pflanzenarten, die sich hinsichtlich ihrer Vorkommensamplitude auf bestimmte Sukzessionsstadien beschränken, haben einen Anteil am Gesamtartenbestand der Sukzessionsserien (γ-Diversität) von 47 % in den Anmooren, von 58 % in den Kalkflachmooren und von 59 % in den Zwischenmooren (Tab. 8). Wären nur noch Waldstadien (Stadium III und/oder IV) vorhanden (z. B. aufgrund von Nutzungsaufgabe), würden die obligaten Offenlandarten (nur in Stadium I und II vorkommend) ausfallen: die γ-Diversität wäre dann auf den Anmoorstandorten um 52 Pflanzenarten (= 19 % bezogen auf die Gesamtartenzahl), auf den Flachmoorstandorten um 71 Arten (= 29 %) und auf den Zwischenmoorstandorten um 87 Arten (= 31 %) reduziert. Der Verlust an Rote-Liste-Arten würde sich auf 7 (–35 % bezogen auf die Gesamtzahl an Rote-Liste-Arten der Sukzessionsserie), 27 (–64 %) bzw. 34 Pflanzenarten (–49 %) belaufen. Die Anteile von Rote Liste-Arten sind in den frühen Sukzessionsstadien am höchsten und steigen außerdem mit abnehmender Trophie der Moorstandorte: in den Zwischenmooren ist der Anteil von Rote-Liste (RL) Arten mit 24 % (69 von 285 Arten, Tab. 8) am höchsten, gefolgt von den Kalkflachmooren mit einem Anteil von 18 % und den Anmooren mit einem Anteil von 7 %.

## 5. Diskussion

Die Wiederbewaldung von Mooren nach Aufgabe der landwirtschaftlichen Nutzung ist nur eine von mehreren möglichen Sukzessionsrichtungen. Die Bewaldungsfreudigkeit hängt von der Vornutzung, der Trophie und den Nässebedingungen, der Nähe von Mutterbäumen und dem Sameninput sowie der Bereitstellung von Keimungsnischen ab. In eutrophen, bisher als Heuwiesen genutzten Mooren verharrt die Brachesukzession aufgrund der hohen Biomasseproduktion und Streuakkumulation selbst bei intensivem Sameneintrag von stand-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 7: Mittlere Artenzahlen für Gefäßpflanzen- und Moosarten auf den Probeflächen (α-Diversität) sowie von Pflanzenarten, die ausschließlich auf Bulten wachsen
Die Probeflächengröße ist unterschiedlich (s. Methodenteil) und orientiert sich am Minimumareal der Pflanzengesellschaften und der Homogenität der untersuchten Standorte. Gruppenzugehörigkeit mit DUNCAN-Mittelwerttest getestet. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede mindestens auf dem 5 %-Niveau.

Table 7: Mean species numbers of vascular plants and mosses (α-diversity) on variously sized releveès, depending on minimum area
(15–16 $m^2$ for succession stage I, 28–30 $m^2$ for stage II and 40–46 $m^2$ for stages III and IV). Species exclusively growing on hummocks were treated separately. Statistical significance was tested with a DUNCAN-Test (small letters indicate affiliation to groups on 5%-level).

| Sukzessionsstadium | | I | II | III | IV | p |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Mittlere Artenzahl | | | | | | |
| Anmoore | Gefäßpflanzen | 32,2 ab | 38,1 b | 35,2 ab | 29,3 a | 0,082 |
| | Moose | 3,4 a | 5,6 b | 8,7 c | 8,0 c | <0,001 |
| Kalkflachmoore | Gefäßpflanzen | 36,9 a | 35,7 a | 45,3 b | - | 0,024 |
| | Moose | 6,4 a | 10,7 b | 18,1 c | - | <0,001 |
| Zwischenmoore | Gefäßpflanzen | 38,6 ab | 48,3 b | 36,9 a | - | 0,028 |
| | Moose | 11,0 a | 15,8 b | 22,3 c | - | <0,001 |
| Mittlere Artenzahl auf Bulten wachsender Pflanzen | | | | | | |
| Anmoore (nicht untersucht) | | | | | | |
| Kalkflachmoore | Gefäßpflanzen | 0,2 a | 1,7 a | 13,7 b | - | <0,001 |
| | Moose | 0,3 a | 3,8 b | 9,7 c | - | <0,001 |
| Zwischenmoore | Gefäßpflanzen | 1,6 a | 9,5 a | 11,1 a | - | 0,052 |
| | Moose | 2,8 a | 6,8 a | 13,7 b | - | 0,001 |

