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

Tuexenia 21: 193–204. Göttingen 2001.

Caricetum curvulae (Krummseggenrasen) – Lebensstrategienanalyse einer alpinen Pflanzengesellschaft

– Wolfgang Frey, Tina Weppler, Harald Kürschner –

Zusammenfassung

Die Arbeit beinhaltet eine Lebensstrategienanalyse des *Caricetum curvulae*, des Krummseggenrasens der alpinen Stufe der Alpen, basierend auf pflanzensoziologischen Aufnahmen i. S. von BRAUN-BLANQUET. Die Analyse der Lebensstrategien ermöglicht es, Aufschlüsse über die funktionellen Charakteristika der Etablierung und über die Dominanz der die Gesellschaften aufbauenden Arten an potentiellen Habitaten sowie über deren Ausbreitungspotential und über die mögliche Regeneration der Gesellschaften zu erhalten. Die Analyse erlaubt es somit, die synstrategisch bzw. funktionsbiologisch relevanten Arten einer Gesellschaft zu ermitteln.

Im *Caricetum curvulae* ist die ausdauernde hemikryptophytische Lebensform in Verbindung mit Nahausbreitung und klonaler Reproduktion (Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit klonaler Reproduktion) der entscheidende Merkmalskomplex, der die Inbesitznahme und die Behauptung an dem besiedelten Extremhabitat durch die funktionsbiologisch relevanten Arten ermöglicht. Die Lebensstrategienanalyse macht zudem deutlich, dass an diesem Habitat „Siedeln vor Ausbreiten" geht, ein Phänomen, das an zahlreichen Extremhabitaten zu beobachten ist. Die vegetativen und die sehr selten gebildeten generativen Diasporen der funktionsbiologisch relevanten Arten werden nahausgebreitet, wobei die Habitatbesiedlung und -behauptung durch klonales Wachstum und durch ausgeprägte klonale Reproduktion erfolgt. Arten ohne die Fähigkeit zur klonalen Reproduktion sind in dieser Gesellschaft von untergeordneter funktionsbiologischer Bedeutung.

Abstract: *Caricetum curvulae* (Crooked sedge sward) – a life strategy analysis of an alpine plant community

A life-strategy analysis of the *Caricetum curvulae*, the Crooked sedge sward of the alpine belt of the Alps, was carried out, based on plant-sociological relevés sensu BRAUN-BLANQUET. The life-strategy analysis gives insight into functional characteristics of the species, on their establishment and dominance on potential habitats, their dispersal, and on possible regeneration of the communities.

The perennial life form, combined with short-range dispersal and clonal reproduction, is the significant character complex (perennials with short-range dispersal, with clonal reproduction) for the establishment, colonization and maintenance of a habitat by the synstrategically relevant species of the *Caricetum curvulae*. The life-strategy analysis also clearly shows that "settling instead of dispersal" is predominant, a phenomenon typical of numerous extreme environments. After short-range dispersal of asexual and the very rare sexual diaspores, habitat is colonized and maintained by distinct clonal growth and clonal reproduction. Species without the possibility of clonal reproduction are of minor functional value within the community.

Keywords: *Caricetum curvulae*, alpine plant community, life strategies, habitat colonization, habitat maintenance.

1. Einleitung

Pflanzen an Extremstandorten unterliegen erschwerten Umwelt- und Lebensbedingungen, die besondere Adaptationen an das Habitat erforderlich machen. Sie zeichnen sich durch den Besitz eines spezifischen, im Laufe der Evolution evolvierten Merkmalskomplexes aus, der unabhängig in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen durch konvergente Merkmalsdifferenzierung entstand und als „Lebensstrategie" (life history strategy) bezeichnet wird (GRIME 1979, DURING 1979, FREY & KÜRSCHNER 1991, FREY 2000). Die Analyse der Lebensstrategien in Pflanzengemeinschaften verdeutlicht solche konvergenten

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

Merkmalskomplexe und leistet damit einen Beitrag zum Verständnis ökologischer Bedingungen und Abläufe innerhalb von verschiedenen Pflanzengesellschaften. Sie gibt Aufschluss über die Mechanismen, die es den Arten ermöglichen, unter spezifischen Bedingungen zu existieren, sowie über das Etablierungs-, Behauptungs-, Reproduktions- und Ausbreitungspotential der Arten.

Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen ist der von *Carex curvula* dominierte Krummseggenrasen der alpinen Stufe der Alpen, der dort Extremhabitate besiedelt. Der Krummseggenrasen zeichnet sich durch eine geringe generative Reproduktion und ein sehr langsames Wachstum aus (GRABHERR et al. 1978, REISIGL & KELLER 1994, ERSCHBAMER et al. 1994). Die Analyse der Lebensstrategien der ihn aufbauenden Arten erbringt daher im besonderen Aufschluss über die Etablierung und Behauptung an potentiellen Habitaten, über das Ausbreitungspotential besonders der Kennarten und über die mögliche Regeneration dieser Gesellschaft.

2. Untersuchungsgebiet

Das analysierte *Caricetum curvulae* wurde im Südwesten der Steiermark (Österreich) erfasst. Das Untersuchungsgebiet umfasst den Zirbitzkogel als höchste Erhebung der südlichen Seetaler Alpen und dehnt sich nach Süden bis zum Rücken der Saualpe (nordöstlich von Klagenfurt) aus. Die Probeflächen liegen im Grenzbereich von subalpiner/alpiner Stufe in einer Höhenlage zwischen 2100 und 2330 m. Geologisch wird das Gebiet aus Altkristallin aufgebaut, das im Zuge der variszischen Orogenese metamorphisiert wurde (PASCHINGER 1976). Heute bauen daher v. a. Schiefergneise und Glimmerschiefer den Großteil des Gebirgszuges auf. Als Böden dominieren typische silikatische Verwitterungsböden, deren Podsolierung mit steigender Höhe zunimmt. Neben flachgründigen Ranker-Braunerden gibt es in der Kammregion Podsol, nackten Fels (Plagioklasgneis) und Felsschutt.

