

PASSAUER SCHRIFTEN ZUR GEOGRAPHIE

HERAUSGEGEBEN VON
ERNST STRUCK, DIETER ANHUF UND WERNER GAMERITH
Schriftleitung: Erwin Vogl

HEFT **29**



Thomas Fickert

Zur Bedeutung von Dauerbeobachtungsstudien in der Sukzessionsforschung

Zwei Fallstudien zur Primärsukzession in Gletschervorfeldern
in den Ostalpen und zur Sekundärsukzession sturmgestörter
Mangrovenwälder in Honduras

Mit 80 Farbabbildungen, 11 Tabellen und 115 Farbbildern

Selbstverlag Fach GEOGRAPHIE der Universität Passau

Inhaltsverzeichnis

Verzeichnis der Abbildungen	7
Verzeichnis der Bilder	10
Verzeichnis der Tabellen	11
Vorwort	13
1 Forschungsrelevanz, Ziel und Aufbau	15
2 Sukzession, Vegetationsdynamik, Syndynamik – theoretische Grundlagen	17
2.1 Ansichten und Hypothesen zur Sukzession im Wandel der Zeit – ein kurzer forschungsgeschichtlicher Überblick	17
2.2 Aktuelle Sichtweisen – Sukzession als Teilaspekt der Vegetationsdynamik	20
2.2.1 Fluktuationen	21
2.2.2 Gerichtete Sukzessionen	21
2.2.3 Zyklische Regenerationen	23
2.3 Die Erfassung syndynamischer Prozesse: generelle Untersuchungs- und Auswertemethoden	24
2.3.1 Aufnahmemethoden	24
2.3.2 Multivariate Auswerteverfahren	26
2.3.2.1 Datentransformation	26
2.3.2.2 Klassifikationen	27
2.3.2.3 Ordinationen	27
3 Fallstudie 1: Sekundärsukzession sturmgestörter Mangrovenwälder auf der Karibikinsel Guanaja nach Hurrikan Mitch	29
3.1 Fragestellung und ökosystemare Grundlagen	29
3.1.1 Fragestellung	29
3.1.2 Mangrovenökologie	30
3.1.3 Mangroven als Lebensraum	34
3.1.4 Ökosystemdienstleistungen von Mangroven für den Menschen	35
3.2 Naturräumlicher Überblick über die beiden Bay Islands Guanaja und Utila	37
3.3 Sturmverlauf und Auswirkungen von Hurrikan Mitch	41
3.4 Untersuchungsmethodik	43
3.4.1 Fernerkundungsverfahren	43
3.4.2 Geländeuntersuchungen und Auswertemethodik	44
3.5 Die Mangroven- und Feuchtwälder auf Utila als Fenster zur Situation auf Guanaja vor Hurrikan Mitch	46
3.5.1 Zonierung entlang des Transekts	47
3.5.2 Ursachen und Muster der Zonierung	49
3.6 Störungsausmaß und Regenerationsverlauf der Mangrovenwälder auf Guanaja im ersten Jahrzehnt nach Hurrikan Mitch	52
3.6.1 Betrachtung der einzelnen Testgebiete	54
3.6.1.1 West End North	60
3.6.1.2 Mangrove Bight	60
3.6.1.3 Savannah Bight	61
3.6.1.4 El Pelican	62
3.6.1.5 Airport	62
3.6.1.6 West End South	63
3.6.2 Generelle Trends und Muster	63
3.6.3 Ableitung hypothetischer Sukzessionsverläufe	66
4 Fallstudie 2: Primärsukzession in Gletschervorfeldern der Ostalpen	71
4.1 Fragestellung und Herangehensweise	71
4.2 Lage der Untersuchungsgebiete sowie allgemeiner naturräumlicher Überblick der Ostalpen	74
4.2.1 Petrographischer Überblick der drei Untersuchungsgebiete	75
4.2.2 Klimatische Grundzüge des Ostalpenraums	77
4.2.3 Grundzüge der Vegetationshöhenstufung in den Ostalpen	78
4.2.4 Quartäre Klimaschwankungen und ihre Auswirkungen auf Gletscher und Vegetation der Alpen	82
4.2.5 Auswirkungen der aktuellen und prognostizierten Klimaveränderungen auf die Naturraumausstattung der Hochlagen in den Alpen	85
4.3 Methodik, Vorgehensweise, Analysen	87

4.3.1	Aufnahmemethodik	88
4.3.2	Auswertung der Daten und Darstellung der Ergebnisse	90
4.4	Ergebnisse der Dauerbeobachtungsstudien	92
4.4.1	Dauerbeobachtungsflächen am Goldbergkees, Hohe Tauern, Salzburger Land (Österreich)	92
4.4.2	Dauerbeobachtungsflächen am Lenksteinferner, Rieserfernergruppe, Südtirol (Italien)	95
4.4.3	Dauerbeobachtungsflächen am Schwarzenbergferner, Stubai Alpen, Tirol (Österreich)	96
4.4.4	Besiedlungsdynamik im rezenten Gletschervorfeld	98
4.4.4.1	Schritt 1: Hinkommen	98
4.4.4.2	Schritt 2: Etablieren	102
4.4.4.3	Schritt 3: Heranwachsen und Überleben	107
4.4.4.4	Vergleichende Betrachtung der Vegetationsdynamik in den Untersuchungsgebieten	109
4.5	Ergebnisse der Chronosequenzstudien	111
4.5.1	Chronosequenz am Goldbergkees (Hohe Tauern, Salzburger Land)	112
4.5.2	Chronosequenz am Lenksteinferner (Rieserfernergruppe, Südtirol)	117
4.5.3	Chronosequenz am Schwarzenbergferner (Stubai Alpen, Tirol)	122
4.5.4	Vergleichende Diskussion der Ergebnisse aus den Chronosequenzen und Ableitung genereller Muster	127
4.5.5	Die Vegetationsdynamik im Gletschervorfeld im Wirkungsgeflecht verschiedener Einflussgrößen – wie verlässlich sind Erkenntnisse aus Chronosequenzen?	130
5	Bewertung der bisherigen Erkenntnisse und Ausblick	137
	Zusammenfassung	139
	Summary	141
	Resumen	143
	Literatur- und Kartenverzeichnis	145
	Literaturverzeichnis	145
	Kartenverzeichnis	158



Thomas Fickert

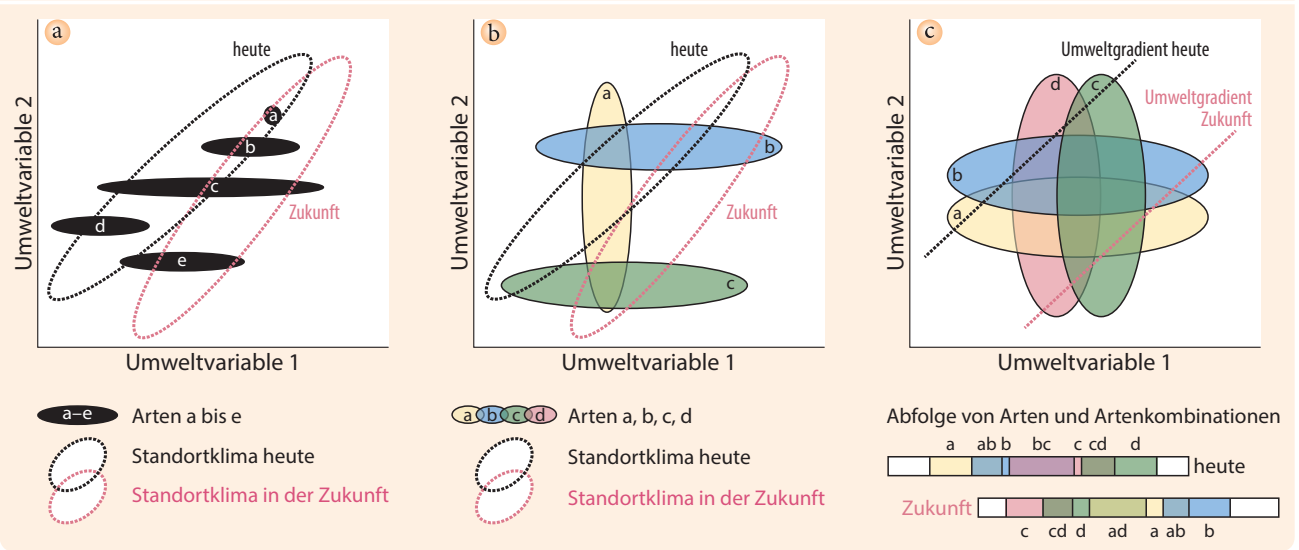
Zur Bedeutung von Dauerbeobachtungsstudien in der Sukzessionsforschung

Zwei Fallstudien zur Primärsukzession in Gletschervorfeldern
in den Ostalpen und zur Sekundärsukzession sturmgestörter
Mangrovenwälder in Honduras