Tabelle 8: Artenzahlen (Gefäßpflanzen und Moose) in den einzelnen Sukzessionsstadien (jeweils alle Arten und Rote-Liste- = RL-Arten) aufgeteilt nach Artengruppen unterschiedlicher Vorkommensamplitude und Gesamtartenzahlen der Sukzessionsserien

Table 8: Species numbers (vascular plants and mosses) of succession stages (all species and Red List species, respectively) subdivided into groups of different successional range and cumulative species numbers of the succession series

| Vorkommen in Sukzessionsstadien | Anmoor | | Kalkflachmoor | | Zwischenmoor | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | alle Arten | RL-Arten | alle Arten | RL-Arten | alle Arten | RL-Arten |
| nur in I | 28 | 4 | 44 | 19 | 10 | 6 |
| nur in I und II | 24 | 3 | 27 | 8 | 77 | 28 |
| nur in III und/oder IV | 77 | 6 | 66 | 6 | 54 | 5 |
| in I, II, III und IV | 98 | 2 | 61 | 9 | 76 | 26 |
| nicht eindeutig | 45 | 5 | 37 | 0 | 68 | 4 |
| Gesamtartenzahl der Sukzessionsserie | 272 | 20 | 235 | 42 | 285 | 69 |

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ortgerechten Gehölzen über Jahrzehnte in waldfreien Zwischenstadien wie Röhrichten und Großseggenriedern (ROSENTHAL 2010). Auf oligo- und mesotrophen Moorstandorten dagegen begünstigen die höhere Lichtverfügbarkeit am Boden (KOTOWSKI & VAN DIGGELEN 2004) und die Nährstofflimitierung potentiell dominanzfähiger Arten die Keimung und Etablierung von Bäumen. Voraussetzung für die rasche Wiederbewaldung auch solcher, potentiell bewaldungsfreundlicher Moorstandorte ist aber, dass das „invasion window in time" (DEBUSSCHE & LEPART 1992) genutzt wird bevor sich hochwüchsige Horstgräser wie z. B. *Molinia caerulea*, *Carex elata* und *C. rostrata* durchsetzen und bewaldungsfeindliche intermediäre Dauerstadien bilden (FOSSATI & PAUTOU 1989, GÜSEWELL et al 1998, DIEMER et al. 2001). Dazu ist ein hoher Sameneintrag erforderlich, der bei Schwarzerlen auf einen ca. 30 m breiten Saum im Lee von mannbaren Mutterbäumen beschränkt ist (PERINGER & ROSENTHAL 2009).

Der Beweidung kommt je nach Standortbedingungen (Trophie, Säuregrad) und den sukzessionsrelevanten Gehölzarten eine unterschiedliche Bedeutung für den Bewaldungsprozess zu: die sukzessionshemmende Wirkung von Gehölzverbiss verliert bei abnehmender Trophie der Moore immer mehr an Bedeutung, zumal keine der relevanten Baumarten selektiv vom Weidevieh verbissen wird. Die Wirkungen des Viehtritts sind ebenfalls unterschiedlich sukzessionsrelevant: in den weichen Böden der An- und Kalkflachmoore können Bodenverwundungen und in regelmäßig begangenen Bereichen persistente Bult-Schlenken-Systeme (VOSS 2001, LEDERBOGEN et al. 2004) mit einem hohen Invasionspotential für die nässetoleranten Schwarzerlen entstehen (PERINGER & ROSENTHAL 2009), während die Sukzession zum Wald in den Zwischenmooren durch Störung des Torfmooswachstums und (partielle) Zerstörung der Torfmoosbulte (als Initiale der Fichten-/Kiefernetablierung) selbst bei geringer Beweidungsintensität gehemmt ist.