3. Material und Methoden

Die Lebensstrategienanalyse des *Caricetum curvulae* basiert auf pflanzensoziologischen Aufnahmen i. S. von BRAUN-BLANQUET (1964). Die Artmächtigkeitsskala richtet sich nach DIERSCHKE (1994) (Artmächtigkeit 1m sensu DIERSCHKE 1994 und FREY & LÖSCH 1998), bei den Kryptogamen nach FREY (1933, in KLEMENT 1955). Die Datenerfassung (Vegetationsaufnahme) fand im Sommer 1999 statt.

Die Klassifizierung der einzelnen Lebensstrategien folgt FREY & HENSEN (1995) und FREY & LÖSCH (1998). Die für die Beurteilung des Ausbreitungsverhaltens relevanten Typen wurden im wesentlichen aus eigenen Untersuchungen ermittelt, zum Teil wurden Literaturangaben herangezogen (LUFTENSTEINER 1982, MÜLLER-SCHNEIDER 1986, LINDACHER 1995). Die Lebensstrategien beinhalten die Merkmalskomplexe Stressverhalten, Lebensform, Lebensdauer, Reproduktionsverhalten [generative, vegetative s.str. und klonale Reproduktion (URBANSKA 1992, FREY & HENSEN 1995) und Ausbreitungspotential [Pendeln, Achorie, Engy- und Telechorie (FREY & HENSEN 1995)]. Die Darstellung der unterschiedlichen Lebensstrategien bzw. Funktionstypen erfolgte mit Hilfe gewichteter Lebensstrategien-Spektren, die auf der Berechnung des mittleren Gruppenmengenanteils (GM) beruhen (vgl. FREY & KÜRSCHNER 1991). Diese gewichteten Spektren verdeutlichen die biologische Relevanz des jeweiligen Funktionstyps in der untersuchten Einheit. Der Komplex „Vegetative Reproduktion, Habitatbesiedlung und -behauptung" ist eingehend in FREY & LÖSCH (1998), FREY & KÜRSCHNER (2001) und FREY & HEINKEN (2001) dargestellt.

Die experimentelle Erfassung der potentiellen Ausbreitungsweiten einiger charakteristischer Kenn- bzw. Differentialarten erfolgte nach dem Winkelversuch, bei dem die Ausbreitungsweite der Diaspore über ihren Flugwinkel in einem linearen Windprofil berechnet wird (HENSEN & MÜLLER 1997). Die potentiellen Flugweiten von je 25 reifen Diasporen und Thallusfragmenten (*Alectoria ochroleuca*) wurden bei fünf verschiedenen Windgeschwindigkeiten ermittelt. Die Messungen fanden an einem Gebläse des Instituts für Luft- und Raumfahrt der TU Berlin statt.

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

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1. Phytosoziologie: *Caricetum curvulae* Rübel 1911

In der alpinen und nivalen Stufe der Zentralalpen (2500–2800 m) stellt das *Caricetum curvulae* die Klimaxgesellschaft auf kalkarmen Substraten dar. Die hohen Niederschlagsmengen, die lange Schneebedeckung (Schneeschutz) und die kurze Vegetationszeit führen zur Ausbildung einer typischen Rasengesellschaft (arktisch-alpine Urwiese), die jedoch extreme Windkanten meidet. Auf den sanften Buckeln, in Mulden und auf flachen Kuppen des Zirbitzkogels/Steiermark stockt das *Caricetum curvulae* aufgrund klimatischer und edaphischer Bedingungen bereits auf einer Höhe von 2100 m in typischer Ausprägung. Bei einer Jahresdurchschnittstemperatur von –2°C besiedelt es hier flachgründige Ranker-Braunerden, die sich durch Versauerung und Nährstoffarmut auszeichnen. Solche Bedingungen charakterisieren normalerweise bereits die alpine Stufe. Eine hohe durchschnittliche Windgeschwindigkeit von 7,2 m/sec. (FRIEDRICH 1958) trägt an diesem Habitat zu einer zusätzlichen Abkühlung bei und erklärt das Auftreten des *Caricetum curvulae*.

Mit durchschnittlich 22 Arten und 97% Deckung ist die Gesellschaft am Zirbitzkogel relativ artenreich. Hochstet und dominant ist dabei die Kennsippe *Carex curvula* subsp. *curvula* (Tab. 1), deren dicht stehende Horste mit den gekrümmten, olivbraunen Blattspreiten über weite Strecken den Aspekt bestimmen. Weitere Kennsippen der Assoziation sind *Oreochloa disticha* und *Veronica bellidioides* subsp. *bellidioides*. Zu den Gräsern mit hoher Stetigkeit gehören *Agrostis rupestris*, *Avenochloa versicolor*, *Festuca pseudodura*, in deren Schutz viele Hemikryptophyten siedeln. Co-dominant sind *Valeriana celtica* subsp. *norica* und eine Anzahl von Strauchflechten, die z. T. mit hoher Stetigkeit zwischen den Phanerogamen wachsen. Die Gesellschaft lässt sich aufgrund standörtlicher Differentialarten in zwei lokale Varianten gliedern. Die *Leontodon helveticus*-Variante zeichnet sich durch weniger kälteempfindliche Arten aus und ist an milderen und trockeneren, durch einen niedrigeren pH-Wert und einen deutlich höheren Humusgehalt gekennzeichneten Habitaten zu finden. Die Aufnahmeflächen liegen zudem meist in geringerer Höhe als bei der *Thamnolia vermicularis*-Variante, die in exponierteren und damit kühleren Lagen dominiert (Tab. 1). Diese Unterteilung findet in der Literatur keine Entsprechung, doch deuten bereits GRABHERR & MUCINA (1993) auf einen Höhen- und Schneegradienten hin, der sich in der Artenzusammensetzung des *Caricetum curvulae* widerspiegelt und lokale Varianten hervorruft.

Synhierarchisch kann das *Caricetum curvulae* dem *Caricion curvulae* Br.-Bl. et Jenny 1926, den *Caricetalia curvulae* Br.-Bl. et Jenny 1926 der *Caricetea curvulae* Br.-Bl. 1948 zugeordnet werden. Dies wird durch das hochstete Auftreten verschiedener Verbands-, Ordnungs- und Klassenkennarten am Zirbitzkogel verdeutlicht (Tab. 1, z.B. *Agrostis rupestris, Avenochloa versicolor, Campanula alpina, Festuca pseudodura, Hieracium alpinum, Phyteuma hemisphaericum, Potentilla aurea, Primula minima, Saponaria pumila, Senecio incanus* subsp. *carniolicus, Valeriana celtica* subsp. *norica*).