Mit 80 Farbabbildungen, 11 Tabellen und 115 Farbbildern

Selbstverlag Fach GEOGRAPHIE der Universität Passau

Abb. 50: Schematische Darstellung denkbarer Auswirkungen des Klimawandels auf Organismen und Populationen: **a** Reaktionen von Arten/Population a bis e bei einer hypothetischen Veränderung des aktuellen Standortklimas aufgrund veränderter Umweltvariablen 1 und 2 (z.B. Sommer- und Wintertemperatur): a behauptet auch unter neuem Klima ihren Standort, b und c behaupten einen Teil ihrer ursprünglichen Verbreitung, verlieren einen Teil ihrer Standorte und verschieben sich entlang von lokalen Gradienten oder über Fernausbreitung in Nischen, die unter dem aktuellen Klima nicht realisiert sind; d stirbt aus, da die Standortbedingungen unter dem neuen Klima nicht mehr existieren; e, die aktuell auf Sonderstandorte beschränkt und sehr selten ist, findet unter dem neuen Klima hervorragende Existenzbedingungen und breitet sich aus. **b** neuartige Klimabedingungen führen zu neuen Artenkombinationen: Unter dem heutigen Klima kommen Art a und b gemeinsam vor, Art c besetzt andere Nischen. Unter einem neuen Klima werden sich Art a und c Standorte teilen, während Art b nicht mit diesen vergesellschaftet ist. **c** neuartige Klimabedingungen werden sich auch auf die Anordnung von Arten und Artenkombinationen entlang von Umweltgradienten (z.B. einem Klimagradienten entlang von Höhe oder Breite) auswirken. Beispielsweise werden die Art b und Art c, die heute einen bestimmten Abschnitt des Gradienten gemeinsam besetzen unter einem zukünftigen Klima nicht mehr gemeinsam vorkommen, dafür wird sich die Kombination aus Art a und Art d einstellen, die heute nicht realisiert ist. Auch die Abfolge der Arten entlang der Gradienten kann sich ändern.



Quelle: JACKSON, OVERBECK 2000; WILLIAMS, JACKSON 2007.

PAULI et al. 2007, 2011, 2012; HOLZINGER et al. 2008; PAROLO, ROSSI 2008; FREI et al. 2010; GOTTFRIED et al. 2012; **Tab. 4**) und in anderen Gebirgsregionen der Erde (vgl. z.B. KLANDERUD, BIRKS 2003; KELLY, GOULDEN 2008; CHEN et al. 2011) nachweisen. GOTTFRIED et al. (2012) sprechen in diesem Zusammenhang von Thermophilisierungsprozessen. Diese Veränderungen werden zumeist als nach oben gerichtete Migrationen von Arten mit einem bisher in tieferen Lagen angesiedelten Verbreitungsschwerpunkt in höhere Lagen in Zusammenhang mit dem Temperaturanstieg der letzten Jahrzehnte interpretiert. KAMMER et al. (2007) haben dieser weitverbreiteten Ansicht vor Kurzem widersprochen und eine alternative Erklärung angeboten. Ihrer Meinung nach handelt es sich bei den unstrittigen Veränderungen in den alpinen Gipffloren um einen nach wie vor ablaufenden Re-Kolonisierungsprozess, im Zuge dessen die durch die

Tab. 4: Zusammenstellung von Daten zu Veränderungen in Gipffloren im Engadin.

	GRABHERR et al. (2001) Engadin (CH)	WALTHER et al. (2005) Bernina-Gruppe (CH)
Anzahl der untersuchten Gipfel	21	10
Gipfelhöhe (Median)	3124 m ü.d.M.	3014 m ü.d.M.
Gesamtartenzahl	97	101
Gesamtindividuenzahl	444 (100%)	336 (100%)
Anzahl von Arten, die neu auf Gipfeln auftreten, auf denen sie zuvor nicht dokumentiert waren	156 (35,1%)	182 (54,2%)
Anzahl von Arten, die neu in Höhenlagen auftreten, in denen sie zuvor nicht dokumentiert waren	35 (7,9%)	19 (5,7%)
Anzahl von Arten, die erstmals aus Höhen von über 3000 m ü.d.M. dokumentiert sind	6	3

Kleine Eiszeit hervorgerufenen und seit dieser Zeit bestehenden unbesetzten Nischen und Verbreitungslücken von Pflanzenarten aufgefüllt werden. Mittels einer limitierten Ausbreitungsfähigkeit der zur

Verfügung stehenden Taxa und einem generell trägen Verhalten der Hochlagenpioniere sei dieser sehr langsam ablaufende Besiedlungsprozess nach wie vor im Gange und noch längst nicht abgeschlossen.

4.3 Methodik, Vorgehensweise, Analysen

In Kapitel 2.3 wurde schon allgemein auf Möglichkeiten und Methoden der Datenerhebung und der Datenauswertung bei

Sukzessionsstudien eingegangen. Im Folgenden sollen nun die für die Beurteilung der Pflanzenbesiedlung in Gletschervor-

feldern in dieser Studie angewendeten Aufnahme- und Auswerteverfahren dargestellt werden.

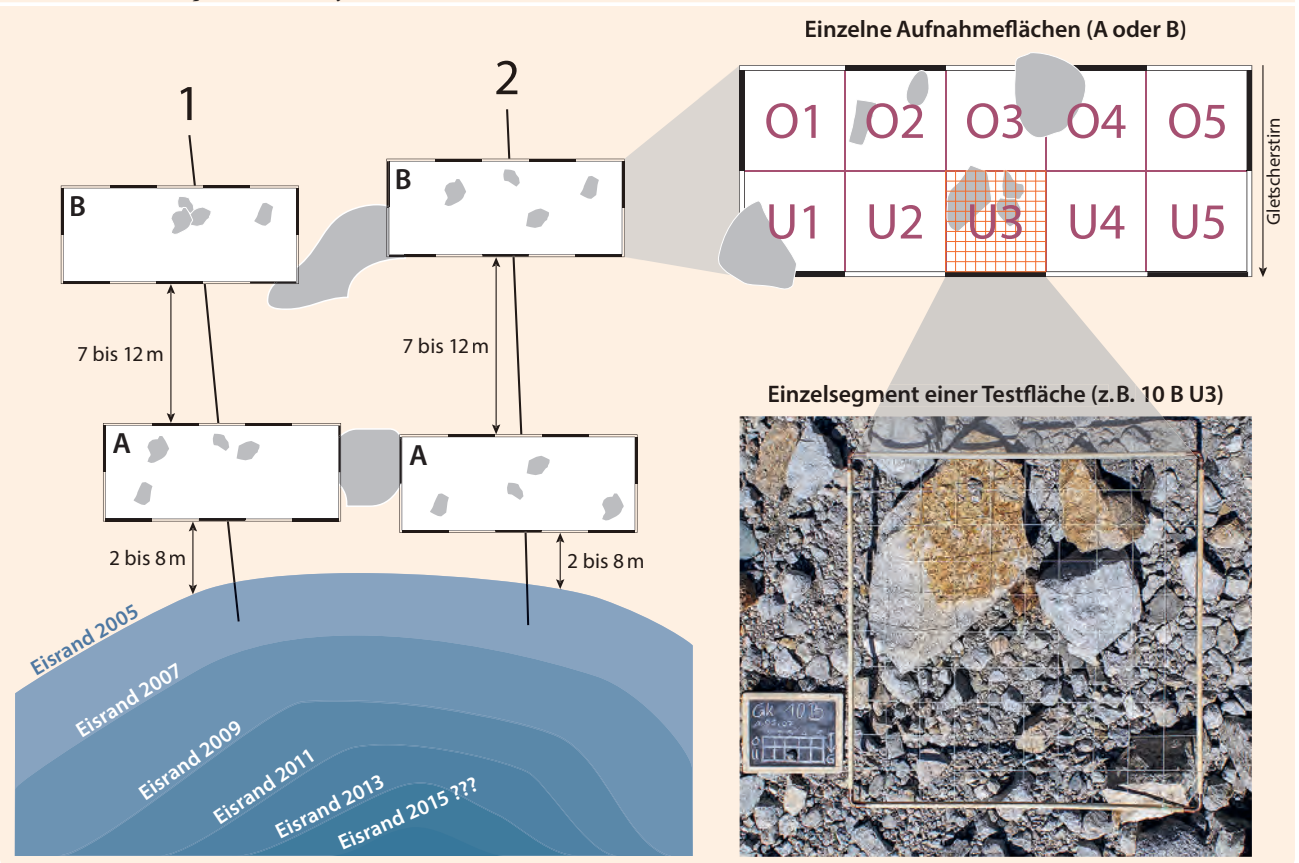
4.3.1 Aufnahmemethodik

Das Aufnahmedesign und die angewendete Untersuchungsmethodik der Datenerhebung orientiert sich am Aufnahmeprotokoll des mittlerweile weltweit operierenden Forschungsnetzwerks GLORIA (*Global Observation Research Initiative in Alpine Environments*), das mithilfe von Langzeitbeobachtungen Reaktionen der Vegetation alpiner bis subnivaler Standorte im Zuge der Klimaveränderung untersucht und auf eine lange Erfahrung in der Anlage und der Durchführung von Dauerbeobachtungen zurückblicken kann (vgl. PAULI et al. 2004, 2015). Die Dauerbeobachtungen beruhen auf Transekten, die im rechten Winkel zum Eisrand verlaufen und aus jeweils zwei Testflächen (A und B) bestehen (Abb. 51). Die Auswahl der Testflächen erfolgte präferenziell, um möglichst einheitliche „mittlere“ Standortbedingungen des rezent eisfrei gewordenen Gletschervorfelds abzudecken. So wurde versucht, Senken mit erhöhter Feuchte und/oder längerer Schneebedeckung ebenso zu meiden wie Kuppenstandorte, die von konträren Verhältnissen geprägt wären. Die mit arabischen Ziffern nummerierten Transekte erstrecken sich bogenförmig um die