Wo die Etablierung waldbildender Gehölze das (langsame) Wachstum von Torfmoosbulten (biogene Bultbildung) zur Voraussetzung hat („facilitation" nach CONNEL & SLATYER 1977), ist die Sukzessionsgeschwindigkeit gering und die Wiederbewaldung erfolgt nur langsam, zumal die Bäume auf den nährstoffarmen Standorten auch nur langsam heranwachsen (Höhenwachstum der Spirke 2,15 cm/Jahr, LEDERBOGEN et al. 2004). Selbst schwache Beweidung stabilisiert die charakteristischen Mosaikkomplexe der minerotrophen Spirken- und Fichtenfilze (*Carex lasiocarpa-Pinus* x *rotundata*-Gesellschaft, WAGNER 2000), die aus einem Braunmoosteppich, markant herausmodellierten, baumbestandenen Torfmoosbulten und minerotrophen Zwischenmoorschlenken bestehen. Die Hemmung des Bultwachstums durch Viehtritt verhindert nicht nur die Ausbildung einer geschlossenen Torfmoosdecke, sondern auch den Kronenschluss der Bäume. Erst wenn die Beweidung aufhört, entstehen die hier dokumentierten Fichtenmoorwälder vor allem im Randbereich von Spirkenfilzen mit der relativ nährstoffreichsten (*Crepis paludosa*-) Ausbildung (nach WAGNER 2000) der *Carex lasiocarpa-Pinus* x *rotundata*-Gesellschaft. Die nährstoffärmeren Ausbildungen auf Standorten mit geringem Mineralwassereinfluß können sich dagegen zum ombrotraphenten Spirkenfilz (*Pino mugo-Sphagnetum magellanici*) weiter entwickeln (LEDERBOGEN et al. 2004). Nährstoffärmste Ausbildungen der minerotrophen Spirkenfilze im Einflussbereich mineralreichen Hangdruckwassers (*Scorpidium*-Ausbildung nach WAGNER 2000) sind auch ohne Beweidung floristisch und strukturell stabile Pflanzengesellschaften, da die ebenfalls vorhandene Fichte hier im Wachstum stark gehemmt ist und mit der Spirke koexistiert.

Die bultbildenden Arten wirken als Sukzessionspromotoren (FALINSKA 1991), indem sie geeignete (trockenere) Standorte für die späteren waldbildenden Gehölzarten schaffen, die sich in den nassen Weiderasen nicht etablieren können. Die Schwarzerle ist aufgrund ihrer Pioniereigenschaften (rasche Keimung auch auf nassen Böden, rasches Höhenwachstum und gute Regeneration nach Verbiss, ESCHENBACH 1995) für die rasche Besiedlung dieser Standorte prädestiniert, während die Fichte auf die Schaffung geeigneter trockener Keimungsstandorte durch die Erle angewiesen ist, mithin erst nach der Erle einwandern kann. Schattentoleranz und Langlebigkeit erlauben aber letztlich eine Unterwanderung und Übergipfelung der Erlenbestände. In den Zwischenmooren liefern wohl, anders als teilweise in der Literatur vermutet (WAGNER 2000), die *Sphagnum*-Bulte und nicht die Bäume die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Initial-„Zündung“ für die sekundäre Sukzession, weil die waldbildenden Baumarten (Fichte, Moorkiefer) auf die Bultbildung der Torfmoose angewiesen sind.

Die bisher in der Literatur beschriebenen Artenzahlentwicklungen nach dem Brachfallen von Moorgrünland sind vor dem Hintergrund der hier vorliegenden Ergebnisse differenzierter zu betrachten: Bisherige Untersuchungen belegten nicht nur für eutraphente Sumpfdotterblumenwiesen (ROSENTHAL 2010), sondern auch für mesotraphente Kleinseggenrieder (FOSSATI & PAUTOU 1989, MIDDELTON et al. 2006, PEINTINGER & BERGAMINI 2006) Artenverluste durch die Ausbreitung von stark beschattenden Hochstauden- und Hochgrasbeständen und die Akkumulation dicker Streudecken (JENSEN & GUTEKUNST 2003, WELTZIN et al. 2005). Durch die Wiederbewaldung mit Erlen und/oder die Ausbreitung von Torfmoosen ergeben sich aber offenbar diversitätsfördernde Bedingungen, weil kleinräumig neue standörtliche und floristische Gradienten entstehen, die in Hochstauden- und Hochgrasbeständen nicht existieren.