4.2. Lebensstrategien im *Caricetum curvulae*

Das *Caricetum curvulae* am Zirbitzkogel wird durch Ausdauernde mit einem mittleren Gruppenmengenanteil (GM) von 95,5% bestimmt. Untergeordnet sind die ausdauernden Kryptophyten, die wenigjährigen Besiedler und die einjährigen Pendler.

Die **Ausdauernden** sind überwiegend Hemikryptophyten. Sie lassen sich aufgrund ihres vorherrschenden Ausbreitungs- und Reproduktionsvermögens in sieben Lebensstrategien-Typen untergliedern, die mit deutlich unterschiedlichen Anteilen am Aufbau der Gesellschaft beteiligt sind. Vier Typen (GM > 5%) wird eine signifikante biologische Relevanz zugeschrieben.

Den höchsten mittleren Gruppenmengenanteil erreicht aufgrund der Dominanz von *Carex curvula* subsp. *curvula* die Gruppe der **Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit klonalem Reproduktionsverhalten (AN_{kl})** (GM 38%), zu der drei Sippen, *Carex curvula* subsp. *curvula, Thamnolia vermicularis* und *Barbilophozia lycopodioides*, gehören. *Carex*

Tab. 1: *Caricetum curvulae* am Zirbitzkogel und auf der Saualpe. Soziologie.

Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Lokalität	T	G	G	G	Z	G	G	F	Z	Z	F	Z	F	Z	T	T	F	Z	T	T	T	T	T	T	T	T
Höhe (m)	2165	2170	2170	2175	2230	2100	2170	2230	2315	2330	2200	2320	2210	2330	2200	2200	2210	2320	2130	2135	2130	2130	2130	2130	2130	2190
Exposition	WSW	WSW	SW	W	WSW	NNO	NW	WSW	SW	S	W	NW	WSW	SO	OSO	OSO	WSW	N	OSO	S	SO	OSO	OSO	SO	NW	NNW
Inklination (°)	2	5	7	9	2	4	2	7	9	10	6	4	6	3	12	8	8	2	7	9	8	10	7	9	7	8
Aufnahmefläche (m²)	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
Deckung (%)	95	90	85	90	100	90	90	90	100	90	100	90	100	100	100	100	100	95	90	100	90	100	100	100	100	100
Artenzahl	24	24	25	24	19	23	23	23	20	18	24	19	26	21	18	20	22	14	22	21	19	22	25	25	24	19
	Thamniola vermicularis- Variante																			*Leontodon helveticus*- Variante						
AC des Caricetum curvulae																										
Carex curvula subsp. *curvula*	3	3	3	3	3	4	3	3	4	3	3	3	3	3	3	4	4	3	3	3	3	3	3	3	4	4
Oreochloa disticha	1m	1m	2a	2a	1m	1m	1m	2a	1m	1m	2a	1m	1m	2a	1	1m	1m	2a	1	2a	1	1m	1m	1	1	1
Veronica bellidioides subsp. *bellidioides*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	1	+	1	1	.
d_1																										
Thamniola vermicularis	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.
Cetraria cucullata	1	1	+	+	1	+	1	.	1	+	+	1	1	1	+	+	+	1	+	.	.	+	.	.	.	.
Tanacetum alpinum	1	1m	1	1m	1m	1m	1m	1	2a	1m	1	2a	1m	2a	.	.	1	2a	1	.	.	.	.	1	.	.
Alectoria ochroleuca	+	1	1	1	1	+	1	+	.	1	1	1	1	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Cladonia coccifera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Senecio incanus subsp. *carniolicus*	+	1	1	1	+	1	1	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.
d_2																										
Leontodon helveticus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	+	.	.	1	1	1	+	1m	2a	+
Pulsatilla alba	1	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	1	1	.
Geum montanum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	+	1	+	.
Luzula campestris	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	1	+
DO																										
Primula minima	1	1	1	1m	.	1	1m	1m	1	1m	1m	1m	1m	1m	1	1	1	1m	1m	1m	1m	1	1	1	1	1
Hieracium alpinum	.	1	.	1	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	r	.	.	.	.	.
KC (= OC, VC) der Caricetea curvulae																										
Valeriana celtica subsp. *norica*	2a	2a	2a	2a	2b	2a	2b	2b	2b	2b	2b	3	2b	2b	2b	3	2b	2b	2b	1m	2b	2a	2b	2b	2a	3
Phyteuma hemisphaericum	1m	1	1m	1m	1m	1	1	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m
Saponaria pumila	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	.	1m	1m	1m	1m	1m
Festuca pseudodura	2a	2a	1m	1m	.	1m	1m	2a	.	.	1m	.	2b	1m	2a	1m	2a	.	2a	2a	1m	2a	2a	1m	2a	2a
Campanula alpina	1m	1m	1m	1m	+	1m	1	.	.	+	.	.	.	+	+	1	.	.	1	1	+	1	1	+	+	1
Avenochloa versicolor	1m	1m	2a	1m	.	1m	1m	1	1m	.	1m	.	2a	.	1	.	1m	.	.	2a	2a	1m	1m	1m	1m	1m
Agrostis rupestris	1m	.	1m	.	.	1m	1m	2a	.	.	1m	1	1m	1	.	1	2b	.	1m	2a	1m	1m	1m	2b	2b	1
Potentilla aurea	.	.	.	.	.	.	.	1	r	.	1	.	1	1	+	1	1	.	.	1	1	1	r	1	1	1