Gletscherstirn der jeweiligen Gletscher, wobei die A-Flächen am Goldbergkees und am Lenksteinferner zum Zeitpunkt des Einmessens und der Ersterhebung im Jahre 2005 zwischen 2 und maximal 8 m vom Eisrand entfernt waren. Die B-Flächen wurden 7 bis 12 m von den A-Flächen entfernt platziert. Zum Zeitpunkt der Erstaufnahme waren also alle Flächen maximal 20 m vom damaligen Eisrand entfernt. Nach Interpretation der Gletschermessberichte des OeAV für das Haushaltsjahr 2004/2005 (OeAV 2006) für das Goldbergkees und verschiedene Gletscher der Venedigergruppe als Anhaltspunkt für den im benachbarten Südtirol gelegenen Lenksteinferner dürfte der Großteil der untersuchten Flächen im Jahr 2005 eisfrei geworden sein, nachdem der Rückgang des Massenhaushaltsjahres 2004/2005 in allen relevanten Bereichen der Ostalpen gut 20 m betrug. Für einige B-Flächen ist ein Eisfreiwerden im Vorjahr, also bereits im Jahr 2004, nicht völlig auszuschließen. Im Jahr 2009 wurden, wie bereits erwähnt, zusätzliche Flächen am Schwarzenbergferner angelegt, wobei versucht wurde, sie so zu platzieren, dass eine Vergleichbar-

keit hinsichtlich der Dauer der Eisfreiheit mit den beiden anderen Gletschervorfeldern gegeben ist. Die Anzahl der Transekte schwankt in Abhängigkeit der lokalen Topographie der Untersuchungsgebiete und damit der Breite der Gletscherstirn. Am Goldbergkees existieren insgesamt 13 Transekte (=13 A- und 13 B-Flächen). Am Lenksteinferner wurden ursprünglich 12 Transekte eingerichtet, von denen aber Transekt 5 nach Verlagerung des Gletscherbaches und anschließender Unterspülung der Testflächen im Jahr 2009 nicht mehr zu finden war, somit bleiben insgesamt 11 A- und 11 B-Flächen. Im schmalen Vorfeld des Schwarzenbergfernners fanden nur drei Transekte Platz (=3 A- und 3 B-Flächen).
Zum sicheren Wiederauffinden der Testflächen wurden diese mithilfe eines GPS (*Garmin eTrex Vista C*) eingemessen. Zusätzlich wurden bevorzugt an großen Felsblöcken Spraymarkierungen angebracht, die erhoffen lassen, auch bei eventuellen Störungen lagertreu zu bleiben und so ein sicheres Wiederfinden der Testflächen zu gewährleisten. Die Größe der Untersuchungsflächen beträgt durchwegs

Abb. 51: Aufnahmedesign der Dauerbeobachtungen in Gletschervorfeldern der Ostalpen; die Aufnahmen erfolgen entlang von Transekten (1, 2, ...), im rechten Winkel zum Eisrand, die aus je einer A- und einer B-Fläche von 10 m² bestehen, die sich wiederum aus 10 Subplots von 1 m² (je O1 bis O5 und U1 bis U5) zusammensetzen.



Aufnahme: T. Fickert 07/2007

10 m² (2×5 m), wobei die Vegetationsaufnahmen quadratmeterweise für jeden Subplot getrennt erfolgen (siehe *Abb. 51*). Die so erhobenen Daten der zehn Einzelquadrate werden im Anschluss zu mittleren Deckungswerten bzw. Gesamtarten- und Gesamtindividuenzahlen pro Testfläche verrechnet. Auf den Einzelflächen werden alle vorkommenden Gefäßpflanzen mit Individuenzahl und Deckung erfasst. Da es sich in der Regel um (noch) sehr niedrige Deckungsanteile handelt, wird nicht auf Schätzskalen wie jene von LONDO (1984) oder BRAUN-BLANQUET (1964) zurückgegriffen, sondern es werden die tatsächlichen Deckungswerte in Prozent der Bodenbedeckung geschätzt. Dies ist zwar zeitaufwendiger als die Verwendung von Schätzklassen, liefert aber doch erheblich verlässlichere Daten und ermöglicht erst das Erkennen von Veränderungen bei Wiederholungsaufnahmen (vgl. VITTOZ, GUISSAN 2007; FRIEDMANN et al. 2011). So macht es doch gerade in einem frühen Stadium der Besiedlung von Neuland einen nicht unerheblichen Unterschied ob eine Art 1,5 oder 2,5% deckt, was in beiden Schätzskalen der gleichen Klasse zufallen würde. Als kleinste Deckungseinheit wird 0,01% verwendet, was auf einer 1 m²-Fläche eines Subplots eine Überdeckung von 1 cm×1 cm bedeutet. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach FISCHER et al. (2005). Für alle Arten wird anschließend die Lebensformzugehörigkeit nach RAUNKIAER (1934) sowie die Ausbreitungsbiologie nach MÜLLER-SCHNEIDER (1986) ergänzt. Moose werden undifferenziert als Artgruppe in ihrer Gesamtdeckung erfasst. Detailfotos der 1×1 m-Flächen, die bei jedem Folgebesuch gemacht werden, helfen nicht nur bei der Lokalisierung der Flächen, sondern erlauben auch Veränderungen in den Deckungsanteilen zu visualisieren.

Als Standortparameter werden Höhe, Exposition, Neigung sowie der Grobschuttanteil (Steine über 6 cm) erhoben. Außerdem wird bei jedem Besuch die Entfernung der Gletscherstirn zu den A-Flächen gemessen. Um beurteilen zu können, inwieweit sich die zurückweichenden Gletschertermini in einer mikroklimatischen Begünstigung der Standorte im Gletschervorfeld niederschlagen, wurden 2009 in allen drei Untersuchungsgebieten an je einer A- und einer B-Fläche Bodentemperaturlogger in 10 cm Tiefe (also innerhalb des Hauptwurzelhorizonts der meisten Pflanzen) vergraben. Die Bodentemperatur hat sich in zahlreichen Untersuchungen als leicht messbares und biologisch

aussagekräftiges Klimatelement insbesondere in den Hochlagen von Gebirgen herausgestellt (vgl. GEHRIG-FASEL et al. 2008; KÖRNER 2003, 2012). KÖRNER (2003, 2012) hat wiederholt auf die Entkopplung alpiner Pflanzen von den Temperaturbedingungen der freien Atmosphäre hingewiesen. Er betont, dass für die niedrigwüchsigen Pflanzen der alpinen und subnivalen Stufe mit ihrem überproportional hohen Anteil unterirdischer Biomasse die Bodentemperaturen für die Pflanzenphysiologie von großer Bedeutung und vielleicht sogar noch wichtiger als die Lufttemperaturen sind. Neben den reinen Temperaturwerten können aus den Loggerdaten ebenso die Dauer der Schneebedeckung (quasi isotherme Bedingungen zwischen Tag und Nacht), die Dauer der Vegetationsperiode (Tage mit Temperaturmittel über 5 °C), Temperatursummen in Stunden über 5 °C (= Summe aller Gradwerte über 5 °C, das heißt, bei einem Stundenwert von 9 °C kommen 4 K zur Temperatursumme hinzu) sowie die Anzahl der Eistage (T_{\max} unter 0 °C), der Frostwechseltage (T_{\min} unter 0 °C und T_{\max} über 0 °C) und der frostfreien Tage (T_{\min} über 0 °C) abgeleitet werden. 10 cm Bodentiefe stellt dabei einen guten Kompromiss zwischen zu oberflächennahen und dadurch kurzfristig stark schwankenden und tieferen Platzierungen mit langer Reaktionsdauer dar (vgl. KÖRNER 2012). Verwendet werden Temperaturlogger des Modells M-Log 5W von *GeoPrecision*, die über eine Infrarotschnittstelle störungsfrei direkt an ihrem Standort im Boden ausgelesen werden können, was insbesondere bei Messreihen mit längerer Laufzeit von Vorteil ist.