Die Erzeugung von Lichtgradienten (Entstehung von Waldinnenklima), die Bultbildung (Erlen- bzw. *Sphagnum*-Bulte) und damit einhergehende Veränderungen des Bodenmilieus und der Bodenfeuchte sowie Störungsgradienten (Bulte werden nicht mehr durch Tritt beeinflusst) schaffen erweiterte Standortgradienten, die die Etablierung neuer Arten und damit einen Anstieg der Artenzahlen ermöglichen. Die aus Erlenbruchwäldern bereits von DÖRING (1987) beschriebenen Komplexgesellschaften bestehen aus höhenschichtenparallelen Feuchtestufen, die offenbar erst im Laufe der Sukzession durch das Bultwachstum der Erlen entstehen. Während *Fagetalia*-Arten wie *Cardamine trifolia, Galium odoratum*, *Paris quadrifolia*, *Melica nutans* und *Plagiomnium undulatum* die Bultkronen besetzen, werden die dazwischen befindlichen Schlenken von Pflanzenarten des *Alnion* und der *Phragmitetea* besiedelt. Im Gegensatz zu Davallseggenriedern, bei denen nach dem Brachfallen keine Wiederbewaldung beobachtet wurde (DIEMER et al. 2001, PEINTINGER & BERGAMINI 2006), zieht die Invasion von Schwarzerlen die Etablierung neuer Gefäßpflanzen- und Moosarten bereits im Pionierwaldstadium (II) nach sich. Interessanterweise deutet sich auch bei PEINTINGER & BERGAMINI in den älteren Stadien (15–30 Jahre) eine Artenzunahme (nur in Bezug auf die Moose) aufgrund der Bultbildung der Horstgräser an. Die Untersuchungen von FOSSATI & PAUTOU (1989) bestätigen, dass es durch die Invasion von Bäumen nach einem artenarmen hochgrasdominierten Zwischenstadium (mit *Molinia caerulea, Cladium mariscus* und *Schoenus nigricans*) zu einem Wiederanstieg der Artenzahlen kommt.

In den Zwischenmooren ergibt sich aus dem Zusammenspiel von biogener Bultbildung und Entwicklung einer Strauchschicht einerseits und der Stabilisierung der Schlenkenstrukturen durch Viehtritt andererseits ein erweiterter pH-, Feuchte- und Lichtgradient, der für die hohen Artenzahlen der minerotrophen Fichten- und Spirkenfilze verantwortlich ist. Die trockenen Bultkronen und Bultflanken sind bevorzugte Etablierungsorte für typische Hochmoorarten wie *Polytrichum strictum, Sphagnum angustifolium, Vaccinium oxycoccus* und *Pinus* x *rotundata*.

Das Vorhandensein vollständiger Sukzessionsserien in den hier untersuchten Allmendweiden garantiert aktuell eine hohe Artendiversität ($\gamma$-Diversität) auf der Landschaftsebene. So wird die geringere $\alpha$-Diversität von beweideten gegenüber gemähten Kalk-Kleinseggenriedern (Streuwiesen, STAMMEL et al. 2003) in großflächigen Allmendweiden mehr als aufgewogen; z. B. finden viele beweidungsempfindliche Streuwiesenarten wie *Serratula tinctoria* oder *Betonica officinalis* im Randbereich von Erlenpionierwäldern geeignete Standortbedingungen. Allerdings deuten sich durch Veränderungen der Weideführung in den Allmendweiden (s.o.) Entwicklungen an, die auf den Verlust der Offenlandstadien und der entsprechenden an sie gebundenen Pflanzenarten hinauslaufen (LEDERBOGEN et al. 2004, PERINGER & ROSENTHAL 2009). Die hohen Anteile von Rote-Liste-Arten, deren Vorkommen auf die Offenlandstadien beschränkt sind, verdeutlicht die große Bedeutung der Offenhaltung für den Artenschutz in diesen Gebieten!

Der Nutzen der großflächigen, selektiven und weitgehend ungeregelten Beweidung für die Diversität besteht darin, dass sie die Entwicklung von räumlichen Komplexen der verschiedenen Sukzessionsstadien in der Landschaft fördert. Erst dieses sich aus dem Weidever-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

halten der Tiere und aus dem unterschiedlich raschen Nacheinander der Pflanzengesellschaften ergebende Nebeneinander ermöglicht die außergewöhnlich hohen Pflanzenartenzahlen auf kleinstem Raum. Aus naturschutzfachlicher Sicht ist dieses Landschaftsmosaik auch deshalb so wertvoll, weil nicht nur die offenen Niedermoore (*Caricion davallianae*- und *Caricion lasiocarpae*-Gesellschaften) FFH-Lebensraumtypen darstellen, sondern auch einige der sich im Laufe der progressiven Sukzession daraus entwickelnden (sogar als prioritäre Lebensraumtypen geltenden) Waldgesellschaften (Schwarzerlenwälder LRT 91E0 und Bergkiefern-Moorwälder LRT 91D3, SSYMANK et al. 1998).