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

Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
	Thamniola vermicularis- Variante																			*Leontodon helveticus*- Variante						
Begleiter																										
Cetraria islandica	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	3	2	3	2	2	1	2	2	2	2	2	2
Polytrichum commune	1	1	1	1	+	1	1	+	1	+	1	1	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cladonia arbuscula	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	1	+	1	+	1	+	1	+	1	+	+	1	1	1	+	+
Euphrasia minima	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1m	1	1	1	1m	.	1	.	1m	1m	1	1	1	1	1	1	1
Cladonia rangiferina	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	1	+	.	+	+	+	.	+
Carex bigelowii subsp. *rigida*	2a	1m	1m	1m	1m	1m	2a	.	2a	.	.	1m	+	1m	.	.	.	2a	1	2a	1m	.	1m	1m	.	.
Juncus trifidus	1m	1	1m	1m	.	1m	.	1m	.	.	1m	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.	1	1m	1	1	.
Polytrichum piliferum	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1	+	.	.	1	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.
Loiseleuria procumbens	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Homogyne alpina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	1

Sonstige
Barbilophozia lycopodioides 8 (+); *Ceratodon purpureus* 14 (+); *Cladonia stellaris* 7 (+); *Hypogymnia physodes* 3 (+), 4 (+); *Ochrolechia* spec. 8 (+); *Oxytropis campestris* 8 (+); *Soldanella pusilla* 9 (1); *Soldanella pusilla* 9 (1); *Vaccinium vitis-idaea* 20 (1).

Lokalität: F Zirbitzkogel Richtung Fuchskogel; G Geierkogel; T Zirbitzkogel Richtung Türkenkreuz; Z Zirbitzkogel Richtung Wetterstation

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

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

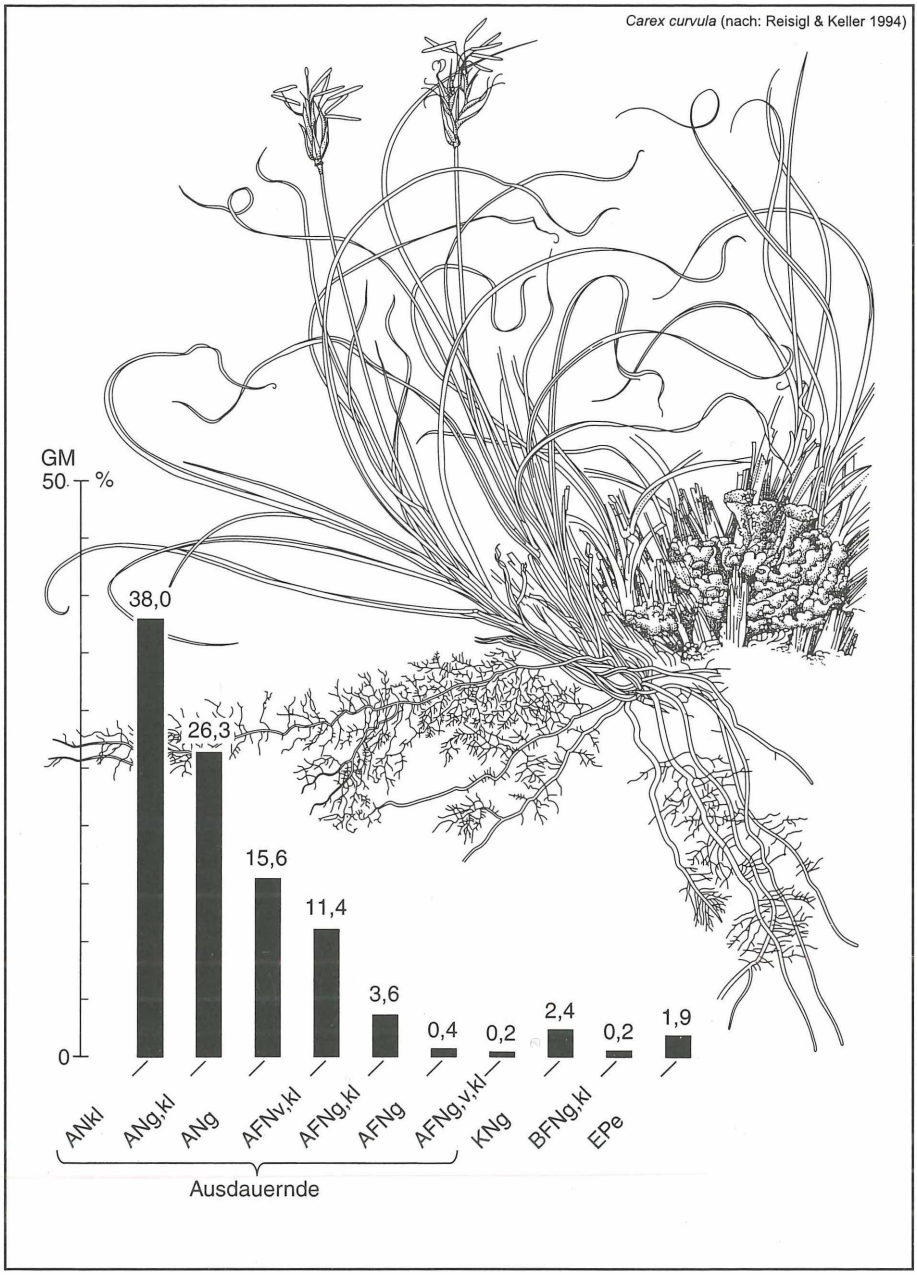


Abb. 1: Lebensstrategien-Spektrum im *Caricetum curvulae* (A Ausdauernde, B Besiedler, EPe Einjährige Pendler, F Fernausbreitung, K Kryptophyten, N Nahausbreitung, g generatives Reproduktionsverhalten, kl klonales Reproduktionsverhalten, v vegetatives Reproduktionsverhalten s. str., GM Mittlerer Gruppenmengenanteil).

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

curvula subsp. *curvula* bildet relativ dichte einseitige Horste aus mehreren Trieben bzw. Triebgruppen aus, wobei die verzweigte, rhizomartige Grundachse bevorzugt nach dem Phalanx-Typ in eine Richtung wächst. Die Bestände dehnen sich vornehmlich durch klonales Wachstum aus. Eine Klonierung durch partielles Absterben der Grundachse ist nach REISIGL & KELLER (1994) sehr wahrscheinlich und durch STEINGER et al. (1996) mit Hilfe molekularer Analysen belegt. Das generative Reproduktionsvermögen von *Carex curvula* wird von GRABHERR et al. (1978), REISIGL & KELLER (1994), ERSCHBAMER et al. (1994) und STEINGER et al. (1996) als sehr gering eingeschätzt. Die generativen Diasporen (Nuss mit Utriculus) werden nach MÜLLER-SCHNEIDER (1986) cystometeorochor ausgebreitet. Das Gewicht der Ausbreitungseinheit wirkt sich aber einschränkend auf das Ausbreitungspotential aus, so dass, sofern überhaupt Diasporen ausgebreitet werden, Nahausbreitung (Engychorie) vorherrscht. Allerdings konnten bei den eigenen Analysen und bei denen von ERSCHBAMER et al. (1994) keine Keimlinge festgestellt werden.