In allen drei Gletschervorfeldern wurden ebenfalls Chronosequenzstudien durchgeführt. Sie decken das Gletschervorfeld von subrezentem Eisrandlagen (um 2005) bis zum Höchststand der Kleinen Eiszeit (~1850er Jahre) ab. Anhand vorliegender Untersuchungen (BÖHM et al. 2007; DAMM 1996, 1997; LOHER 2012) lässt sich der Rückzug der einzelnen Gletscher recht genau rekonstruieren. Die Chronosequenzen umfassen in Abhängigkeit der jeweiligen Topographie des Gletschervorfelds unterschiedlich viele Stadien (sogenannte „Chrononiveaus“) der Dauer der Eisfreiheit: am Goldbergkees acht, am Lenksteinferner neun und am Schwarzenbergferner zehn. Jedes Chrononiveau ist durch drei 10 m²-Flächen repräsentiert, aus denen sich anschließend mittlere Deckungswerte bzw. Gesamtartenzahlen für jedes Stadium errechnen lassen. Für die jüngsten Stadien (unter zehn Jahre Eisfreiheit) wurde dabei

auf Flächen der Dauerbeobachtungsstudie zurückgegriffen. Am Goldbergkees sind dies die Transekte 7, 8 und 9, am Lenksteinferner die Transekte 10, 11 und 12, da diese Flächen die Chronosequenz am sinnvollsten bis zur Gletscherzunge verlängern. Datengrundlage sind die Aufnahmen der A-Flächen aus dem Jahr 2007 für die gletschernahen und die Aufnahmen der B-Flächen aus dem Jahr 2009 für die gletscherferneren Bereiche, die, respektive, zwei bzw. vier Jahre eisfreie Zeiträume repräsentieren. Am Schwarzenbergferner wurden jeweils die drei 2009 erhobenen A- und B-Flächen in die Chronosequenz integriert.

Um die unterschiedlichen Teilprojekte (Dauerbeobachtungen und Chronosequenz) auch in der Benennung der Flächen zum Ausdruck zu bringen, werden die einzelnen Chrononiveaus mit Buchstaben (A, B, C, ...) bezeichnet, denen römischen Ziffern (I, II, III) für die einzelnen Plots folgen, während bei den Dauerbeobachtungen die Transekte mit arabischen Zahlen (1, 2, 3, ...) versehen sind, denen die Großbuchstaben A und B nachgestellt sind (siehe *Abb. 51*). Der Buchstabe I wurde dabei bei den Chronosequenzen bewusst ausgespart, um Verwirrung mit den römischen Ziffern zu vermeiden.

Die Chronosequenzen verwenden das gleiche Flächendesign wie die Dauerbeobachtungen und es werden auch weitgehend dieselben Parameter in Bezug auf Vegetation und Standortdaten erhoben. Die Testflächen der Chronosequenzen unterscheiden sich von den Dauerbeobachtungsflächen lediglich darin, dass auf eine Zählung der Individuen verzichtet wurde, da dies bei hohen Deckungswerten, Artenzahlen und Individuenzahlen der späteren Sukzessionsstadien schlichtweg nicht mehr akkurat handhabbar ist. Neben den Gefäßpflanzen wurden auf den Flächen der Chronosequenzen auch terricole Flechten, die erst nach einer gewissen Dauer der Eisfreiheit auftreten und auf den Dauerbeobachtungsflächen (noch) fehlen, bis auf Artniveau bestimmt.

Mehr noch als zu Beginn einer Sukzessionsreihe bedingen in den späteren Stadien kleinräumig stark wechselnde Standortbedingungen (Topographie, Wasserversorgung, Schuttanteil etc.) unterschiedliche Sukzessionslinien, selbst wenn sich diese dann später möglicherweise auf einen gemeinsamen Endzustand hin entwickeln (BURGA et al. 2010). Wie bei den Dauerbeobachtungsflächen erfolgte daher auch bei den Chronosequenzen die Auswahl der Testflächen präferenziell, um die

charakteristischen, mittleren Verhältnissen hinsichtlich Bodenfeuchte, Skelettanteil, Hangneigung etc. des jeweiligen Stadiums der Eisfreiheit abzudecken. Obwohl einige Stadien und Phasen durchaus eine syn-taxonomische Zuordnung erlauben würden – z.B. gehören die frühen Stadien aller Chronosequenzen sowie die bisher durchgeführten Dauerbeobachtungsaufnahmen durchwegs einer Säuerlings-Silikatschuttflur (Sieverson-Oxyrietum-digynae) an – wurde auf die Ausweisung pflanzensoziologischer Einheiten verzichtet. Insgesamt machen die teils konvergierenden, teils di-

vergierenden Sukzessionslinien in Abhängigkeit von Bodentextur, Feuchtigkeit oder Morphodynamik (vgl. z.B. ZOLLITSCH 1969; SCHUBIGER-BOSSARD 1988) sowie wiederholte Störungseinflüsse, die eine kontinuierliche Entwicklung hin zu vollen Entwicklung von Pflanzenassoziationen immer wieder zurückwerfen bzw. ganz unterbinden, den Gebrauch pflanzensoziologischer Einheiten im Gletschervorfeld aber ausgesprochen schwierig (vgl. KRAUSE, FRENZEL 1997; BURGA et al. 2010).

Um beispielhaft Aussagen zu mikroklimatischen Veränderungen entlang von

Chronosequenzen im Gletschervorfeld machen zu können, wurden am Schwarzenbergferner in allen Chrononiveaus je ein Bodentemperaturlogger (vgl. oben) in 10 cm Tiefe vergraben. Platziert wurden die Logger an der jeweils mittleren Testfläche eines jeden Chrononiveaus. Da sich die einzelnen Testflächen hinsichtlich ihrer topographischen Standortvorgaben (Hangneigung, Exposition, Beschattung, Mikrotopographie etc.) kaum voneinander unterscheiden, werden die Werte für das jeweilige Höheniveau als repräsentativ erachtet.

4.3.2 Auswertung der Daten und Darstellung der Ergebnisse

Bei der Auswertung der Daten aus den Gletschervorfeldern finden verschiedene multivariate statistische Verfahren Anwendung, wie in Kapitel 2.3.2 bereits ausführlich beschrieben. Neben den dort gezeigten Verfahren wurden weitere Maße und Indexwerte herangezogen, um die Veränderungen im Laufe der Sukzession zu analysieren und darzustellen. Sie sollen im Folgenden aufgezeigt werden.

Grundlage für die Beurteilung der Sukzessionsentwicklung in den Gletschervorfeldern sind quantitativ belegbare Veränderungen zwischen einzelnen Aufnahmen, im Falle der Dauerbeobachtung zwischen zeitlich aufeinanderfolgenden, im Falle der Chronosequenzen zwischen räumlich benachbarten, zu unterschiedlichen Zeitpunkten eisfrei gewordenen Testflächen. Sukzessionsreihen im Gletschervorfeld beginnen in der Regel mit artenarmen einfachen Agglomerationen einiger weniger Erstbesiedler, aus denen sich im Laufe der Zeit immer komplexere Systeme entwickeln. Herrschen anfangs noch konkurrenzfreie Verhältnisse, gewinnen später für das Auftreten von Arten Konkurrenz, aber eventuell ebenso mutualistische Beziehungen, immer stärker an Bedeutung. Über Rückkopplungseffekte bedingen sich zudem Vegetations- und Bodenentwicklung z.B. über die Zunahme organischer Substanz und feiner Korngrößen sowie die Abnahme der Sandfraktion und des pH-Werts gegenseitig (vgl. hierzu z.B. ANDEL et al. 1993; ERSCHBAMER et al. 1999). Diese zunehmende Komplexität der Vegetationsbestände im Zuge der Sukzession drückt sich am offensichtlichsten in einfachen Veränderungsmaßen wie etwa den Deckungswerten einzelner Arten und/oder der Gesamtdeckungswerte der Testflächen, aber auch in den Artenzahlen oder den Individuenzahlen aus, die als Mittelwerte einzelner Stichproben vorliegen. Zeitliche Entwicklungstendenzen lassen sich über

lineare und/oder nicht-lineare Regressionen ableiten, ebenso Zusammenhänge zwischen der Vegetationsausprägung und weiteren unabhängigen Parametern (beispielsweise Deckung der Gefäßpflanzen in Abhängigkeit der Moosdeckung oder des Anteils von Grobboden mit Korngrößen über 6 cm).

Mittelwerte allein bilden die Realität selten präzise ab, da in ihnen die zeitliche und/oder räumliche Variationsbreite der einzelnen Aufnahmen verloren geht. Diese Variationsbreite ist aber ebenso ein Parameter, der sich im Laufe der Sukzession verändern kann, z.B. wenn sich eine große Variationsbreite der Testflächen in den von einer gewissen Zufälligkeit in der Besiedlungsdynamik gekennzeichneten Pionierstadien im Laufe der Sukzession langsam angleicht, wobei auch, wie erwähnt, mutualistische Effekte und/oder interspezifische Konkurrenz eine Rolle spielen können. Die Spannweite der Werte in einem Datensatz (Deckung, Artenzahl, Individuenzahl, ...) ergibt sich aus der Differenz zwischen größtem und kleinstem Wert und lässt sich anschaulich mithilfe sogenannter Box and Whisker-Plots (Abb. 52) darstellen, die auch einen optimalen graphischen Vergleich von Verteilungen erlauben.