Allerdings kann die progressive Sukzession in den Moorstandorten beim aktuell betriebenen Management (Koppelung, Umtrieb, Düngung der Mineralböden) in vielen Allmendweiden allein durch Beweidung langfristig nicht aufgehalten werden. Die geringe Moorbeweidung und rasche Waldsukzession ist vor allem in den Mooren jener Allmendweiden problematisch, die einen hohen Anteil gedüngter Fettweiden und damit konkurrierende, attraktivere Futterressourcen aufweisen. Wie das Management naturschutzkonform (Erhaltung der Offenlandstadien) angepasst werden kann, zeigen die Erfolge (geringe Bewaldungstendenz) in Allmendweiden, die keine gedüngten Fettweiden enthalten und wo die Moorstandorte daher stark mitbeweidet werden. Ansonsten muss das traditionell schon immer praktizierte Schwenden (Entbuschung) zunehmend den reduzierten Verbiss ersetzen, um Struktur-, Habitat- und Artenvielfalt dieser Gebiet zu erhalten.

**Danksagung**

Ich bedanke mich bei allen Kollegen aus dem Allmendeprojekt (BMBF- und EU-Förderung 1999-2006) für die gute Zusammenarbeit während dieser ertragreichen Zeit, insbesondere bei Herrn Dr. Dirk Lederbogen (Uhingen), Frau Dr. Dagmar Scholle (Saarbrücken) und Herrn Dr. Alexander Peringer (Stuttgart). Herr Hans Offenwanger übernahm die Revision der Moose. Frau Annika-Nina Grüneberg (Münster) und Herr Florian Busl (Holzkirchen) überließen mir Vegetationsaufnahmen. Die Hilfsbereitschaft der Mitarbeiter an den Naturschutzbehörden der Landratsämter in Weilheim-Schongau und Marktoberdorf sowie das freundliche Entgegenkommen der örtlichen Weidevorstände waren unentbehrliche Voraussetzung für unsere Arbeit. Daher allen ein herzliches Dankeschön.

## Literaturverzeichnis

CONNEL, J. H. & SLATYER, R. O. (1977): Mechanisms of sucession in natural communities and their role in community stability and organization. – American Naturalist: 1119–1144. Chicago.

DEBUSSCHE, M. & LEPART, J. (1992): Establishment of woody plants in mediterranean old fields: opportunity in space and time. – Landscape Ecology 6: 133–145. The Hague

DIEMER, M., OETIKER, K. & BILLETER, R. (2001): Abandonment alters community composition and canopy structure of Swiss calcareous fens. – Appl. Veg. Sci. 4: 237–246. Uppsala

DÖRING, U. (1987): Zur Feinstruktur amphibischer Erlenbruchwälder. – Tüxenia 7: 347–366. Göttingen

ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobot. 18: 248 S. Göttingen.

ESCHENBACH, C. (1995): Zur Physiologie und Ökologie der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*). – Diss. Universität Kiel.

FALINSKA, K. (1991): Plant demography in vegetation succession. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

FOSSATI, J. & PAUTOU, G. (1989): Vegetation dynamics in the fens of Chautagne (Savoie, France) after the cessation of mowing. – Vegetatio 85: 71–81.

FRAHM, J. P. & FREY, W. (2004): Moosflora. 4. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 538 S.

GÜSEWELL, S., BUTTLER, A. & KLÖTZLI, F. (1998): Short-term and long-term effects of mowing on the vegetation of two calcareous fens. – Journ. Veg. Sci. 9: 861–872. Uppsala

JENSEN, K. & GUTEKUNST, K. (2003): Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. – Basic Appl. Ecology 4: 579–587.