Thamnolia vermicularis kennzeichnet am Zirbitzkogel eine lokale, exponierte und kalte Variante. Die Flechte bildet ein weißes, wurmförmiges, meist unverzweigtes bis wenig ästiges Lager aus, das nach PURVIS et al. (1992) und WIRTH (1995) nur steril bekannt ist. Es findet klonale Reproduktion durch Thallusbruchstücke (Ramets) statt. Da die Lager auf dem Substrat liegen und die umgebende Vegetation einen stark ausbreitungshemmenden Einfluss ausübt, wird eine Windausbreitung über die Grenzen des Habitats hinaus für nicht wahrscheinlich gehalten. Nur in den seltensten Fällen kann es eventuell zu einer epizoochoren Ausbreitung der anhangslosen Thallusbruchstücke kommen.

Barbilophozia lycopodioides bildet aufgrund der diözischen Geschlechtsverhältnisse nur selten Sporogone. Brutkörper sind selten oder (in England) nicht bekannt (PATON 1999). Wie bei vielen beblätterten Lebermoosen findet eine Klonierung durch Absterben von älteren Stämmchenteilen statt.

Den zweithöchsten Anteil im Lebensstrategienspektrum (GM 26,3%) erreichen die **Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten ($AN_{g,kl}$)** (12 Arten). Die höchsten Deckungsprozente in dieser Gruppe erreicht *Valeriana celtica* subsp. *norica,* eine weitere Differentialart der lokalen *Thamnolia vermicularis*-Variante. Der Hemikryptophyt bildet ausgedehnte Kolonien in dieser Gesellschaft. Die Achänen weisen einen fedrigen Pappus auf, der sich bei Befeuchtung einrollt. Dieser verleiht der Diaspore zwar trichometeochore Eigenschaften (MÜLLER-SCHNEIDER 1986), der Winkelversuch (Abb. 2.1) zeigt aber, dass das Ausbreitungspotential, vermutlich aufgrund des Gewichtes, nur sehr gering ist. Das klonale Wachstum folgt dem intermediären Typ (STÖCKLIN 1992, HENSEN 1997). Klonale Reproduktion tritt durch das Absterben der Verbindungen zwischen den Trieben und Triebgruppen (Ramets) ein.

Weitere Arten mit diesem Lebensstrategientyp sind die trichometeorochoren Ausbreiter *Hieracium alpinum, Leontodon helveticus* und *Senecio incanus* subsp. *carniolicus.* Sie erwiesen sich im Winkelversuch aber als Nahausbreiter mit eingeschränktem Ausbreitungspotential (Abb. 2.2–4). Alle drei Sippen bilden bewurzelte Ramets (Phalanx-Typ) aus, die durch Absterben von der Mutterpflanze bzw. durch Fragmentation (Selbstklonierung) selbständig werden. Die Ramets besetzen die freien Räume. Klonale Reproduktion durch Fragmentation, Absterben älterer Teile der Grundachse bzw. Absterben der Mutterpflanze postulieren wir auch für *Campanula alpina, Primula minima, Saponaria pumila, Soldanella pusilla, Geum montanum* und *Tanacetum alpinum.* Die ersten vier Arten besitzen Samen, die boleochor aus den Kapseln gestreut und engychor ausgebreitet werden, *Geum montanum* und *Pulsatilla alba* Einblatt-Nüsschen mit einem stark verlängerten, behaarten Griffel, der als Flugorgan dient. Die Ausbreitungsweiten liegen nach Geländebeobachtungen bei den beiden letzteren Arten auch bei größeren Windgeschwindigkeiten im Meter-Bereich. Die mit einem Krönchenrand versehenen Achänen von *Tanacetum alpinum* werden boleochor aus den Körbchen ausgeschüttelt. Bei allen in diesem Abschnitt genannten Arten bedarf es noch einer eingehenden Analyse des klonalen Reproduktionssystems. Die Zuordnung erfolgte auf Grund der morphologischen Gegebenheiten.