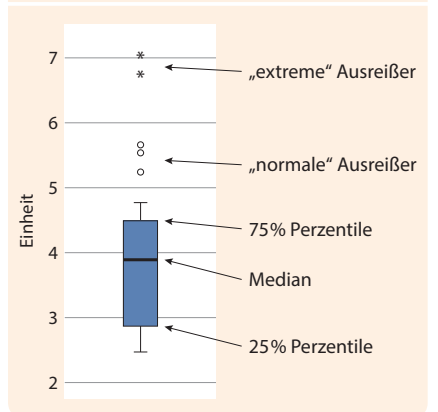
Ein weiteres Maß, das die Streuung der Vegetationsdaten in einer Aufnahme beschreibt, ist die Varianz s^2 , die anders als die Spannweite auch die Stichprobenmenge berücksichtigt. Sie errechnet sich aus der Summe der quadrierten Abweichungen der Einzelwerte vom Mittelwert aller Arten geteilt durch die Gesamtartenzahl minus eins:

$$s^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}$$

mit: n = Gesamtartenzahl
 x_i = Wert der Art x_i
 \bar{x} = Mittelwert aller Arten

Da die Summe positiver und negativer Abweichung immer Null ergibt, werden die quadrierten Abweichungen herangezogen (SACHS, HEDDERICH 2006). Der um den Wert 1 reduzierten Gesamtartenzahl im Nenner liegt die Annahme zugrunde, dass die Variabilität der Grundgesamtheit höher ist als die der Testflächen; hieraus resultieren höhere, in die richtige Richtung verschobene Werte (TREMPE 2005). Liegt die Varianz bei null, sind alle Werte identisch. Niedrige Varianzwerte zeigen an, dass die Datenpunkte alle nahe am Mittelwert (und damit nahe beieinander) liegen, hohe Werte deuten eine weite Streuung der Werte (das heißt starke Abweichung vom Mittelwert und voneinander) an. Es sind

Abb. 52: Box and Whisker-Plots geben den Median (dicke Linie), die mittleren 50% der Daten (= Box, Interquartilsabstand (= IQR) zwischen der 25%- und der 75%-Perzentile), die sich bis zu den niedrigsten bzw. höchsten Werten innerhalb eines moderaten Abstands von der Box (unter 1,5 IQR) erstreckenden Werte (= Whiskers) und normale (1,5 IQR bis 3 IQR vom Ende der Box = Kreise) bzw. extreme Ausreißer (über 3 IQR vom Ende der Box = Sterne) an.



also deutliche Differenzen in der Varianz der Aufnahmen artenarmer und geringdeckender Pionierstadien und späterer Folgestadien zu erwarten.

Ein komplexes Diversitätsmaß, das den Grad der Durchmischung der Arten eines Pflanzenbestands beschreibt, ist die Evenness E (PIELOU 1975). Sie berechnet sich nach folgender Formel:

$$E = \frac{H'}{H_{max}}$$

mit: H' = Shannon-Index
 $H_{max} = \ln n$
 n = Gesamtartenzahl

Der in die Berechnung einfließende Shannon-Index H' (SHANNON, WEAVER 1949) ist dabei ein Mischindex, der sowohl die Anzahl unterschiedlicher Arten in einer Aufnahme als auch deren unterschiedliche Abundanzen (hier: Deckungswerte) berücksichtigt:

$$H' = -\sum_{i=1}^n p_i \times \ln p_i \quad \text{mit} \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

mit: n = Gesamtartenzahl
 n_i = Deckung der Art i
 N = Gesamtdeckung der Aufnahme
 Bei der Berechnung der Evenness E wird der Diversitätsindex von Shannon H'

über die maximal mögliche Diversität H_{max} standardisiert, um Aufnahmen mit unterschiedlichen Artenzahlen vergleichen zu können. H_{max} liegt dann vor, wenn alle Arten in gleichen Mengenverhältnissen (hier Deckung) auftreten. Die resultierenden Evennesswerte liegen immer zwischen Eins und Null, wobei niedrige Werte eine hohe Dominanz weniger (oder nur einer Art) andeuten, während Werte nahe Eins eine starke Gleichverteilung (= gleichverteilte Deckungsverhältnisse) der beteiligten Arten belegen. Auch hier sind Veränderungen im Laufe der Sukzession zu erwarten.

Pflanzenarten besetzen entlang ökologischer Gradienten bestimmte Nischen. In Gebirgsräumen ist die Verteilung der Arten entlang des Höhengradienten bioklimatisch und in den Hochlagen primär thermisch determiniert. Abgesehen von konkurrenzschwachen Ausnahmen, die von konkurrenzstärkeren Begleitarten an ihre physiologischen Ränder abgedrängt werden, sind Pflanzenarten annähernd normal verteilt, das heißt, sie sind an ihren Verbreitungsgrenzen spärlich vorhanden, während im zentralen Bereich ihres

Auftretens Abundanz und Frequenz am höchsten sind. Gebirgspflanzen kann hinsichtlich ihrer Verbreitung entlang des Höhengradienten ein bestimmter Höhenrang zugewiesen werden, der zwischen 1 = subnival und 7 = montan liegt (nach FISCHER et al. 2005; Abb. 53). Gewichtet über die Deckungswerte der einzelnen Arten kann für jede Aufnahme ein Indexwert S („S-Score“) nach folgender Formel berechnet werden:

$$S = \frac{\sum \text{Höhengrang} (Art_i) \times \text{Deckung} (Art_i)}{\sum \text{Gesamtdeckung} (Art_i)}$$

GOTTFRIED et al. (2012) haben diese S-Scores jüngst herangezogen, um Thermophilisierungstendenzen in den Hochlagen europäischer Gebirgssysteme zu belegen. Sie haben dabei Aufnahmen aus dem Jahr 2001 mit Wiederholungsaufnahmen der gleichen Testflächen aus dem Jahr 2008 in Beziehung gesetzt. Ein fast durchwegs erkennbarer Anstieg der S-Scores der Testflächen von 2001 auf 2008 wurde als Indiz für eine Bedeutungszunahme wärmeliebender Arten aus tieferen Lagen in den Wiederholungsaufnahmen von 2008 und damit für eine europaweite Erwärmung der Hochlagen gewertet.

Abb. 53: Artenverbreitung und Vegetationsmuster entlang des Höhengradienten in Gebirgsräumen; Gebirgspflanzen besetzen entlang des primär thermisch gesteuerten Höhengradienten unterschiedliche Nischen (gestrichelte Kurven). Nach ihren Abundanzen kann den Arten ein Höhenrang zugewiesen werden, der im vorliegenden Fall von montan (=7) bis subnival (=1) reicht. Deckungsgewichtet lassen sich so Indexwerte (S-Scores) berechnen, die als klimaökologische Indikatorwerte verwendet werden können.



Quelle: GOTTFRIED et al. 2012; Aufnahmen: T. Fickert 06/2009 (rechtes Bild), zwischen 07/2007 und 08/2010 (kleine Bilder).

In der vorliegenden Publikation werden die S-Scores sowohl bei der Dauerbeobachtungsstudie als auch bei den Chronosequenzen herangezogen. Bei Letzteren ist eine Zunahme des S-Scores mit zunehmender Entfernung zum Eisrand zu erwarten und als wenig überraschendes Ergebnis zu werten. Interessant ist aber sicher ein Vergleich der drei Chronosequenzen

untereinander, um zu überprüfen, ob sich beispielsweise Höhenlage, Exposition etc. in der Herkunft der Besiedler widerspiegelt und sich dadurch Unterschiede zwischen den drei Testgebieten ergeben. Bei den Dauerbeobachtungsflächen soll hingegen getestet werden, ob sich bereits in den frühen Stadien eine Verschiebung in der Herkunft der Arten andeutet, also

ob bereits während des hier betrachteten, vergleichsweise kurzen Zeitraumes von einem Jahrzehnt sich zu den als Erstbesiedlern auftretenden Hochlagenspezialisten sukzessive Pflanzen mit einem Verbreitungsschwerpunkt in tieferen Lagen hinzugesellen, die den S-Score dann entsprechend zu höheren Werten hin verschieben würden.