KOTOWSKI, W. & VAN DIGGELEN, R. (2004): Fen vegetation composition in relation to light availability. – Journ. Veg. Sci. 15: 583–594. Uppsala

LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL, G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN, B. & KAULE, G. (2004): Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung. – Angew. Landschaftsök. 62: 469 S. Bonn.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

MIDDLETON, B.A., HOLSTEN, B. & VAN DIGGELEN, R. (2006): Biodiversity management of fens and fen meadows by grazing, cutting and burning. – Appl. Veg. Sci. 9: 307–316. Uppsala

OBERDORFER, E. (1992a): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I: Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften. 3. Aufl. – Fischer, Jena, Stuttgart, New York: 314 S.

– (1992b): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche. 2. stark bearb. Aufl. – Fischer, Jena, Stuttgart, New York: 282 S.

– (1993): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III: Wirtschaftswiesen und Unkrautgesellschaften. 3. Aufl. – Fischer, Jena, Stuttgart, New York: 455 S.

– (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 8. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1051 S.

PEINTINGER, M. & BERGAMINI, A. (2006): Community structure and diversity of bryophytes and vascular plants in abandoned fen meadows. – Plant Ecol. 185: 1–17.

PERINGER, A. (2008): Analyse von Mechanismen der sekundären progressiven Sukzession von voralpinem Niedermoorgrünland zu Erlenbruchwald. – Diss. Universität Stuttgart, http://elib.uni-stuttgart.de/opus/volltexte/2008/3478/.

– & ROSENTHAL, G. (2009): Raum-Zeitmuster der Gehölzsukzession in Kalkflachmooren – Konsequenzen für das Management von extensiven Viehweiden in Oberbayern. – Naturschutz Landschaftspfl. 41/6: 173–180. Stuttgart.

QUINGER, B., SCHWAB, A., RINGLER, M., BRÄU, R., STROHWASSER, R. & WEBER, J. (1995): Lebensraumtyp Streuwiesen. – In: Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen und Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (Hrsg.): Landschaftspflegekonzept Bayern, 2/9: 403 S. München.

ROSENTHAL, G. (2010): Secondary succession in a fallow central European wet grassland. – Flora 205: 153–160.

SCHREIBER, K.-F. (2006): Langjährige Entwicklung brachgefallener Grasländer in Südwestdeutschland bei verschiedenem Management. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Rundgespräche der Kommision für Ökologie: Gräser und Grasland: 111–134. Pfeil, München.

SSYMANK, A., HAUKE, U., RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E. (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz 53. Münster.

STAMMEL, B., KIEHL, K. & PFADENHAUER, J. (2003): Alternative management of fens: response of vegetation to grazing and mowing. – Appl. Veg. Sci. 6: 245–254. Uppsala

SUCCOW, M. & JOOSTEN, H. (Hrsg.) (2001): Landschaftsökologische Moorkunde. 2. Aufl. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 622 S.

TREMMEL, K. (1992): Wandel der Kulturlandschaft im Bayerischen Alpenvorland dargestellt am Beispiel der Landschafts- und Nutzungsgeschichte der den Weilern Echelsbach, Gschwendt, Lettigenbichl und Sommerhof (Bayersoien) zugeordneten Flur unter besonderer Berücksichtigung der Allmendeweidegebiete. – Diplomarbeit FH Weihenstephan, Fachbereich Landespflege: 133 S.

VOSS, K. (2001):, Die Bedeutung extensiv beweideten Feucht- und Überschwemmungsgrünlandes in Schleswig-Holstein für den Naturschutz. – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamburg 61: 185 S.

WAGNER, A. (2000): Minerotrophe Bergkiefernmoore im süddeutschen Alpenvorland. Die *Carex lasiocarpa – Pinus* x *rotundata*-Gesellschaft. – Diss. TU München-Weihenstephan, Institut für Landespflege und Botanik, Lehrstuhl für Vegetationsökologie: 175 S.

WELTZIN, J.F., KELLER, J.K., BRIDGHAM, S.D., PASTOR, J., ALLEN, P.B. & CHEN, J. (2005): Litter controls plant community composition in a northern fen. – Oikos 110: 537–546.

Prof. Dr. Gert Rosenthal
Fachgebiet Ökologische Standort- und Vegetationskunde
Universität Kassel
Gottschalkstr. 26a
D-34127 Kassel
rosenthal@asl.uni-kassel.de

Manuskript eingereicht am 30.11.2009, endgültig angenommen am 19.02.2010.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: NS_30

Autor(en)/Author(s): Rosenthal Gert

Artikel/Article: Wiederbewaldung von beweideten Mooren des Alpenvorlandes 83-104