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

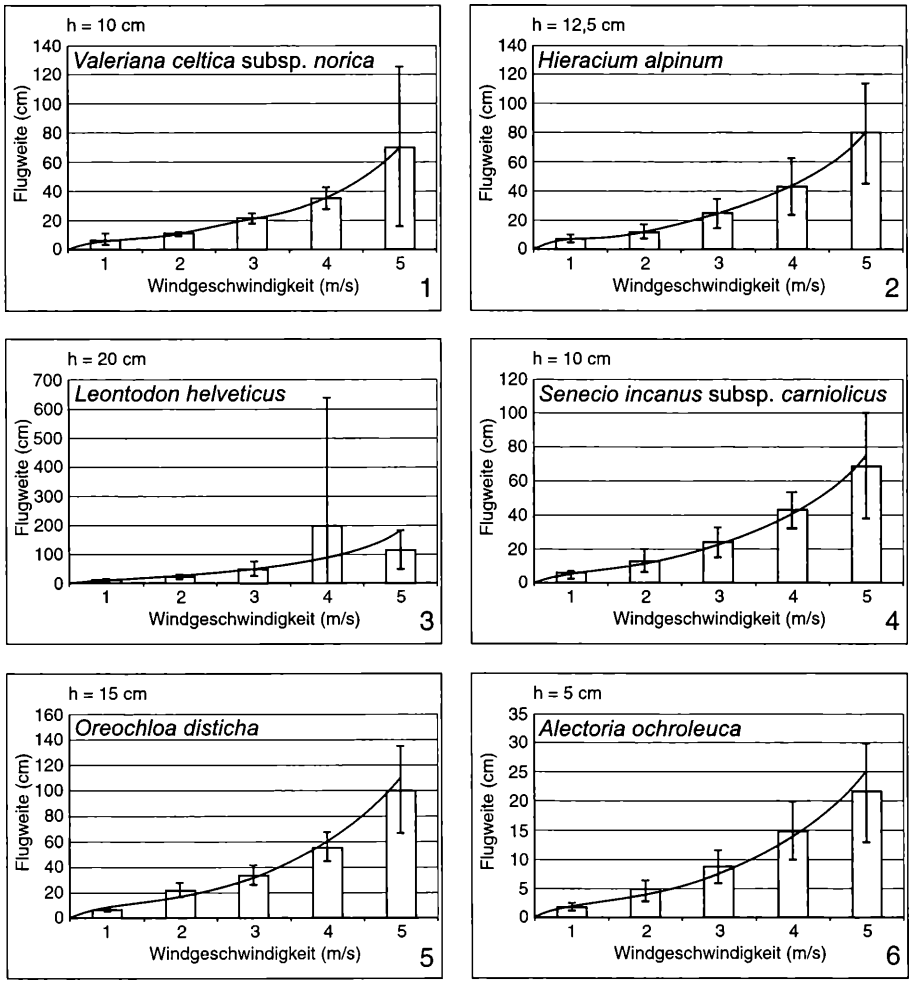


Abb. 2: Potentielle Flugweiten ausgewählter Arten des *Caricetum curvulae* im linearen Windprofil (h Expositionshöhe, 1 *Valeriana celtica* subsp. *norica*, 2 *Hieracium alpinum*, 3 *Leontodon helveticus*, 4 *Senecio incanus* subsp. *carniolicus*, 5 *Oreochloa disticha*, 6 *Alectoria ochroleuca*).

Sieben Arten gehören zur Lebensstrategie der **Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AN_g)** (GM 15,6 %). Hierzu werden, neben *Juncus trifidus, Potentilla aurea* und *Oxytropis campestris,* die Poaceen *Agrostis rupestris, Avenochloa versicolor, Festuca pseudodura* und *Oreochloa disticha* (Kennart des *Caricetum curvulae*) gerechnet. Bei *Juncus trifidus* wird angenommen, dass das Rhizom nicht fragmentiert. Die Poaceen sind typische Horstgräser. Vereinzelt wurden bei *Avenochloa versicolor* auch Ausläufer beobachtet, aufgrund ihrer Morphologie wird bei den genannten Poaceen keine Klonierung angenommen. Nach MÜLLER-SCHNEIDER (1986) werden die Spelzfrüchte pterometeorochor ausgebreitet, können aber auch mit dem Wasser fortgeschwemmt werden. Unter den spezifischen Bedingungen des Winkelversuches wird aber deutlich, dass die Diasporen von *Oreochloa disticha* selbst bei höheren Windgeschwindigkeiten nicht in der Lage sind, über den Nahbereich der Gesellschaft hinaus ausgebreitet zu werden (1 m Flugweite bei einer Windgeschwindigkeit von 5 m/sec; Abb. 2.5). Am Grund der Diaspore von *Avenochloa versicolor* inseriert eine an der Basis gedrehte Granne, die durch hygroskopi-

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

sche Bewegungen das Einbohren der Diaspore in das Substrat ermöglicht (MÜLLER-SCHNEIDER 1986).

Eine Reihe von Flechten repräsentiert den Typ der **Ausdauernden mit Fern- und Nahausbreitung, mit vegetativer und klonaler Reproduktion ($AFN_{v,kl}$)**. Der mittlere Gruppenmengenanteil liegt bei 11,4% und deutet auf eine relativ hohe biologische Relevanz dieser Strategie im *Caricetum curvulae* hin. Zu diesem Typ gehören *Alectoria ochroleuca, Cetraria cucullata, C. islandica, Cladonia arbuscula* subsp. *arbuscula, C. rangiferina* und *C. stellaris.* Eine generative Reproduktion über Meiosporen ist nicht wahrscheinlich, dagegen findet eine vegetative Reproduktion s.str. über Pyknidien statt (PURVIS et al. 1992). Ganz entscheidend ist die klonale Reproduktion durch Fragmentation der Thalli, die v.a. bei trockener Witterung ausgeprägt ist. Die Bruchstücke werden vom Wind nahausgebreitet oder von Tieren epizoochor durch die oft hakig gekrümmten Thallusäste über die Grenzen der Gesellschaft hinaus ausgebreitet. Die Flugweite solcher Thallusbruchstücke wurde für *Alectoria ochroleuca* (Abb. 2.6) im linearen Windprofil getestet. Bei einer Expositionshöhe von 5 cm beträgt die Flugweite bei einer Windgeschwindigkeit von 5 m/sec lediglich 20 cm. Die Fragmente werden als Windläufer nur über geringe Distanzen ausgebreitet. Dies wurde durch die Untersuchungen von HEINKEN (1999) bestätigt, wobei gezeigt werden konnte, dass die Thallusfragmente von erdbewohnenden Flechten über ein effektives Nahausbreitungspotential verfügen, für Fernausbreitung durch Wind, selbst bei Stürmen, aber eher ungeeignet sind. Aufgrund der strauchförmig verzweigten Gestalt mit zahlreichen Thallusästen der Flechten dieses Lebensstrategien-Typs erscheint eine zusätzliche Fernausbreitung durch Epizoochorie wahrscheinlich. Ausbreitungsvektoren sind dabei v. a. Tiere und Menschen.

Von sehr geringer Lebensstrategienrelevanz sind bei den Ausdauernden die drei folgenden Lebensstrategien-Typen: **Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten ($AFN_{g,kl}$)** mit vier Arten (*Loiseleuria procumbens, Luzula campestris, Polytrichum commune, Vaccinium vitis-idaea*; GM 3,6%), **Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (AFN_g)** mit nur einer Art, *Veronica bellidioides* subsp. *bellidioides* (GM 0,4%), die soziologisch jedoch als Kennart gilt, und **Ausdauernde mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem, vegetativem und klonalem Reproduktionsverhalten ($AFN_{g,v,kl}$)** mit *Cladonia coccifera* (GM 0,2%). Zudem sind die Lebensstrategien **Kryptophyt mit Nahausbreitung, mit generativem Reproduktionsverhalten (KN_g)** (*Carex bigelowii* subsp. *rigida,* GM 2,4%), **Besiedler mit Fern- und Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten ($BFN_{g,kl}$)** (*Ceratodon purpureus, Polytrichum piliferum,* GM 0,2%) und **Einjährige Pendler (EPe_g)** (*Euphrasia minima,* GM 1,9%) synstrategisch und funktionsbiologisch nicht relevant.