4.4 Ergebnisse der Dauerbeobachtungsstudien

Primärsukzessionen, hier als voranschreitende Entwicklungen des Pflanzenwuchses in Gletschervorfeldern, gehen mit der Veränderung des Standortverhältnisse einher, die rückgekoppelt wiederum Einfluss auf die Sukzession nehmen. Faktoren, die zu einem bestimmten Zeitpunkt in der Entwicklung von Bedeutung sind, können daher zu einem anderen, möglicherweise schon bald darauf folgenden Zeitpunkt völlig unbedeutend sein. Zudem können

sich im Laufe der Entwicklung fördernde wie hemmende Interaktionen zwischen den Arten einstellen, die ebenfalls für den weiteren Verlauf der Besiedlung von Bedeutung sind. Dies sind Aspekte, die nur mithilfe von Dauerbeobachtungen mit hinreichender Wiederholungsfrequenz greifbar werden (BRADSHAW 1993). Daneben bieten Dauerbeobachtungen bei entsprechend langer Laufzeit die Chance, aus Chronosequenzen abgeleitete Hypothe-

sen zu überprüfen (MATTHEWS 1992). Für Letzteres ist es im vorliegenden Fall nach nur einem Jahrzehnt Untersuchungsdauer zweifellos noch zu früh, und es sind auch noch keine über das frühe Pionierstadium hinausreichenden Aussagen zum Sukzessionsverlauf möglich. Es lassen sich aber bereits jetzt einige interessante und auch überraschende Tendenzen und Entwicklungen erkennen, die im Folgenden aufgezeigt und diskutiert werden sollen.

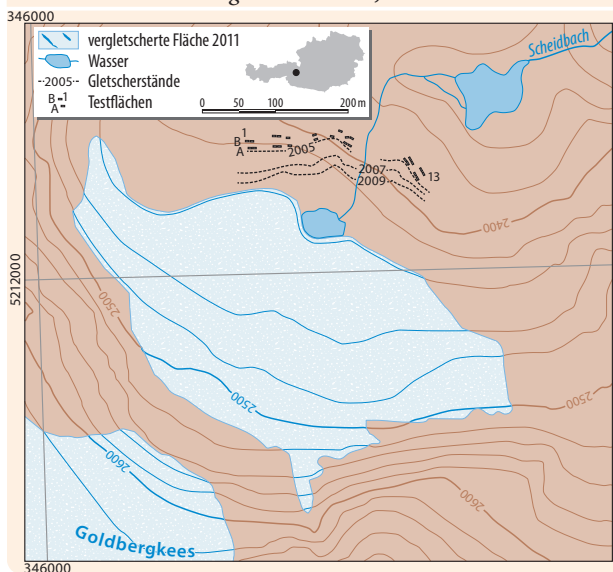
4.4.1 Dauerbeobachtungsflächen am Goldbergkees, Hohe Tauern, Salzburger Land (Österreich)

Die Dauerbeobachtungsflächen im Vorfeld des Goldbergkees liegen in einer Höhe von 2390 bis 2420 m ü.d.M. Vier Transekte liegen auf der orographisch rechten Seite des Gletscherbaches, neun auf der orographisch linken Seite (Abb. 54). Es handelt sich um unterschiedlich blockige Standorte, die sich hinsichtlich der Minima (A 24,7%; B 22,5%) und Maxima (A 84,5%; B 82,8%) im Grobblockanteil (über 6 cm) wenig unterscheiden, im Mittel sind die A-Flächen aber mit 63,6% etwas blockiger als die B-Flächen mit 45,7%. Seit der Einrichtung der Dauerbeobachtungsflächen

im August 2005 hat sich die Gletscherzunge des Goldbergkees kontinuierlich zurückgezogen. An manchen A-Flächen beträgt der Abstand zum Eisrand mittlerweile knapp 100 m (siehe Abb. 54). Nach dem Abreißen der Gletscherzunge im Frühsommer 2011 wird der daraus entstandene Toteiskörper ohne Ernährung aus dem Akkumulationsgebiet des Gletschers wohl innerhalb weniger Jahre zerfallen. Was dies für die mikroklimatische Situation im Gletschervorfeld und damit für die Vegetationsentwicklung für Konsequenzen hat, ist einer der spannenden Aspekte der hier eingerichteten Dauerbeobachtungsflächen.

reits im Jahr zuvor eisfrei wurden, lässt sich nicht mit absoluter Sicherheit sagen. Unabhängig davon belegt Pflanzenwuchs auf den B-Flächen die extrem kurzen Zeiträume, die notwendig sind, um vom Eis freigegebenes Neuland zu besiedeln. Zwei Jahre später ist eine Vervielfachung der Erstbesiedler auf den B-Flächen festzustellen, besonders markant bei *Cerastium uniflorum* und *Poa laxa*, die nun mit 47 (gegenüber 15 im Jahr 2005) respektive 36 (gegenüber 14 im Jahr 2005) Individuen auf mittlerweile fast allen Testflächen anzutreffen sind. Neu hinzugekommene Arten sind *Leucanthemopsis alpina*, *Cerastium cerastoides*, *Sagina saginoides*, *Epilobium anagallidifolium*, *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga stellaris* und *Poa alpina*. Etliche der bisher genannten Arten stocken mittlerweile auch auf den A-Flächen, wenn auch in deutlich geringerer Individuenzahl verglichen mit den B-Flächen. Nach zwei (bis eventuell drei) Jahren Eisfreiheit finden sich somit bereits acht verschiedene Gefäßpflanzen mit 48 Individuen auf den A-Flächen und 17 Arten mit 191 Individuen auf den B-Flächen (siehe 2007 in Tab. 5). Im Laufe der nächsten beiden Jahre finden sich weitere charakteristische Arten alpiner Schuttfluren wie *Silene exscapa*, *Androsace alpina*, *Geum reptans* oder *Saxifraga rudolphiana* ein. Die Artenzahl liegt 2009 auf den A-Flächen bei 20 und auf den B-Flächen bei 24. Die Gesamtindividuenzahl hat sich sowohl auf den A-Flächen (von 48 auf 131) als auch auf den B-Flächen (von 191 auf 351)

Abb. 54: Der 2011 abgerissene Gletscherterminus des Goldbergkees, Hohe Tauern, mit Lage der Aufnahme- und der Eisrandlagen der letzten Jahre.



Kartengrundlage: Alpenvereins-Karte, Blatt 42 Sonnblick

Zusammenfassung

Studien zur Pflanzensukzession sind nicht nur für das grundsätzliche Verständnis der Prozesse der (Wieder)Besiedlung gestörter oder neu geschaffener Flächen von Bedeutung, sie liefern darüber hinaus wichtige Erkenntnisse für die Wiederherstellung gestörter Systeme, um den Erhalt wichtiger Ökosystemdienstleistungen zu sichern. Prinzipiell stehen zwei grundlegend unterschiedliche Verfahren für die Untersuchung von Sukzessionsprozessen zur Verfügung: zum einen Chronosequenzen („space for time substitution“), bei der aus der Vegetationsentwicklung räumlich nebeneinandergelegener (datierbarer) Standorte ein zeitliches Nacheinander abgeleitet wird, zum anderen Dauerbeobachtungsstudien, bei denen in regelmäßigen Abständen auf den gleichen Standorten/Testflächen Wiederholungsaufnahmen zur Vegetationsentwicklung durchgeführt werden. Beide Verfahren haben ihre jeweiligen Vor- und Nachteile. Lassen sich im ersten Fall zwar Trends der Vegetationsentwicklung ableiten, ohne die tatsächlich notwendigen Zeiträume abwarten zu müssen, so ist das Verfahren doch mit gewissen Unsicherheiten behaftet, da neben dem reinen Flächenalter auch andere Einflussgrößen (vorangegangene Störungen, Substratwechsel, Topographie, ...) für die festgestellte Vegetationsausprägung von Bedeutung sein können. Eindeutige Belege für die sukzessive Entwicklung der Vegetationsdecke an einem Standort, die durchlaufenen Zwischenschritte und die benötigten Zeiträume liefern in regelmäßigen Abständen durchgeführte Dauerbeobachtungen auf denselben Standorten, was allerdings ein gewisses Maß an Geduld verlangt, eine nicht selbstverständliche Tugend in einer immer ungeduldiger werdenden (Wissenschafts)Welt.

Die vorliegende Publikation fasst Erkenntnisse aus zwei seit 2005 laufenden Dauerbeobachtungsprojekten zusammen, zum einen zur Vegetationsentwicklung jüngst eisfrei gewordener Gletschervorfelder in den Ostalpen, zum anderen zur Regeneration von Mangrovenwäldern nach einer starken Hurrikanstörung auf der zu Honduras gehörenden Karibikinsel Guanaja. Ergänzt werden die beiden Dauerbeobachtungsprojekte durch assoziierte Erhebungen, die, obwohl keine Dauerbeobachtungen, zum Gesamtbild bei-

tragen (eine Transektstudie in ungestörten Mangrovenwäldern auf Utila, einer Nachbarinsel von Guanaja; Chronosequenzen in den drei gewählten Gletschervorfeldern, die den Zeitraum seit dem Ende der Kleinen Eiszeit um 1850 abdecken). Der hier präsentierte Untersuchungszeitraum von etwa einem Jahrzehnt ist dabei sicher nicht ausreichend, um über die ganz frühen Entwicklungsstadien hinausgehende Aussagen treffen zu können. Die bisherigen Erkenntnisse bieten aber – obwohl vordergründig betrachtet keinerlei Verbindung hinsichtlich geographischer Lage und ökosystemarer Ausstattung zwischen diesen beiden Studien vorliegt – wertvolle Erkenntnisse zum Wert von Dauerbeobachtungen in der Sukzessionsforschung. Als wichtigste bisherige Erkenntnis kann festgehalten werden, dass ...

- ... die Regeneration sturmgestörter Mangrovenwälder keineswegs immer einer klassischen Autosukzession folgt, die für extreme Standorte als typisch erachtet wird und bei der die wenigen bereits vor der Störeinwirkung vorhandenen „Spezialisten“ die Wiederbesiedlung ohne Ausbildung von Zwischengesellschaften übernehmen. Die beiden hier vorgestellten Erhebungen aus den Jahren 2005 und 2009 in den gestörten Mangrovenwäldern der Karibikinsel Guanajas zeigen, dass in Abhängigkeit der Stärke der vorangegangenen Störung (Luv- vs. Lee-lagen) und der lokalen Standortbedingungen auf den Untersuchungsflächen unterschiedliche Entwicklungspfade existieren und auch kraut- und grasreiche Zwischenstadien halophiler Taxa auftreten können.
- ... die Vegetationsentwicklung auf dem jüngst eisfrei gewordenen Neuland in den Gletschervorfeldern der Ostalpen ein hoch dynamischer Prozess ist. Dass erste Pflanzenindividuen auf vom Eis freigegebenen Flächen hochgelegener Gletschervorfelder der Alpen mitunter recht rasch (innerhalb weniger Jahre) auftauchen können, ist aus etlichen Studien bekannt und wird durch die eigenen Erhebungen bestätigt. Überraschend ist aber, welch rasante Dynamik sich in den ersten Jahren der Besiedlung abzeichnet. Trotz zum Teil hoher Mortalitätsraten im Keimlingsstadium der involvierten Taxa haben sich die Arten- und Individuenzahlen in allen drei

Untersuchungsgebieten innerhalb weniger Jahre vervielfacht, wobei mutualistische Beziehungen zwischen den Arten vorherrschten, während interspezifische Konkurrenz im Moment auf den Flächen noch keine Rolle spielt.

- ... Erkenntnisse aus Chronosequenzen tatsächlich vorsichtig interpretiert werden sollten, da hier auch andere Faktoren als das reine Flächenalter eine Rolle für die Vegetationsausprägung spielen können. Das Flächenalter ist als alleiniger Parameter selten geeignet, Vegetationsdynamik und Diversitätsmuster, die sich auf den Untersuchungsflächen zeigen, belastbar zu interpretieren, selbst wenn sich statistisch signifikante Trends belegen lassen. Im Fall alpiner Gletschervorfelder ist die Dauer der Eisfreiheit häufig mit einem mehr oder weniger ausgeprägten Höhengradienten korreliert, dem wiederum ein höhenwärtiger Wandel der bioklimatischen Bedingungen (Temperatur, Wärmesummen, Schneedeckendauer, ...) zugrunde liegt. Dieser hat auf die aktuelle Vegetationsausprägung unter Umständen einen ähnlich bedeutsamen Einfluss wie die Dauer der Eisfreiheit. Selbst in flachen Gletschervorfeldern, in denen höhenabhängige Klimaveränderungen gering sind, können sich katabatische Winde und/oder Toteis im Untergrund mikroklimatisch auswirken und für die Vegetationsentwicklung gleichermaßen entscheidend sein wie die Dauer der Eisfreiheit. Hinzu kommen weitere Steuergrößen wie Beweidung, Störungen, edaphische Faktoren, Expositionsunterschiede oder die Distanz zu und die Ausprägung von möglichen Samenpools, Faktoren, die in verschiedenen Studien als maßgeblich für lokale Sukzessionsverläufe erkannt wurden.

Dauerbeobachtungen mögen ein zeitintensives Verfahren für das Studium der Vegetationsdynamik sein, der wissenschaftliche Mehrwert, den sie bieten, rechtfertigt ihre Anwendung aber dennoch. Nur Langzeiterhebungen liefern eindeutige Belege für den Sukzessionsverlauf an einem Standort, die durchlaufenen Zwischenschritte und die dafür benötigten Zeiträume, die mit alternativen Erhebungsverfahren nicht oder nur mit großen Unsicherheiten behaftet sind, zu erhalten.

Summary

Studies on plant succession are highly important tasks, not only for the general understanding of (re)colonization processes on disturbed or newly created surfaces, but also for providing insights for rehabilitation measures of disturbed ecosystems to retain potentially important ecosystem services. In general, there exist two fundamentally different methods for the study of succession processes: on the one hand there is the chronosequence approach (“space for time substitution”), which interprets the spatial juxtaposition of (datable) sites as a temporal sequence; on the other hand there are permanent plot studies, allowing for resurveys of the vegetation development on exactly the same sample sites at different dates. Both procedures have their respective pros and cons. While the former gives hints on the gradual vegetation development during time without the necessity to invest the actual period of time required, it runs the risk of flaws as other criteria next to site age may influence the vegetation development captured (e.g. disturbances in the past, changing substrates, topography, ...). Unambiguous evidence for the vegetation development during succession, the different seral stages interposed and the period of time required provide permanent plot studies, with the drawback that quite some patience is necessary, a not very popular virtue within the present-day increasingly impatient (scientific) culture.

The publication at hand summarizes preliminary results of two studies employing permanent plots/transects that are running since 2005: one is about vegetation development in three glacier forelands of the eastern Alps in Europe, the other is about the regeneration of mangrove forest after a severe hurricane disturbance on the Caribbean island of Guanaja (Honduras). The two main projects are accompanied by associated studies complementing the overall picture (a line tran-

sect study in undisturbed mangrove and swamp forests on Utila, a neighboring island of Guanaja; chronosequences covering the time period between the end of the Little Ice Age around 1850 and today in all glacier forelands, in which the permanent plot studies take place). The period of time covered by the permanent plot/transect studies presented here (one decade in case of the glacier forelands, roughly the first decade after the hurricane impact in case of the mangrove regeneration) is definitely not long enough to allow conclusions other than for the very early developments in both systems. However, the evidence to date – despite there are no connections concerning location or environment between the two sub-projects – provides valuable insight about the relevance of permanent plot studies for the research on plant succession. As major findings hitherto the following can be highlighted:

- The regeneration of mangroves does not necessarily follow a true auto-succession – a commonly deemed characteristic of extreme habitats – in such a way that the few plant-specialist present already prior to the disturbance govern also the recolonization process without interposed seral stages which are common in most terrestrial ecosystems. The two surveys of 2005 and 2009 in the mangrove forests on Guanaja show, that depending on the destructiveness of the hurricane winds (luv- vs. lee-side) and the local site conditions different successional pathways exist including grassy and herbaceous stages of non-arboreal halophilic taxa.
- Vegetation development in recently deglaciated glacier forelands is a highly dynamic process. It is a well-known fact and also supported by the own surveys, that first plant individuals may appear soon (within a couple of years) after deglaciation in high alpine glacier forelands. Surprisingly, however, is the swift increase of species- and individual-num-

bers within the first decade in all three study sites, despite high mortality rates during seedling stage of many taxa. Mutualistic effects are very important, while competition doesn't play a major role at present.

- Conclusions of chronosequence studies have to be drawn carefully indeed, as other factors than site age might be similarly responsible for the vegetation development encountered. Site age as sole factor is rarely suitable to explain vegetation dynamics and diversity patterns even if statistically significant trends might be derived from data. Concerning glacier forelands the factor time since melt-out in many cases is highly correlated with a more or less pronounced elevational gradient, which in turn supports a vertical change in bioclimatic conditions (e.g. temperature, heat sums, snow cover duration etc.). This vertical change most likely is equally responsible for the vegetation development as time since melt-out. And even in flat glacier forelands without vertical temperature lapse rates catabatic winds and stagnant ice in the ground may influence the vegetation development depending on distance from the glacier snout. Moreover, several studies found grazing, hydrological and geomorphological disturbances, edaphic factors, topography as well as distance to and characteristics of potential seed sources as important factors for the specific local vegetation development in glacier forelands of the Alps.

Permanent plot/transect studies may be a time-consuming procedure for the study of vegetation dynamic, the added scientific value they offer nevertheless more than justifies their employment. Only thereby unambiguous clues on the successional pathways, the different seral stages interposed and the total time required for completing the successional cycle on a particular site can be achieved.