Die Lebensstrategienanalyse zeigt, dass im *Caricetum curvulae* die ausdauernde Lebensform, in Verbindung mit Nahausbreitung und klonaler Reproduktion (Ausdauernde mit Nahausbreitung, mit klonaler Reproduktion), der entscheidende Merkmalskomplex ist, mit dem die synstrategisch relevanten Arten potentielle Habitate besiedeln und sich an diesen behaupten können. Die wichtigste Sippe, *Carex curvula* subsp. *curvula,* zeichnet sich dabei durch ein extrem langsames Wachstum der rhizomartigen Grundachse von < 1 mm/Jahr aus (GRABHERR et al. 1978, REISIGL & KELLER 1994). Da generative Reproduktion nicht oder nur in einem sehr geringen Umfang stattfindet und die Etablierung von Keimlingen dann auch noch aufgrund der dichten Rasen ein vermutlich äußerst seltenes Ereignis ist (REISIGL & KELLER 1994, ERSCHBAMER et al. 1994), wird eine Reproduktion fast ausschließlich über die Klonierung erzielt, obwohl gelegentlich auch Wiederbesiedlung von planierten Flächen durch Diasporen erfolgt (URBANSKA et al. 1999). ERSCHBAMER & WINKLER (1995) berichten über eine Absterberate von 50–70% unter den verblühten Trieben des Vorjahres – ein fast hapaxanthes Verhalten der Art, das ebenfalls zur effektiven Klonierung beitragen dürfte. STEINGER et al. (1996) konnten durch eine molekulare Analyse zeigen, dass die durch Fragmentation enstandenen Klone über 2000 Jahre alt sein können und seither den Platz besetzen.

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

Trotzdem kann unter geänderten Umweltbedingungen eine Ausweitung des Areals erfolgen, wie GOTTFRIED et al. (1994) ausführen. Hierfür dürfte die schrittweise Ausbreitung („step by step") der durch Selbstklonierung entstandenen Ramets (Triebe bzw. Triebgruppen) über kurze Distanzen verantwortlich sein.

Die dicht stehenden Sprosse und die unterirdische Biomasse beschränken die Konkurrenz durch andere Arten stark, so dass *Carex curvula* im Bestand stets dominiert. In diesem Zusammenhang steht auch der hohe Aufwand, mit dem die Art die Produktion unterirdischer Biomasse betreibt. Sie wird von GRABHERR et al. (1978) als dreimal höher als die oberirdische Produktion beschrieben, die sich auf das Anlegen von 2–3 Blättern pro Trieb im Jahr beschränkt. Abgestorbene Blattscheiden bleiben lange mit der Sprossbasis verbunden, so dass die Nährstoffe, die bei der Zersetzung entstehen, dem Bestand sofort zugeführt werden können. Auf Triebverluste reagiert die Art außerdem mit einem „Überkompensationswachstum" (ERSCHBAMER 1994) und erhöht dadurch ihre Populationsdichte.

Auch bei den synstrategisch relevanten Arten der Ausdauernden mit Nahausbreitung, mit generativem und klonalem Reproduktionsverhalten, wie *Valeriana celtica* subsp. *norica,* wird, wie bei *Carex curvula,* über den Mechanismus des klonalen Wachstums und der klonalen Reproduktion eine Etablierung am Habitat erzielt. Anders als bei *Carex curvula* findet bei diesen Arten auch eine Reproduktion durch Samen statt, die im Nahbereich der Mutterpflanze ausgebreitet werden und der schrittweisen Ausbreitung dienen.

Der Anteil der Arten mit Fern- und Nahausbreitung beträgt im Lebensstrategienspektrum knapp 16%. Dagegen sind ausschließliche Fernausbreiter in der Gesellschaft nicht verteten. Fernausbreitung ist daher von geringer Relevanz, da sie an Extremhabitaten stets die Gefahr mit sich bringt, dass Diasporen an Habitate mit ungünstigen Keimungs- und Etablierungsbedingungen gelangen.

Die Lebensstrategien der Stress meidenden Einjährigen Pendler und Kryptophyten und der Stress tolerierenden Besiedler werden nur durch sehr wenige Arten repräsentiert und sind im *Caricetum curvulae* nur von untergeordneter Bedeutung. Die Verteilung der Lebensstrategien-Typen im Spektrum deutet daher auf eine langfristig stabile und sich selbst erhaltende Gesellschaft hin, in der annuelle und wenigjährige Arten nur auf Lücken innerhalb der Rasen aufkommen können. Diese entstehen durch Viehtritt, Absterben von Individuen oder durch die Auswirkungen von Kammeis.

Der Therophyt *Euphrasia minima* verfügt als Pendler zwar über ein geringes Ausbreitungspotential, kann aber mittels seiner Diasporen zwischen einzelnen Erdblößen hin- und herwandern. Er steht in starker Konkurrenz zu *Ceratodon purpureus* und *Polytrichum commune,* die ebenfalls nur an offenen Habitaten siedeln können. Beide Moose verfügen jedoch über die Fähigkeit, durch Fernausbreitung der Sporen neue Habitate zu erreichen. Die Besiedlung des Habitats erfolgt dann durch klonales Wachstum, eine Reproduktion findet häufig durch Selbstklonierung von Achsen bzw. unterirdischen Rhizomsträngen statt.

Das *Caricetum curvulae* ist eine Dauergesellschaft und siedelt an Extremhabitaten in der alpinen Stufe der Alpen. Die Lebensstrategienanalyse zeigt, dass zur Besiedlung und zur Behauptung am Habitat Nahausbreitung, klonales Wachstum sowie klonale Reproduktion, korreliert mit einer ausdauernden Lebensweise, der entscheidende Merkmalskomplex ist, um sich unter den gegebenen Extrembedingungen zu behaupten. Siedeln geht hier vor Ausbreiten. Ausbreitung dürfte fast ausschließlich schrittweise mit Hilfe von Ramets erfolgen. Ist diese erfolgt und sind die Ramets etabliert, dann wird das Habitat durch die aufgezeigten Mechanismen des klonalen Wachstums und der klonalen Reproduktion besiedelt. Entferntere Habitate können nur ‚by chance' mit generativen und/oder vegetativen Diasporen erreicht werden. Dies dürfte der Ausnahmefall sein.

Werden die Habitate durch die auch in der alpinen Stufe fortschreitende Erschließung für den Sommer- und Wintertourismus gestört oder gar vernichtet, so ist eine Regeneration durch Diasporen von außen äußerst unwahrscheinlich, da die Diasporen keine größeren Distanzen überbrücken können. Daraus folgt, dass ein dichtes Netz potentieller Habitate vorhanden sein muss oder erhalten werden muss, um den Fortbestand der Gesellschaft zu gewährleisten.

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

Danksagung
Unser Dank gilt Herrn H. Lünser für die Anfertigung der Abbildungen.

Literatur

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie, 3. Aufl. – Wien, New York: 865 S.
DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Stuttgart: 683 S.
DURING, H. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – Lindbergia 5: 2–18.
ERSCHBAMER, B. (1994): Populationsdynamik der Krummseggen (*Carex curvula* subsp. *C. curvula* subsp. *curvula*). – Phytocoenologia 24: 579–596.
WINKLER, J. (1995): Shoot and leaf demography of *Carex curvula* ssp. *curvula* and *Carex curvula* ssp. *rosae* in the Central Alps. – J. Veg. Sci. 6: 593–598.
–, WINKLER, J., WAGNER, J. (1994): Vegetative und generative Entwicklung von drei *Carex curvula*-Sippen in den Zentralalpen. – Flora 189: 277–286.
FREY, W. (2000): Life strategies as a basis for functional characterization of plant species and plant communities: a case study. – Z. Ökologie u. Naturschutz 9: 35–41.
–, HEINKEN, T. (2001): Clonal reproduction and habitat maintenance in the herb layer of beech forests in mesic habitats (Galio odorati-Fagetum). – Folia Geobotanica (submitted).
–, HENSEN, I. (1995): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – Bot. Jahrb. Syst. 117: 187–209.
–, KÜRSCHNER, H. (1991): Lebensstrategien von terrestrischen Bryophyten in der Judäischen Wüste. – Bot. Acta 104: 172–182.
–, KÜRSCHNER, H. (2001): Asexual reproduction and habitat maintenance in bryophytes. A review. – Nova Hedwigia 73 (submitted).
–, LÖSCH, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik. – Stuttgart: 436 S.
FRIEDRICH, W. (1958): Klima. – In: Amt der Kärntner Landesregierung (Hrsg.): Planungsatlas Lavanttal Verwaltungsbezirk Wolfsberg, S. 35–41. – Klagenfurt.
GOTTFRIED, M., PAULI, H., GRABHERR, G. (1994): Die Alpen im „Treibhaus": Nachweise für das erwärmungsbedingte Höhersteigen der alpinen und nivalen Vegetation. – Jahrb. Ver. Schutz Bergwelt 59: 13–27.
GRABHERR, G., MÄHR, E., REISIGL, H. (1978): Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) der Ötztaler Alpen, Tirol. – Oecol. Plant 13: 227–251.
–, MUCINA, L. (1993): Die Pflanzengesellschaften Österreichs, 3 Bde. – Stuttgart.
GRIME, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – Chichester: 222 pp.
HEINKEN, T. (1999): Dispersal patterns of terricolous lichens by thallus fragments. – Lichenologist 31: 603–612.
HENSEN, I. (1997): Life strategy systems of xerothermic grasslands – mechanisms of reproduction and colonization within Stipetum capillatae s.l. and Adonido-Brachypodietum pinnati. – Feddes Repert. 108: 425–452.
–, MÜLLER, C. (1997): Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. – Plant Ecol. 133: 169–180.
KLEMENT, O. (1955): Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. – Feddes Rep. Beih. 135: 5–194.
LINDACHER, R. (1995): Phanart. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel, 125: 1–436.
LUFTENSTEINER, H. W. (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiologie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. – Bibl. Bot. 135: 1–68.
MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel 85: 1–263.
PASCHINGER, H. (1976): Kärnten: eine geographische Landeskunde, Teil 1. – Klagenfurt.
PATON, J. A. (1999): The liverwort flora of the British Isles. – Essex: 626 pp.
PURVIS, O. W., COPPINS, B. J., HAWSKWORTH, D. L., JAMES, P. W., MOORE, D. M. (eds.) (1992): The lichen flora of Great Britain and Ireland. – London: 710 pp.
REISIGL, H., KELLER, R. (1994): Alpenpflanzen im Lebensraum, 2. Aufl. – Stuttgart: 149 S.
STEINGER, T., KÖRNER, C., SCHMID, B. (1996): Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. – Oecologia 105: 94–99.
STÖCKLIN, J. (1992): Umwelt, Morphologie und Wachstum klonaler Pflanzen. – Bot. Helv. 102: 3–21.

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

URBANSKA, K. M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen: Grundlagen, Probleme, Perspektiven. – Stuttgart, Jena: 374 S.
–, FATTORINI, M., THIELE, K., PFLUGSHAUPT, K. (1999): Seed rain on alpine ski runs in Switzerland. – Bot. Helv. 109: 199–216.
WIRTH, V. (1995): Die Flechten Baden-Württembergs, 2. Aufl. – Stuttgart: 1006 S.

Prof. Dr. W. Frey, Priv.-Doz. Dr. H. Kürschner
Freie Universität Berlin, Institut für Biologie,
Systematische Botanik und Pflanzengeographie
Altensteinstr. 6
D-14195 Berlin

Dipl.-Biol. T. Weppler
Botanisches Institut der Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
CH-4056 Basel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: NS_21

Autor(en)/Author(s): Frey Wolfgang, Weppler Tina, Kürschner Harald

Artikel/Article: Caricetum curvulae (Krummseggenrasen) - Lebensstrategienanalyse einer alpinen Pflanzengesellschaft 193-204