Mit 80 Farbabbildungen, 11 Tabellen und 115 Farbbildern

Selbstverlag Fach GEOGRAPHIE der Universität Passau

Resumen

Los estudios en sucesión de plantas son muy importantes no sólo para la comprensión general de procesos de recolonización en sitios alterados o de reciente apertura, sino también para elaborar medidas de rehabilitación de sistemas perturbados y para la mantención de servicios ecosistémicos. En general, existen dos métodos diferentes para el estudio de los procesos de sucesión: por un lado, está el método de cronosecuencias («espacio para la sustitución en el tiempo»), que interpreta la yuxtaposición espacial de los sitios factibles de ser datados en una secuencia temporal; por otra parte, hay estudios de parcelas permanentes, lo que permite el monitoreo del desarrollo de la vegetación exactamente en los mismos sitios de muestreo en distintas épocas. Ambos procedimientos tienen sus pros y contras. Mientras que el primero da pistas sobre el desarrollo gradual de la vegetación en el tiempo, sin la necesidad de esperar todo el período, se corre el riesgo de obtener información errada debido a factores anexos al sitio que pudiesen influir en el desarrollo de la vegetación (por ejemplo, disturbios locales, cambios de sustrato, topografía, ...). Una evidencia inequívoca acerca del desarrollo de la vegetación en la sucesión, las diferentes etapas seriales intermedias y el tiempo que requieren los sitios permanentes, implican una buena dosis de paciencia, una virtud no muy popular dentro de la actual impaciente cultura científica.

La presente publicación resume los resultados preliminares de dos estudios que emplean parcelas/transectos permanentes que están en operación desde el año 2005: uno es sobre el desarrollo de la vegetación en tres frentes de glaciares de los Alpes orientales de Europa; el otro es sobre la regeneración del bosque de manglar después de los disturbios de un fuerte huracán en la isla caribeña de Guanaja (Honduras). Los dos proyectos principales se acompañan de estudios asociados que complementan el panorama general (un estudio de transectos en los bosques inundados y manglares en Utila, una isla vecina a Guanaja; y cronosecuencias que cubren el período de tiempo entre el final de la Pequeña Edad del Hielo en 1850

y la actualidad en los frentes de glaciar en que se llevan a cabo los estudios de parcelas permanentes). El período de tiempo cubierto por los estudios de parcelas/transectos permanentes que se presenta (una década en el caso de los frentes glaciares, aproximadamente la primera década después del impacto de huracanes en el caso de la regeneración de los manglares) definitivamente no es lo suficientemente largo como para permitir conclusiones que no sean los primeros estadios de la sucesión en ambos sistemas. Sin embargo, la evidencia hasta la fecha – a pesar de que no hay conexiones relativas a la ubicación o el medio ambiente entre los dos sub-proyectos – proporciona información valiosa acerca de la relevancia de los estudios de parcelas permanentes para la investigación de la sucesión vegetal. Como principales resultados hasta el momento se pueden destacar:

- La regeneración de los manglares no sigue necesariamente una clásica auto-sucesión – una característica comúnmente atribuida a hábitats extremos – de manera que unas pocas especies especialistas presentes ya antes de la perturbación rigen el proceso de recolonización, sin etapas seriales intermedias que ocurren comúnmente en la mayoría de los ecosistemas terrestres. Las dos mediciones de 2005 y 2009 en los bosques de manglar en Guanaja muestran que, dependiendo de la capacidad destructiva de los vientos del huracán (barlovento vs. sotavento) y las condiciones locales del sitio, se generan diferentes vías de sucesión incluyendo estadios de herbáceas, praderas y taxones halófilos.
- El desarrollo de la vegetación en frentes de glaciar recientemente expuestos es un proceso muy dinámico. Es un hecho bien conocido y apoyado por los propios resultados, que los primeros individuos aparecen tempranamente (dentro de los primeros años) después del retroceso o derretimiento del glaciar, en sitios altos de los Alpes. Resulta, sin embargo, sorprendente el rápido aumento de especies e individuos dentro de la primera década en los tres sitios de estudio, a pesar de las altas tasas de mortalidad de plántulas en muchos taxones. Los efectos mutualistas

son muy importantes, mientras que la competencia no juega un papel importante aún.

- Las conclusiones de los estudios de cronosecuencias tienen que ser tratados con precaución, puesto que otros factores, además de la edad del sitio, pueden ser igualmente responsables del desarrollo de la vegetación. La edad como factor único de sucesión en el sitio, rara vez es la variable apropiada para explicar la dinámica de la vegetación y los patrones de diversidad, incluso si los datos muestran tendencias estadísticamente significativas. En cuanto a los frentes de glaciar, el factor tiempo desde el derretimiento, en muchos casos se relaciona fuertemente con un gradiente de elevación más o menos pronunciado, lo que a su vez apoya un cambio vertical en las condiciones bioclimáticas (por ejemplo, temperatura, períodos de calor, duración de la cobertura de nieve etc.). Este cambio vertical es probablemente igualmente responsable del desarrollo de la vegetación desde el derretimiento. Incluso en frentes de glaciar planos en los cuales los cambios microclimáticos asociados a la altitud son menores, la presencia de vientos catabáticos así como la duración de la estación sin hielo, pueden influir en el desarrollo de la vegetación. En distintos estudios además se ha constatado la influencia de otros factores como el pastoreo, las alteraciones hidrológicas y geomorfológicas, los factores edáficos, la topografía, así como la distancia a las fuentes de semillas y sus características, actuando como factores importantes para el desarrollo de la vegetación local en los frentes de glaciar de los Alpes.

Los estudios de parcelas/transectos permanentes pueden ser un procedimiento que consume tiempo para el estudio de la dinámica de la vegetación, sin embargo, el valor científico añadido justifica sin lugar a dudas su empleo. De esta manera se pueden lograr indicios inequívocos sobre las vías de sucesión, los diferentes estadios intermedios y el tiempo total requerido para completar el ciclo de sucesión en un sitio en particular, resultados que se pueden obtener con otros métodos, pero asumiendo altos niveles de incertidumbre.

Das Vegetationskleid der Erde ist ständigen Veränderungen unterworfen. Egal ob in einem Wald ein altersschwacher Baum umstürzt, ganze Wälder durch einen Sturm umgeworfen werden oder neue Inseln aufgrund von vulkanischer Aktivität entstehen, immer setzen Entwicklungen ein, die im weitesten Sinne mit dem Begriff „Sukzession“ umschrieben werden können. Bereits griechische Gelehrte haben sich mit derartigen Veränderungen der Vegetation in Raum und Zeit beschäftigt und seit ersten wichtigen wissenschaftlichen Impulsen durch Pioniere wie Charles Darwin, Russel Wallace oder Alexander von Humboldt hat sich die Sukzessionsforschung zu einem zentralen Betätigungsfeld der Biogeographie entwickelt. Da die Vegetationsentwicklung etwa nach schweren Störungen oder bei der Besiedlung von Neuland in der Regel über zahlreiche Zwischenschritte (Sukzessionsstadien) abläuft und dafür oft beträchtliche Zeiträume notwendig sind, wird bei den meisten Sukzessionsstudien auf die Methode der „space for time substitution“ zurückgegriffen, bei der ein räumliches Nebeneinander unterschiedlicher (datierbarer) Standorte als ein zeitliches Nacheinander interpretiert wird. So lassen sich Entwicklungstrends ableiten, ohne die tatsächlich notwendigen Zeiträume abwarten zu müssen. Das Verfahren ist allerdings mit Unsicherheiten behaftet, da auch andere Einflüsse als nur das Flächenalter für die festgestellten Entwicklungstrends von Bedeutung sein können. Um eindeutige Belege für die sukzessive Entwicklung der Vegetationsdecke an einem Standort, die durchlaufenen Zwischenschritte und die benötigten Zeiträume zu erhalten, sind Dauerbeobachtungen in regelmäßigen Abständen unumgänglich, aus Zeit- und Finanzierungsgründen aber nach wie vor rar. Diese überarbeitete Habilitationsschrift fasst Erkenntnisse aus zwei seit 2005 laufenden Dauerbeobachtungsprojekten zusammen, einmal zur Vegetationsentwicklung jüngst eisfrei gewordener Gletschervorfelder in den Ostalpen, zum anderen zur Regeneration von Mangroven nach einer starken Hurrikanstörung auf der zu Honduras gehörenden Karibikinsel Guanaja. Der präsentierte Untersuchungszeitraum von knapp einem Jahrzehnt ist dabei sicher nicht ausreichend, um über die frühen Entwicklungsstadien hinausgehende Aussagen treffen zu können. Die bisherigen Erkenntnisse bieten aber – obwohl vordergründig betrachtet keinerlei Verbindungen hinsichtlich geographischer Lage und Ökosystemausstattung vorliegen – wertvolle Erkenntnisse zum Wert von Dauerbeobachtungen in der Sukzessionsforschung.

*PD **Thomas Fickert**, Dr. rer. nat., geb. 1968 in Münchberg, 1990–1997 Diplomstudium der Geographie mit den Nebenfächern Biologie und Geologie an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg (FAU), 1999 Aufnahme des Promotionsstudiums im Rahmen eines von der DFG geförderten Forschungsprojektes „Möglichkeiten der Phytoindikation zur Beurteilung der hygothermischen Verhältnisse in den Hochgebirgen der südwestlichen USA“ an der FAU, 2004 Promotion an den Naturwissenschaftlichen Fakultäten der FAU. Seit Herbst 2004 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Physische Geographie der Universität Passau. Habilitation im Fach Geographie im Frühjahr 2014.*

ISBN 978-3-9817553-0-5



9 783981 755305

€ 33,90 [D]

€ 34,90 [A]